



**HAL**  
open science

# Origine, évolution et extinction de *Sylviornis neocaledoniae*, oiseau non-volant de Nouvelle-Calédonie

Ségolène Riamon

► **To cite this version:**

Ségolène Riamon. Origine, évolution et extinction de *Sylviornis neocaledoniae*, oiseau non-volant de Nouvelle-Calédonie. Paléontologie. Université Claude Bernard - Lyon I, 2022. Français. NNT : 2022LYO10010 . tel-03963804

**HAL Id: tel-03963804**

**<https://theses.hal.science/tel-03963804>**

Submitted on 30 Jan 2023

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



N°d'ordre NNT : xxx



**THESE de DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE LYON**  
opérée au sein de  
**l'Université Claude Bernard Lyon 1**

**Ecole Doctorale N° 341**  
Evolution, Ecosystèmes, Microbiologie, Modélisation (E2M2)

**Spécialité de doctorat :**  
Paléoenvironnements et évolution

**Discipline :**  
Paléontologie

Soutenue publiquement le 19/09/2022, par :  
**Ségolène RIAMON**

---

**Origine, évolution et extinction de *Sylviornis neocaledoniae*, oiseau non-volant de Nouvelle-Calédonie**

---

Devant le jury composé de :

Dr Frédérique VALENTIN	DR CNRS, Université Paris Nanterre	Rapporteuse
Pr Anick ABOURACHID	Professeure, Muséum National d'Histoire Naturelle	Rapporteuse
Pr Olga OTERO	Professeure, Université de Poitiers	Examinatrice
Dr Gilles ESCARGUEL	MCU, Université Claude Bernard Lyon1	Examineur
Dr Antoine LOUCHART	CR CNRS, Université Claude Bernard Lyon1	Directeur de thèse
Dr Jean-Sébastien STEYER	CR CNRS, Muséum National d'Histoire Naturelle	Co-directeur de thèse



Laboratoire de Géologie de Lyon  
Terre planètes Environnement



ORIGINE, EVOLUTION ET EXTINCTION DE  
*SYLVIORNIS NEOCALEDONIAE*, OISEAU NON-VOLANT  
DE NOUVELLE-CALEDONIE



**Laboratoire de géologie de Lyon, Terre, Planètes et Environnement**  
UMR CNRS 5276 (CNRS, ENS, Université Lyon1, UJM)  
Université Claude Bernard, Lyon1  
Campus de la Doua, bâtiment Géode  
2, rue Raphaël Dubois  
69622 Villeurbanne Cedex  
France

## Résumé

*Sylviornis neocaledoniae* est un oiseau non-volant présent durant l'Holocène en Nouvelle-Calédonie (sur la Grande-Terre et l'Île des Pins). Cet oiseau est un Galliformes géant, connu depuis les années 1980, qui reste encore très énigmatique ; son écologie, sa biologie, ses capacités cognitives sont mal connues. Cette thèse propose donc d'apporter des réponses sur ces points afin de mieux comprendre cet oiseau grâce à une approche pluridisciplinaire, combinant des études de paléontologie, de morphologie, de paléoneuroanatomie, de géochimie isotopique, et de paléoprotéomiques. Nous avons pu déterminer que *S. neocaledoniae* était un oiseau crépusculaire avec un sens de l'odorat et tactile du bec développés, et une capacité visuelle adaptée aux environnements de faible luminosité. Parallèlement, son régime alimentaire a été étudié grâce à une étude de géochimie isotopique, permettant de conclure sur une alimentation carnivore durophage, basée sur des mollusques marins et terrestres. Une étude paléoprotéomique a permis, pour la première fois, de mettre en évidence cinq séquences peptidiques propre à *S. neocaledoniae*, qui permettront de le positionner phylogénétiquement au sein des Galliformes et de mieux comprendre ses relations de parenté et son évolution.

### Mots clés :

Sylviornithidae, paléoneuroanatomie, morphologie, paléoécologie, paléoprotéomique, paléontologie, oiseaux fossiles.

ORIGIN, EVOLUTION AND EXTINCTION OF *SYLVIORNIS*  
*NEOCALEDONIAE*, FLIGHTLESS BIRD OF NEW CALEDONIA

**Abstract**

*Sylviornis neocaledoniae* is a flightless bird present during the Holocene in New Caledonia (on the Grande-Terre and the Isle of Pines). This bird is a giant Galliformes, known since the 1980s, still very enigmatic; its ecology, its biology, its cognitive abilities are poorly known. This thesis therefore proposes to provide answers on these points in order to better understand this bird through a multidisciplinary approach, combining studies of paleontology, morphology, paleoneuroanatomy, isotopic geochemistry, paleoproteomics. We were able to determine that *S. neocaledoniae* was a crepuscular bird with a developed sense of smell and tactile beak and visual ability suitable for low-light environments. At the same time, his diet was studied through a study of isotopic geochemistry, making it possible to conclude on a carnivorous durophage diet, based on marine and terrestrial molluscs. A paleoproteomic study has, for the first time, revealed five peptide sequences specific to *S. neocaledoniae*, which will help to position it phylogenetically within the Galliformes and to better understand its kinship relationships and its evolution.

**Key words:**

Sylviornithidae, paleoneuroanatomy, morphology, palaeoecology, paleoproteomics, paleontology, fossil birds.

## REMERCIEMENTS

La réalisation d'une thèse est une aventure à bien des égards, et cette aventure a reçu le soutien de nombreuses personnes, que je souhaite ici remercier.

Je tiens à remercier en premier lieu le Laboratoire de Géologie de Lyon : Terre, Environnement, Planètes (LGL-TPE) et l'Université Claude Bernard Lyon1 qui ont financé durant quatre années la réalisation de ce travail.

Je voudrais exprimer ma gratitude envers les rapporteurs et les examinateurs qui ont accepté de faire partie du jury de thèse et d'examiner ce travail de doctorat : Anick Abourachid, Gilles Escarguel, Olga Otero et Frédérique Valentin.

Par ce biais, je présente mes sincères remerciements à mes deux directeurs de thèse : Antoine Louchart et Jean-Sébastien Steyer. Merci de m'avoir donnée l'opportunité de réaliser ce travail, de m'avoir accompagnée tout au long de cette aventure malgré les différentes difficultés. Merci de votre soutien.

La paléontologie n'est rien sans le travail de tous les conservateurs. Je souhaite donc remercier à cette occasion toutes les personnes qui ont permis la réalisation de ce travail grâce au prêt de matériel et l'accès aux collections : Emmanuel Robert, Christine Lefèvre, Ronan Allain, Jérôme Fuchs, Benjamin Warren, Didier Berthet et Patrick Bousset.

Je remercie particulièrement Jean-Christophe Balouet pour son expertise sur *Sylviornis neocaledoniae* et sur la faune de Nouvelle-Calédonie, ses anecdotes de terrain et son soutien. Je regrette qu'il ne soit plus là pour voir l'aboutissement de ce travail qu'il avait lui-même commencé en thèse.

Je souhaite remercier Mathilde Bouchet pour sa disponibilité, et pour l'apprentissage dont j'ai pu bénéficier à l'utilisation d'un microtomographe à rayon X ; Nicolas Rinder pour son aide lors des impressions en 3D de mes spécimens ; et plus particulièrement Céline Salaviale pour m'avoir formée à la segmentation, pour toutes nos grandes discussions pendant que les ordinateurs « ramaient », pour sa patience avec mes galères informatiques et surtout pour sa bonne humeur et son amitié.

Je remercie également les membres qui ont composé mon comité de suivi de thèse : Cyril Charles, Gilles Escarguel, Jérémy Martin, Frédéric Quilvéré, pour leurs conseils, critiques et bienveillance tout au long de cette thèse.

Je souhaite présenter mes vifs remerciements à Sophie Cersoy et Séverine Zirah pour leur aide et expertise pour le volet paléoprotéomiques. Votre gentillesse et votre disponibilité malgré les difficultés à mettre en places les différentes analyses, m'ont permis de me familiariser avec ces méthodes dans des conditions optimales. Je tiens à remercier également Morgane Olliver pour ses conseils et son implication dans ce projet.

Je remercie également sincèrement toutes les personnes qui ont participé au volet isotopie de cette thèse : Romain Amiot, Thibault Clauzel, François Fourrel et Christophe Lecuyer. Merci pour l'apprentissage dont j'ai pu bénéficier à vos côtés, pour la réalisation de mes différentes analyses malgré le contexte sanitaire particulier et pour votre soutien.

Je tiens à remercier sincèrement les directeurs de l'atelier d'iconographie scientifique du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris : Didier Geffard-Kuriyama et Jean-François Dejouannet, pour le prêt de la chambre claire mais également pour tout ce qu'ils m'ont appris en dessin scientifique, leurs conseils et leur incroyable gentillesse.

Je remercie en outre Bertrand Loyer et toute l'équipe de réalisation de Saint Thomas Production pour m'avoir donné l'opportunité de participer à un documentaire sur les oiseaux géants disparus et également pour toute leur aide technique et les différentes discussions autour de la reconstitution du Sylviornis. Merci de redonner à vie à cet oiseau.

Je remercie de tout cœur Romain Amiot et Gilles Cuny pour leur soutien indéfectible, leurs conseils avisés et d'avoir contribué à ma maturation de jeune chercheuse et d'adulte. Vous avez su me soutenir dans les moments de doutes et difficiles mais vous également participez à faire de cette thèse une expérience riche en bonne humeur.

Je ne saurais oublier mes camarades de pause Yohan Pochat-Cottilloux, Vincent Luccisano, Thomas Letulle, Jeanne Rolland-Guillard, Eve Poulallion, Hugo Bert avec qui j'ai pu râler en toute impunité, passer des bons moments remplis de rire et vacherie. Merci d'avoir supporté mon caractère et pour votre présence et soutiens.

A tous mes ami(e)s Aurélia, Camille, Clara, Charlène, Emy, Fanny, Florent, Florian, Hugo, Laurie, Loan, Maëva, Mayrone, Mebareck, Michel, Maëlys, Pierre-Jean, Samuel et

Xavier je ne saurais comment vous remercier assez pour tout ce que vous m'avez apporté durant cette thèse. Merci de m'avoir soutenue et encouragé dans toutes mes prise de décisions, certains depuis plus 10 ou 20 ans, d'avoir toujours été présents dans les bons comme les mauvais moments.

A Arnould, merci pour tout ! Te rencontrer m'a tellement apporté, tu m'as soutenue et encouragé lorsque ça n'allait pas. Tu es le roi des commérages et des photomontages de légendes. J'ai la chance d'être ton amie et j'espère te rendre la pareille.

Thibault, mon grand coup de foudre amical, tu as toujours été là, que ce soit pour monter des plans diaboliques, pour me soutenir dans les moments difficiles, pour m'emmener barboter à la piscine, ou encore me laisser squatter chez toi. Je ne te le dis surement pas assez mais tu es exceptionnel (et plus gras comme un loukoum, je sais moi aussi je t'aime). Merci d'avoir été mon confident et de faire de moi une meilleure personne.

Nicolas, cela fait maintenant de nombreuses années que tu es à mes côtés. Entre nous c'est vacheries, rigolade, soutiens et surtout une magnifique amitié. Tes râleries, tes petits pics et tes bouderies ne sont que des façades cachant une immense gentillesse et un énorme cœur. Je ne pourrais jamais assez te remercier d'avoir été là comme tu l'as été dans tous les étapes de ma vie, me poussant à toujours donner le meilleur de moi-même.

Nat, je ne sais même pas par où commencer. Tes conseils, tes critiques, tes encouragements et ton soutien sans faille m'accompagne depuis de nombreuses années. Je te l'ai déjà dit mais j'admire le panache avec lequel tu vis ta vie. Merci de m'avoir rassurée dans les moments de doutes, de m'avoir aidé à grandir et surtout d'avoir été à mes côtés que ce soit pour rire ou pour pleurer.

A Emilie, Milie je finis cette thèse sur nos 10 ans d'amitié, si ce n'est pas beau ça ! Je ne te remercierai jamais assez pour ton amitié, tu m'as tellement apporté depuis toutes ces années. Tu me connais sûrement mieux que moi-même maintenant. A nos histoires passées, présentes et futures. Merci d'avoir toujours été là et de m'accompagner sans retenue dans tous mes projets.

Enfin je veux dire à ma famille combien leur présence, leur soutien et leurs encouragements ont été salvateurs. Sans vous je n'y serais jamais arrivée. Vous êtes mon roc et je vous dois tant.

A mes parents, merci pour tous les sacrifices que vous avez fait pour nous, pour que l'on puisse avoir l'avenir dont on rêve. Merci de nous avoir toujours poussés et soutenus dans tous nos projets. Merci de nous avoir donnés cette famille si chère à nos yeux. Vous nous avez tant donnés et j'espère ici pouvoir vous le rendre un petit peu. A mon père, cet ours papa-poule. Tu m'as appris à m'affirmer, à faire de mon mieux et l'amour du travail bien fait. A ma mère, cette femme de cœur. Tu m'as appris à transmettre, à être indulgente et fière de moi.

A mes frère et sœurs et Éléonore, merci de faire de ma vie une si belle aventure. Vous êtes ma fierté et sans aucun doute la prunelle de mes yeux. A mon frère Thomas, je t'admire pour ta ténacité et ton parcours, merci de m'avoir inspiré, j'ai probablement inconsciemment suivi tes premières traces dans le monde de la science. A ma grande sœur Clémence, ton courage et ta persévérance seront toujours tes plus belles qualités, de nous tous c'est toi la bosseuse de la famille, merci d'être un bel exemple à suivre. A ma petite sœur Camille, j'admire ton franc parler et ton perfectionnisme, même si ça ne plaît pas à tout le monde. Merci d'avoir égaillé mes soirées avec tes chansonnettes incessantes et d'être cette boule d'énergie sur qui on peut compter.

A mes grands-parents, merci d'avoir été tant présents dans nos vies. Vous m'avez appris tant de choses, c'est avec vous que j'ai fait mes premières expériences scientifiques, que j'ai trouvé mes premiers fossiles. Vous m'avez fait découvrir la nature et la science et vous avez su alimenter ma curiosité naturelle au monde qui m'entoure. Je n'aurais pas la chance de vous remercier pour m'avoir soutenue dans ce tout ce que j'ai entrepris. Vous étiez là quand tout à commencer alors elle est pour vous cette thèse !

A mes grands -parents.



# TABLE DES MATIERES

Résumé .....	3
Abstract.....	4
Remerciements.....	5
<b>Partie 1 L'état de l'art.....</b>	<b>13</b>
A . Introduction.....	14
1. La Nouvelle-Calédonie .....	14
1.1. Un biote singulier .....	15
1.2. Des taxons iconiques.....	16
2. Légendes kanak et découverte.....	17
3. Les gisements paléontologiques.....	20
3.1. Kanumera, Île des Pins .....	21
3.2. Les grottes de Pindai, Grande Terre .....	23
3.3. Les grottes de Gilles, Grande Terre.....	26
B . Problématique.....	28
<b>Partie 2 Les indices morphologiques .....</b>	<b>29</b>
A . Classification.....	30
1. Introduction.....	30
2. Description générale .....	33
3. Phylogénie .....	36
B .Morphologie crânienne.....	37
1. Création d'un crâne composite .....	37
2. Un bec unique .....	40
2.1. Articulation crâniorostrale .....	41

2.2.	Système ligamentaire et vasculaire .....	44
2.3.	Musculature et morphologie du bec .....	46
2.4.	Rhamphothèque et ornement osseux .....	49
C.	Paléoécologie et Paléobiologie .....	53
1.	Endocrâne <i>vs</i> Masse corporelle.....	53
<b>Papier 1</b>	.....	<b>57</b>
<b>Partie 3 Indices géochimiques</b>	.....	<b>110</b>
A.	Concepts de géochimie isotopique .....	111
1.	Les isotopes.....	111
2.	Rapport isotopique et procédé de fractionnement isotopique .....	111
3.	Les standards .....	112
3.1.	Oxygène .....	112
3.2.	Carbone .....	112
3.3.	Azote .....	113
3.4.	Soufre.....	113
B.	Tissu biologique étudié : l'os .....	114
1.	Fraction minérale.....	114
2.	Fraction organique.....	115
3.	Diagénèse .....	116
4.	Stratégie d'échantillonnage .....	117
5.	Techniques d'analyses.....	119
C.	Géochimie de Nouvelle-Calédonie : reconstruction paléoclimatique.....	119
1.	Les isotopes de l'oxygène.....	119
1.1.	Le cycle de l'eau et composition isotopique de l'océan.....	119
1.2.	Facteurs géographiques et climatiques influant le $\delta^{18}\text{O}$ des précipitations.....	121
1.3.	Facteurs biologiques influant le $\delta^{18}\text{O}$ des organismes vivants.....	122
2.	Isotopes du carbone : $\delta^{13}\text{C}$ .....	125

2.1.	Le cycle du carbone .....	126
2.2.	Plantes en C <sub>3</sub> vs plantes en C <sub>4</sub> .....	127
2.3.	Paramètres environnementaux influant sur le δ <sup>13</sup> C des organismes .....	128
2.4.	Alimentation et niveau trophique.....	129
3.	Isotopes de l'azote .....	131
3.1.	Le cycle de l'azote.....	131
3.2.	Indicateur de niveau trophique .....	132
4.	Isotopes du soufre .....	134
5.	Résultats .....	134
6.	Discussion .....	136
<b>Partie 4 Indices paléoprotéomiques .....</b>		<b>143</b>
A.	Introduction.....	144
B.	Caractérisation des protéines anciennes .....	145
1.	Introduction.....	145
2.	Collagène de type I : Structure et fonction .....	145
C.	Matériel étudié.....	150
D.	Techniques d'analyses.....	151
1.	Préservation des échantillons.....	151
2.	Protocole « doux » .....	152
3.	Méthode d'analyse des données .....	153
E.	Résultats.....	155
1.	Recherche ciblée de peptides taxonomiques.....	155
2.	Recherche de peptides taxonomiques non ciblés .....	155
F.	Discussion.....	159
1.	Préservation des échantillons.....	159
2.	Combinaison des approches ciblées et non ciblées en paléoprotéomique.....	159

3.	Caractérisation au niveau de la famille.....	160
4.	Perspectives pour la phylogénie de <i>S. neocaledoniae</i> .....	161
	Références.....	165
	Table des figures.....	190
	Table des tableaux.....	195
	Annexes.....	196

# PARTIE 1

## L'ETAT DE L'ART



« La Nouvelle-Calédonie manque [...] d'oiseaux incapables de voler » est le constat fait par Darlington (1957) dans son livre sur la distribution géographiques des animaux. Effectivement, l'évolution aviaire sur les îles s'est souvent traduite par l'apparition de grandes formes inaptes au vol chez différents groupes (ex. Balouet, 1984) comme les moas (Dinornithiformes) de Nouvelle-Zélande (Worthy et Holdaway, 2002), les oiseaux-éléphants (Aepyornithidae) de Madagascar (Hansford et Turvey, 2018), les moa-nalos (Anatidae) à Hawaï (Olson et James, 1991), le dodo (Columbidae) de l'île Maurice (Livezey, 1993), et bien d'autres. La biodiversité de la Nouvelle-Calédonie a depuis produit un véritable cabinet de curiosité. Depuis le constat de Darlington en 1957, la paléofaune de l'Holocène a été découverte et compte des espèces terrestres très particulières. La plus iconique est un oiseau géant incapable de voler, le plus grand Galliformes qui n'ait jamais existé, *Sylviornis neocaledoniae* Poplin, 1980. Bien que connu par des milliers de fossiles (collection Balouet au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; collection à l'Institut d'Archéologie de la Nouvelle-Calédonie et du Pacifique, Nouméa), le *Sylviornis*, tel qu'il est maintenant appelé de façon vernaculaire, demeure encore très énigmatique. Véritable produit de l'évolution insulaire, il possède une histoire évolutive et ses caractéristiques (morphologiques) singulières sont encore mal comprises.

## A . Introduction

### 1. La Nouvelle-Calédonie

L'archipel de Nouvelle-Calédonie comporte actuellement la plus grande île océanique du Pacifique après la Nouvelle-Zélande. Situé en Mélanésie, dans la Mer de Corail, l'archipel comprend un ensemble de petites îles réparties autour d'une île principale : la Grande Terre (Figure 1). L'Île des Pins est située au nord-ouest et est l'île la plus proche de la Grande Terre. Au nord-est sont situées les îles Loyauté (Ouvéa, Lifou, Tiga et Maré) et au nord-ouest se situent les îles Belep. Les deux îles les plus éloignées de l'archipel, à l'ouest, forment l'archipel des îles Chesterfield et les récifs de Bellone (Figure 1). Depuis 25 Ma (Oligocène), des conditions terrestres permanentes prévalent sur la Grande Terre (Maurizot et Campbell, 2020).



Figure 1 : Carte de la Nouvelle-Calédonie représentant la Grande Terre, l'île des Pins et les îles Loyauté.

### 1.1. Un biote singulier

Les îles océaniques ont souvent été décrites comme des « laboratoires d'évolution » (Carlquist, 1965, 1974; MacArthur et Wilson, 2016; Maurizot et Campbell, 2020; Garrouste *et al.*, 2021). La Nouvelle-Calédonie, en raison de son isolement (actuellement à 1200 km à l'est de l'Australie) et de ses substrats ultramafiques (roche magmatique très pauvre en silice) répandus (Jaffré, 1980; Jaffré *et al.*, 2001; Grandcolas *et al.*, 2008; Isnard *et al.*, 2016; Maurizot et Campbell, 2020), a développé un biote unique et inhabituel. Les clades présents dont certains représentants sont rares dans le monde, font de l'archipel un « hot-spot » de la biodiversité mondiale (Myers *et al.*, 2000a; Grandcolas *et al.*, 2008; Pascal *et al.*, 2008; Kier *et al.*, 2009; Harrison et Noss, 2017; Maurizot et Campbell, 2020). Le biote moderne de l'archipel est caractérisé par une extraordinaire richesse spécifique (Myers *et al.*, 2000b; Najt et Grandcolas, 2002; Boyer *et al.*, 2010) et par l'une des proportions les plus élevées de taxons endémiques au monde, surtout compte tenu de la relative petite taille de l'archipel (Mittermeier, Werner et Lees, 1996; Kier *et al.*, 2009; Mittermeier et Rylets, 2017; Maurizot et Campbell, 2020). Pour la faune moderne, le

taux d'endémisme varie de 20 à 100% selon les grands groupes/clades, avec une moyenne de 70%. Pour la flore, il est évalué à 76% (Maurizot et Campbell, 2020). Le micro-endémisme en Nouvelle-Calédonie (endémisme à courte portée ; sur un très petit territoire) est également important et s'applique à la fois à la faune et à la flore. La faune fossile a également un endémisme significatif : 100 % pour les reptiles et 56 % pour les oiseaux (Balouet, 1991; Maurizot et Campbell, 2020).

Comparativement aux grandes masses continentales environnantes, le biote de l'archipel de la Nouvelle-Calédonie est caractérisé par une « dysharmonie » dans la répartition des taxons. Certains clades présentent une forte diversité, tandis que d'autres sont sous-représentés ou inexistantes. Tout comme la Nouvelle-Zélande, la faune native de l'archipel néocalédonien est marquée par l'absence d'amphibiens et de mammifères terrestres, à l'exception de chiroptères (Balouet, 1984, 1991; Balouet et Olson, 1989; Etersson *et al.*, 2010; Boyer *et al.*, 2010; Maurizot et Campbell, 2020). L'herpétofaune de Nouvelle-Calédonie (y compris des îles Loyauté) comprend 109 espèces de lézards endémiques dominées par des geckos (Diplodactylidae) et des scinques (Scincidae, Lygosominae) (Maurizot et Campbell, 2020). Leur micro-endémisme est prononcé, et ces lézards présentent une diversité remarquable probablement due à leur adaptation à des niches occupées « normalement » (i.e., sur les continents et les îles continentales) par d'autres vertébrés, micromammifères notamment (Grandcolas *et al.*, 2008). L'avifaune est la principale composante de la faune vivante et fossile de vertébrés la Nouvelle-Calédonie (Balouet, 1991). Enfin, autour de l'archipel de Nouvelle-Calédonie, le domaine marin abrite une plus grande richesse spécifique, mais avec un endémisme plus faible, en raison du plus grand potentiel de dispersion des espèces en haute mer (Maurizot et Campbell, 2020).

## 1.2. Des taxons iconiques

La spécificité du biote de l'archipel peut être illustrée par quelques taxons particuliers dont certains sont emblématiques du pays (Fig. 9). Les Araucariaceae (Gymnospermes), présents dans l'hémisphère sud d'origine gondwaniennne (Rothwell et al. 2012), sont représentés par : *Araucaria*, *Agathis* et le genre monospécifique *Wollemia* (*W. noibilis*). Sur les 19 espèces d'*Araucaria* connues dans le monde, 13 sont endémiques à la Nouvelle-Calédonie et forment un groupe monophylétique (Setoguchi *et al.*, 1998). *Araucaria columnaris*, endémique de la Nouvelle-Calédonie, arbre magnifique pouvant atteindre 60 m de hauteur figure sur le blason officiel du gouvernement de Nouvelle-Calédonie. Un autre emblème de l'Archipel est le cagou (*Rhynochetos jubatus*), oiseau non-volant, en voie de disparition, vivant dans les zones forestières et seul



représentent actuel de la clade endémique des Rhynochetidae (Letocart et Salas, 1997), et taxon frère d'*Eurypyga* (Eurypygidae) le Caurale soleil, d'Amérique du Sud (Kuhl *et al.*, 2021), suggérant une origine commune très lointaine et remontant à l'éclatement du Gondwana.

Un cagou fossile (*Rhynochetos orarius*, Holocène) a été découvert en Nouvelle-Calédonie : il est plus grand que le cagou actuel et avec une répartition plus large sur l'île. Cette diminution de taille et de l'habitat du cagou actuel, s'il s'agit de la même lignée que *R. orarius*, serait une réponse au stress provoqué par la présence humaine (Theuerkauf et Gula, 2018). La paléofaune de Nouvelle-Calédonie compte aussi le crocodile *Mekosuchus inexpectatus* (Balouet, 1984, 1991; Balouet et Buffetaut, 1987; Holt *et al.*, 2007), probablement terrestre, qui a été découvert dans les gisements de Pindaï (Grande Terre, voir partie 1, section 3). La tortue fossile *Meiolania mackayi* (Etersson, 1925; Gaffney et Balouet, 1984) a été découverte dans les sédiments des grottes de Tiga, de Walpole et de Pindaï. *Meiolania* est un genre éteint, avec de nombreuses protubérances en forme de boutons et de cornes sur le crâne. Enfin, *S. neocaledoniae* (communément appelé le Sylviornis) demeure l'espèce de galliformes remarquable de cette faune fossile car géante et non-volante (Poplin, 1980; Poplin, Mourer-Chauviré et Evin, 1983; Balouet, 1984, 1991; Poplin et Mourer-Chauviré, 1985; Mourer-Chauviré et Balouet, 2005; Etersson *et al.*, 2010; Worthy *et al.*, 2016). Cet oiseau iconique de la tradition orale kanak est le sujet de cette thèse.

## 2. Légendes kanak et découverte

Les récits traditionnels du peuple kanak sont une source inestimable de contes empreints d'une certaine vérité, où les mythes et la paléontologie se trouvent entremêlés (Dubois, 1976). De nombreuses légendes ou animaux mythologiques prennent leurs origines dans le registre fossile. Ces histoires, découlant des traditions orales de nombreux peuples du Pacifique, peuvent rapporter des faits et des coexistences vieux de plusieurs siècles (Garanger, 1972; Kirch, 2018). Le Sylviornis est à la fois une créature de légende et un oiseau éteint, sujet de nombreuses recherches scientifiques (e.g., Poplin, 1980; Poplin et Mourer-Chauviré, 1985; Mourer-Chauviré et Balouet, 2005; Worthy *et al.*, 2016, 2017).

Le Sylviornis, espèce fossile emblématique de Nouvelle-Calédonie fait partie intégrante du paysage ethnique d'archipel. Son importance dans le patrimoine culturel kanak est liée à deux légendes de tradition orale, dont l'une d'elle l'élève au rang de divinité requérant sacrifices et devenant un ancien symbole distinctif des grandes chefferies (Griscelli, 1976). La découverte du Sylviornis est liée à l'évocation d'une de ces légendes lors d'une mission linguistique et

ethnologique réalisée par le père Marie-Joseph Dubois en septembre 1974 (Dubois, 1976), en Nouvelle-Calédonie. De nombreuses découvertes en résultèrent, une en particulier permis la première description anatomique du *Sylviornis*. Il s'agit d'une légende dite « des ossements d'Urè » tentant d'expliquer l'accumulation de vieux ossements dans des puits coraliens de l'Île des Pins. Cette légende racontée par les Kuniés (habitants de l'Île des Pins) a été transcrite par Dubois (1976) :

*Dans la région de Kaa, à Kiiivü, au pied du pic de Nga /Kô Ngââ/, vit la sœur de Kukwiede, le dieu yacè du sommet du pic. Elle a un nombre variable de garçons selon les récitants. Ils oublient de donner le présent de leur pêche à leur oncle maternel. Ils partent à la pêche suivant un itinéraire précis qui les conduit à Kanumera et Urè. Leur oncle, pour les punir, a attaché un chapelet de poissons à une branche au-dessus d'un trou qui traverse la falaise haute de sept mètres pour aboutir dans la profonde encoche du rivage. Celle-ci retient des flaques d'eau, wönu, faisant miroir à marée basse. L'oncle s'installe en bas sous l'encoche. Les jeunes gens le voient. Ils n'osent le rencontrer et passent par le sommet de la falaise. L'ainé arrive au trou, voit en bas l'image des poissons qu'il prend pour des poissons réels. Il dit : « Ils sont à moi », plonge et se fracasse sur le sol de l'encoche. Et c'est le tour des tous les garçons à l'exception du plus jeune qui est resté avec sa mère. Comme ils ne reviennent pas, celle-ci l'a envoyé à leur recherche. Il les trouve étendus morts en attendant qu'ils ressuscitent.*

Les autochtones attribuaient ces anciens ossements à leurs ancêtres. Les Kwate (habitants d'Urè) cassaient les os pointant dans la falaise corallienne, pour punir leurs ancêtres d'une pêche bredouille. L'abondance (apparente) de ces ossements incrustés dans la roche a donc diminué au cours des années. Selon la propriétaire (Mme Christine Kouathé) du terrain de ce puit sacré, la légende aurait été inventée il y a 70 ans par son oncle, lorsqu'il a lui-même découvert ces ossements (Balouet, 1984). Après avoir récolté le maximum d'ossement, avec la permission des « maîtres du pays », le père Dubois les a fait examiner par François Poplin, du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris. Ce dernier a dégagé les os de leur gangue rocheuse formée d'un corail redissout (M.J. Dubois, 1976; Balouet, 1984), et a reconstitué un fragment de fémur, la région distale d'un tibia et une première phalange (Figure 2) (Dubois, 1976; Balouet, 1984). F. Poplin (1980) a assigné ces spécimens holotypiques et paratypiques (respectivement n° 1979-109, n°1979-110 et n°1976-241) à un ratite géant qu'il a nommé: *Sylviornis neocaledoniae* (du latin *silva* : « bois », « la forêt », du grec *ορνις* [ornis], « oiseau » et du nom de la Nouvelle-Calédonie), comme un jeu de mots en l'honneur de son découvreur, le père Dubois.

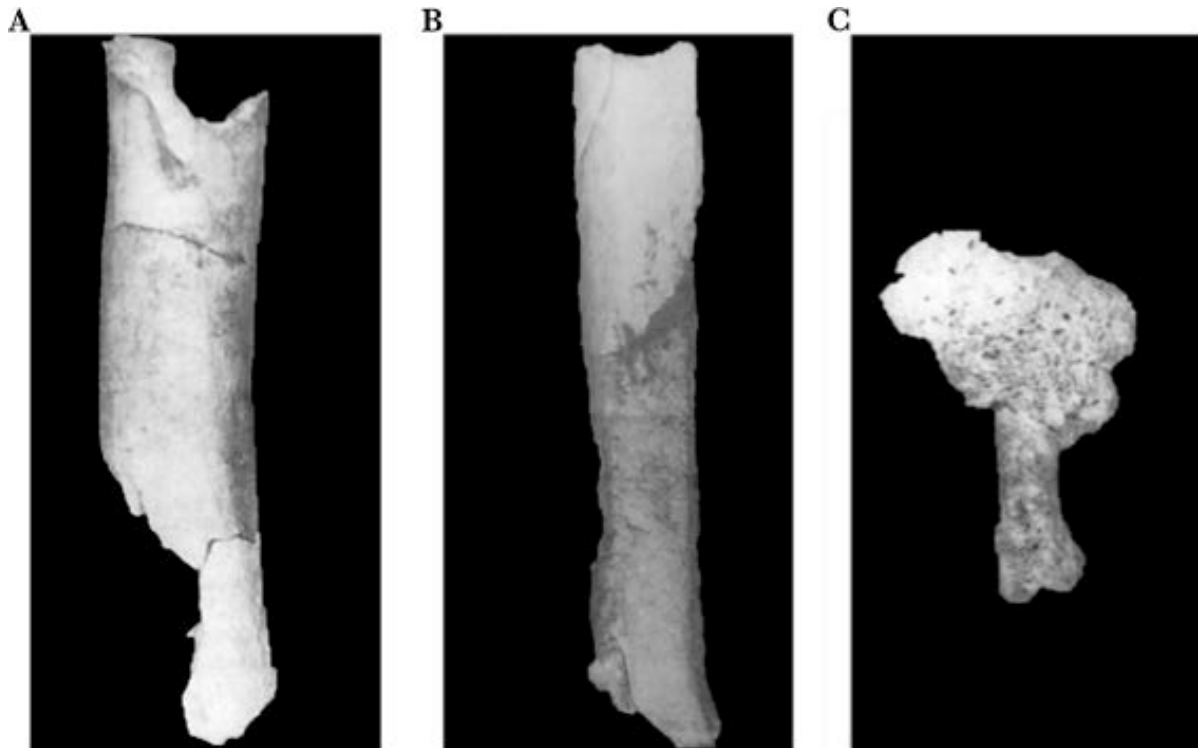


Figure 2 : Premiers spécimens de *Sylviornis neocaledoniae* décrits par F. Poplin (1980). (A) Un fragment de fémur, n° 1979-109 (paratype) ; (B) la région distale d'un tibia, n°1979-110 (paratype) et (C) une première phalange de la patte respectivement, n°1976-241 (holotype). Photographie d'après Poplin (1980, p1).

Dès la première description de *S. neocaledoniae* (Poplin, 1980), cet oiseau géant a été assimilé et a donné une dimension réelle à un oiseau mythologique kanak nommé le Du. Griscelli (1976) est le premier à en faire une description écrite :

*Un oiseau géant, inapte au vol, pondant un œuf unique qui mettrait quatre mois à éclore (de novembre à avril), ne le couvant pas, se déplaçant au sol très vite, les ailes déployées, au plumage rouge et avec ce que nous traduisons par heaume ou casque (Ghi = corne, huppe).*

Cette description a donné lieu à la première représentation du Du ou du *Sylviornis* (Figure 3). En dehors de cette description factuelle, il existe une autre version, à Houaïlou (Grande Terre). Cette dernière est traduite ainsi :

*Ils font un œuf sur un lézard gîté au creux d'un banyan, puis s'en vont et laissent au lézard le soin de le couvrir quatre mois et de briser l'œuf avec sa mâchoire. [...] Il semble que le Du ait sur la tête une sorte de casque osseux solide, en forme d'étoile : le mot Ghi désigne ce heaume (Griscelli, 1976).*

La tradition orale prête à cet oiseau un caractère agressif, symbolisé par des rites totémiques et du cannibalisme. Le sacrifice supposait deux instruments : une hache casse-tête en forme de heaume (Ghi) et les os des pattes pour dépecer (Griscelli, 1976). La présence d'une version de cette légende sur la Grande Terre laisse supposer que le *Sylviornis* n'évoluait pas seulement sur l'Île des Pins, mais également sur la Grande Terre.



Figure 3 : Première représentation de *S. neocaledoniae* avec un homme Lapita, à partir de la description du « Du ». Peinture d'André Duivon à la gouache, 1984.

### 3. Les gisements paléontologiques

Curieusement, les découvertes paléontologiques datant de l'Holocène restent relativement récentes, et n'ont réellement débutées qu'avec la découverte fortuite du premier gisement de *S. neocaledoniae* (Balouet, 1984), par le père Dubois. Ces découvertes montrent une faune fossile néocalédonienne beaucoup plus riche et avec beaucoup plus d'espèces particulières qu'actuellement (Balouet et Olson, 1989).

### 3.1. Kanumera, Île des Pins

Le premier gisement, découvert par le père Dubois, est situé sur l'Île des Pins, près de la baie de Kanumera, au lieu-dit d'Urè. Il est considéré de nos jours comme un puit sacré, lié à la légende. Six autres puits ont été découverts à proximité au cours des fouilles paléontologiques dirigées par F. Poplin en 1980 et 1981 (Figure 4) (Balouet, 1984; Poplin et Mourer-Chauviré, 1985).

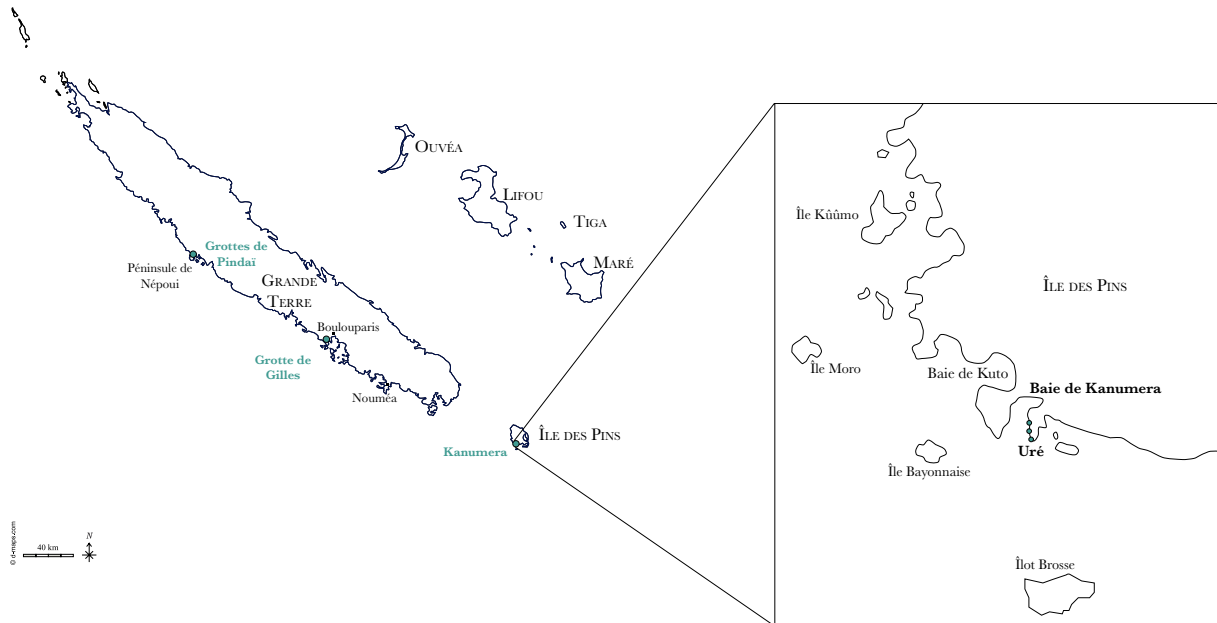


Figure 4 : Carte représentant les différents sites fossilifères de l'Holocène en Nouvelle-Calédonie (en bleu). Localisation des différents puits fossilifères dans la baie de Kanumera sur l'Île des Pins. D'après Balouet (1984)

Les gisements de Kanumera sont le résultat de remplissage bréchifié de puits d'un à deux mètres de diamètre pour sept à huit de profondeur. Ces puits, naturellement creusés dans la barrière corallienne surélevée lors de la dernière surrection il y a 180 000 ans (Launay et Récy, 1971; Balouet, 1984), présentent un remplissage karstique composé de débris de corail pris dans un ciment calcaire. Selon Poplin et Mourer-Chauviré (1985) le creusement de ces puits est intrinsèque au calcaire corallien érodé par l'océan depuis la surélévation du platier (Figure 5).

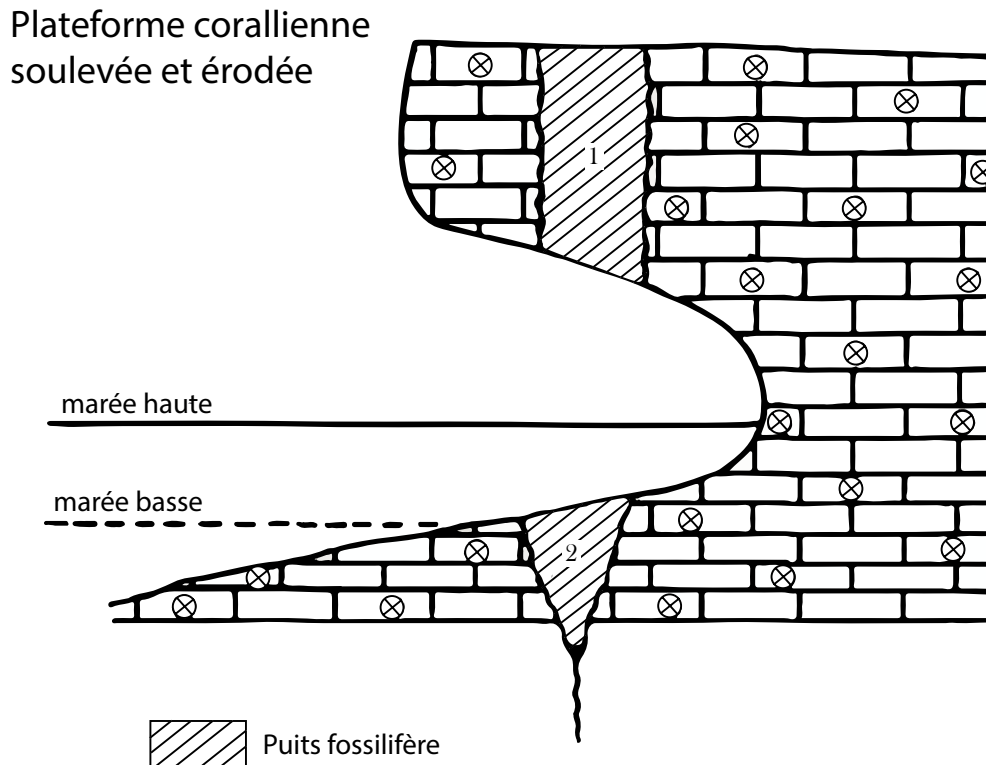


Figure 5 : Schéma de la position des puits fossilifères. D'après Poplin & Mourer-Chauviré(1985).

Toutes les cavités fossilifères semblent présenter un état de conservation des ossements similaire. Les os sont brisés et légèrement disloqués, et l'ont été à l'état fossile (Poplin et Mourer-Chauviré, 1985). Ces observations indiquent un tassement, subie par les os fossiles dans une roche meuble, avec une bréchification concomitante ou postérieure (Poplin et Mourer-Chauviré, 1985). Ces cavités fossilifères résultent de la chute d'organismes entier dans un puits au moment de son remplissage, et non de l'introduction pièce à pièce dans la cavité (Dubois, 1976; Balouet, 1984; Poplin et Mourer-Chauviré, 1985). Les ossements de *S. neocaledoniae* du puits sacré ont été datés à  $3470 \pm 200$  BP (Ly 2862) (Poplin, Mourer-Chauviré et Evin, 1983; Balouet, 1984; Poplin et Mourer-Chauviré, 1985). Cette datation au carbone 14 sur le collagène de l'os de *S. neocaledoniae* confirme l'hypothèse de F. Poplin (1980) selon laquelle les premiers habitants de l'Île des Pins étaient contemporain du *Sylviornis*. L'étude des restes subfossile de *S. neocaledoniae* de Kanumera a été réalisé par F. Poplin en collaboration avec Cécile Mourer-Chauviré (Figure 6).



Figure 6 : Photographie lors de la réception du Père J. M. Dubois (à droite) à l'Académie des Sciences d'Outre-Mer (date inconnue), avec C. Mourer-Chauviré (au centre) et F. Poplin (à gauche).

De par leurs conditions de préservations, les organismes fossiles du site de Kanumera sont peu diversifiés ; seules six espèces de grands oiseaux sont représentées (*S. neocaledoniae*, *Gallirallus lafresnayanus*, *Rhynchotos orarius*, *Porphyrio kukweidei*, *Megapodius molistructor* et *Turnix novaecaledoniae*) et une espèce de crocodile terrestre (*Mekosuchus inexpectatus*) (Balouet, 1984; Balouet et Olson, 1989). Aucune de ces espèces n'a jamais été observées historiquement sur l'Île des Pins et six des sept espèces sont éteintes (seule *T. novaecaledoniae* est une espèce actuelle). L'Île des Pins a probablement été séparée de la Grande Terre depuis les 10 000 à 20 000 dernières années. Il n'existe aucune preuve que les oiseaux de l'Île des Pins se soient différenciés de ceux de la Grande Terre (Balouet, 1984; Balouet et Olson, 1989).

### 3.2. Les grottes de Pindaï, Grande Terre

Les six grottes du complexe de Pindaï se trouvent à proximité de la falaise de calcaire corallien surélevée à environ 5 m à la pointe de la mer de la péninsule de Népoui sur la côte nord-ouest de Grande Terre (Figure 7) (Balouet, 1984; Balouet et Olson, 1989; Etersson *et al.*, 2010; Worthy *et al.*, 2016). La grotte A est située à 21° 21' 005" S, 164° 57' 47.8" E ; la grotte B à 21° 21' 005" S, 164° 57' 50.5" E ; et la grotte F à 21° 21' 003" S, 164° 57' 52.9" E (Etersson *et al.*, 2010; Worthy



*et al.*, 2016). La grotte C est reliée sous terre à la grotte A, et les entrées des grottes D et E se trouvent à environ 100 m à l'ouest de la grotte C (Etersson *et al.*, 2010). Les dépôts sédimentaires sont principalement constitués d'argile magnésienne, de phosphate avec plusieurs couches intercalées de gypse (déposé lors des périodes sèches).

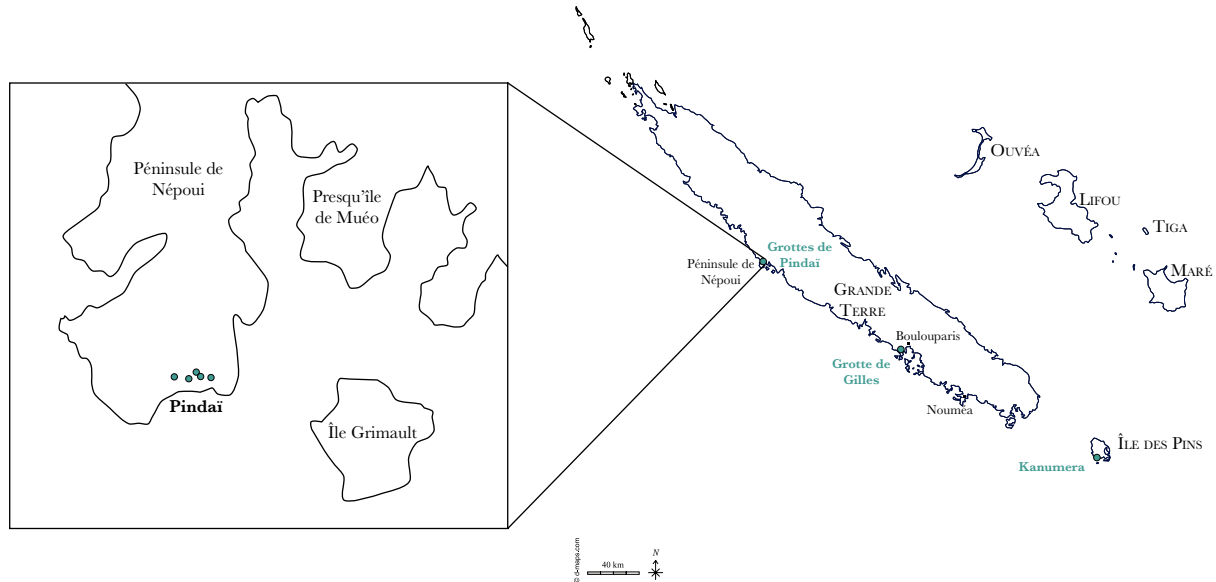


Figure 7 : Carte représentant les différents sites fossilifères de l'Holocène en Nouvelle-Calédonie (en bleu). Localisation des différentes grottes fossilifères de Pindai, sur la Grande Terre. D'après Balouet (1984)

Le contenu paléontologique très riche de ces grottes a été découvert lors de campagnes de fouilles réalisées par Jean-Christophe Balouet lors de sa thèse, de 1983 à 1986 (Figure 8), avec la collaboration de P. R. Millener, Y. Letocart, F. Hannecart et L. Ginsburg (Balouet, 1984; Balouet et Olson, 1989). Ces fouilles ont permis d'excaver des milliers d'éléments osseux fossiles dont plus de 5 000 appartenant à *S. neocaledoniae* (collection Balouet au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris). D'autres fouilles ont succédé, notamment celles dirigées par Trevor Worthy en 2003 (Balouet et Olson, 1989; Etersson *et al.*, 2010; Worthy *et al.*, 2016), durant lesquelles plus d'un millier d'éléments osseux de *S. neocaledoniae* ont été excavés (collection de l'Institut d'Archéologie de la Nouvelle-Calédonie et du Pacifique à Nouméa). Les accumulations de fossiles ont été retrouvées près des exutoires, maintenant remplis de sédiments non stratifiés. Les ossements sont répartis entre la surface et 1,50 m de profondeur. Oiseaux, reptiles et chiroptères très abondants dans ce gisement composent la paléofaune de l'Holocène de Nouvelle-Calédonie, avant l'arrivée de l'Homme. Le *Sylviornis* est l'espèce la plus représentée dans le gisement de Pindai.





Figure 8 : Jean-Christophe Balouet lors d'une de ces missions de terrain en Nouvelle-Calédonie dans les années 1980 (date exacte inconnue).

La découverte, à l'extrémité de la péninsule de Népoui de tessons de Lapita (culture archéologique ancienne d'Océanie) montre une occupation par des humains à diverses périodes au cours des 2800 dernières années, dans la région de Pindai (Set, Bolé et Ouetcho, 1996, 2003; Etersson *et al.*, 2010). Balouet (1984) et Balouet & Olson (1989), déterminent un âge radiocarbone indirect pour *S. neocaledoniae* de 1730-1380 calBP (Tableau 1), en faisant une mesure sur un morceau de charbon associé à des ossements de *S. neocaledoniae*. Anderson *et al.* (2010) datent 17 ossements de *S. neocaledoniae*, afin de préciser sa distribution temporelle. Seuls trois des ossements (Wk-14301, Wk-14302, Wk-14089) donnent un résultat : leur tranche d'âge après calibration (voir Etersson *et al.*, 2010) est de 5590 calBP à 2790 calBP (Tableau 1). Au regard de ces trois datations directes, la datation indirecte sur le charbon (Balouet, 1984; Balouet et Olson, 1989) ne sera pas considérée.

Tableau 1 : Détermination radiocarbone de l'âge de *S. neocaledoniae*, à Pindaï, en Nouvelle-Calédonie. <sup>1</sup> (Etersson et al., 2010) ; <sup>2</sup> (Balouet, 1984; Balouet et Olson, 1989).

Numéro d'échantillon	Matériel	Provenance	Âge calibré (Cal range (95,4%) AD)
Wk-14301 <sup>1</sup>	<i>S. neocaledoniae</i> (phalange)	Cave A (50-55 cm)	4850-4750, 4700-4250 BP
Wk-14302 <sup>1</sup>	<i>S. neocaledoniae</i> (pelvis)	Cave A (60-65 cm)	5590-5410, 5490-5310 BP
Wk-14089 <sup>1</sup>	<i>S. neocaledoniae</i> (fémur)	Cave A (85-90 cm)	3070-2790 BP
Gif-6341 <sup>2</sup>	Charbon associé avec des os de <i>S. neocaledoniae</i>	50 cm	1730-1380 BP

Les trois datations directes indiquent que *S. neocaledoniae* a survécu jusqu'à la fin de l'Holocène et aurait disparu peu après le début de l'occupation humaine de la Nouvelle-Calédonie (Set, Bolé et Ouetcho, 1996; Etersson *et al.*, 2010; Maurizot et Campbell, 2020).

### 3.3. Les grottes de Gilles, Grande Terre

Les grottes de Gilles, situées à environ 5 km au sud-ouest de Boulouparis sur la Grande Terre (Figure 9) (Balouet et Olson, 1989), sont connues depuis plus de 50 ans pour leurs contenus en phosphates (extraction minière). Cependant, tout comme les grottes de Pindaï, leur contenu paléontologique n'est connu que depuis 1983 grâce à J-C. Balouet qui a collecté du matériel en collaboration avec P.R. Millener et Y. Letaocart. Trois de ces grottes ont un intérêt paléontologique (Balouet, 1984).

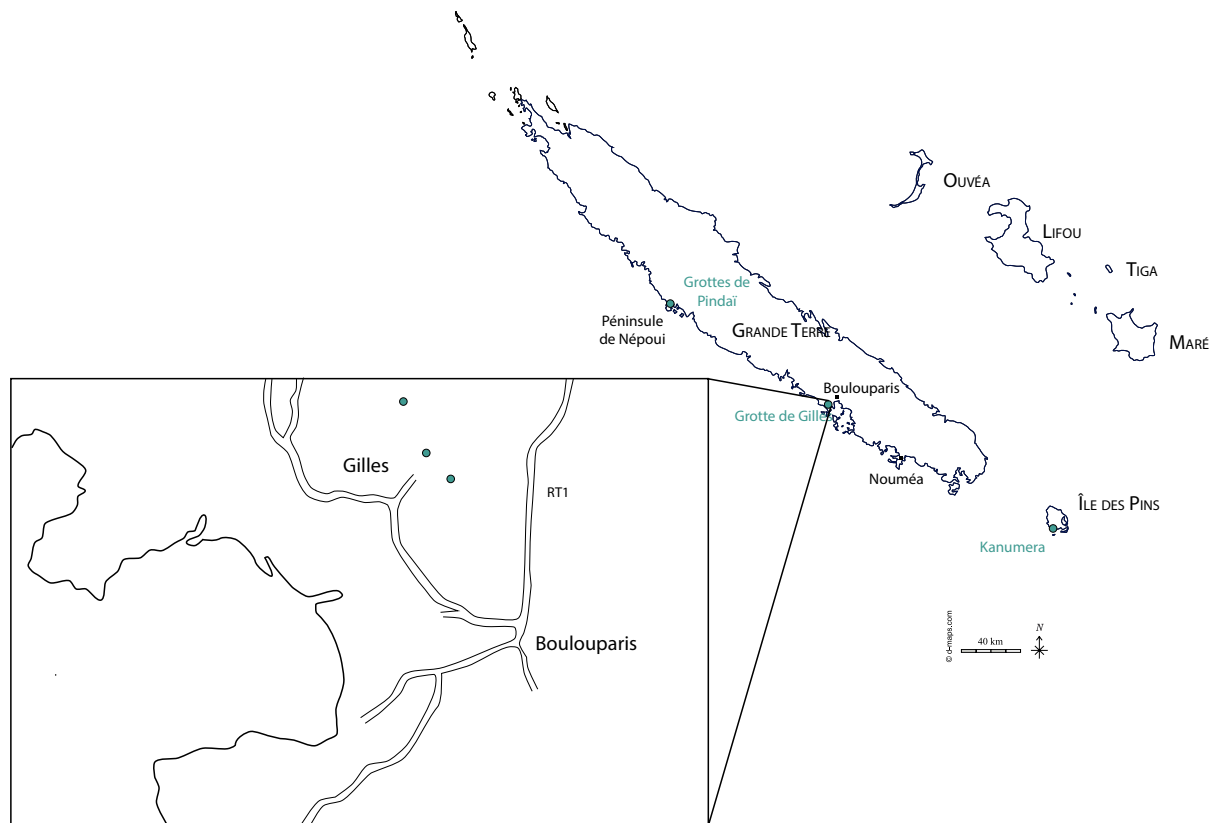


Figure 9 : Carte représentant les différents sites fossilifères de l'Holocène en Nouvelle-Calédonie (en bleu). Localisation des différentes grottes fossilifères de Gilles, sur la Grande Terre. D'après Balouet (1984)

- La grotte principale est une concession minière d'extraction de phosphates. D'une superficie de 400 m<sup>2</sup>, les dépôts de phosphates, résultant de l'accumulation de guano de chauve-souris, peuvent atteindre huit mètres de profondeur (Balouet, 1984; Balouet et Olson, 1989). Leur biostratigraphie permet de mettre en avant deux niveaux distinct : le niveau supérieur a une surabondance en rats (*Rattus norvegicus*, *Rattus exulans* et *Rattus rattus*). Ces rongeurs sont des commensaux de l'Homme et les dépôts sus-jacents sont donc considérés comme postérieurs à l'arrivée de l'Homme en Nouvelle-Calédonie (Balouet, 1984; Balouet et Olson, 1989). De plus, le type principal d'accumulation des fossiles, dans la couche supérieure, est sous forme de pelote de réjection de l'effraie des clochers (*Tyto alba*). Les niveaux sous-jacents (inférieurs) ont deux types d'apports distincts qui ont présidé à la présence d'ossements de vertébrés dans cette grotte : la chute de gros vertébrés et les pelotes de déjections de rapaces. Ces pelotes contiennent des ossements abondants de Geckonidae et de Sincidae (Balouet, 1984). *S. neocaledoniae* est l'espèce la plus abondante dans les niveaux inférieurs (Balouet et Olson, 1989).

- La grotte des Fours, nommée ainsi pour sa proximité avec les fours à chaux utilisant les calcaires de cette grotte il y a un peu moins d'un siècle, comporte de nombreux niveaux de cendres, indiquant que l'Homme l'a utilisée comme abri (Balouet, 1984). Cette grotte

fossilifère, a été remaniée par les eaux souterraines, rendant toute datation difficile, voire impossible (Balouet, 1984). *S. neocaledoniae* est l'espèce prédominante dans cette grotte et pratiquement la seule présente (Balouet et Olson, 1989).

- La grotte Compin, du nom de son découvreur, contient d'importante quantité de guano de chauve-souris et de martinet. L'accumulation de fossiles est principalement due à des pelotes de réjection de rapaces, notamment *T. alba* (Balouet, 1984).

Aucune des trois grottes fossilifères de Gilles n'a été datées radio-chronologiquement.

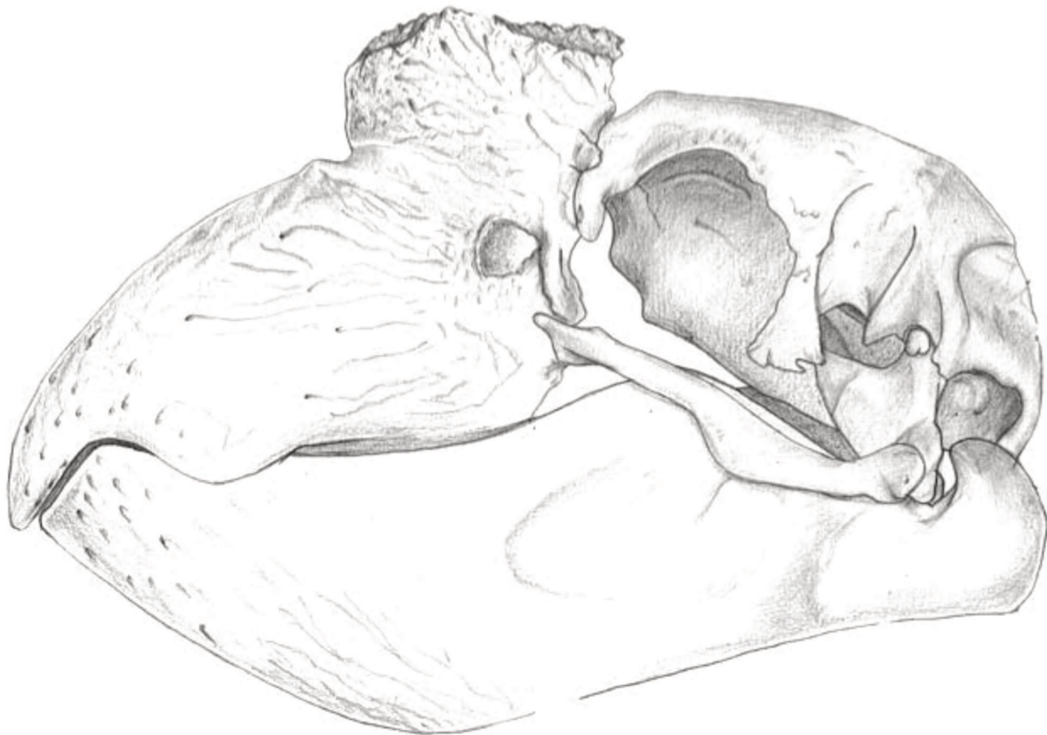
## B . Problématique

*Sylviornis neocaledoniae* peut être décrit comme le plus grand Galliformes actuel ou fossile. C'est un oiseau trapu, entre 27 et 34 kg, aux pattes courtes avec une tête massive mesurant environ 1m de haut. Sa taille est comparable à celle des plus petits moas (Dinornithidae ; *Anomalopteryx didiformis* et *Megalapteryx didinus*) disparus de Nouvelle-Zélande (Bunce *et al.*, 2009). Malgré des études ostéologiques poussées (Balouet, 1984; Mourer-Chauviré et Balouet, 2005; Worthy *et al.*, 2016), la connaissance de la biologie de cet oiseau reste encore très limitée. La comparaison anatomique du crâne réalisée par Mourer-Chauviré & Balouet (2005), avec de nombreux galliformes mais également avec plusieurs oiseaux ayant subi un phénomène de gigantisme : les Gastornithidae, les Dromornithidae, les moa-nalos (Anatidae) d'Hawaï, le dodo et le solitaire (Columbidae) des Mascareignes , montre des différences significatives entre *S. neocaledoniae* et ces grands herbivores. Les auteurs ont par ailleurs laissé ouverte la question du régime alimentaire, tout en notant la possibilité que cet oiseau se nourrisse d'invertébrés (Mourer-Chauviré et Balouet, 2005; Worthy *et al.*, 2016).

Cette thèse a pour but d'apporter de nouveaux éléments d'informations paléoécologique sur cet oiseau énigmatique par l'utilisation de différentes méthodes : (1) anatomie externe et interne du crâne et inférences sensorielles, (2) étude géochimique et reconstitution du régime alimentaire, et (3) étude paléoprotéomique et caractérisation de marqueurs protéomiques discriminants de cette espèce. L'association de ces différentes méthodes permettra de cerner pour la première fois l'écologie de *S. neocaledoniae*.

## PARTIE 2

# LES INDICES MORPHOLOGIQUES



## A . Classification

### 1. Introduction

La position systématique de *S. neocaledoniae* a donné lieu à plusieurs hypothèses. *Sylviornis* a été décrit par F. Poplin (1980) à partir de restes fossiles postcrâniens très fragmentaires (fragment d'un fémur (n°1979-110), portion distale d'un tibiotarse (n°1979-109) et première phalange (n°1976-241)) et peu nombreux de l'Île des Pins. En raison de l'incomplétude de ce matériel F. Poplin a attribué à tort *S. neocaledoniae* aux ratites (Poplin, 1980), un groupe paraphylétique (voire polyphylétique) d'oiseaux paléognathes non-volants. La découverte ultérieure de restes fossiles plus complet par F. Poplin et J-C. Balouet, a montré que *S. neocaledoniae* était un néognathe et un galliforme (Poplin, Mourer-Chauviré et Evin, 1983; Poplin et Mourer-Chauviré, 1985). Ces auteurs l'ont attribué à un Megapodiidae (Galliformes), notamment d'après la morphologie des membres postérieurs (Poplin, Mourer-Chauviré et Evin, 1983; Poplin et Mourer-Chauviré, 1985; Balouet et Olson, 1989; Balouet, 1991; Worthy, 2000). De par son affiliation aux mégapodes, *S. neocaledoniae* a été considéré comme le possible créateur de grands monticules (tumuli, de 10 à 50m de diamètre pour 8 cm à 5 m de hauteur) (Figure 10) présents en grand nombre sur la Grande Terre et l'Île des Pins (Green, 1984; Poplin et Mourer-Chauviré, 1985; Kirch et Smith, 1997; Steadman, 2006). L'incubation ectothermique est en effet typique des Megapodiidae qui déposent leur œuf soit dans des monticules, où la chaleur de la végétation de compostage réchauffe les œufs, soit dans des trous creusés dans un sol chauffé par le soleil (Jones et Birks, 1992). Cependant, dans ces monticules, aucun reste osseux ou fragment de coquilles n'a été retrouvé. De plus, Worthy et al. (2016), note que *S. neocaledoniae* ne présente pas d'adaptations morphologiques renforcées au niveau des pattes pour creuser contrairement à certains mégapodes et suggèrent qu'il n'est donc pas responsable de ces tumuli.





Figure 10 : Représentation de la création de tumulus par *S. neocaledoniae*. D'après le mystère des tumulus Mourer-Chauviré & Poplin (1986) ; artiste inconnu.

Lors des fouilles réalisées par J-C Balouet à Pindai, les premiers éléments crâniens d'individus adultes et juvéniles sont découverts, comme un crâne et un rostre (mâchoire ou bec supérieur) adulte complet (Figure 11) (Mourer-Chauviré et Balouet, 2005). L'étude détaillée de ces spécimens confirme l'appartenance de *S. neocaledoniae* aux galliformes, mais certains caractères crâniens ont donné lieu à une révision de sa position au sein des galliformes. Mourer-Chauviré & Balouet (2005), ont créé la famille des Sylviornithidae pour cet oiseau, sur la base de nombreuses autapomorphies crâniennes, dont les suivantes :

- Une articulation synoviale entre le crâne et le rostre, avec deux condyles articulaires sur le rostre, appelée charnière crâniorostrale,
- La fusion des lacrymaux à l'os frontal,
- Un crâne élargi postérieurement, aplati ventrodorsalement et des squamosaux et des exoccipitaux hyperdéveloppés,

- Sur la face ventrale, la flexion de la partie postérieure du crâne juste après les processus basiptyergoïdes,
- Un condyle occipitale situé pratiquement au centre de la surface supérieure,
- Un rostre massif et comprimé latéralement, portant un ornement dorsal osseux. Les narines sont situées près de la partie postérieure du rostre adulte. Le rostre se termine antérieurement par un crochet pointu, avec des crêtes tomiales coupantes sur la surface ventrale,
- Une forme sigmoïde du quadratojugal qui s'articule avec une surface de la bordure postérieure du rostre,
- La fusion des palatins gauche et droit,
- L'absence de vomer,
- Une mandibule dont la région antérieure est comprimée latéralement avec une symphyse mandibulaire longue et épaisse.

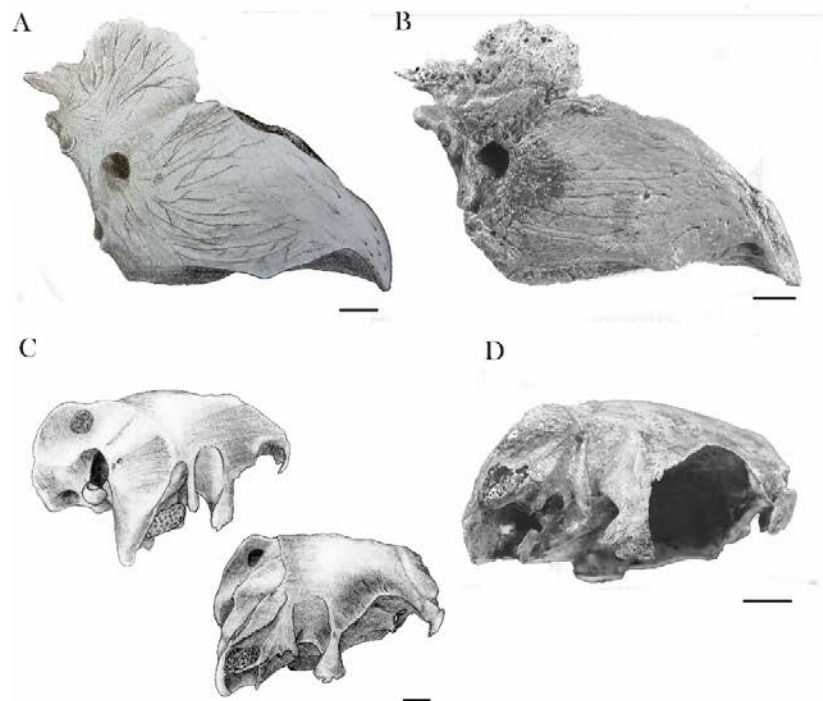


Figure 11 : Dessins (A, C) et photographies (B, C) du rostre et du crâne de *S. neocaledoniae* retrouvées lors des fouilles de Pindaï réalisées par J-C Balouet. (A, B) rostre en vue latérale, (C) crâne en vue de trois/quart (haut) et sub-latérale (bas), D crâne en vue latérale. Echelle : 1cm. Photographies tirées de Mourer-Chauviré & Balouet (2005).



## 2. Description générale

La caractéristique la plus évidente de *S. neocaledoniae* est sa grande taille (1 m 70 de long), il est beaucoup plus grand que tous les galliformes actuels ou fossiles (taille moyenne comprise entre 42 et 92 cm) (Poplin et Mourer-Chauviré, 1985; Worthy *et al.*, 2016). La colonne vertébrale est robuste, notamment les premières cervicales, reflétant une musculature importante pour soutenir la tête particulièrement massive (environ 20 cm de long pour 10 cm de haut) de *S. neocaledoniae*, au regard de tous les mégapodes (généralement inférieure à 10 cm de long) (Poplin et Mourer-Chauviré, 1985; Mourer-Chauviré et Balouet, 2005). L'ensemble des vertèbres présente un pneumatisme réduit concordant avec l'incapacité de voler de *S. neocaledoniae* et donc l'absence de nécessité de minimisation de la masse et de la taille (Worthy *et al.*, 2016).

Le bassin de *S. neocaledoniae* est mal représenté dans le registre fossile, limitant les comparaisons utiles. Sa longueur a cependant été estimée, en supposant des proportions similaires à *Leipoa ocellata* (Megapodiidae). Sa longueur totale serait comprise entre 283 et 345 mm, mais il serait plus étroit que celui *L. ocellata*. Il serait donc beaucoup plus petit que celui présenté dans le croquis de Balouet (Balouet, 1984, 1991), où il est trois fois plus long que le fémur (Figure 12).

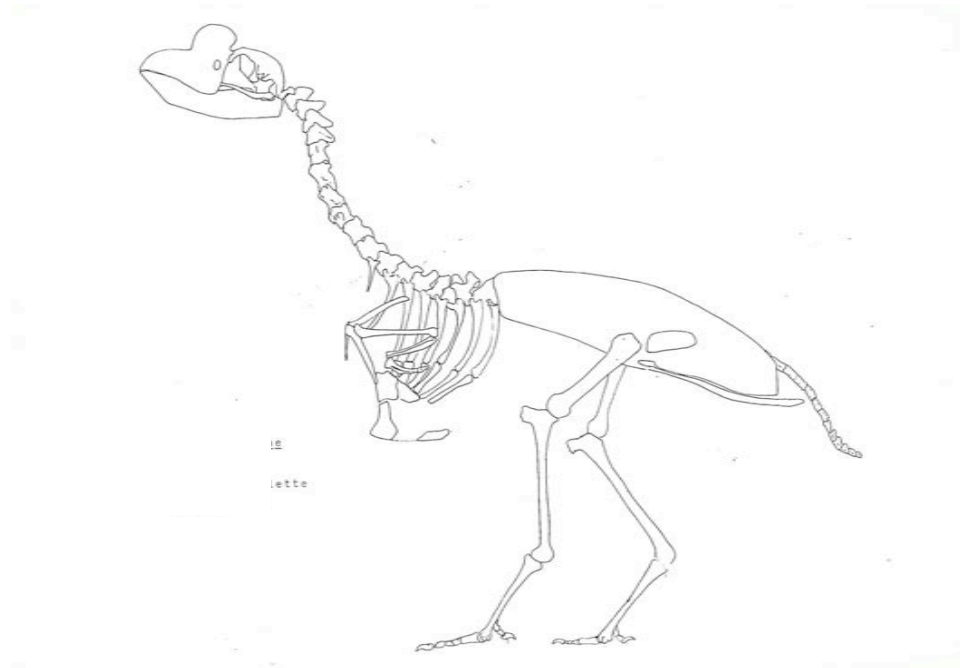


Figure 12 : Reconstitution du squelette de *S. neocaledoniae* par J-C Balouet avec une échelle de 1/5. D'après Balouet (1984).

La ceinture pectorale de *S. neocaledoniae*, exhibe une robustesse réduite pour l'ensemble des éléments qui sont proportionnellement plus petits au regard des galliformes volants (Figure 13). Les éléments les plus distaux de l'aile sont plus réduits que les éléments proximaux (Worthy *et al.*, 2016). Ces observations couplées à l'étude morphologique des os de la ceinture pectorale et de l'aile ont établi la totale inaptitude au vol de *S. neocaledoniae* (Balouet, 1984; Poplin et Mourer-Chauviré, 1985; Worthy *et al.*, 2016).



Figure 13 : Reconstitution en trois dimensions du squelette de *S. neocaledoniae*. © Saint Thomas Production.

De manière générale, les os du membre postérieur sont beaucoup plus gros et robustes et ont de grande similitudes avec des mégapodes actuels (Poplin et Mourer-Chauviré, 1985; Worthy *et al.*, 2016). *Sylviornis neocaledoniae* avait un fémur plus robuste que l'ensemble des galliformes actuels et fossiles, proportionné comme celui des mégapodes. Il exhibait une crista cnemialis proximale basse, caractère typique des galliformes (Poplin et Mourer-Chauviré, 1985; Worthy *et al.*, 2016). Tout comme chez les galliformes, le tarsométatarse de *S. neocaledoniae* se distingue par la présence de deux fosses latérales de part et d'autre de l'hypotarse, sur la face

postérieure et d'un hypotarse constitué d'un canal fermé et de deux crêtes postérieures principales (Poplin et Mourer-Chauviré, 1985). Son tarsométatarse était robuste et relativement plus court par rapport à la longueur fémorale que pour n'importe quel galliforme (Worthy *et al.*, 2016).

*S. neocaledoniae* est le seul oiseau à montrer une véritable diarthrose, de type ginglyme entre le crâne et le rostre (avec deux condyles articulaire situé sur le rostre, qui s'insèrent dans deux surfaces articulaire allongées sur le crâne). De plus, cet oiseau est également le seul à montrer une flexion crânienne située juste après les basiptygoïdes (Mourer-Chauviré et Balouet, 2005).

Les comparaisons établies par Poplin & Mourer-Chauviré (1985) et Worthy *et al.* (2016) Suggèrent que les oiseaux de l'Île des Pins et de la péninsule de Pindaï étaient de taille similaire et ne différaient pas de façon majeure. Il faut cependant noter que le matériel de la Grande Terre diffère de celui de l'Île des Pins par l'absence de pygostyle (Mourer-Chauviré et Balouet, 2005). Les auteurs concluent à l'existence des deux espèces distinctes entre celle de la Grande Terre et celle de l'Île des Pins. Il semblerait que la plupart des éléments vertébraux du matériel de Pindaï excavé par l'équipe de T. Worthy en 2003, ne soient connus que pour deux ou trois individus maximum (contre 10 ou 12 individus par les éléments des membres postérieurs). L'absence de pygostyle dans le matériel de la Grande Terre semble provenir d'un biais de fossilisation ou d'échantillonnage. La morphologie du pygostyle des spécimens de la Grande Terre serait sensiblement similaire à ceux de l'Île des Pins, comme c'est le cas pour le reste du squelette. La morphologie du pygostyle de l'Île des Pins (Poplin et Mourer-Chauviré, 1985, Planche 1) est similaire à celle des moas (Dinornithiformes), c'est-à-dire qu'il résulte de la fusion des trois ou quatre dernières vertèbres caudales en un éléments amorphe sans projection dorsale et légèrement triangulaire en section (Worthy et Holdaway, 2002). *Sylviornis neocaledoniae* possède donc une structure totalement vestigiale ne lui permettant pas d'avoir des plumes de queue spécialisées, comme c'est le cas pour les oiseaux volant dont les rectrices se fixent sur leur pygostyle.

En résumé, *S. neocaledoniae* était plus massif et plus grand que n'importe quel galliforme actuel ou fossile. Sa taille et les éléments pectoraux nettement réduits témoignent de son incapacité à voler. Mourer-Chauviré & Balouet (2005) et Worthy *et al.* (2016) concluent que de nombreuses similitudes avec les mégapodes sont de nature plésiomorphique. *S. neocaledoniae* peut

être reconstitué comme un oiseau trapu, aux pattes courtes, avec une tête massive et un bec très particulier, tout à fait différents de tout galliformes actuels (Mourer-Chauviré et Balouet, 2005; Worthy *et al.*, 2016).

### 3. Phylogénie

Décrit à tort, comme un ratite (Poplin, 1980) puis longtemps considéré comme un Megapodiidae (Poplin, Mourer-Chauviré et Evin, 1983; Poplin et Mourer-Chauviré, 1985; Worthy, 2000), *S. neocaledoniae* est aujourd'hui attribué à la famille des Sylviornithidae appartenant au clade des Galliformes. Un autre galliforme non-volant est connu aux Fidji. *Megavitiornis altirostris*, il est plus petit que *S. neocaledoniae* et a été décrit à l'origine comme un mégapode (Worthy, 2000). Dans leur étude du crâne de *S. neocaledoniae*, Mourer-Chauviré & Balouet (2005) ont considéré des similitudes entre ces deux espèces, notamment la présence d'une charnière crâniorostrale, comme une convergence (mais chez *M. altirostris* cette « charnière » est beaucoup moins complètement conservé que chez *S. neocaledoniae*). L'étude anatomique du squelette postcrânien de *S. neocaledoniae* a également montré de nombreuses similitudes morphologiques (Worthy *et al.*, 2016). Sur les arguments de ces nombreuses similitudes morphologiques, parfois rares et deux phylogénies (analyses parcimonieuse et bayésienne), les auteurs ont décidés d'attribuer *M. altirostris* à la famille des Sylviornithidae (Worthy *et al.*, 2016).

Worthy *et al.* (2016) émettent des réserves concernant l'utilisation de certaines autapomorphies de *S. neocaledoniae*. Ils ne considèrent pas que la grande taille, l'inaptitude au vol et une morphologie particulière du crâne, soient suffisantes pour retirer un taxon hautement dérivé d'un groupe. Effectivement, les moa-nalos d'Hawaï (Anseriformes) présentent ces caractéristiques mais ils s'enracinent pourtant bien dans les Anatidae (Anseriformes) (Olson et James, 1991). Certaines autapomorphies proposés par Mourer-Chauviré & Balouet (2005) sont présentes chez d'autres taxons potentiellement apparentés, ce qui incite à la réévaluation de leur importance, en particulier pour toutes les autapomorphies concernant la morphologie du rostre. Effectivement, la forme et la taille du bec peuvent être remarquablement variables au sein des groupes. L'analyse phylogénétique de Worthy *et al.* (2016), révèle *S. neocaledoniae* comme un galliforme souche formant un clade avec *M. altirostris*, les Sylviornithidae, et distingue neuf apomorphies non ambiguës unissant *S. neocaledoniae* et *M. altirostris* dans un clade (Worthy *et al.*, 2016). Les dernières analyses phylogénétiques incluant *S. neocaledoniae* ont défini robustement les

relations de parentés de *S. neocaledoniae* et positionnent ce dernier comme taxon frère de *M. altirostris* en stem-galliformes (Worthy *et al.*, 2017; Tambussi *et al.*, 2019).

En outre, l'étude de Mayr *et al.* (2022), a montré la présence d'un foramen dans la région temporale, entre le processus post-orbitaire et le processus zygomatique, permettant à la veine profonde d'entrer dans la boîte crânienne, pour lequel le nom foramen temporale venosum a été introduit. Ce foramen représente une autapomorphie distinctive pour au moins les galliformes du groupe couronne. Ce foramen est présent chez *S. neocaledoniae*. Ainsi ce caractère est également présent dans au moins une des deux lignées souches de Galliformes connues, les Sylviornithidae. Il reste à déterminer si ce caractère est également présent chez le taxon frère de *S. neocaledoniae*, soit *M. altirostris* et chez les deuxième famille souche des Galliformes : les Gallinuloididae (Mayr et Weidig, 2004). Ainsi, il sera possible de déterminer savoir si ce caractère représente une synapomorphie des Galliformes. Ce foramen pourrait suggérer que *S. neocaledoniae* serait plutôt près de la base des crown Galliformes s'il est bien un stem Galliformes.

## B . Morphologie crânienne

Une étude anatomique des caractères crâniens externes et internes, notamment sur son endocrâne et son articulation crâniorostrale, a été menée afin d'améliorer la compréhension de la paléobiologie et paléoécologie de *S. neocaledoniae*.

Les formes de bases d'un bec ne sont pas à elles seules des indicateurs entièrement fiables du régime ou du comportement alimentaire. Il existe une forte conviction qu'une morphologie particulière d'un bec appelle un régime alimentaire particulier (Murray et Vickers-Rich, 2004; Mourer-Chauviré et Balouet, 2005), cependant prédire les habitudes alimentaires d'un oiseau à partir de la seule structure anatomique de son bec peut être risqué (Navalón *et al.*, 2019; Van Wassenbergh et Baeckens, 2019). Les oiseaux fossiles, notamment ceux ne possédant aucun équivalent actuel, invitent à une inspection de toutes structures conservées qui peuvent être impliquées dans l'obtention, la manipulation et la transformation des aliments.

### 1. Création d'un crâne composite

Les différents éléments du crâne ne proviennent pas d'un même individu, ni de plusieurs individus de la même taille. Afin d'appréhender au mieux la morphologie crânienne dans sa totalité, un crâne composite a été réalisé. Les différents éléments ont été scannés avec la méthode

microtomographique à rayons X pour reconstruire un objet en trois dimensions. Les éléments ont tous été redimensionnés par rapport au crâne, puis assemblés les uns par rapport aux autres virtuellement en fonction de la position du crâne (Figure 14). La position du crâne par rapport à l'horizontale a été déterminée grâce à l'horizontale du canal semi-circulaire latéral (voir Papier 1 ; Endocast orientation ; Figure 2d). Le crâne présente une orientation particulière, d'environ 15° par rapport à l'horizontale. Le travail de redimensionnement et d'assemblage a été réalisé sous Avizo 9 lite (FEI Visualization Sciences Group, Berlin, Germany). Les différents éléments crâniens ont ensuite été imprimés en trois dimensions par imprimantes 3D.

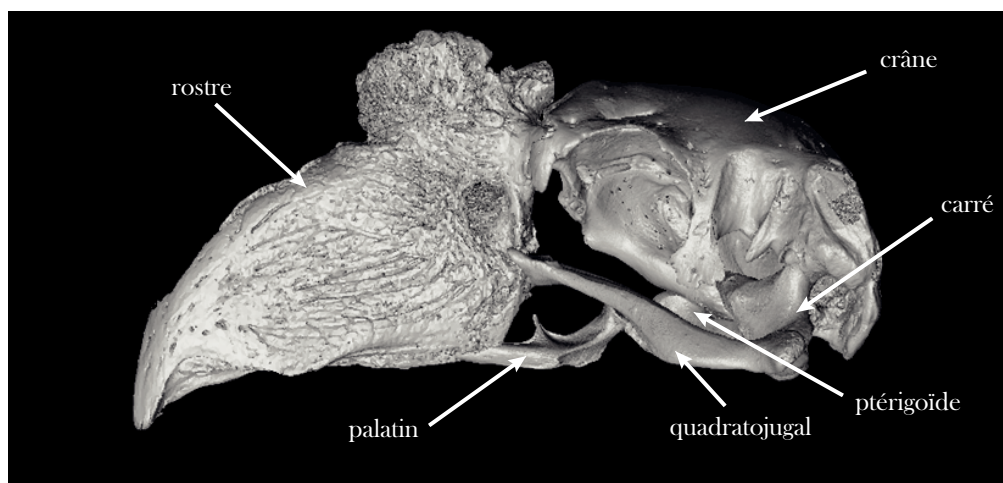


Figure 14 : Reconstitution en trois dimensions du crâne de *S. neocaledoniae*, à partir d'éléments crâniens de différents individus redimensionnés informatiquement.

La mandibule de *S. neocaledoniae* n'étant connue que par des fragments, seule la partie postérieure de mandibule, publiée par Mourer-Chauviré & Balouet (2005) et trouvée par T. Worthy a été considérée pour la construction de ce crâne composite. C'est le fragment le plus complet positionnable par rapport au reste du crâne de façon précise. T. Worthy a partagé un scan surfacique de cette mandibule postérieure, qui a été inclus dans le travail de redimensionnement et d'assemblage (Figure 15).

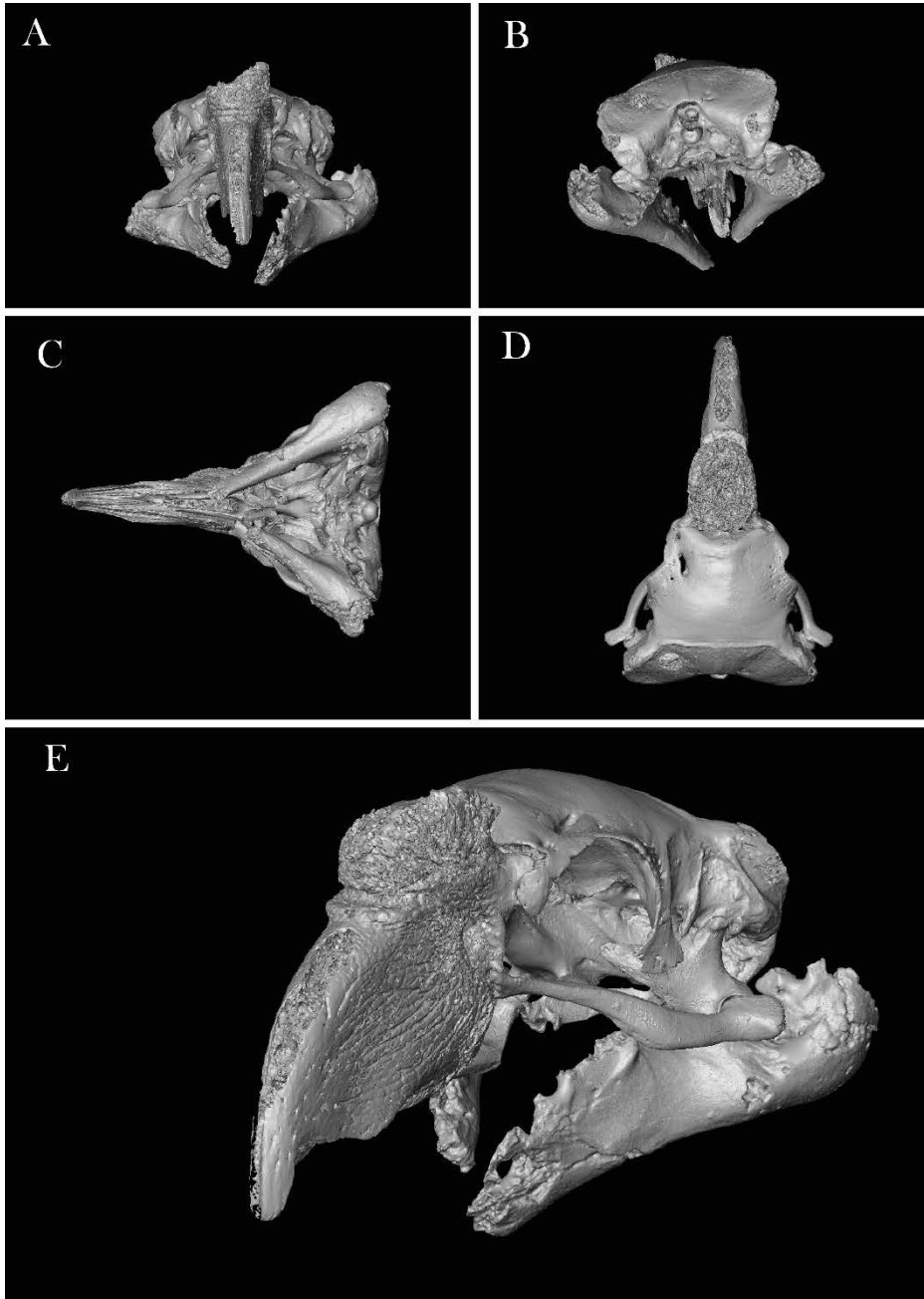


Figure 15 : Reconstitution en trois dimensions du crâne de *S. neocaledoniae* (avec la mandibule partagée par T. Worthy). (A) vue rostrale, (B) vue caudale, (C) vue ventrale, (D) vue dorsale, et (E) vue de trois/quart.

La première tentative d'impression a été réalisée par la plateforme 3D. Fabric of Advanced Biology (3d. FAB, Université Claude Bernard Lyon1) et a utilisé la technique d'impression par couches successives. Les parois osseuses fines auxquelles se sont ajoutés quelques trous présents sur le crâne de *S. neocaledoniae*, dus à la préservation, ont rendu l'impression difficile. Effectivement il y avait des parties articulaires, notamment au niveau du carré, qui n'ont pas pu être imprimés (Figure 16).



Figure 16 : Photographie de l'impression test du crâne par la technique d'impression par couches successives, réalisée en collaboration avec la plateforme 3D. Fabric of Advanced Biology.

Afin de pallier ce problème, une deuxième technique d'impression utilisant la polymérisation point par point du volume d'une résine enfermée dans un contenant en rotation (Kelly *et al.*, 2019), a été tentée aux Collections Géologiques de l'Université Claude Bernard Lyon1. L'impression utilisant cette méthode a été concluante et a permis d'avoir tous les éléments du crâne composite imprimés séparément pour comprendre au mieux l'articulation crâniorostrale complexe de *S. neocaledoniae*

## 2. Un bec unique

Bien que d'apparence solide, le rostre est de construction légère ; de l'apex au bord supérieur des narines, il est rempli d'os spongieux. Le rostre de *S. neocaledoniae* est formé par la fusion des nasaux antérieurs, des prémaxillaires, des maxillaires et des maxillo-palatins. Le rostre est haut et étroit, avec des petites narines externes situées très postérieurement (Figure 11A et B). En coupe transversale, le rostre montre une forme relativement triangulaire et trois cavités centrales



trapézoïdales, adaptées pour résister à la torsion, au cisaillement et à la compression verticale (Murray et Vickers-Rich, 2004). Les parois latérales du rostre sont particulièrement fines au niveau du culmen du rostre, mais augmentent progressivement d'épaisseur postérieurement et ventralement. Les parois les plus épaisses sont situées au niveau de la partie articulaire du rostre.

### 2.1. Articulation crânio-rostrale

Le rostre de *S. neocaledoniae* montre une véritable diarthrose entre le rostre et le crâne ; c'est-à-dire deux surfaces articulaires libres et mobiles avec une cavité remplie de liquide synovial. La grande majorité des oiseaux ne présentent pas d'articulation entre le crâne et le rostre, mais exclusivement une jonction osseuse (joint cinétique) qui peut être plus ou moins mobile. Actuellement quelques espèces présentent une charnière crânio-rostrale non recouverte par de l'os, comme par exemple les perroquets de grandes tailles ou le takahé (Rallidae) (Figure 17).

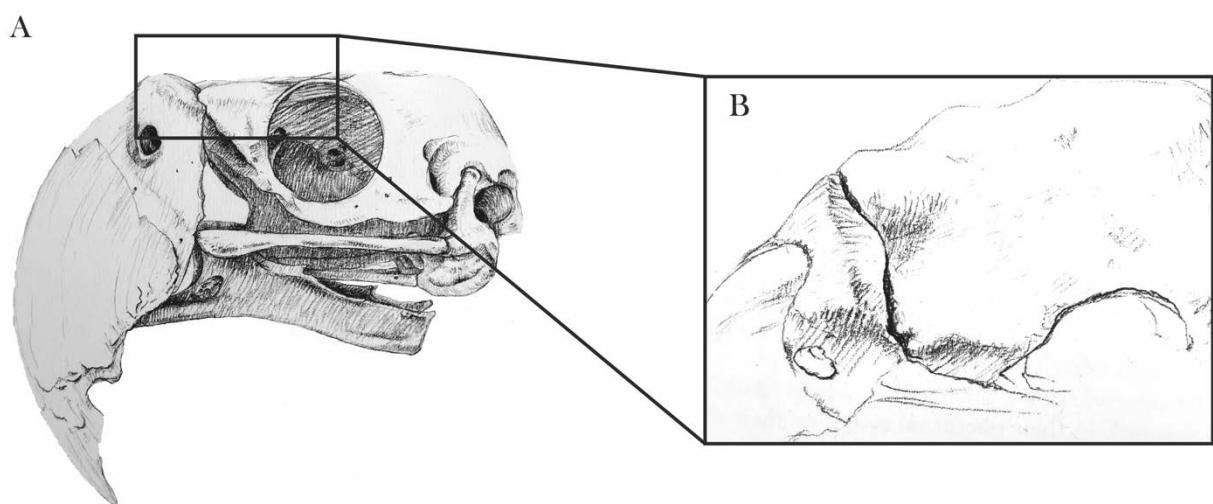


Figure 17 : Dessin du crâne d'un *Ara macao* montrant leur charnière crânio-rostrale non recouverte par de l'os. (A) vue latérale, (B) vue dorsale.

L'articulation de *S. neocaledoniae* est complexe et s'articule en plusieurs points (Figure 11, Figure 18, Figure 19) :

- Deux condyles articulaires (environ 1 cm) projetés latéralement s'insèrent dans les surfaces articulaires des parties postérieures des nasaux (Figure 19B).

- Un processus situé ventralement sur chaque condyle articulaire s'articule avec la petite surface articulaire située ventralement sur chaque processus lacrymal (Figure 19B).
- Une tubérosité médiane qui s'articule avec une cavité articulaire médiane du rostre (Figure 19).
- En vue frontale, de chaque côté du rostre et située ventralement aux narines internes, il y a une surface articulaire sur laquelle s'articule la partie antérieure du quadratojugal.

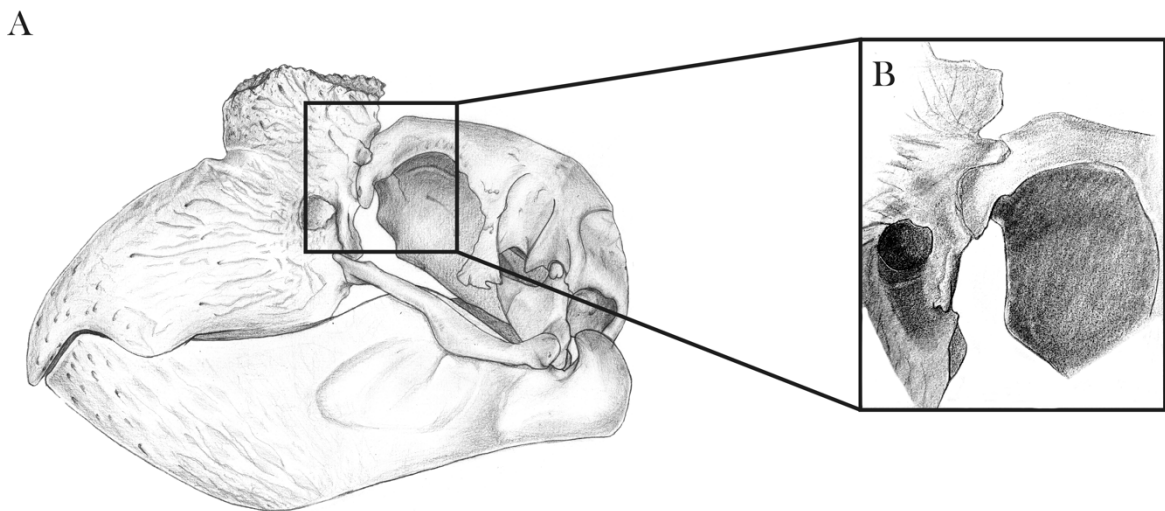


Figure 18 : Dessin du crâne de *S. neocaledoniae* montrant l'articulation crâniorostrale (A) vue latérale, (B) zoom de la vue dorsale.

Cette articulation crâniorostrale est très développée et plutôt unique. L'articulation crâniorostrale est dite trochléenne (ou ginglyme) et permet donc un mouvement exclusivement de flexion et d'extension (Mourer-Chauviré et Balouet, 2005). Le taxon frère de *S. neocaledoniae* présente également une charnière crâniorostrale, mais cette dernière est peu ou pas articulée chez *M. altirostris* (Worthy, 2000). Certains Dromornithidae, oiseaux géants non-volant d'Australie, du genre *Genyornis* et *Dromornis*, présentent également une véritable charnière crâniorostrale. Chez ces oiseaux, les facettes articulaires sont complexes ; la partie crâniale de l'articulation est caractérisée par une large surface articulaire constituée d'une tubérosité médiane et de deux cavités latérales à bourrelets internes grossiers se terminant par des facettes articulaires irrégulières. La partie rostrale de l'articulation est l'inverse de la surface crânienne (Murray et Vickers-Rich, 2004; Worthy, Hetley, *et al.*, 2016). Cependant *S. neocaledoniae* est la seule espèce possédant une articulation avec de telles projections latérales des condyles

articulaires (Figure 19B), donnant sûrement lieu à une stabilité latérale supplémentaire à l'articulation.

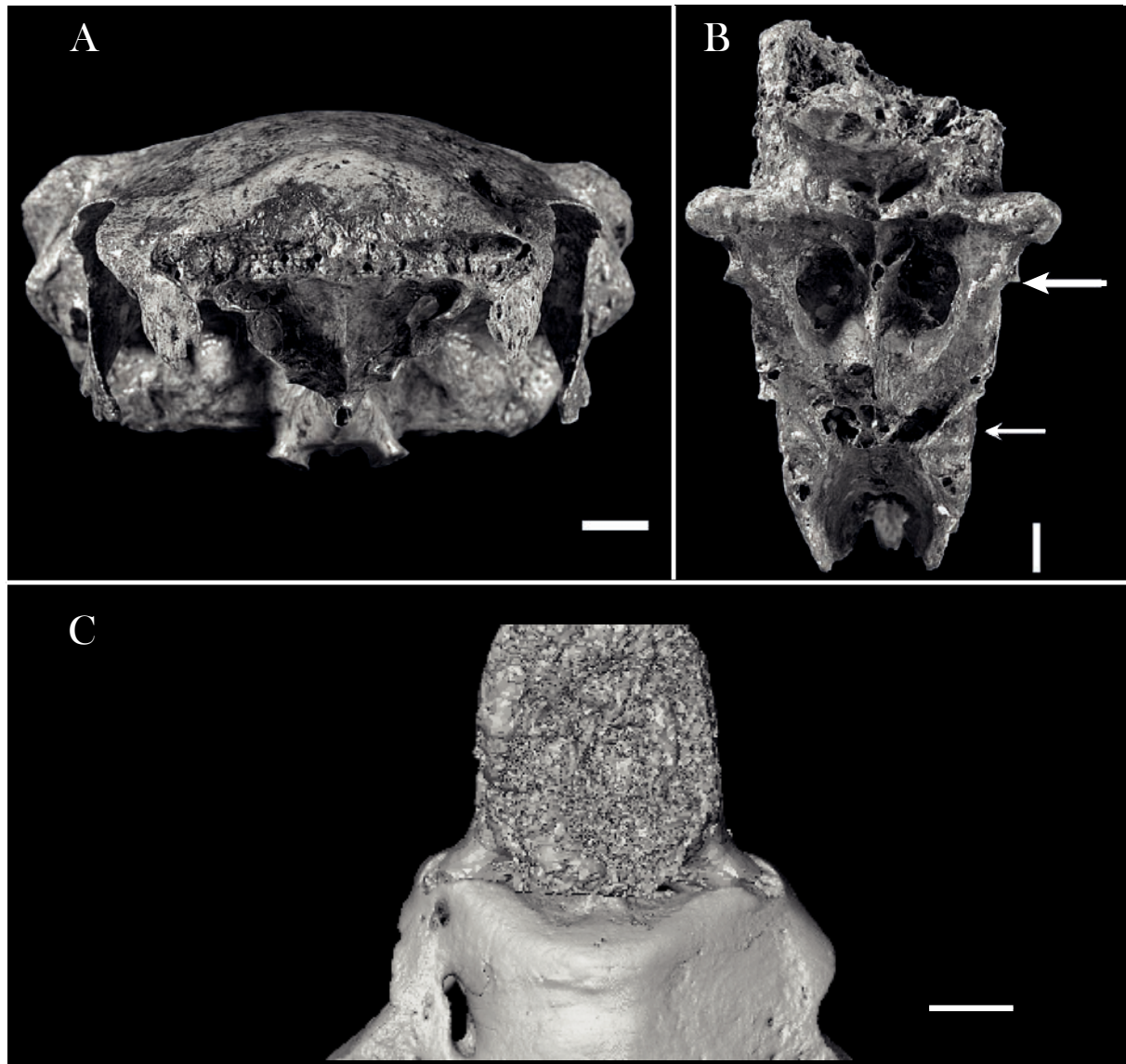


Figure 19 : Vue frontale la surface de la charnière crâniorostrale du crâne (A) et du rostre (B) de *S. neocaledoniae*. (C) vue dorsale de la charnière crâniorostrale. Les flèches montrent les surfaces articulaires avec le lacrymal (flèche épaisse) et le quadratojugal (flèche fine). Echelle : 1 cm. Photographies ((A, B) sont tiré de Mourer-Chauviré & Balouet (2005).

L'articulation crâniorostrale de *S. neocaledoniae* ou des Dromornithidae semble être une « amélioration » fonctionnelle de la charnière procinétique (joint crâniorostrale) des oiseaux. Les oiseaux modernes présentent plusieurs types de cinésie (cinèse) crânienne, leur permettant un léger mouvement de flexion du rostre (Figure 20) (Zusi, 1984, 1993; Gussekloo, Vosselman et Bout, 2001). Ce mouvement résultant du mouvement du carré et du complexe pterygoïdien-

palatin chez ces oiseaux et les Dromornithidae (Murray et Vickers-Rich, 2004), nous pouvons supposer qu'il en va de même pour *S. neocaledoniae*.

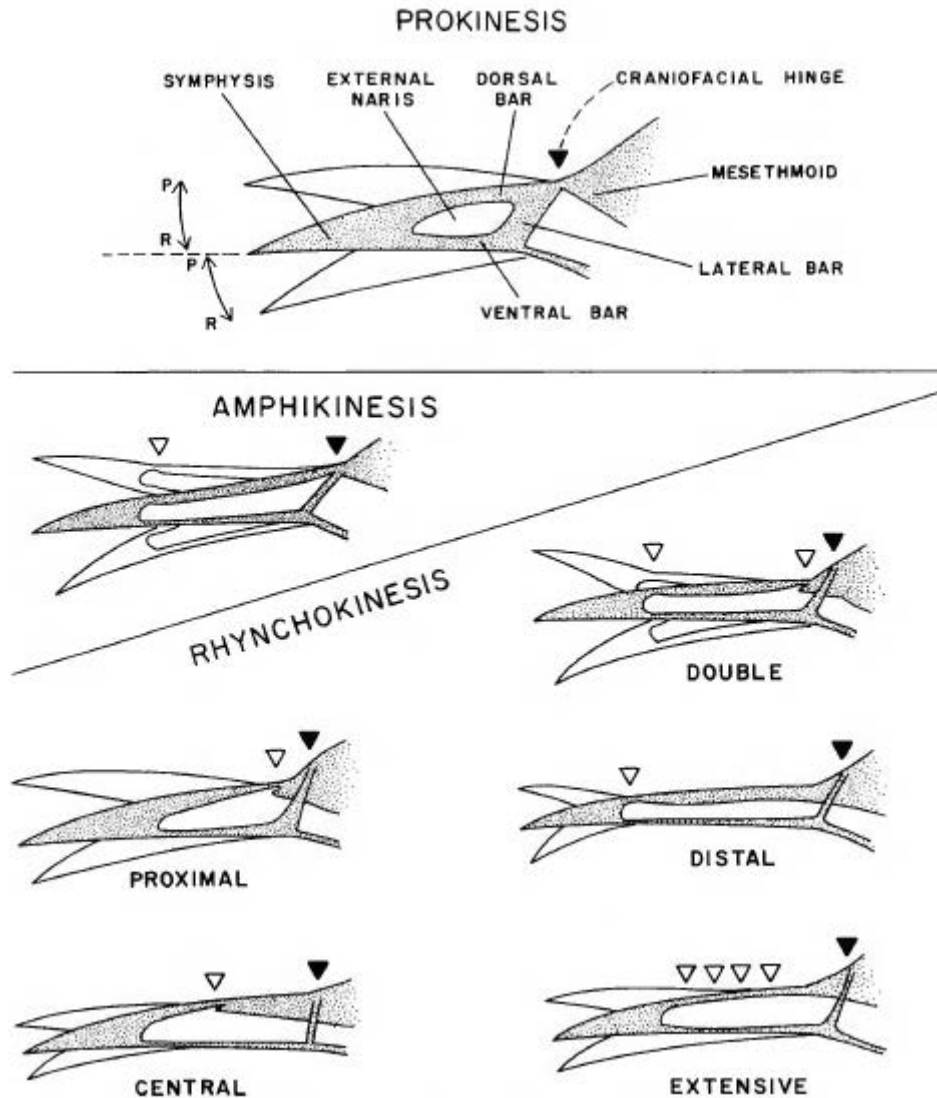


Figure 20 : Les différents type de kinésie crânienne chez les oiseaux. D'après Zusi 1984.

## 2.2. Système ligamentaire et vasculaire

Lorsque les parties crâniale et rostrale de l'articulation sont assemblées, en se basant sur le modèle réalisé pour les Dromornithidae (Murray et Vickers-Rich, 2004) et les impressions ligamentaires sur les os, les attaches ligamentaires supposées peuvent être restaurées (Figure 21). La partie médiane de l'articulation était probablement reliée par un coussinet de tissus conjonctif fibreux avec des surfaces articulaires synoviales. La rainure frontale a probablement fonctionné comme un réservoir du liquide synovial. Des ligaments puissants s'étendaient de part

et d'autre de la base de la tubérosité médiane jusqu'à la base de chaque condyle articulaire. La morphologie des surfaces articulaire semble suggérer que le rostre ne pouvait pas réaliser de mouvement de rotation dans le plan sagittal, mais exclusivement des mouvements de flexion et d'extension.

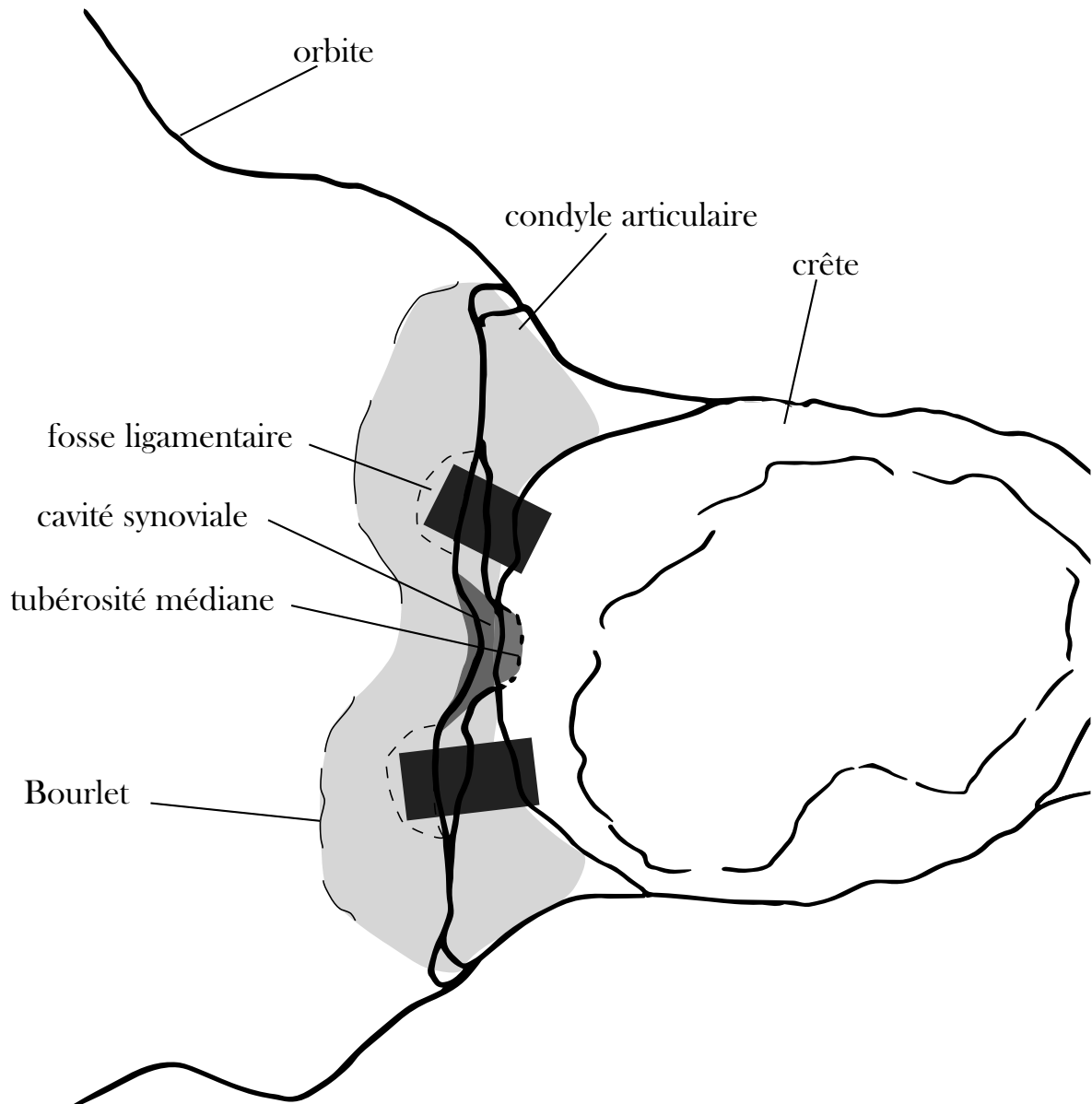


Figure 21 : Interprétation schématique de l'articulation crânio-rostrale de *S. neocaledoniae* en vue dorsale. Les barres grisées indiquent les attaches des ligaments, la zone ombrée foncée indique la position d'une cavité synoviale, et la zone grisée clair montre la capsule articulaire.

Rayonnant à partir de l'ouverture nasale extérieure, plusieurs sillons peu profonds pour les nerfs et les vaisseaux sanguins s'étendent et se déploient jusqu'au deux tiers du rostre. Trois faisceaux neuro-vasculaires se démarquent, correspondant à la branche du nerf ophtalmique et aux branches du nerf maxillaire, et aux vaisseaux sanguins associés (Figure 22). Ce système

vasculaire est souvent bien développé chez les espèces avec un comportement de recherche de nourriture par voie tactile, comme les ansériformes par exemple (Early, 2019). Cela suggère que *S. neocaledoniae* avait un champ sensoriel bien développé sur les surfaces supérieures et latérales du rostre. Ses sillons vasculaires sont associés à des forams vasculaires concentrés sur les marges des crêtes tomiales et autour de l'apex du bec. La position et le nombre de ces forams vasculaires semblent indiquer que *S. neocaledoniae* ne possédait pas de corpuscules d'Herbst à l'extrémité du bec, comme par exemple chez certains paléognathes (Crole et Soley, 2017) ou chez les ansériformes (Early, 2019). Le rostre de *S. neocaledoniae* semble donc avoir été sensibilisé par un important réseau nerveux.

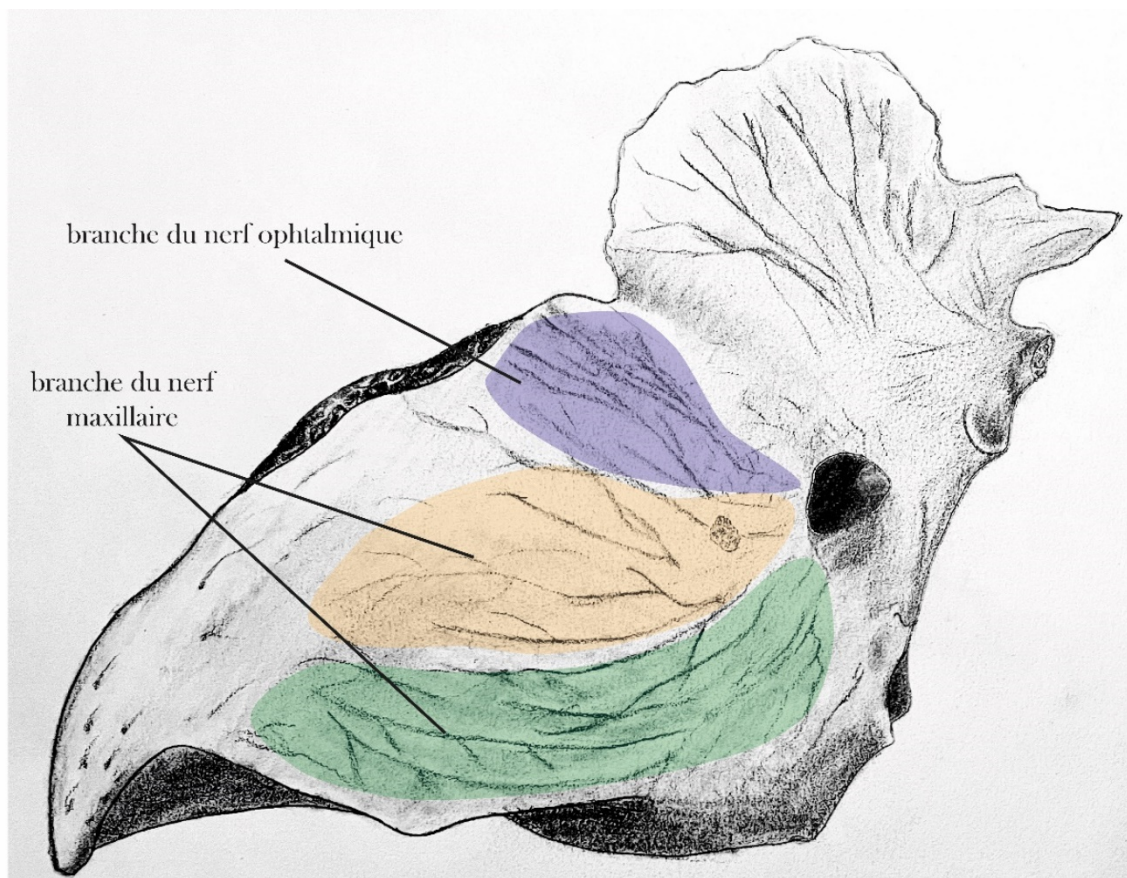


Figure 22: Interprétation des branches du nerf trigéminal basée sur le rostre de *S. neocaledoniae*. Vue latérale.

### 2.3. Musculature et morphologie du bec

La partie postérieure de mandibule décrite par Mourer-Chauviré & Balouet (2005) est la plus complète connue (fouilles des grottes de Pindaï en 2003, menées par T. Worthy). Néanmoins, Francis Hannecart, un collectionneur privé, a en sa possession les fragments les plus complets d'une mandibule de *S. neocaledoniae* (Figure 25A). Ces photographies, envoyées à C. Mourer-Chauviré dans les années 1990, suggèrent une mandibule imposante et robuste

(Figure 25A). Les fragments retrouvés indiquent que la symphyse mandibulaire était très longue et que l'os était particulièrement épais au niveau de la symphyse (profondeur minimale de la symphyse : 18,3 mm). La surface interne et externe révèle une ornementation sculptée. La partie postérieure de la mandibule est particulièrement épaisse dans une direction médio-latérale, chez l'adulte ; le processus rétro-articulaire est très large, à la fois médio-latéralement et antéropostérieurement. Cette particularité peut être corrélée avec le fort développement latéral et postérieur du crâne (Mourer-Chauviré et Balouet, 2005).

La reconstitution du système musculaire crânial, a dont été contrainte par les impressions musculaires visibles sur le crâne de *S. neocaledoniae* et les informations qu'il était possible d'extraire des photographies de F. Hannecart et des reconstructions en trois dimensions des mandibules postérieures partielles récoltées par T. Worthy.

Sur la surface latérale, le processus postorbital est fortement développé et dirigé ventralement. Il s'élargit ventralement en forme de spatule, avec un bord dentelé. Cette partie ventrale du processus postorbital correspond probablement à une aponévrose ossifiante (Zusi & Livezey, 2000). Postérieurement, il y a un processus zygomatique qui est pointu, dirigé ventralement et légèrement antérieur, et plus petit que le processus postorbital. Ce processus zygomatique est très similaire à celui de certains mégapodes adultes (genres *Alectura*, *Leipoa*, *Aepyptodius*, *Macrocephalon*) mais il est différent dans le genre *Megapodius*. Sa partie ventrale est nommée par Zusi et Livezey (2000) aponévrose zygomatique ossifiante. Entre les deux processus se trouve la fosse temporale correspondant à l'insertion du *M. adductor mandibulae externus* (AME), pars coronoidea. Cette fosse est large et profonde, avec un contour bien défini. Le processus zygomatique est postérieur à une deuxième fosse temporale (Weber, 1996), pour l'insertion de *M. adductor mandibulae externus*, pars articularis (Zusi et Livezey, 2000). Cette fosse triangulaire est délimitée antérieurement par une crête située dans le prolongement du processus zygomatique, et postérieurement par la crista nuchalis épaisse et gonflée. Le processus post-orbitaire et la fosse temporale sont les surfaces d'origine du principal complexe adducteur des mâchoires, les muscles adducteurs mandibulaires externes.

La cinétique crânienne de *S. neocaledoniae* (mouvement du bec supérieur au niveau de l'articulation crâniorostrale) fonctionne comme celle des autres oiseaux avec une prokinésie (élévation du rostre rapport à la boîte crânienne lors de l'allongement du palais), mais le mécanisme est quelque peu différent. Chez la plupart des oiseaux, le joint crâniorostrale est



sollicité comme un ressort par une fine bande latérale flexible de l'apophyse nasale ascendante ou par l'apophyse postérieure médiane du prémaxillaire ou les deux. Lorsque le rostre est élevé par la protraction des carrés, ces os sont sous tension et remettent le rostre en place lorsque les carrés se rétractent. Le mécanisme de ressort et le pivot de l'articulation sont sur le même plan, et les forces de tension sont uniformément réparties sur le joint kinétique. Chez *S. neocaledoniae*, les attaches sont entièrement ligamentaires (Figure 21). Ces ligaments se sont mis sous tension lorsque le rostre s'est élevé, ramenant le bec vers le bas avec leur recul élastique lorsque les carrés ont été rétractés. Les grands perroquets ont développé des structures crâniennes particulières au cours de leur histoire évolutive. L'apparition de deux nouveaux muscles pour une forte adduction de la mâchoire est l'une d'elles (Tokita, 2003, 2004; Tokita, Kiyoshi et Armstrong, 2007). L'un des muscles spécifiques aux perroquets, le *M. pseudomasseter*, recouvre le côté latéral de l'os jugal et atteint l'arc sous-orbitaire (Zusi, 1993; Tokita, 2004; Tokita, Kiyoshi et Armstrong, 2007). Il se ramifie à partir du *M. adductor mandibulae externus postéro-médial* et se développe dans une direction dorsolatérale, recouvrant presque la surface latérale de la barre jugale (Tokita, 2004). La forme particulière du quadratojugal de *S. neocaledoniae* (sigmoïde) pourrait induire la présence d'un muscle surnuméraire entre la mandibule et le bord ventrale du quadratojugal. Cependant en l'absence d'une mandibule complète il est impossible de vérifier cette hypothèse.

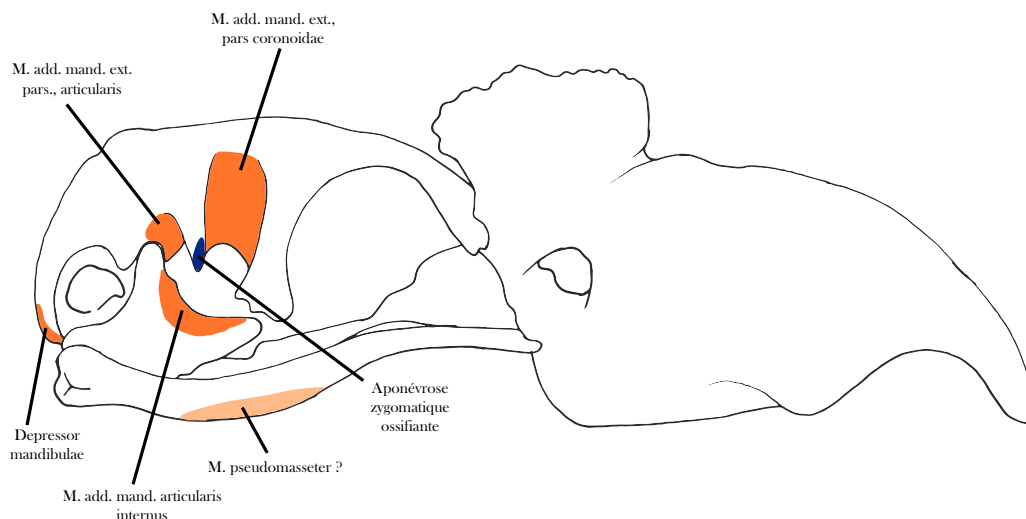


Figure 23 : Interprétation des insertions musculaires de *S. neocaledoniae*. Abréviations : *M*, muscle ; *add*, adductor ; *met*, mandibulae ; *ext*, externus. La surface orange foncé indique la présence des insertions musculaires visible ; la surface orange clair indique la présence d'une insertion musculaire hypothétique ; la surface bleue indique l'insertion d'une aponévrose. Vue latérale.



#### 2.4. Rhamphothèque et ornement osseux

La crête tomiale externe forme un sinus orienté dorsalement, puis une évagination orientée ventralement (Mourer-Chauviré et Balouet, 2005). Cette morphologie particulière donne un apex légèrement crochu, suivi d'une paire de « dents tomiales » (Figure 11). Environ 30 familles de Neornithes présentent des dentelures tomiales variantes en forme et en taille (Gosner, 1993; Louchart et Viriot, 2011). Cependant ces dentelures tomiales ne façonnent que la rhamphothèque mais pas l'os sous-jacent. Il existe néanmoins certaines espèces, comme les toucans (Rhamphastidae), le milan bidenté (*Harpagus bidentatus*), les pies-grièches (Laniidae), ou encore certain Anseriformes, qui présentent une dentelure tomiale en forme de scie ou une à deux paires de dentelures rostrales ou « dents tomiales », façonnant aussi de manière marquées l'os sous-jacent en plus de la rhamphothèque (Olson et James, 1991; Louchart et Viriot, 2011; Mayr, 2018; Bierregaard, Marks et Kirwan, 2020; Winkler, Billerman et Lovette, 2020). Ces « dents tomiales » permettraient une meilleure adhérence lors de la préhension et de la tenue d'aliments à coque dure (Gosner, 1993) et/ou (selon leur taille et leur forme) seraient utilisées pour couper les aliments (Feduccia, 1999). De plus, associées à sa paire de dents tomiales, les tomias externes chez *S. neocaledoniae* semblent être particulièrement coupantes.

En vue ventrale, on peut voir deux crêtes tomiales externes (droite et gauche), et deux crêtes internes qui continuent sur l'angle postérieur du bec et une crête médiale. La surface adorale antérieure est formée par la fusion ventrale des prémaxillaires. Postérieurement un palais secondaire est formé par la fusion ventrale des maxillaires. Actuellement, seul l'hoatzin (*Opisthocomus hoazin*, Opisthocomiformes) présentes des doubles crêtes tomiales (externes et internes) crénelées. Cependant ces crêtes tomiales ne façonnent que le rhamphothèque et ne sont pas visibles sur l'os sous-jacent (Korzoun *et al.*, 2003; Korzun *et al.*, 2003). Elles sont néanmoins présentes sur le rostre et la mandibule. Ces doubles tomia crénelées seraient utilisées pour fragmenter les feuilles par cisaillement (Korzoun *et al.*, 2003; Korzun *et al.*, 2003). Certains Dromornithidae, *Dromornis stirtoni* et *Dromornis planei*, possédaient aussi des doubles crêtes tomiales osseuses dont les utilisations majeures seraient le cisaillement et l'écrasement d'aliments de taille variés. Les crêtes tomiales internes des Dromornithidae sont étroites à l'apex et recouvrent progressivement les crêtes tomiales supérieure postérieurement (Murray et Vickers-Rich, 2004).



Figure 24 : Les doubles crêtes tomiales du rostre de (A) *O. hoazin* (rhamphothèque) et de (B) *S. neocaledoniae* (os). Les flèches indiquent les doubles crêtes tomiales. Vue ventrale du rostre (A, B). Les photographies sont tirées de Korzun *et al.* (2003) (A) et Mourer-Chauviré et Balouet (2005) (B). La photographie Echelle : 1cm.

La profondeur, la largeur de la rainure entre les différentes tomias du rostre de *S. neocaledoniae*, peut être une bonne indication de la profondeur et l'épaisseur de la rhamphothèque. Mourer-Chauviré & Balouet (2005) indique que la nature rugueuse de la surface du rostre révélait la présence d'une rhamphothèque épaisse. La rhamphothèque a tendance à exagérer la morphologie et les structures particulières de l'os sous-jacent (Urano *et al.*, 2018). Elle était probablement la plus profonde et tranchante au niveau de la « dent tomiale » (la sigmoïde de la tomia externe/latérale) en s'amincissant légèrement postérieurement. La gnathothèque (gaine en kératine inférieure du bec) et la rhamphothèque (gaine en kératine

supérieure du bec) semblent s'emboîter parfaitement au niveau du sinus orienté dorsalement, antérieurement à la « dent tomiale » par cette forme en « S » (Figure 25A). La délimitation de la forme de la rhamphothèque est bien visible par une légère rainure et la nature rugueuse de la surface du rostre (Figure 25B).

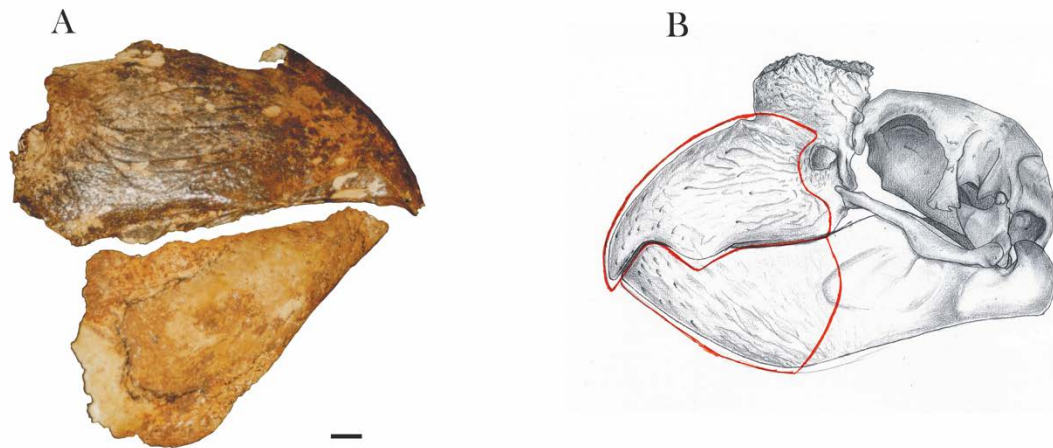


Figure 25 : (A) Photographie de Francis Hannecart d'un rostre et d'une partie proximale d'une mandibule de *S. neocaledoniae* (collection privée). (B) Dessin d'un crâne de *S. neocaledoniae*. Le trait rouge représente la morphologie possible de la rhamphothèque et de la gnathothèque. Vue latérale (A, B). Echelle : 1cm.

Le rostre présente également une protubérance osseuse sur la partie antéro-dorsal de la diarthrose. Cet ornement, porté chez l'adulte, était composé d'os annulaire très fin, et est incomplètement conservé (Mourer-Chauviré et Balouet, 2005). D'après la légende du Du, cet ornement osseux avait une forme d'étoile (Griscelli, 1976). Chez les Galliformes, trois des quatre familles actuels (Megapodiidae, Cracidae, Phasianidae) montrent des espèces présentant des protubérance crânienne osseuse (Mayr, 2018). Seuls les Cracidae présentent une protubérance à la base du culmen, les espèces des autres familles ont des protubérances situées à la base dorsale du crâne (Figure 26).

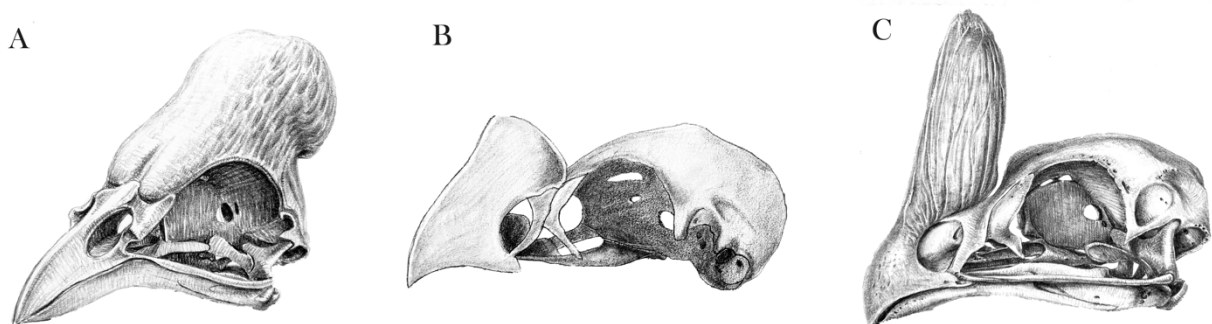


Figure 26 : Dessin de différentes protubérances osseuses chez les Galliformes. (A) *Macrocephalon maleo*, (B) *Mitu mitu*, (C) *Pauxi pauxi*. Vue latérale (A-C).

Les espèces du taxon *Pauxi* (*P. pauxi*, *P. unicornis* et *P. koepckeae* ; Cracidae) ont développés une protubérance unique en forme de bulbe à la base du culmen. Cette dernière montre de nombreux sillons vasculaires à sa surface (Mayr, 2018), tout comme *S. neocaledoniae*. Ces sillons vasculaires sont également présents chez les casoars à casque (*Casuarus casuarus* ; Paleognathae), chez qui le casque a une fonction thermorégulatrice et est utilisé lors de combats de territoire (Eastick *et al.*, 2019). Les calaos sont également très bien connus pour leurs casques, très variés en forme et en taille, au-dessus du bec. Chez les grandes espèces le culmen forme des saillies osseuses spongieuses particulièrement bien développées dans la partie postérieure du casque, la partie antérieure du casque est exclusivement kératineuse (Mayr, 2018). Seuls les grands calaos avec ce type de casque, montrent des structures aux formes complexes. Les protubérances entièrement en os sont morphologiquement assez simples. Tous les rostres connus de *S. neocaledoniae* ont une taille et forme similaire de cette protubérance, laissant penser que probablement seule la base est osseuse, progressivement devenant trabéculaire très fine comme de la dentelle dorsalement, et la partie la plus dorsale exclusivement en rhamphothèque (partie creuse par conséquence d'absence d'os) avec la morphologie étoilée décrite dans la légende (Figure 27). La formations de ces ornements implique une pneumatisation accrue et serait mise en place tardivement dans l'ontogénèse (Mayr, 2018), expliquant l'absence de ces ornements chez les juvéniles.

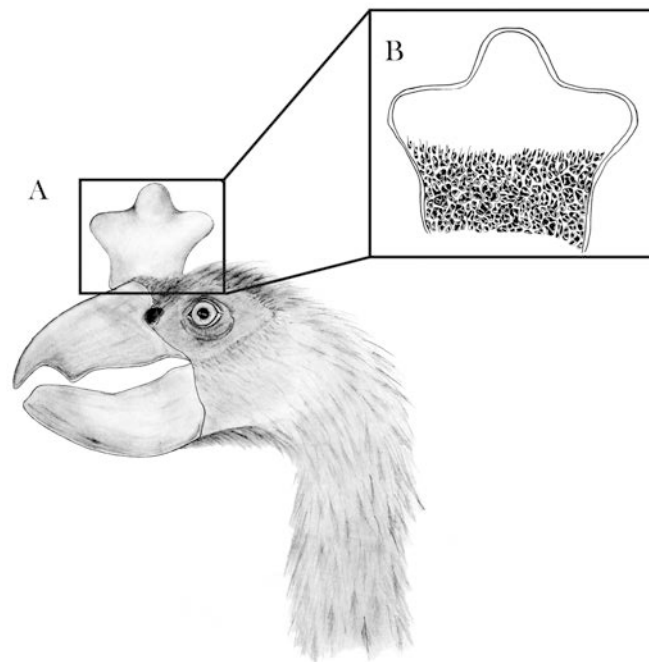


Figure 27 : Interprétation de la morphologie de la crête en étoile de *S. neocaledoniae*. (A) Reconstitution de la tête de *S. neocaledoniae*. (B) Interprétation de la morphologie interne de la crête en forme d'étoile (coupe transversale).

## C . Paléoécologie et Paléobiologie

### 1. Endocrâne *vs* Masse corporelle

Le poids ou la masse corporelle est l'un des attributs le plus importants, mais aussi aux corrélations les plus complexes, de la physiologie animale, comme le taux de reproduction, la taille de la population, le taux métabolique, la consommation énergétique et alimentaire, la locomotion, etc. Tous les aspects de la biologie d'un animal sont plus ou moins influencés par sa masse corporelle (Peters et Peters, 1986). La masse corporelle est la base de comparaison la plus utile car elle n'est pas influencée par la posture et est biologiquement informative. L'habitude de vivre au sol, associée à la réduction de l'appareil de vol peuvent être considérées comme des réponses physiologiques augmentant la masse corporelle autant que des adaptations à une existence terrestre. L'endocrâne évolue différemment avec les changements de taille corporelle. L'endocrâne et les orbites chez les oiseaux de grandes tailles sont relativement plus petits que chez leurs parents de plus petite taille, exprimant un effet hypoallométrique (Radinsky et al., 1987). Cette règle ne semble pas toujours valable en raison d'effets secondaire : les vertébrés nocturnes ont de grands yeux, les primates et les dauphins ont un cerveau élargi, mais ces exceptions apparentes sont également conformes aux relations hypoallométriques secondaires au sein de chaque groupe. Les compétences cognitives chez les oiseaux sont en partie liées à la taille du cerveau mais elles sont fortement liées à la masse corporelle et les mesures relatives n'éliminent pas intégralement le facteur allométrique lié à la taille de l'animal (Sayol, Lefebvre et Sol, 2016). La masse corporelle de *S. neocaledoniae* a été estimée par Worthy et al. (2016) entre 27 et 34 kg, en utilisant la circonférence du fémur chez plusieurs individus. Les galliformes ne pèsent en moyenne quelques kilos (masse inférieure à 10 kg). *Sylviornis neocaledoniae* appartient donc à une gamme de taille différente de celle des galliformes actuels.

Pour comprendre au mieux cette allométrie entre le volume endocrânien et la masse corporelle, nous avons considéré l'ensemble des données présentes dans la littérature. Ainsi nous avons pu tester cette relation sur la quasi-totalité des ordres actuels d'oiseaux et sur l'ensemble des ordres fossiles référencés. La liste des espèces ainsi que les mesures associées sont présentées en Annexe 7. Cette relation a été modélisée par une régression linéaire sur laquelle nous avons testé la présence de points de rupture avec le package « Segmented », sous Rstudio®. (Muggeo, 2017).

L'étude de la relation allométrique entre le volume de l'endocrâne et la masse corporelle a démontré l'existence de trois gammes de masse corporelle distinctes : les petits oiseaux dont la masse corporelle est inférieure à 25,4 g, les oiseaux moyens dont la masse corporelle est comprise entre 25,4 et 8,570 kg et les gros oiseaux dont la masse corporelle est supérieure à 8,750 kg (Figure 28).

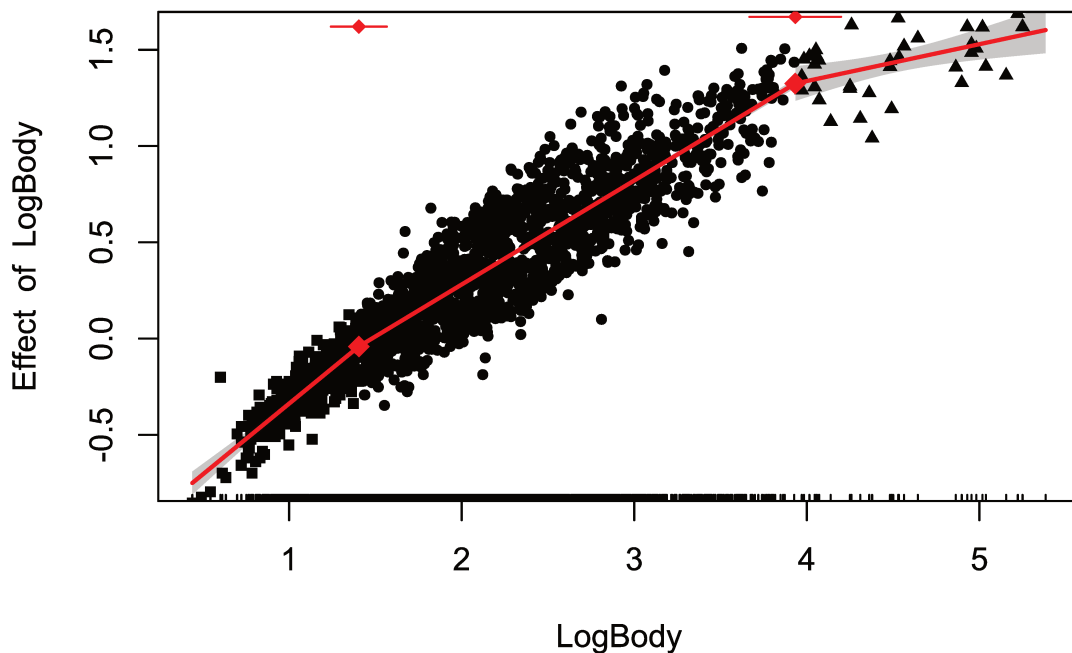


Figure 28 : Relation allométrique entre la masse corporelle et le volume endocrânien chez l'ensemble des oiseaux. Les carrés indiquent les individus de petites tailles (inférieures à 25,4g), les ronds montrent les individus de tailles moyennes (compris entre 25,4g et 8,570 kg) et les triangles présentent les individus de grandes tailles (supérieures à 8,570 kg). Les trois régressions linéaires sont en rouge. Les losanges rouges présentent les deux points de ruptures, soit les masses corporelles limites entre les gammes de tailles, avec leurs incertitudes associées.

Chacune des trois droites de régression est significative car elles présentent une t.value supérieure à 1,96 (Tableau 2). Le nombre d'individus de grande taille étant nettement inférieur au nombre d'individu pour les autres gammes de tailles, cela entraîne un biais est présente pour cette régression (segment 3) et explique des valeurs de t.value et d'intervalle de confiance plus basses que pour les autres droites de régressions.

Tableau 2 : Informations pour chaque segment de régression.

	Erreur standard	t.value	Intervalle de confiance (95%)
Segment 1	0,043	17,235	0,65
Segment 2	0,007	79,237	0,53
Segment 3	0,064	3,016	0,07

Beaucoup d'études comparatives ont essayé d'expliquer la variation de la taille du cerveau chez les vertébrés (Healy et Rowe, 2007). Les biologistes évolutionnistes supposent que si la sélection naturelle a agi sur le comportement d'une espèce, elle aura également dirigé l'évolution de l'architecture cognitive et neuronale sous-jacente qui la contrôle. Bennett & Harvey (1985), ont suggéré que le mode de développement, plutôt que le régime alimentaire, expliquait une proportion significative de la variation de la taille du cerveau entier chez les oiseaux. Il a également été reconnu que certaines variables écologiques et d'histoire de vie étaient significativement corrélées à la variation de la taille (relative) du cerveau entier, il n'y avait aucune idée claire de ce que la taille du cerveau entier signifiait réellement sur le plan biologique ou de la façon dont les changements de taille entraînaient des changements de comportement.

Un modèle allométrique commun appelé règle de Haller stipule que les petites espèces ont des cerveaux et des yeux relativement plus gros que les espèces plus grandes du même groupe taxonomique (Rensch, 1948). Ce modèle impose des changements structurels drastiques et des coûts énergétiques aux petites espèces pour produire et maintenir une quantité disproportionnée de tissu nerveux (Ocampo, Barrantes et Uy, 2018). En effet, plusieurs études ont montré les coûts métaboliques importants d'avoir des cerveaux relativement plus gros (Niven et Laughlin, 2008; Kotrschal *et al.*, 2013). C'est par exemple le cas chez les colibris dont le taux métabolique spécifique de masse est le plus élevé parmi les vertébrés, ce qui représente probablement la limite métabolique évolutive supérieure (Suarez, 1992). Ce taux métabolique élevé est directement corrélé à plusieurs traits physiologiques et anatomiques qui exigent un apport énergétique élevé, tels que le vol (Lasiewski, 1963) et un cœur (Lasiewski, 1964), un cerveau et des yeux relativement gros. Par conséquent, la production et le maintien d'une quantité disproportionnée de tissu nerveux, qui comprendrait le cerveau et la rétine, qui est une excroissance du cerveau lui-même (Kiltie, 2000), devrait entraîner un compromis entre l'investissement relatif de l'œil et du cerveau. (Niven et Laughlin, 2008). Étant donné que les plus

petites espèces de colibris peuvent nécessiter relativement plus d'espace pour le cerveau, l'espace pour les yeux peut être limité par rapport aux espèces plus grandes.

Il est possible qu'une contrainte similaire s'applique à l'inverse chez les oiseaux de grande taille, notamment car les oiseaux pesant plus de 20 kg environ ne volent pas, sauf quelques exceptions. Cette contrainte n'est pas due au fait que le mécanisme de vol a des limites de taille en soi mais à la puissance métabolique requise pour le vol augmentant proportionnellement à la masse corporelle, et à la puissance métabolique disponible pour l'organisme augmentant à un rythme plus lent, de sorte qu'il existe inévitablement une taille corporelle maximale au-dessus de laquelle le battement actif du vol n'est pas possible.

Les trois gammes de tailles de la relation allométrique entre le volume endocrânien et la masse corporelle seraient possiblement liées à une puissance métabolique allouée de manière différente au cerveau. Ces différences de puissance métabolique ne sont pas claires et encore mal comprises. Les colibris sont l'un des seuls clades d'oiseaux aujourd'hui pour lequel une étude entre l'allométrie de taille de l'animal et du cerveau a été réalisée. Une étude du métabolisme et de l'allocation énergétique chez des oiseaux de différentes gammes de taille pourrait apporter des informations complémentaires pour comprendre les limites des différentes gammes de taille mis en évidence par cette relation allométrique, en prenant notamment en compte l'inaptitude au vol qui semble jouer un rôle majeur dans la puissance métabolique disponible pour l'organisme.

L'endocrâne n'est pas seulement lié, en volume à la masse corporelle mais également aux capacités sensorielles et cognitives. Nombre d'oiseaux inaptes au vol semblent avoir développé des combinaisons inhabituelles de capacités sensorielles (Johnston et Mitchell, 2021). L'étude de l'endocrâne de *S. neocaledoniae* pourrait apporter des informations précieuses sur son écologie et sa biologie (voir ci-après).



## PAPIER 1

The endocast of the insular and extinct *Sylviornis neocaledoniae* (Aves, Galliformes), reveals insights into its sensory specializations and its twilight ecology.

Ségolène Riamon, Jean-Christophe Balouet, Jeanne Rolland-Guillard, Céline Salaviale, Pauline Guenser, Jean-Sébastien Steyer, Antoine Louchart

*Soumis et accepté à Scientific Reports (Juin 2022).*

The endocast of the insular and extinct *Sylviornis neocaledoniae* (Aves, Galliformes), reveals insights into its sensory specializations and its twilight ecology.

Ségolène Riamon<sup>1\*</sup>, Jean-Christophe Balouet<sup>2</sup>, Jeanne Rolland-Guillard<sup>1</sup>, Céline Salaviale<sup>1</sup>, Pauline Guenser<sup>3</sup>, Jean-Sébastien Steyer<sup>4</sup>, Antoine Louchart<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Univ Lyon, Univ Lyon 1, ENSL, CNRS, LGL-TPE, 69622, Villeurbanne, France. <sup>2</sup> Environnement International, 60129, Orrouy, France <sup>3</sup> Université de Bordeaux, CNRS, EPOC, EPHE, UMR 5805, F-33600, Pessac, France <sup>4</sup> Centre de Recherches en Paléontologie – Paris, UMR 7207, CNRS-MNHN-SU, Muséum National d’Histoire Naturelle, 8 rue Buffon, CP38, 75005, Paris, France. \* Corresponding author

## Abstract

*Sylviornis neocaledoniae* (Galliformes, Sylviornithidae), a recently extinct bird of New-Caledonia (Galliformes, Sylviornithidae) is the largest galliform that ever lived and one of the most enigmatic birds in the world. Herein, for the first time, we analyze its neuroanatomy that sheds light on its lifestyle, its brain shape and patterns being correlated to neurological functions. Using morphometric methods, we quantified the endocranial morphology of *S. neocaledoniae* and compared it with extinct and extant birds in order to obtain ecological and behavioral information about fossil birds. *Sylviornis neocaledoniae* exhibited reduced optic lobes, a condition also observed in nocturnal taxa endemic to predator-depauperate islands, such as Elephant birds. Functional interpretations suggest that *S. neocaledoniae* possessed a well-developed somatosensorial system and a good sense of smell in addition to its specialized visual ability for low light conditions, presumably for locating its food. We interpret these results as evidence for a crepuscular lifestyle in *S. neocaledoniae*.

## Introduction

Avian evolution on islands has produced some remarkable species exhibiting unique characters and odd morphologies and behaviors, often associated with gigantism: this is particularly the case of the endemic flightless birds such as the iconic dodo (*Raphus cucullatus*) from Mauritius<sup>1</sup>, the impressive moa (Dinornithiformes) from New Zealand<sup>2</sup> and the giant elephant birds (Aepyornithiformes) from Madagascar<sup>3</sup>. *Sylviornis neocaledoniae* Poplin, 1980, an enigmatic extinct bird from New Caledonia (France), is one such species: the only known representative of its genus, this giant flightless bird (1.3 m in height, 1.7 m in length and 30-35 kg in weight estimated by Worthy et al., 2016) lived on La Grande Terre (the main island of the Archipelago) and L'Île des Pins (small southern island) until the late Holocene<sup>4, 5</sup>. It went extinct shortly after the

colonization of these islands by humans 4, which dates to slightly more than 3000 BP<sup>6,7</sup>. Despite extensive osteological studies 4<sup>8</sup> *S. neocaledoniae* remains enigmatic: vague information is available concerning its overall morphology and behavior has been transmitted thanks to the oral tradition of the autochthonous people<sup>4,9,10,11</sup>. According to the Kanak tradition, this giant and aggressive bird laid a single egg per year and appeared stealthily during sunset or sunrise: this is the only and unverified “data” on its behavior available so far. The phylogenetic position of *S. neocaledoniae* is the subject of debate<sup>5,8</sup>. Initially thought to be a possible ratite (Poplin, 1980), *S. neocaledoniae* was later considered to be a megapode (Megapodiidae) 4<sup>13</sup>. Later, Mourer-Chauviré & Balouet<sup>8</sup> erected the family Sylviornithidae for this unique species, based on multiple cranial characters interpreted as autapomorphies. Most analyses have suggested that it is a galliform<sup>5,8,12,13</sup>, possibly a stem galliform<sup>2</sup>, or Galloanserae<sup>5,15,16</sup>. In the latest phylogenetic analyses *S. neocaledoniae* and its sister species *Megavitiornis altirostris* were recovered sister to all galliforms<sup>17,18</sup>. However, its precise phylogenetic position remains to be determined. Moreover, no molecular analysis (e.g., palaeogenomics) has been carried out on relatively fresh material. Consequently, *S. neocaledoniae* remains anatomically, ecologically, ethologically and phylogenetically one of the most problematic extinct birds in the world. Here, for the first time we analyze its endocranial anatomy in order to reconstruct its anatomy and behavior. To do so, we compared *S. neocaledoniae* with galliforms and other extant and extinct large birds (Aepyornithiformes, Casuariiformes, Dinornithiformes, Rheiformes, Struthioniformes, Gastornithiformes, Sphenisciformes, Cariamiformes), so as to throw light on its paleoecology. We used non-destructive and non-invasive conventional X-ray computed microtomography (μCT). We targeted internal cranial structures because they are well known to yield precious information about behavior and phylogeny in both avian and non-avian theropods<sup>19,20</sup>. In the absence of the brain endocranial reconstructions are a good alternative to neuroanatomy because, in various extinct and extant birds, there exists a strong correlation and parallelism

between the endocranial structures and the underlying brain structures (e.g., <sup>21, 22, 23, 24</sup>): birds generally have a high cranial cavity-brain correlation index (BEC index) resulting from their exceptionally thin meningeal tissues, meaning that inferences regarding sensory capacities can be made<sup>25, 26, 27, 22</sup>. Moreover, *S. neocaledoniae* is larger than other galliforms. We also consider the size ranges observed in *S. neocaledoniae* because Sayol et al.<sup>28</sup> showed that cognitive skills in birds are partly related to brain size, which is strongly correlated with body size. This observation stems from the now well-established principle of proper mass, which is used in the study of the brain<sup>26, 29</sup>. The relative size of each brain region has also been calculated because it has been showed that it reflects the relative importance of the sensory modalities and specific cognitive processes of the regions of the brain concerned, that is its relative function <sup>26, 30, 31, 32, 33</sup>. We are aware that these relative measurements could be biased by allometric factors related to the great size of the animal<sup>26</sup>: in order to minimize this bias, we also compare the endocranium of *S. neocaledoniae* with those of all other large birds (i.e., of body mass greater than 8.750 kg, for the statistical delineation) including extant galliforms. All these comparisons are based on our own 3D-scans realized on various skulls of diverse species (see list in Supplementary Data) and on data extracted from the literature<sup>23, 34, 35, 36, 37</sup>.

The results of these comparisons are interpreted in terms of sensorial capacities and possible related behavior based on quantitative comparisons of relative cerebral areas.

## Results

### Endocast Description and Comparison

For ease of reference, the morphological terms specific to the brain used here are defined and described for the different regions of the endocast. The virtual endocasts of two specimens of *S. neocaledoniae* revealed no overall noticeable intraspecific variation (Figs. 1a, 1c, 1d, 1e) but a morphological similarity to the set of galliforms studied, as opposed to various non-galliform

birds, starting from the phylogenetically closest neognaths (see Materials and Methods) The endocasts of extant galliforms and *S. neocaledoniae* studied revealed interspecific and interfamilial morphological variation (Figs. 1, S3, S4, S5, S7).

### Olfactory Bulb

The olfactory bulb, located at the anterior tip of the telencephalon, is composed of two olfactory lobes. *Sylviornis neocaledoniae* shows a slight rostral pinch/tightening of the telencephalon, which delimits the olfactory bulb (Figs. 1, S3, S4, S5). This is also the case in extant galliforms although the shape of their olfactory bulbs varies; individually it is either of the one-lobe type (true fusion of the two bulbs into a single midline bulb) or of the biantennary type (the two bulbs are quite separate)<sup>38, 39, 40</sup>. Among *S. neocaledoniae* and studied extant galliforms, the two olfactory lobes are fused as a single lobe but only *S. neocaledoniae* shows an appreciable sulcus delimiting the two lobes, in dorsal view (Fig. S3). The olfactory bulb of *S. neocaledoniae* is narrow and becomes wider at the rostral extremity, from which the olfactory nerves (I) bifurcate. In lateral view, the orientation of the long axes of the olfactory bulbs is different from that of the cerebral hemispheres, as in some galliforms. Unlike Phasianidae and *Odontophorus guttatus* (Odontophoridae), *S. neocaledoniae*, Megapodiidae (*Alectura lathami*, *Megapodius cumingi*) and Cracidae (*Mitu tuberosum*, *Penelope pileata*) have an olfactory bulb located slightly rostroventrally and not in the sub-horizontal position in continuity with the telencephalon. In addition, the olfactory bulb in these groups, has a more ventral inclination (Figs. 1, S4, S5).

### Telencephalon

In dorsal view, the telencephalon of *S. neocaledoniae* exhibits morphology similar to that many extant galliforms<sup>23, 37, 41</sup>: in dorsal and ventral view, the shape of the two cerebral hemispheres gives the rostral part of the endocast a pear-shaped or heart-shaped contour wider caudally. This morphology is much less marked than that of *Acryllium vulturinum*, *Gallus gallus*, *O. guttatus*,

*P. pileata* and *Guttera plumifera*. In *S. neocaledoniae*, the mediolateral expansion of the telencephalon begins where the medial cerebral artery traverses the telencephalic hemisphere and in dorsal view, it occludes the rounded optic lobe (Figs. 1, S3). This limit is much less visible in extant galliforms. In dorsal view, this mediolateral expansion in *S. neocaledoniae* is relatively narrower and less caudally developed than that of extant galliforms. In lateral view, the general contour of the telencephalon is sub-rounded, as in *G. gallus* and *Tetrao urogallus*. In other galliforms, the mediolateral expansion of the telencephalon is slightly ventrally pointed, approximately at the rostradorsal level of the optical lobe. Thus, the general contour of the telencephalon is slightly sub-triangular ventrally. In *S. neocaledoniae*, *M. tuberosum* and *T. urogallus*, the mediolateral width of the telencephalon is more developed than the optic lobes. Whereas in other extant galliforms, the mediolateral width of the telencephalon is similar than the optic lobes.

Most modern birds have a wulst (sagittal eminence corresponding to the hyperpallium), but it differs in size, shape and position depending on the species<sup>24, 42</sup>. The wulst is well defined and delimited dorsolaterally by the vallecule telencephali (Figs. 1, S3). The wulst of *S. neocaledoniae* is relatively developed and as in all galliforms, is in a rostral position (i.e., type A of Walsh & Milner<sup>42</sup>), thus it does not overlap the cerebellum (Figs. 1, S3). In all galliforms, the wulst is delimited from the telencephalon by a shallow groove, the vallecule telencephali. The wulst of *S. neocaledoniae* and that of *M. tuberosum* is more developed than those of other galliforms (Fig. 1). In dorsal view, the wulst of *S. neocaledoniae* is regularly oval in shape, as in *A. vulturinum*, *A. lathamii* and *M. cumingi*, whereas in the other galliforms it is dorsolaterally expanded (Fig. S3).

### Diencephalon

The external surface of the endocranial diencephalon is limited to the optic nerve (II) and the pituitary fossa. The optic nerve canal in *S. neocaledoniae* is well developed (Figs. S4, S5). In ventral view, the pituitary fossa is relatively wider in *S. neocaledoniae* and *G. gallus*, than in the other

galliforms. The pituitary fossa of *S. neocaledoniae* widens rostrally and it is narrows posteriorly, like all the galliforms studied here, except for *O. guttatus* and *P. pileata*. These have a more rounded pituitary fossa, in lateral view. (Fig. 1 S4). *Sylviornis neocaledoniae* has a unique morphology of the carotid artery: it remains linked to a point well posterior of the pituitary before subdividing into two distinct branches (Fig. S4). This is not the case in extant galliforms, where the carotid artery is subdivided into two distinct branches at the exit of the pituitary fossa (*G. plumifera*, *M. cumingi*, *G. gallus*, *T. urogallus*) or slightly more posteriorly (*A. lathamii*, *M. tuberosum*, *A. vulturinum*, *P. pileata*, *O. guttatus*) (Figs. 1, S4).

### Mesencephalon

The optic lobes (i.e., the visible parts of the mesencephalon), are located underneath and posterior to the telencephalon. In *S. neocaledoniae* they are somewhat visually inconspicuous structures and seems smaller in comparison to those in the extant galliforms (Fig.1). They are characterized by a slight lateral expansion of the ventromedial endocast (Fig. S4). In lateral view, the optic lobe of *S. neocaledoniae* is ovoid, as in *T. urogallus*. The other galliforms have a more developed optic lobe rostroventrally (Fig. S4).

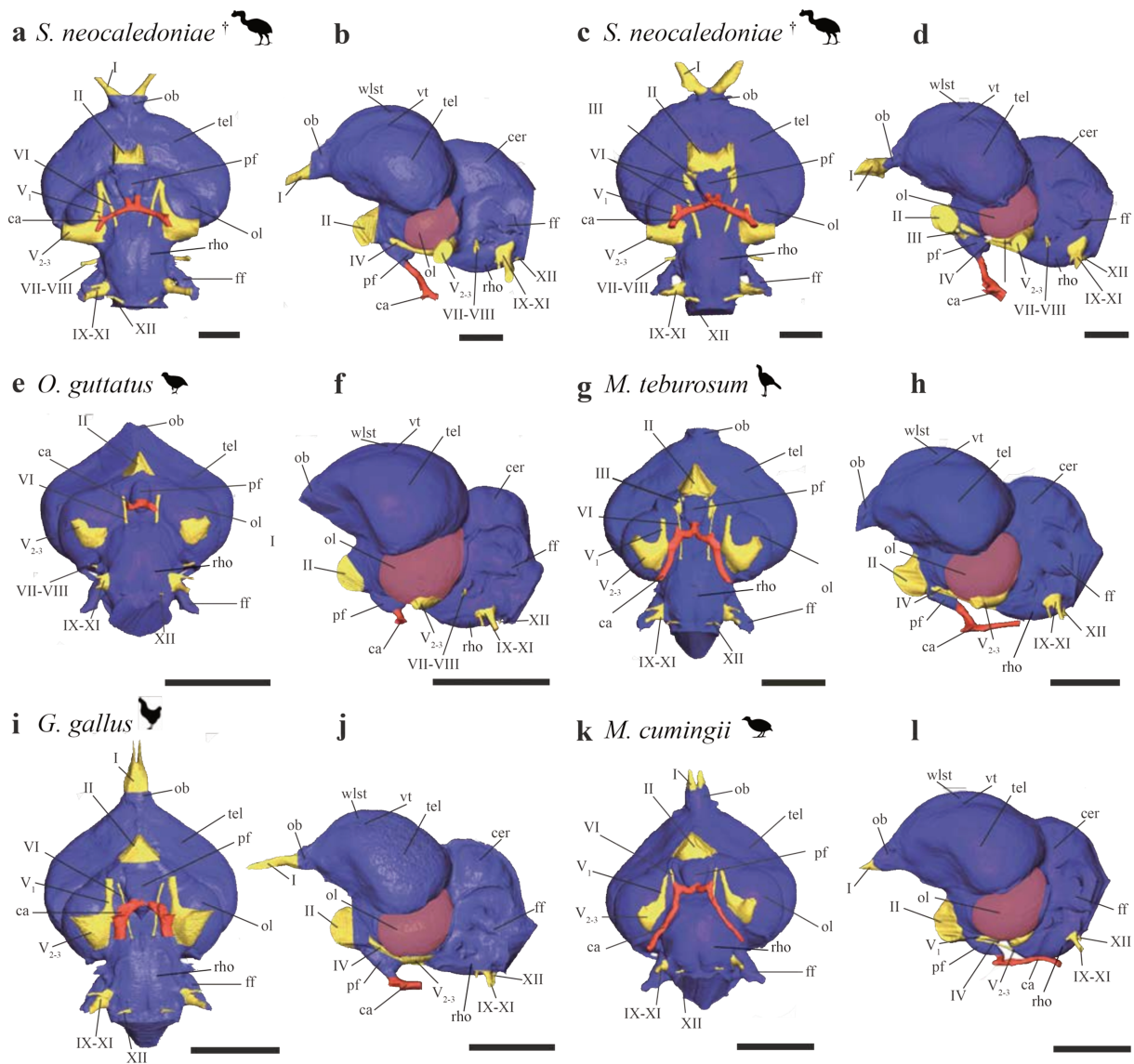
### Metencephalon

The morphology of the cerebellum varies individually among the galliforms. The cerebellum of *S. neocaledoniae* is compressed mediolaterally, expanded rostrocaudally, like that of *M. tuberosum* and *G. gallus* (Fig. S3) and it narrows at its rostral and caudal extremities, like that of *T. urogallus* (Fig. S3). In lateral view, the cerebellum of *S. neocaledoniae* is less dorsally domed than that of the other galliforms (Fig. 1). In lateral view, the main axis of the brain of most bird species deviates from the main axis of the spinal cord, resulting a rostral flexion mainly located in the region of the mesencephalon<sup>42, 43</sup> (Fig. 1). *Sylviornis neocaledoniae* and *T. urogallus* are characterized by the



absence of rostral flexion of the cerebellum, reflecting the dorsoventral compression and the elongated shape of their skull.

Among galliforms, the floccular fossa is highly variable in morphology and size. The floccular fossa of *S. neocaledoniae* is parallel to the axial plane and has a lateral projection oriented at 45° angle to the sagittal plane. *Sylviornis neocaledoniae* has a type 5 flocculus (the base is not twisted but is rostrocaudally compressed)<sup>44</sup>. A sheet of bone between the arterial loop and the surface of the fossa is visible: it causes a “fenestra” in the flocculus endocast (Fig. 1.). Following Walsh et al.<sup>44</sup>, this structure, covered by an amount of vascular tissue, is characteristic of low manoeuvrability.



**Fig. 1:** Digital endocranial reconstructions of *Sylvionnis neocaledoniae* (a, b, MNHN NCP 241; c, d, MNHN unnumbered), *Odontophorus guttatus* (e, f), *Mitu tuberosum* (g, h), *Gallus gallus* (i, j) and *Megapodius cumingii* (k, l). In ventral (a, c, e, g, i, k) and left lateral (b, d, f, h, j, l) views. Optic lobes are highlighted in red to aid in comparison of relative size of this structure across taxa. Colours: blue, endocranium; yellow, cranial nerves; red, vasculature. Abbreviation : ca, carotid artery canal; cer, cerebellum; ff, floccular fossa; ob, olfactory bulb; ol, optic lobe; pf, pituitary fossa; rho, rhombencephalon; tel, telencephalon; vt, vallecula telencephali; wlst, wulst; I, olfactory nerve canal; II, optic nerve canal; III, oculomotor nerve canal; V<sub>1</sub>, ophthalmic nerve canal; V<sub>2-3</sub>, maxillomandibular nerve canal; VI, abducens nerve canal; VII-VIII, facial and vestibulocochlear nerves canal; IX-XI, glossopharyngeal nerve canal and accessory nerves; XII, hypoglossal nerve canal. †Fossil taxon. Scale bars = 1cm.

## Rhombencephalon

The rhombencephalon forms the caudoventrolateral areas of the hindbrain and defines the structures of the medulla oblongata and pons. In *S. neocaledoniae* and *T. urogallus*, the rhombencephalon is relatively flat rostrocaudally and compressed mediolaterally, unlike those of the other galliforms (Figs. 1, S4). In *S. neocaledoniae*, the cerebellum and associated ventral rhombencephalon form a distinctive hindbrain, whose overall morphology differs compared with that of the extant galliforms (Figs. 1, S4).

## Myelencephalon

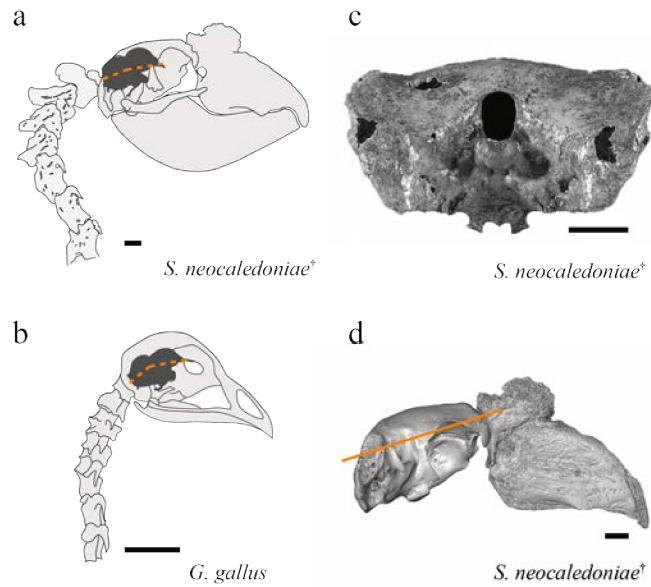
In *S. neocaledoniae* and all the extant galliforms, the trigeminal ganglion and the base of the trigeminal nerve are contiguous with the optic lobe. This represents the most common condition in extant birds<sup>45</sup>. The trigeminal nerve complex divides into three branches: the ophthalmic nerve (V<sub>1</sub>) and the maxillomandibular complex nerve (V<sub>2-3</sub>) comprising the maxillary nerve (V<sub>2</sub>) and the mandibular nerve (V<sub>3</sub>), and insert on the ventral surface of the optic lobe. The myelencephalon is distinctive in *S. neocaledoniae*, in that the maxillomandibular branch (V<sub>2-3</sub>) is more developed than that of the other galliforms and is practically perpendicular to the ophthalmic nerve (V<sub>1</sub>) (Figs. 1, S4).

## Inner ear

*S. neocaledoniae* and the Cracidae (*M. tuberosum* and *P. pileata*) have more sinuous semi-circular canals than those of other galliforms (Fig. S7). In *S. neocaledoniae*, the semi-circular canals are slightly thicker than those of most galliforms (Fig. S7). Benson et al.<sup>46</sup> have shown that large non-volant birds have shorter labyrinths. *Sylviornis neocaledoniae* supports this hypothesis in having labyrinths that are proportionately shorter than those of the other galliforms (Fig. S6). A detailed description is given in the electronic supplementary material and is illustrated in Supplementary Fig. S7.

## Endocast orientation

As for the external skull described by Mourer-Chauviré & Balouet<sup>3</sup> (and Fig. 2c), the endocast of *S. neocaledoniae* does not show a great dorsoventral expansion. When the skull is oriented in a normal position, that is following the horizontal of the lateral semi-circular canal, the reconstructions show that the flexion (the endocranial axis from the tip of the olfactory bulb to the foramen magnum through the midpoint of the isthmic constriction) of the endocranial cavity of the two *S. neocaledoniae* specimens was significantly lower (averaged 17.7°) than that of the other galliforms examined (averaged 30.9°) (Fig. S10). This low brain flexion of *S. neocaledoniae* is associated with a particular orientation of the skull ( $\sim 15^\circ$ ) relative to the horizontal (Fig. 2). These two observations are consistent with a horizontal posture/position of the upper neck as in the more recent skeletal reconstructions<sup>2</sup>. This horizontal posture and its effect on the orientation of the endocast and the relatively dorsal position of the foramen magnum are illustrated in Fig. 2. These observations support the hypothesis of a correlation between skull size, brain orientation, foramen magnum position and posture of the head in birds<sup>47, 48</sup>. Most endocasts of adult neognath birds are steeply inclined upwards, ventrally flexed or narrower and more anteriorly inclined<sup>31</sup> whereas in *S. neocaledoniae* it is narrower and weakly inclined downwards. Ashwell and Scofield<sup>49</sup> showed that most moa also tend to have low values for endocast flexion, induced by horizontal deportment from their upper neck. The entire endocast has a relatively elongated general morphology like that of *T. urogallus*.



**Fig. 2:** Carriage of the head and orientation of the endocranial axis in *Sylviornis neocaledoniae* (a) contrasted with that in *Gallus gallus* (b). The endocranial cavity and endocranial axis (orange dashed lines) are superimposed on lateral views of the head and neck in the two species. The attachment of the neck to the back of the skull in *S. neocaledoniae* is accompanied by a dorsally positioned foramen magnum (c) and particular orientation of the skull ( $\sim 15^\circ$ ) relative to the horizontal (orange line, d). Scale bars = 2 cm.

#### Size of endocast structures

#### Olfactory bulb size

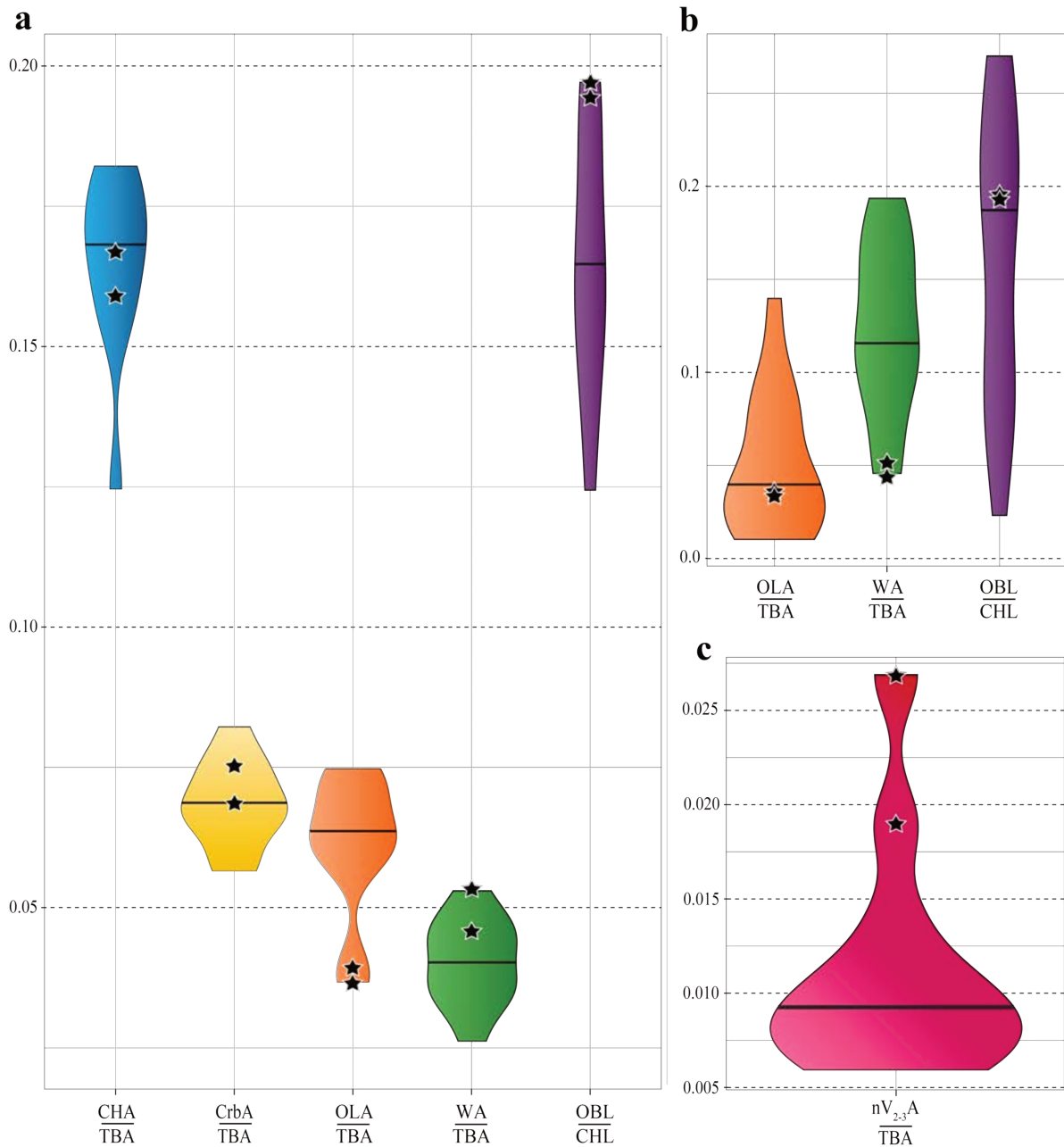
The relative development of the olfactory bulb in *S. neocaledoniae* is the largest of all galliforms and positions itself close to *O. guttatus* and *T. urogallus* (Fig. 3, Tables S1, S3). When the ratio of olfactory bulb is compared to that of other large birds, it is positioned close to the median: *S. neocaledoniae* has an olfactory bulb almost as developed proportionately as in the giant moa (*Pachyornis elephantopus*) and more developed than that of the ostrich (*Struthio camelus*) (Table S1, S3). In birds, the relative size of the olfactory bulb is correlated with olfactory capacity 39, 29, 50. *Sylviornis neocaledoniae* therefore probably had strong olfactory abilities and the best sense of smell among galliforms measured here.

### Optic lobe size

In contrast, the optic lobe of *S. neocaledoniae* is relatively the smallest of all galliforms (Fig. 3a, Tables S1, S3). When the relative size of this optic lobe is compared with that of all birds or large birds<sup>34, 35, 51, 52</sup>, it is positioned close to the medians and means in both cases (Fig. 3b, Tables S1, S3): *S. neocaledoniae* has an optic lobe as reduced as that of the cassowary (*Casuarius casuarius*, Casuariidae), an extinct penguin (*Parapterodytes antarcticus*, Spheniscidae) and the magnificent bird of Scaglia (*Llallawavis scagliai*, Phorusrhacidae). In birds, the relative size of the optic lobe is correlated with optical capacity<sup>23, 34, 51, 52</sup>. *Sylviornis neocaledoniae* therefore probably had a weak visual acuity, as is also suggested by its reduced optic nerve and its small orbits (see electronic supplementary material, Fig. S11).

### Wulst size

Relative to endocast, the wulst of *S. neocaledoniae* is one of the largest among galliforms, with *T. urogallus* and *Meleagris gallopavo* (Fig. 3a, Tables S1, S3). However, when the relative size of this wulst is compared to that of large birds<sup>35, 51, 52</sup>, it is one of the smallest wulsts of large birds (Fig. 3b, Table S3).



**Fig. 3:** Violin plots showing the position of *Sylvionis neocaledoniae* (black star) relative to other Galliformes (a, c) and large birds (body mass greater than 8.750 kg) (b), according to a series of ratios. Heavy black line indicates the median. Abbreviations, CHA, cerebral hemisphere surface area; CHL, cerebral hemisphere length; CrbA, cerebellum surface area; OLA, optic lobe surface area; OBL, olfactory bulb length;  $nV_{2-3}A$ , maxillomandibular nerve canal cross-section area; TBA, total brain surface area; WA, wulst surface area.

Maxillomandibular nerve (V2-3) section

The relative size of the maxillomandibular nerve canal cross-section (V2-3), provides information about the development of the somatosensory system (sense of touch) and presumably mechanoreception. The comparison does not include large birds because of the lack of data. In galliforms, the maxillomandibular nerve is weakly developed in general (average ratio of: 0.0097 against 0.023 for *S. neocaledoniae*). *Sylviornis neocaledoniae* presents a much more developed nerve than that of extant galliforms (Fig. 3c, Tables S1, S3), except for that of *Mitu tuberosum* (Tables S1, S3). Apart from *S. neocaledoniae* another Galloanseres shows an exceptionally well developed maxillomandibular nerve: the extinct anseriform *Talpanas lippa* of the Hawaiian Islands (Mole-duck, Oxyurini)<sup>53, 54</sup>(Fig. S11). *Sylviornis neocaledoniae* shows a relatively smaller maxillomandibular nerve than *T. lippa* proportional to the size of the endocast, but slightly more developed compared to the surface of the foramen magnum (Fig. S11).

## Discussion

The endocranium of *S. neocaledoniae* is similar to that of a typical galliform, but, like its general osteology, it also shows a mosaic of derived characters, galliform synapomorphies and probably some plesiomorphies. A precise phylogenetic analysis of *S. neocaledoniae* is outside the scope of this study, however, the cranial and endocranial anatomy of *S. neocaledoniae* reveals very interesting traits concerning its behaviour and lifestyle:

The shape and orientation of the endocast is cause in part by the foramen magnum is located caudally and faces caudally on the cranium and it is not directed somewhat ventrally as in most birds. The fact that its cerebellum has no rostral flexion is linked to the general shape and orientation of the endocast, and the high dorso-caudal position of the foramen magnum, also observed exclusively in some moa<sup>49</sup> and a giant terror bird<sup>55</sup>. Gussekloo & Cubo<sup>56</sup> have shown that the inability to fly in modern birds affects the morphology of the skull. They suggest that this relationship is related to a reduced selective force for light skull in these birds, allowing the



development of strong muscle insertions of a heavier skull and robust neck in walking birds that are unable to fly. These authors confirmed the relationship between flight incapacity and a peramorphic (i.e., overdeveloped) skull in relation to the standard ontogenetic trajectory of *G. gallus*, suggested by morphological studies<sup>57</sup>. We can assume that the cranial morphology of *S. neocaledoniae* follows this same trend (e.g., see the morphology of the palatine-pteroid complex<sup>8</sup>), but a more detailed morphological and quantitative study is needed to test this hypothesis. Other parts of the skeleton such as the reduced keel and wings are typically interpretable as paedomorphic, and such a mosaic of different heterochronic conditions is observed in other flightless birds<sup>58</sup>.

The relative importance of sensory modalities and specific cognitive processes is reflected in the relative sizes of brain regions<sup>26, 30, 31, 32</sup>. Our reconstructions of the *S. neocaledoniae* endocasts, compared with both extant galliforms and extant and extinct “large” birds (i.e., 8.570 kg), show that this bird had a relatively small optic lobe associated with small orbits and optic nerves (Figs. 3, S11). The visual information is processed along three different pathways in the avian brain: accessory optic, thalamofugal, and tectofugal pathways of which the last two are most important and different. The optic lobe is the equivalent of the visible part of the optic tectum and optic tract and is the relay point for sensory information to the anterior brain<sup>23, 59</sup>. The optic lobe comprises most of retinal afferents, is related to retinal summation and hence acuity and corresponds to the main visual pathway in birds<sup>60, 61, 62</sup>. Early et al.<sup>23</sup> showed that the relative size of the optic lobe is representative of the size of the underlying brain structure. Thus, we supposed that behavioral inferences can be made from brain-structure size. Among extant birds, relatively small optic lobes are observed only in crepuscular or nocturnal birds such as the kiwi<sup>63</sup>, the nocturnal parrot *Pezoporus occidentalis*<sup>64</sup>, and the cassowary<sup>34</sup>. Optic lobe reductions in the elephant birds and the Mole duck *Talpanas lippa*, have been interpreted as revealing a nocturnal lifestyle pattern for these extinct birds<sup>34, 53, 65</sup>. This correlation is consistent with the

proper mass principle<sup>26</sup>, which predicts that the relative development of a brain structure is proportional to the complexity of the associated behaviours, which is confirmed by studies on extant species<sup>23, 34, 39, 42, 63, 65</sup>. Therefore, as evidenced by the small optic nerves and lobes associated with the small orbits, the visual system of *S. neocaledoniae* has reduced visual acuity. Compared to the extant galliforms, *S. neocaledoniae* did not have a good ability to discern information brought to the brain by sight and thus poor vision. Biometrically, *S. neocaledoniae* exhibits endocranial ratios similar to those of the cassowary<sup>34</sup> and, among the galliforms studied, it has the smallest relative surface of the optic lobes (Fig. 3, Tables S1, S3). Additionally, *S. neocaledoniae* also has an optical lobe ratio (to the endocast area) similar to that of the diurnal emu (*Dromaius novaehollandiae*), as given in the Torres & Clarke<sup>34</sup> study, but is lower than that given for emu in Corfield et al.<sup>52</sup> (Table S3). This assumes some relatively large intra-species variation in emu for ratios of optic lobe and the other different brain structures (Table S3), or more likely differences between how different workers measured these data. The cassowary has a greater activity at the beginning and the end of the day, which corresponds to a crepuscular lifestyle. Assuming that the correlation between this structural reduction and this lifestyle is valid for *S. neocaledoniae*, then it is inferred that it had reduced visual acuity and probably a crepuscular lifestyle.

To respond to the transition from a mainly diurnal towards a crepuscular or nocturnal lifestyle, the bird's visual system can either increase its visual sensitivity or reduce it in favour of other senses<sup>63</sup>. Increased sensitivity characterizes flying nocturnal birds (e.g., owls, oil birds, nightjars), which specialize in manoeuvrability and feeding in low light conditions, often characterized by large eyes and hyperdeveloped wulsts<sup>66</sup>. Only nocturnal flightless insular birds are known to have reduced the visual system in favour of other senses, including the Malagasy elephant birds, New Zealand moa, and the kakapo<sup>34, 63, 67, 68</sup>. However, the last species appears to have atypical eye anatomy for diurnal or nocturnal activity<sup>65</sup>. The relatively small size of the

eyes and optical lobe in the Moa, have been recently interpreted in terms of a nocturnal ecology for these giant flightless birds from New Zealand<sup>34</sup>. However, the study of *Megalapteryx didinus* (Dinornithiformes); the only species for which sclerotic rings are known<sup>65</sup>, indicated cathemeral (even diurnal/nocturnal) activity.

The adaptation of *S. neocaledoniae* to a crepuscular activity corroborates the hypothesis of Torres & Clarke<sup>34</sup>, in which reduced vision in birds (that are nocturnal or crepuscular and which use their other senses) is an adaptation that is probably only an option for flightless species (or really advanced only in those species). This hypothesis is based on the fact that despite the observation that a visual capacity that is adapted to low light conditions exist in various clades across many terrestrial non-avian vertebrates, only birds exhibit a correlation with changes in locomotion strategy, that is, loss of flight. But this might be easily explained by the correlation between loss of flight, living in predator-free or predator-scarce, insular environments, and viability of reduced vision. Indeed, high-performance vision is rendered less indispensable as soon as there are no more flight requirements (manoeuvrability etc.) nor any (or reduced) need to escape predators.

It can be hypothesized that vision capacities have decreased in favour of the use of other senses, such as smell, touch or hearing<sup>63, 69, 70</sup>. These non-visual senses may also have been used by *S. neocaledoniae* in adapting to a crepuscular lifestyle. The relatively large size of the olfactory bulb of *S. neocaledoniae* seems to attest to a well-developed sense of smell. Zelenitsky et al.<sup>29</sup> showed that the olfactory bulb ratio and body mass are uncorrelated in birds. However, they observed that in large species of Neornithes (more than 4.85 kg, in Zelenitsky et al.<sup>29</sup>), the olfactory ratios tend to be lower than those predicted by the regression. *Sylviornis neocaledoniae*, being a large bird, has a smaller olfactory bulb ratio than predicted by this regression and so confirms this tendency. However, it has proportionately the largest olfactory bulb of all galliforms and its

ratio is larger than average, among large birds. Therefore, we consider that *S. neocaledoniae* had a relatively well-developed sense of smell. This well-developed sense of olfaction was perhaps crucial while foraging or was correlated with a particular, closed, forested habitat in which vision (and even hearing) were hampered (as Torres & Clarke<sup>34</sup>, have hypothesized with elephant birds).

For some species, the adoption of a crepuscular or nocturnal lifestyle may lead to a development of the second visual pathway; the thalamofugal pathway, which projects from the retina to the dorsal thalamus and onto the wulst<sup>71</sup>, resulting in a relatively enlarged wulst. This peculiarity is present and well known in Strigiformes especially, unlike kiwi (Apterygiformes) that lack a developed wulst. However, some diurnal species also possess a relatively enlarged wulst, e.g., emus, and therefore probably had a developed thalamofugal visual pathway. The thalamofugal pathway is devoted to integrating visual information<sup>72</sup>, for example, associated with stereopsis<sup>66</sup>, spatial orientation<sup>73</sup>, pattern discrimination at a distance<sup>74</sup>. Nocturnal or crepuscular taxa therefore requires an increased sensitivity of the visual system, especially in low light environments<sup>66, 71</sup>. *Sylviornis neocaledoniae* seems to have a relatively well-developed wulst (among all birds, it is the best-developed within galliforms). Therefore, it has apparently its stereopsis developed. Early et al.<sup>35</sup> speculated that the position of the wulst is correlated with the use of the tactile sense when feeding. Birds with a wulst in the caudal position (type B sensu Walsh & Milner<sup>42</sup>), use the tactile sense while foraging, unlike birds with a wulst of type A (in rostral position). We suppose that the latter have a developed sense of touch that is not used for foraging but could help to understand and perceive their environment, thus compensating for the possible reduction of other senses. As *T. lippa* among anseriforms, *S. neocaledoniae* also has a maxillomandibular nerve that is proportionately wider than in the extant galliforms examined. However, it should be noted that the enlargement in *T. lippa* was extraordinary, enlargement is not so much in *S. neocaledoniae*. This nerve is directly related to the somatosensory system (the

perception of touch, temperature, body position (proprioception), and pain) of the beak. *Sylviornis neocaledoniae* would therefore have had a well-developed somatosensory system of the beak to compensate for its reduced visual acuity. This developed sense agrees with the large size of its beak, its vascularization and the presence of numerous foramens at the rostral extremity of the beak<sup>8</sup>. This sense may have served it to investigate its environment, using its beak as a tester. It is difficult to be more precise, but if there were Herbst receptors associate to the numerous foramens at the rostral extremity of the beak such a tactile sense could correspond to foraging in the soil, the humus of the forested habitats, or under leaves. Enhanced beak somatosensory capacities could also relate to enhanced mechanoreception, possibly in relation to special use of the beak that might have exerted particular mechanical constraints. The maxillomandibular nerve could relate to the presence of pressure receptors for skilful manipulation of food. The mechanoreceptors are just one of the many potential things that this nerve transmits, it can be bound to taste receptors. Indeed, the gustative information from the tongue is conveyed, within the lingual branch of the maxillomandibular (V<sub>2-3</sub>) ramus, by the facial (VII) nerve to the trigeminal principal sensory nucleus, which also receives input from glossopharyngeal (IX) and hypoglossal (XII) nerves<sup>37</sup>. But we consider it to be quite possible that the beak, with its peculiar morphological characteristics<sup>8</sup> of a greatly enlarged bony casque dorsally was used for other and still unknown purpose(s) (mate selection for example). Further analyses will be carried out to try to answer these questions.

The ecology of *S. neocaledoniae* seems to have been highly peculiar, and more complex than thought earlier. The adoption of a crepuscular lifestyle by *S. neocaledoniae* seems to be correlated to a reduction in visual acuity and specialised visual ability for low light conditions, associate to the development of smell and somatosensory system of the beak, linked to the loss of flight permitted by the absence of predators in an oceanic insular environment. Moreover, *S. neocaledoniae* seems to have well developed its somatosensory system, apart from all the kiwi, the

only other such example known being the extinct, highly peculiar Hawaiian Mole duck *T. lippa*<sup>53</sup>. *Sylviornis neocaledoniae* stands out as one of the most eccentric recently extinct bird species known, highlighting the fact that the most divergent species, morphologically, ecologically and behaviourally speaking, went extinct as a result of the arrival of humans on the islands where it lived, and that such a threat is still extremely great for the surviving insular endemics all over the world<sup>75</sup>.

## Materials and methods

### Endocast reconstruction

We reconstructed two digital endocasts of *S. neocaledoniae* with high-resolution X-ray computed microtomographic methodology, based on two well-preserved cranial specimens from the collections of the Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, France); MNHN-NCP 241 and an MNHN-NCP unnumbered). For our comparative analysis, we also reconstructed the endocrania of at least one representative of all extant galliform families, one extant species of anseriform (the extant sister group of galliforms <sup>76, 77</sup>) and representatives of other orders: Phoenicopteriformes, Podicipediformes, Gruiformes, Charadriiformes and Opisthocomiformes. Virtual endocasts were reconstructed using Avizo 9 lite (FEI Visualization Sciences Group, Berlin, Germany), following the reconstruction suggestions of Balanoff et al.<sup>22</sup>. Only practices to smooth and connect the separate portions of the endocasts were used. Scanning parameters and details of methods are provided in the electronic supplementary material (see Table S2). For all specimens, skull, endocast, base of the major nerves and labyrinths (anterior (ASC), lateral (LSC) and posterior (PSC) semi-circular canals, vestibule and cochlear canal) were segmented. Data for other species are derived from other studies<sup>23, 34, 37, 51, 52, 78</sup> and their data and endocast reconstructions contributed to this study (see Table S1, S3).

Measurements of the olfactory bulb, optic lobe, and semicircular canals

The olfactory bulb of extant species has been difficult to reconstruct, because it is not completely ossified. In some species, the olfactory nerves could not be reconstructed and the lower limit of the olfactory bulb is not always well defined. We were therefore unable to carry out surface measurements for the olfactory bulb. The measurements of the olfactory bulb were therefore carried out according to the method described of Bang & Cobb<sup>39</sup>: the ratio of length of the olfactory bulb over the length of the corresponding cerebral hemisphere, and in the axis of the maximum length for each measure. To investigate olfactory bulb relative size across galliforms and other birds, this ratio was then compared with the species sampled by Bang & Cobb<sup>39</sup>, Torres & Clarke<sup>34</sup> and Zelenitsky et al.<sup>29</sup>.

The measurement of the optic lobe follows Torres & Clark<sup>34</sup> but we used the ratio of the surface of the two optic lobes (and not a single optic lobe) on the total surface of the endocast. The measurement was carried out with the MeshLab software version 2020.06. Detailed methods of acquiring surface measurements are described in the electronic supplementary material and illustrated in Supplementary Fig. S1.

We measured the relative positions of the semi-circular canals (i.e., the angles between the canals) and their length using Avizo 9 lite (FEI Visualization Sciences Group, Berlin, Germany). The measurements follow Benson et al.<sup>46</sup>. All measurement data are provided in the electronic supplementary material (Table S1). Detailed methods are described in the electronic supplementary material and illustrated in Supplementary Fig. S2.

## Nomenclature

We follow the anatomical nomenclature in Baumel<sup>79</sup>, for osteology, external brain surface structure and innervation. Disparate terminologies have been used for the description of the surface morphology of the avian cranium and brain, in some instances with no consensus for any particular term (e.g.,<sup>79, 80</sup>). The endocasts have been described in accordance with the

terminology of Witmer et al.<sup>19</sup>, Early et al.<sup>24</sup> and Handley & Worthy<sup>37</sup>, and are illustrated in the Figs. 1, S1, S3, S4, S5.

#### Data accessibility

The original X-ray microtomography files for the specimens in this study are available on MorphoSource: XXX.

#### References

1. Claessens, L. P., Meijer, H. J. & Hume, J. P. The morphology of the Thirioux dodos. *J. Vertebr. Paleontol.* 35, 29–187 (2015).
2. Worthy, T. H., & Holdaway, R. N. *The Lost World of the Moa: Prehistoric Life of New Zealand.* (Indiana University Press 2002).
3. Hansford, J. P., & Turvey, S. T. Unexpected diversity within the extinct elephant birds (Aves: Aepyornithidae) and a new identity for the world's largest bird. *Royal Society Open Science*, 5(9), 181295 (2018).
4. Poplin, F., & Mourer-Chauviré, C. *Sylviornis neocaledoniae* (Aves, Galliformes, Megapodiidae), oiseau géant éteint de l'Île des Pins (Nouvelle-Calédonie). *Geobios*, 18(1), 73-105 (1985).
5. Worthy, T. H., Mitri, M., Handley, W. D., Lee, M. S., Anderson, A., & Sand, C. Osteology supports a stem-galliform affinity for the giant extinct flightless bird *Sylviornis neocaledoniae* (Sylviornithidae, Galloanseres). *PLoS One*, 11(3) (2016).
6. Anderson, A., Sand, C., Petchey, F., & Worthy, T. H. Faunal extinction and human habitation in New Caledonia: initial results and implications of new research at the Pindai Caves. *Journal of Pacific Archaeology*, 1(1), 89-109 (2010).



7. Maurizot, P., & Campbell, H. J. Palaeobiogeography of New Caledonia. Geological Society, London, *Memoirs*, 51(1), 189-213 (2020).
8. Mourer-Chauviré, C., & Balouet, J. Description of the skull of the genus *Sylviornis* Poplin, 1980 (Aves, Galliformes, Sylviornithidae new family), a giant extinct bird from the Holocene of New Caledonia. In *Proceedings of the International Symposium " Insular Vertebrate Evolution: The Palaeontological Approach"*: September, 16-19 Mallorca, 205-218. Societat d'Història Natural de les Balears (2005).
9. Dubois, M. J. Trouvailles à l'île des Pins, Nouvelle-Calédonie. *Journal de la Société des Océanistes*, 32(51), 233-239 (1976a).
10. Dubois, M. J. Espèce disparue et tradition mélanésienne. *Bull. Soc. Ét. hist. Nouvelle-Calédonie, Nouméa*, 29, 7-8 (1976b).
11. Griscelli, P. Deux oiseaux fossiles de Nouvelle-Calédonie. *Bulletin de la Société d'Etudes historiques de la Nouvelle Calédonie*, 29, 3-6 (1976).
12. Poplin, F. *Sylviornis neocaledoniae* n.g, n. sp. (Aves), Ratite éteint de la Nouvelle-Calédonie. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 290, sér. D, 691-694 (1980).
13. Poplin, F., Mourer-Chauviré, C., & Evin, J. Position systématique et datation de *Sylviornis neocaledoniae*, mégapode géant (Aves, Galliformes, Megapodiidae) éteint de la Nouvelle-Calédonie. *Comptes-rendus des séances de l'Académie des sciences. Série 2, Mécanique-physique, chimie, sciences de l'univers, sciences de la terre*, 297(3), 301-304 (1983).
14. Worthy, T. H. The fossil megapodes (Aves: Megapodiidae) of Fiji with descriptions of a new genus and two new species. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 30(4), 337-364 (2000).

15. Mayr, G. Cenozoic mystery birds—on the phylogenetic affinities of bony-toothed birds (Pelagornithidae). *Zoologica Scripta*, 40(5), 448-467 (2011).
16. Elzanowski, A., & Boles, W. E. Australia's oldest Anseriform fossil: a quadrate from the Early Eocene Tingamarra Fauna. *Palaeontology*, 55(4), 903-911 (2012).
17. Worthy, T. H., Degrange, F. J., Handley, W. D., & Lee, M. S. The evolution of giant flightless birds and novel phylogenetic relationships for extinct fowl (Aves, Galloanseres). *Royal Society open science*, 4(10), 170975 (2017).
18. Tambussi, C. P., Degrange, F. J., De Mendoza, R. S., Sferco, E., & Santillana, S. A stem anseriform from the early Palaeocene of Antarctica provides new key evidence in the early evolution of waterfowl. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 186(3), 673-700 (2019).
19. Witmer, L. M., & Ridgely, R. C. The paranasal air sinuses of predatory and armored dinosaurs (Archosauria: Theropoda and Ankylosauria) and their contribution to cephalic structure. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 291(11), 1362-1388 (2008).
20. Witmer, L. M., Ridgely, R. C., Dufeu, D. L., & Semones, M. C. Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and nonavian dinosaurs. In *Anatomical Imaging*, 67-87. Springer, Tokyo (2008).
21. Balanoff, A., & Bever, G. The role of endocasts in the study of brain evolution. In *Evolution of Nervous Systems: Second Edition*, 223-241. Elsevier Incorporation (2016).
22. Balanoff, A.M., Bever, G.S., Colbert, M.W., Clarke, J.A., Field, D.J., Gignac, P.M., Ksepka, D.T., Ridgely, R.C., Smith, N.A., Torres, C.R., Walsh, S. and Witmer, L.M. Best

practices for digitally constructing endocranial casts: examples from birds and their dinosaurian relatives. *Journal of Anatomy*, 229(2), 173-190 (2016).

23. Early, C. M., Ridgely, R. C., & Witmer, L. M. Beyond Endocasts: Using Predicted Brain-Structure Volumes of Extinct Birds to Assess Neuroanatomical and Behavioral Inferences. *Diversity*, 12(1), 34 (2020a).

24. Early, C. M., Iwaniuk, A. N., Ridgely, R. C., & Witmer, L. M. Endocast structures are reliable proxies for the sizes of corresponding regions of the brain in extant birds. *Journal of Anatomy*, 237(6), 1162-1176 (2020b).

25. Jerison, H. J. Brain evolution and dinosaur brains. *The American Naturalist*, 103(934), 575-588 (1969).

26. Jerison, H. J. *Evolution of the Brain and Intelligence*. (Academic Press, London, United Kingdom 1973).

27. Iwaniuk, A. N., & Nelson, J. E. Can endocranial volume be used as an estimate of brain size in birds? *Canadian Journal of Zoology*, 80(1), 16-23 (2002).

28. Sayol, F., Lefebvre, L., & Sol, D. Relative brain size and its relation with the associative pallium in birds. *Brain, Behavior and Evolution*, 87(2), 69-77 (2016).

29. Zelenitsky, D. K., Therrien, F., Ridgely, R. C., McGee, A. R., & Witmer, L. M. Evolution of olfaction in non-avian theropod dinosaurs and birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1725), 3625-3634 (2011).

30. Dubbeldam, J.L. Birds. In *The Central Nervous System of Vertebrates*; Springer: Berlin, Germany, 1525-1636 (1998).

31. Butler, A. B., & Hodos, W. *Comparative Vertebrate Neuroanatomy: Evolution and Adaptation*. John Wiley & Sons (2005).
32. Striedter, G. F. *Principles of Brain Evolution*. (Sinauer associates 2005).
33. Kawabe, S., Shimokawa, T., Miki, H., Matsuda, S., & Endo, H. Variation in avian brain shape: relationship with size and orbital shape. *Journal of Anatomy*, 223(5), 495-508 (2013).
34. Torres, C. R., & Clarke, J. A. Nocturnal giants: evolution of the sensory ecology in elephant birds and other palaeognaths inferred from digital brain reconstructions. *Proceedings of the Royal Society B*, 285(1890), 20181540 (2018).
35. Early, C. M. *Quantitative Assessments of Avian Endocasts as Tools for Inferring Neuroanatomical Traits and Potential Functional Capabilities* (Doctoral dissertation, Ohio University) (2019).
36. Ksepka, D. T. et al. Tempo and pattern of avian brain size evolution. *Current Biology*, 30(11), 2026-2036 (2020).
37. Handley, W. D., & Worthy, T. H. Endocranial Anatomy of the Giant Extinct Australian Mihirung Birds (Aves, Dromornithidae). *Diversity*, 13(3), 124 (2021).
38. Cobb, S. A note on the size of the avian olfactory bulb. *Epilepsia*, 1(1-5), 394-402 (1959).
39. Bang, B.G., & Cobb, S. The size of the olfactory bulb in 108 species of birds. *The Auk*, 85(1), 55-61 (1968).
40. Kawabe, S., Ando, T., & Endo, H. Enigmatic affinity in the brain morphology between pterosaurs and penguins, with a comprehensive comparison among water birds. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 170(3), 467-493 (2014).

41. Mayr, G., Goedert, J. L., & Rabenstein, R. Cranium of an Eocene/Oligocene pheasant-sized galliform bird from western North America, with the description of a vascular autapomorphy of the Galliformes. *Journal of Ornithology*, 1-12 (2022).
42. Walsh, S., & Milner, A. Evolution of the Avian Brain and Senses. *Living Dinosaurs: The Evolutionary History of Modern Birds*, 282-305 (2011).
43. Walsh, S. A., & Knoll, F. The evolution of avian intelligence and sensory capabilities: the fossil evidence. In *Digital Endocasts*, 59-69. Springer, Tokyo (2018).
44. Walsh, S. A. et al. Avian cerebellar floccular fossa size is not a proxy for flying ability in birds. *PLoS One*, 8(6), e67176 (2013).
45. Elzanowski, A., & Galton, P. M. Braincase of *Enaliornis*, an early Cretaceous bird from England. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11(1), 90-107 (1991).
46. Benson, R. B., Starmer-Jones, E., Close, R. A., & Walsh, S. A. Comparative analysis of vestibular ecomorphology in birds. *Journal of Anatomy*, 231(6), 990-1018 (2017).
47. Duijm, M. On the head posture of some birds and its relation to some anatomical features. *Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch.*, 54, 260-271 (1951).
48. Kulemeyer, C., Asbahr, K., Gunz, P., Frahnert, S., & Bairlein, F. Functional morphology and integration of corvid skulls—a 3D geometric morphometric approach. *Frontiers in Zoology*, 6(1), 1-14 (2009).
49. Ashwell, K. W. S., & Scofield, R. P. Big birds and their brains: paleoneurology of the New Zealand moa. *Brain, Behaviour and Evolution*, 71(2), 151-166 (2008).

50. Clark, L., Avilova, K. V., & Bean, N. J. Odor thresholds in passerines. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 104(2), 305-312 (1993).
51. Iwaniuk, A. N., Heesy, C. P., Hall, M. I., & Wylie, D. R. Relative Wulst volume is correlated with orbit orientation and binocular visual field in birds. *Journal of Comparative Physiology A*, 194(3), 267-282 (2008).
52. Corfield, J. R., Kolominsky, J., Craciun, I., Mulvany-Robbins, B. E., & Wylie, D. R. Is cerebellar architecture shaped by sensory ecology in the New Zealand Kiwi (*Apteryx mantelli*)?. *Brain, Behavior and Evolution*, 87(2), 88-104 (2016).
53. Iwaniuk, A. N., Olson, S. L., & James, H. F. Extraordinary cranial specialization in a new genus of extinct duck (Aves: Anseriformes) from Kauai, Hawaiian Islands. *Zootaxa*, 2296(1), 47-67 (2009).
54. Witmer, L. M., Ridgely, R. C., James, H. F., Olson, S. L., & Iwaniuk, A. N. The remarkable, recently extinct “mole-duck” *Talpanas lippa* (Aves: Anseriformes) from Kauai, Hawaii: behavioral implications of its neuroanatomy and skull morphology. *The FASEB Journal*, 31, 251-6 (2017).
55. Chiappe, L. M., & Bertelli, S. Skull morphology of giant terror birds. *Nature*, 443(7114), 929-929 (2006).
56. Gusekloo, S. W., & Cubo, J. Flightlessness affects cranial morphology in birds. *Zoology*, 116(2), 75-84 (2013).
57. Maxwell, E. E. Comparative ossification and development of the skull in palaeognathous birds (Aves: Palaeognathae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156 (1), 184-200 (2009).

58. Gaspar, J, Gibb, GC, Trewick, SA. Convergent morphological responses to loss of flight in rails (Aves: Rallidae). *Ecology and Evolution*, 10(13), 6186– 6207 (2020).
59. Wylie, D. R., Gutierrez-Ibanez, C., Pakan, J. M., & Iwaniuk, A. N. The optic tectum of birds: mapping our way to understanding visual processing. *Canadian Journal of Experimental Psychology/Revue canadienne de psychologie expérimentale*, 63(4), 328 (2009).
60. Hunt, S. P., & Webster, K. E. The projection of the retina upon the optic tectum of the pigeon. *Journal of Comparative Neurology*, 162(4), 433-445 (1975).
61. Remy, M., & Güntürkün, O. Retinal afferents to the tectum opticum and the nucleus opticus principalis thalami in the pigeon. *Journal of Comparative Neurology*, 305(1), 57-70 (1991).
62. Mpodozis, J., Letelier, J. C., Concha, M. L., & Maturana, H. Conduction velocity groups in the retino-tectal and retino-thalamic visual pathways of the pigeon (*Columba livia*). *International Journal of Neuroscience*, 81(3-4), 123-136 (1995).
63. Martin, G. R. et al. Kiwi forego vision in the guidance of their nocturnal activities. *Plos One*, 2(2), e198 (2007).
64. Iwaniuk, A. N. et al. The endocast of the Night Parrot (*Pezoporus occidentalis*) reveals insights into its sensory ecology and the evolution of nocturnality in birds. *Scientific Reports*, 10(1), 1-9 (2020).
65. Johnston, P., & Mitchell, K. J. Contrasting patterns of sensory adaptation in living and extinct flightless birds. *Diversity*, 13, 538 (2021).

66. Iwaniuk, A. N., & Wylie, D. R. The evolution of stereopsis and the Wulst in caprimulgidiform birds: a comparative analysis. *Journal of Comparative Physiology A*, 192(12), 1313-1326 (2006).
67. Wiman, C., & Edinger, T. Sur les cranes et les encephales d'Aepyornis et de Mullerornis, *Bulletin de l'Académie Malgache*, 24, 1(1942).
68. Corfield, J., Kubke, M. F., Parsons, S., Wild, J. M., & Köppl, C. Evidence for an auditory fovea in the New Zealand kiwi (*Apteryx mantelli*). *PLoS One*, 6(8), e23771 (2011).
69. Corfield, J. R., Eisthen, H. L., Iwaniuk, A. N., & Parsons, S. Anatomical specializations for enhanced olfactory sensitivity in kiwi, *Apteryx mantelli*. *Brain, Behavior and Evolution*, 84(3), 214-226 (2014).
70. Cunningham, S. J. et al. The anatomy of the bill tip of kiwi and associated somatosensory regions of the brain: comparisons with shorebirds. *PLoS one*, 8(11), e80036 (2013).
71. Karten, H. J., Hodos, W., Nauta, W. J., & Revzin, A. M. Neural connections of the “visual wulst” of the avian telencephalon. Experimental studies in the pigeon (*Columba livia*) and owl (*Speotyto cunicularia*). *Journal of Comparative Neurology*, 150(3), 253-277 (1973).
72. Wild, J.M. Evolution of the Wulst. *Encyclopedia Neuroscience*; Binder, M.D., Hirokawa, N., Windhorst, U., Eds (2009).
73. Michael, Neethu, Siegrid Löwel, and Hans-Joachim Bischof. Features of the retinotopic representation in the visual wulst of a laterally eyed bird, the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *PLoS One*, 10(4), e0124917 (2015).



74. Budzynski, Cheri A., and Verner P. Bingman. Participation of the thalamofugal visual pathway in a coarse pattern discrimination task in an open arena. *Behavioural brain research*, 153(2), 543-556 (2004).
75. Steadman, D. W. *Extinction and Biogeography of Tropical Pacific Birds*. (University of Chicago Press 2006).
76. Kimball, R. T. et al. A phylogenomic supertree of birds. *Diversity*, 11(7), 109 (2019).
77. Kuhl, H. et al. An Unbiased Molecular Approach Using 3'-UTRs Resolves the Avian Family-Level Tree of Life. *Molecular Biology and Evolution*, 38(1), 108-127 (2021).
78. Corfield, J. R., Wild, J. M., Parsons, S., & Kubke, M. F. Morphometric analysis of telencephalic structure in a variety of neognath and paleognath bird species reveals regional differences associated with specific behavioral traits. *Brain, Behavior and Evolution*, 80(3), 181-195 (2012).
79. Baumel, J. J. *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*. (Publications of the Nuttall Ornithological Club (USA), 23, (1993).
80. Jarvis, E. D. et al. Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(2), 151-159 (2005).

#### Acknowledgements

We thank R. Allain and C. Sagne (MNHN, Paris, France) for access to the fossil *S. neocaledoniae* material, and C. Lefèvre (MNHN, Paris, France) and E. Robert (UCBL, Lyon, France) for the extant comparative specimens. We also thank M. Bouchet-Combe for her

assistance and expertise in the acquisition of CT scans data. JSS thanks the CNRS for its regular annual credits. We dedicated this work to the regretted J.-C. Balouet who worked with us on this project. We thank Martin Pickford for correcting the English.

#### Author contributions

AL conceived the study. JCB found and collected the fossil material from New Caledonia. SR, JRG and CS performed the analyses. SR, AL and JSS developed and discussed interpretations, and prepared the manuscript. All authors read and modified the manuscript.

The authors declare no conflict of interest.

## Electronic Supplementary Material

The endocast of the insular and extinct *Sylviornis neocaledoniae* (Aves, Galliformes), reveals insights into its sensory specializations and its twilight ecology.

Ségolène Riamon, Jean-Christophe Balouet, Jeanne Rolland-Guillard, Céline Salaviale, Pauline Guenser, Jean-Sébastien Steyer, Antoine Louchart

This PDF file includes:

Methods

Descriptions

Supplementary Figures

Supplementary Tables

References

## Methods

### Sampling and scanning

Computed tomography data sets were acquired with the Phoenix Nanotom S micro-tomograph belonging to the Lyon Gerland Federal Research Structure (SFR Biosciences UMS3444/US8), located on the premises of the Ecole Normale Supérieure de Lyon (ENS). Scanning parameters are listed in Table S2. All the specimens were acquired, for this study, with X-ray power equal 100/0.07 kV/mA. The endocast of the chicken (*Gallus gallus*: NMS-Z.1931.43; MorphoSource ARK: ark:/87602/m4/M33493) was segmented from data from Benson et al., 2017 available on MorphoSource ([http://morphosource.org/Detail/ProjectDetail/Show/project\\_id/377](http://morphosource.org/Detail/ProjectDetail/Show/project_id/377)). We reconstructed the endocasts of nine species Galliformes in addition to two endocasts of *S. neocaledoniae* (an uncatalogued MNHN specimen and MNHN-NCP 241). We selected our sample so that each galliform family is represented by one or more species. This sample consists of two megapods (*Alectura lathamii lathamii*: MNHN-1923-2001 and *Megapodius cumingi*: LGL-1.177), a guan (*Penelope pileata*: LGL-1.396), a curassow (*Mitu tuberosum*: LGL-1.694), two guineafowls (*Guttera plumifera*: LGL-782 and *Acryllium vulturinum*: LGL-1.391), a wood quail (*Odontophorus guttatus*: LGL-1693), and a capercaillie (*Tetrao urogallus*: MNHN-ME499). To complete this study, we also scanned a specimen of Anseriformes, Phoenicopteriformes, Podicipediformes, Gruiformes, Charadriiformes and Opisthocomiformes (Table S2), to provide a phylogenetically framework the clade of Galliformes (Kimball *et al.*, 2019; Kuhl *et al.*, 2021).

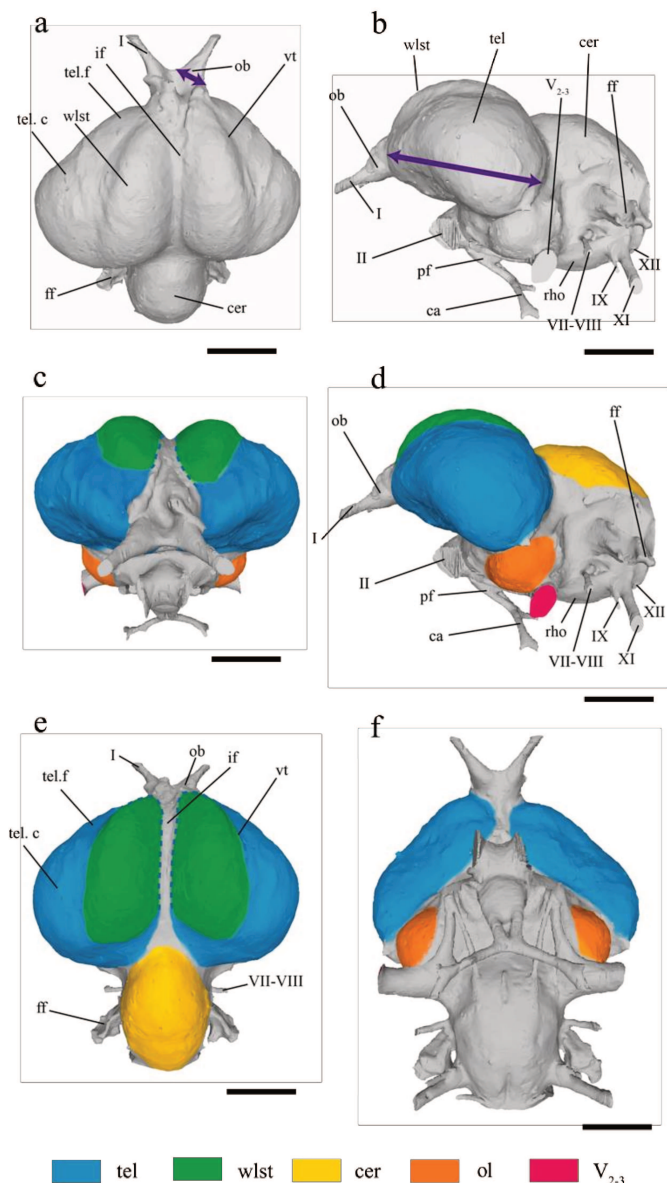
### Model Reconstructions

The scan data was processed by the 3D visualization program Avizo 9 lite (FEI Visualization Sciences Group, Berlin, Germany). In Avizo, using the program's "magic wand", "paint" and "select" tools, the voxels corresponding to the different endocast spaces were isolated and assigned to materials respectively (Balanoff *et al.*, 2016). The endocast of the specimen of interest corresponds to the production of this virtual model. As with some previous studies (e.g. Torres and Clarke, 2018; Early, Catherine M., 2019; Early, Ridgely and Witmer, 2020), during the segmentation of endocasts, particular attention was paid to the removal of the vascular and nervous system of the endocast along the boundaries where these structures intersect each other. The boundary between the vascular or nervous system and the endocast, was guided by the points of flexure between these structures and the endocast, in the three different views. Due to its diffuse limits, only the occipital sinus was not removed in any taxa. These removals were

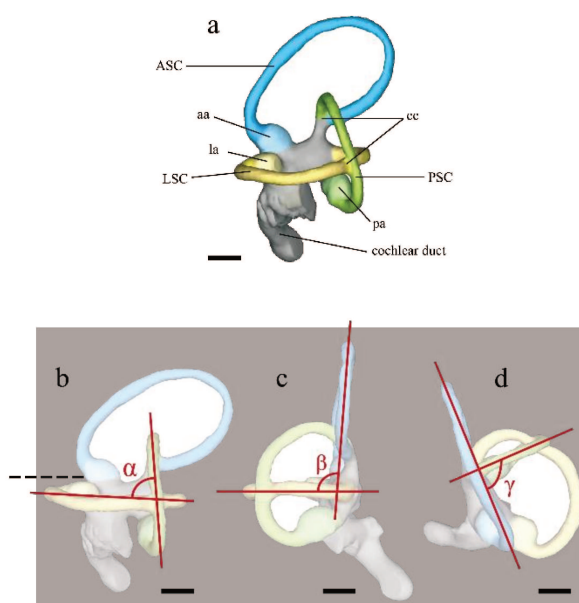
performed as consistently as possible to ensure that the vascular and nervous system did not alter the estimates of the overall endocast area and volume.

## Measurements

Measurements of surfaces of cerebral regions areas of the endocast were taken using Meshlab software version 2020.06 (Cignoni et al., 2008). The volume and total endocast area were measured using the "Compute Geometric Measure" tool. The surfaces of the different structures of the endocasts were obtained by using the "Z-painting" tool selection brush to select the area of interest, then the "Compute Area of selection" tool. The surfaces measured are illustrated in Supplementary Figure S1 and have been delineated as follows: (i) the cerebral hemisphere includes the occipital, parietal, and frontal parts of the telencephala telocula as well as the ventromedial and ventrolateral tubercles previously, and is dorsally delimited by the vallecule telencephali, following Baumel (1993, p527). (ii) The Wulst or sagittal eminence is bounded by the vallecule telencephali and the interhemispheric fissure. (iii) Optic lobe measurement excludes trigeminal nerve and semi-circular vein. (iv) The limits of the cerebellum are the posterior sill to the telencephalon, without the pineal gland if any, the semi-circular veins and the dorsal edge of the foramen magnum. Measurements made on the inner ear follow Benson et al. 2017: (i) length of the cochlear duct, in successive segments to follow the curve, (ii) lengths of the three semi-circular canals, in small successive segments, the tubular part of the canal between their ampulla and the crus communis for the anterior (ASC) and posterior (PSC) canals and the vestibule for the lateral canal (LSC), and (iii) angles between pairs of semi-circular canals (Figure S2).



**Figure S1.** Illustration of linear measurements (a, b) and surface measurements (c, d, e, f) on *S. neocaledoniae* endocast. The areas measured are: cerebral hemisphere area (blue); wulst area (green); optical lobe area (orange); cerebellum area (yellow) and maxillomandibular nerve section area (pink). a, the double arrow indicates the length of the olfactory bulb (longest axis); b, the double arrow indicates the length of the cerebral hemisphere (longest axis). The dotted lines (blue) show the measured area of the cerebral hemisphere, including the wulst (c, e). Abbreviations: ca, carotid artery canal; cer, cerebellum; ff, flocculus; if, interhemispheric fissure; ol, optic lobe; ob, olfactory bulb; pf, pituitary fossa; rho, rhombencephalon; tel, telencephalon; tel.f, frontal telencephalon; tel.c, caudal telencephalon; vt, vallicula telencephalic; wslt, wulst; I, olfactory nerve canal; II, optic nerve canal; V<sub>2-3</sub>, maxillomandibular nerve canal; VII-VIII, facial and vestibulocochlear nerves canal; IX, glossopharyngeal nerve canal; XI, accessory nerves; XII, Hypoglossal nerve canal. (a) sub-dorsal view; (b, d) lateral view; (c) rostral view; (e) dorsal view; (f) ventral view. Scale bars = 1cm



**Figure S2.** Process of segmenting (a) and measures of angles between semi-circular canals (b, c, d) the avian labyrinth. *Gallus gallus*, NMS:Z.1931.43 (a, b, c, d) Abbreviations, aa, ampulla of the anterior semi-circular canal (light blue); ASC, anterior semi-circular canal (blue); cc, crus communis; la, ampulla of the lateral semi-circular canal (light yellow); LSC lateral semi-circular canal (yellow); pa, ampulla of the posterior semi-circular canal (light green); PSC, posterior semi-circular canal (green). Scale bars = 2mm.

## Descriptions

### Innervation

#### Olfactory nerve

The olfactory nerve canal (I) transmits rostro-ventrally into the olfactory bulb, through the n. olfactorii (Figures 1, S3, S4, S5). The *S. neocaledoniae* olfactory nerves canals are very well delimited by the bony foramen, unlike the other galliforms studied whose olfactory nerves canals and olfactory bulb have only dorsal bony limits (Figures S3, S4). The *S. neocaledoniae* olfactory nerves canals are rostrally divergent while those of the galliforms studied are parallel (Figures 1, S3, S4, S5).

#### Optic nerve

The same as for the olfactory nerve, the optic nerve (II) is poorly delineated in galliforms, the interorbital septum being little or no ossified. Unlike the Galliformes in *S. neocaledoniae*, the optic nerves are divided rostrolaterally into two distinct branches (Figures 1, S4, S5), and are well developed.

#### Nervus abducens

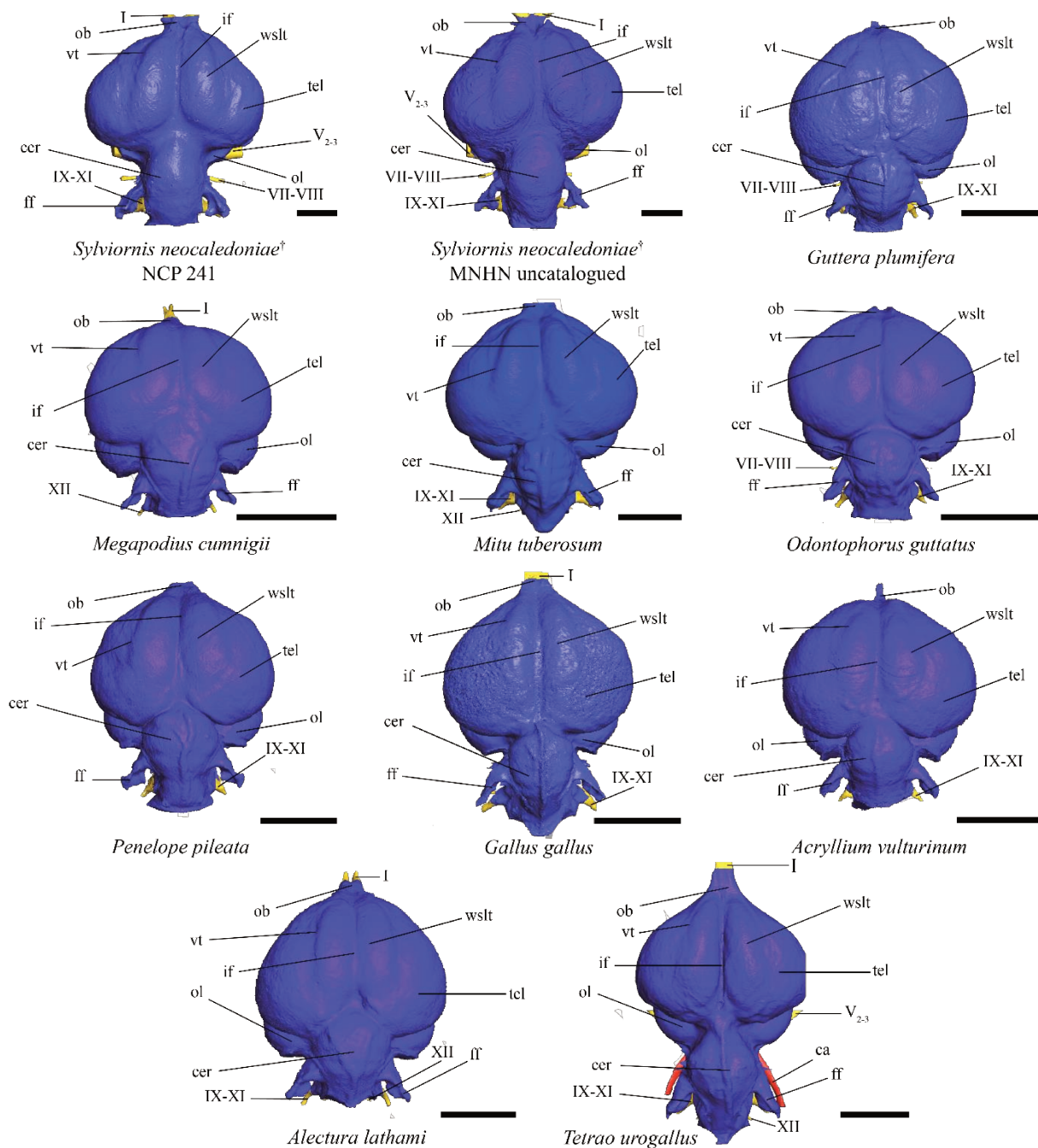
As in the Dromornithidae (Handley & Worthy, 2021), the *S. neocaledoniae* nerve abducens (VI) is paired with the nerve ophthalmic (V<sub>1</sub>) (Figure S4) thus forming only one bi-lobal foramen. This character is also present in some Galliformes: *G. plumifera*, *Acryllium vulturinum* and *Tetrao urogallus*.

#### Nervus Glossopharyngeus

In *S. neocaledoniae*, the separation between the glossopharyngeus nerve (IX) and vagus (X) is similar to that of other Galliformes but occurs more distally (Figures 1, S4).

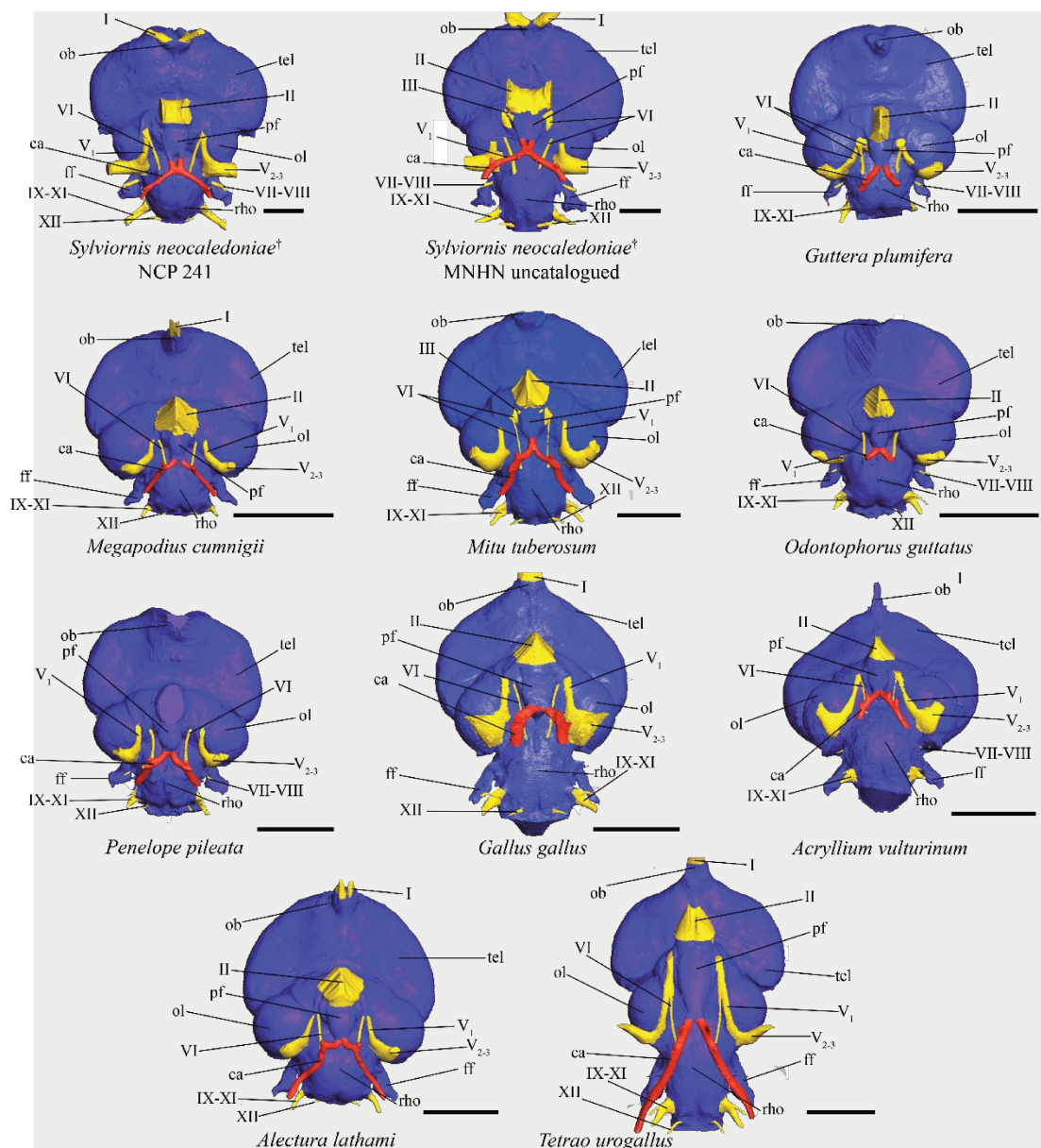
#### Nervus Hypoglossus

The nervus hypoglossus (XII) of *S. neocaledoniae* are represented by one ramus at either side of the caudoventrolateral medulla oblongata, and not by the typical rostral (XII<sub>r</sub>) and caudal (XII<sub>c</sub>) rami. This character seems to be present in all galliforms studied here.

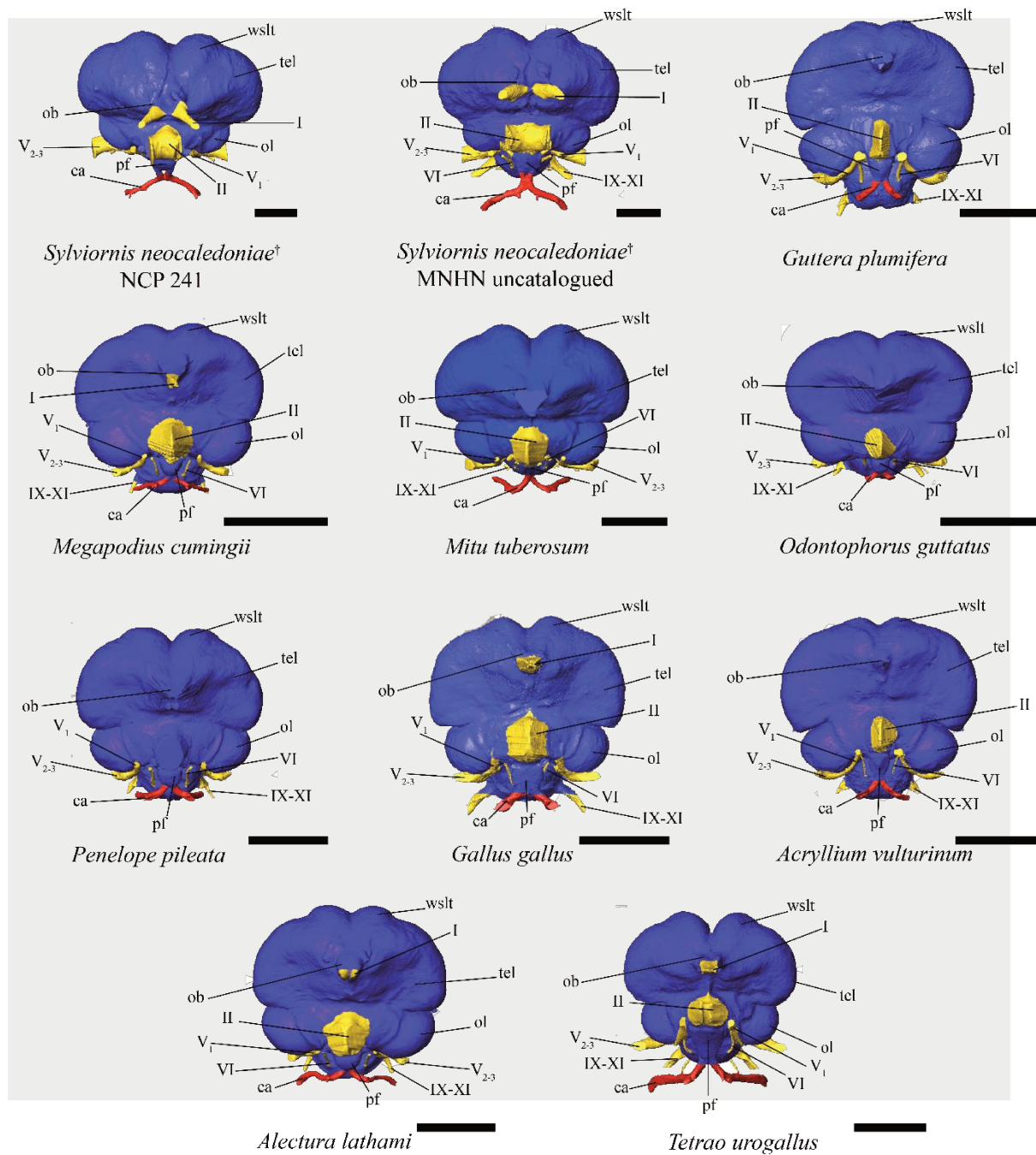


**Figure S3.** Dorsal view of *S. neocaledoniae* and Galliformes endocasts. *Guttera plumifera* (Numididae, FSL-782); *Megapodius cumingii* (Megapodiidae, FSL-1.177); *Mitu tuberosum* (Cracidae, FSL-1.694); *Odontophorus guttatus* (Odontophoridae, FSL-1693); *Penelope pileata* (Cracidae, FSL-1.396); *Gallus gallus* (Phasianidae, NMS:Z.1931.43); *Acryllium vulturinum* (Numididae, FSL-1.391); *Alectura lathamii* (Megapodiidae, MNHN-1923-2001); *Tetrao urogallus* (Phasianidae, MNHN-ME499). Abbreviations: ca, carotid artery canal; cer, cerebellum; ff, flocculus; if, interhemispheric fissure; ob, olfactory bulb; ol, optic lobe; tel, telencephalon; vt, vallecule telencephalic; wslt, wulst; I, olfactory nerve canal; V<sub>2-3</sub>, maxillomandibular nerve canal; VII-VIII, facial and vestibulocochlear nerves canal; IX-XI, glossopharyngeal nerve canal and accessory nerves; XII, hypoglossal nerve canal. <sup>†</sup>Fossil taxon. Scale bars = 1cm.





**Figure S4.** Ventral view of *S. neocaledoniae* and Galliformes endocasts. *Guttera plumifera* (Numididae, FSL-782); *Megapodius cumingii* (Megapodiidae, FSL-1.177); *Mitu tuberosum* (Cracidae, FSL-1.694); *Odontophorus guttatus* (Odontophoridae, FSL-1693); *Penelope pileata* (Cracidae, FSL-1.396); *Gallus gallus* (Phasianidae, NMS:Z.1931.43); *Acryllium vulturinum* (Numididae, FSL-1.391); *Alectura lathamii* (Megapodiidae, MNHN-1923-2001); *Tetrao urogallus* (Phasianidae, MNHN-ME499). Abbreviations: ca, carotid artery canal; cer, cerebellum; ff, flocculus; ob, olfactory bulb; ol, optic lobe; pf, pituitary fossa; rho, rhombencephalon; tel, telencephalon; wslt, wulst; I, olfactory nerve canal; II, optic nerve canal; III, oculomotor nerve canal; V<sub>1</sub>, ophthalmic nerve canal; V<sub>2,3</sub>, maxillomandibular nerve canal; VI, abducens nerve canal; VII-VIII, facial and vestibulocochlear nerves canal; IX-XI, glossopharyngeal nerve canal and accessory nerves; XII, hypoglossal nerve canal. †Fossil taxon. Scale bars = 1cm.

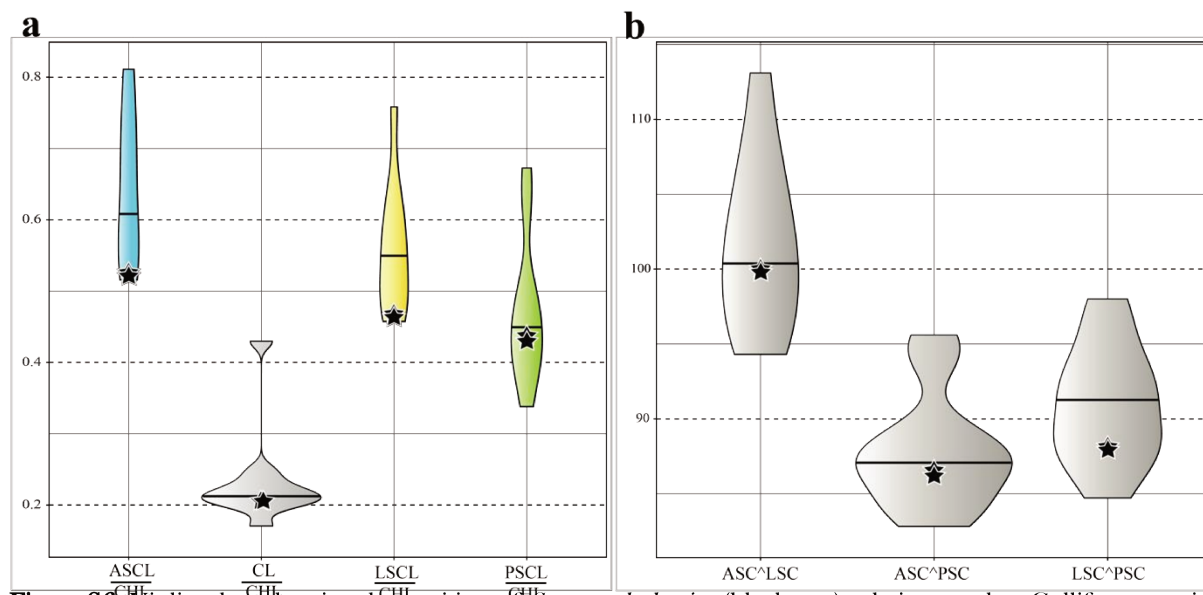


**Figure S5.** Rostral view of *S. neocaledoniae* and Galliformes endocasts. *Guttera plumifera* (Numididae, FSL-782); *Megapodius cumingii* (Megapodiidae, FSL-1.177); *Mitu tuberosum* (Cracidae, FSL-1.694); *Odontophorus guttatus* (Odontophoridae, FSL-1693); *Penelope pileata* (Cracidae, FSL-1.396); *Gallus gallus* (Phasianidae, NMS:Z.1931.43); *Acryllium vulturinum* (Numididae, FSL-1.391); *Alectura lathamii* (Megapodiidae, MNHN-1923-2001); *Tetrao urogallus* (Phasianidae, MNHN-ME499). Abbreviations: ca, carotid artery canal; ob, olfactory bulb; ol, optic lobe; pf, pituitary fossa; tel, telencephalon; wslt, wulst; I, olfactory nerve canal; II, optic nerve canal; V<sub>1</sub>, ophthalmic nerve canal; V<sub>2,3</sub>, maxillomandibular nerve canal; VI, abducens nerve canal; VII-VIII, facial and vestibulocochlear nerves canal; IX-XI, glossopharyngeal nerve canal and accessory nerves; XII, hypoglossal nerve canal. Fossil taxon. Scale bars = 1cm.

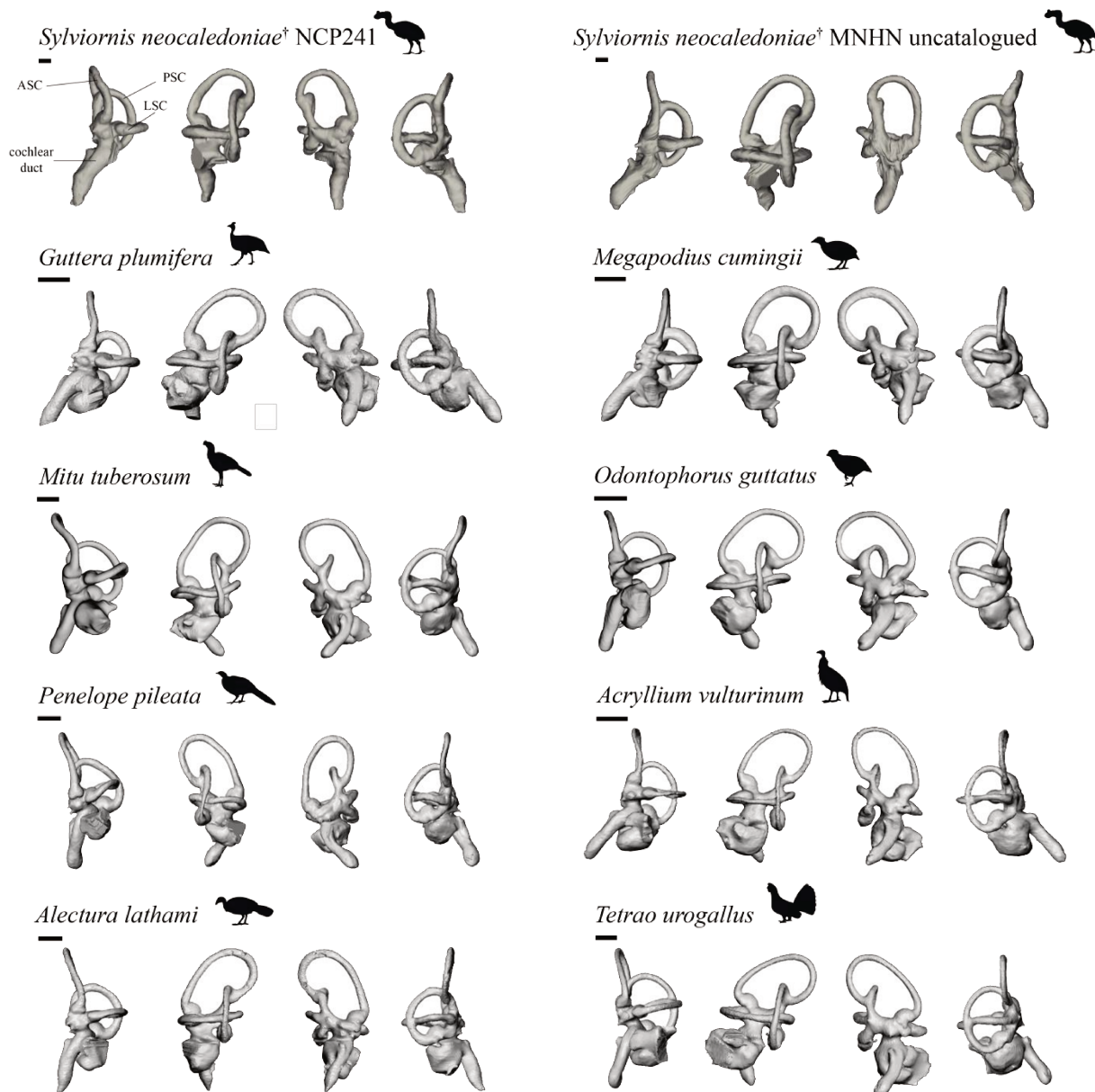
## Inner ear

*S. neocaledoniae* have the semi-circular canals (ASC, LSC, PSC) slightly sinuous along with Cracidae (*M. tuberosum* and *P. pileata*). Unlike the other galliforms which the semi-circular canals are relatively linear (Figure S7). The lateral semi-circular canal (LSC) and the posterior semi-circular canal (PSC) are more sinuous in *S. neocaledoniae* MNHN uncatalogued than in *S. neocaledoniae* NCP24. In *S. neocaledoniae*, the cochlear duct is slightly sinuous ventrally while the galliforms have a rectilinear cochlear duct (Figure S7). In *S. neocaledoniae*, the crus communis between the anterior and posterior semi-circular canals are located more dorsally on the anterior semi-circular canal (Figure S7). Overall, the inner ears of *S. neocaledoniae* are compressed laterally and rostrocaudally, just as in *M. tuberosum*, *O. Guttatus*, *P. pileate*, *A. lathamii* and *T. urogallus* (Figure S7).

For all galliforms and *S. neocaledoniae*, the anterior semi-circular canal (ASC) is longer than the other two (Table S1), as shown by Hopkins (1906). *S. neocaledoniae* has a small anterior (ASC) and lateral (LSC) semi-circular canal. These values of ratio of length of the semi-circular channels on that of the hemisphere are part of the lowest. That for the posterior semi-circular canal (PSC) are average within galliforms (Figure S6a). The angles measured between the semi-circular canals are average in *S. neocaledoniae* compared to Galliformes. The angle between the lateral (LSC) and posterior (PSC) semi-circular canals is relatively small compared to those of the other galliforms (Figure S6b).



**Figure S6.** Violin plots showing the position of *S. neocaledoniae* (black star) relative to other Galliformes, with n=11, according to a series of ratios (a) and angles (b) of endosseous labyrinths. Heavy black line indicates the median. Abbreviations, ASCL, anterior semi-circular canal length; CHL, cerebral hemisphere length; C, cochlear duct length; LSCL, lateral semi-circular canal length; PSCL, posterior semi-circular canal length. The angles are given in degrees (°).



**Figure S7.** *S. neocaledoniae* and Galliformes endosseous labyrinths. *Guttera plumifera* (Numididae, FSL-782); *Megapodius cumingii* (Megapodiidae, FSL-1.177); *Mitu tuberosum* (Cracidae, FSL-1.694); *Odontophorus guttatus* (Odontophoridae, FSL-1693); *Penelope pileata* (Cracidae, FSL-1.396); *Gallus gallus* (Phasianidae, NMS:Z.1931.43); *Acryllium vulturinum* (Numididae, FSL-1.391); *Alectura lathamii* (Megapodiidae, MNHN-1923-2001); *Tetrao urogallus* (Phasianidae, MNHN-ME499). Columns form left to right, sub-rostral view; sub-lateral view, face and back; sub-caudal view. Abbreviations, ASC, anterior semi-circular canal; LSC lateral semi-circular canal PSC, posterior semi-circular canal. †Fossil taxon. Scale bars = 2mm.

## Endocast

### Comparison of the two specimens of *S. neocaledoniae*

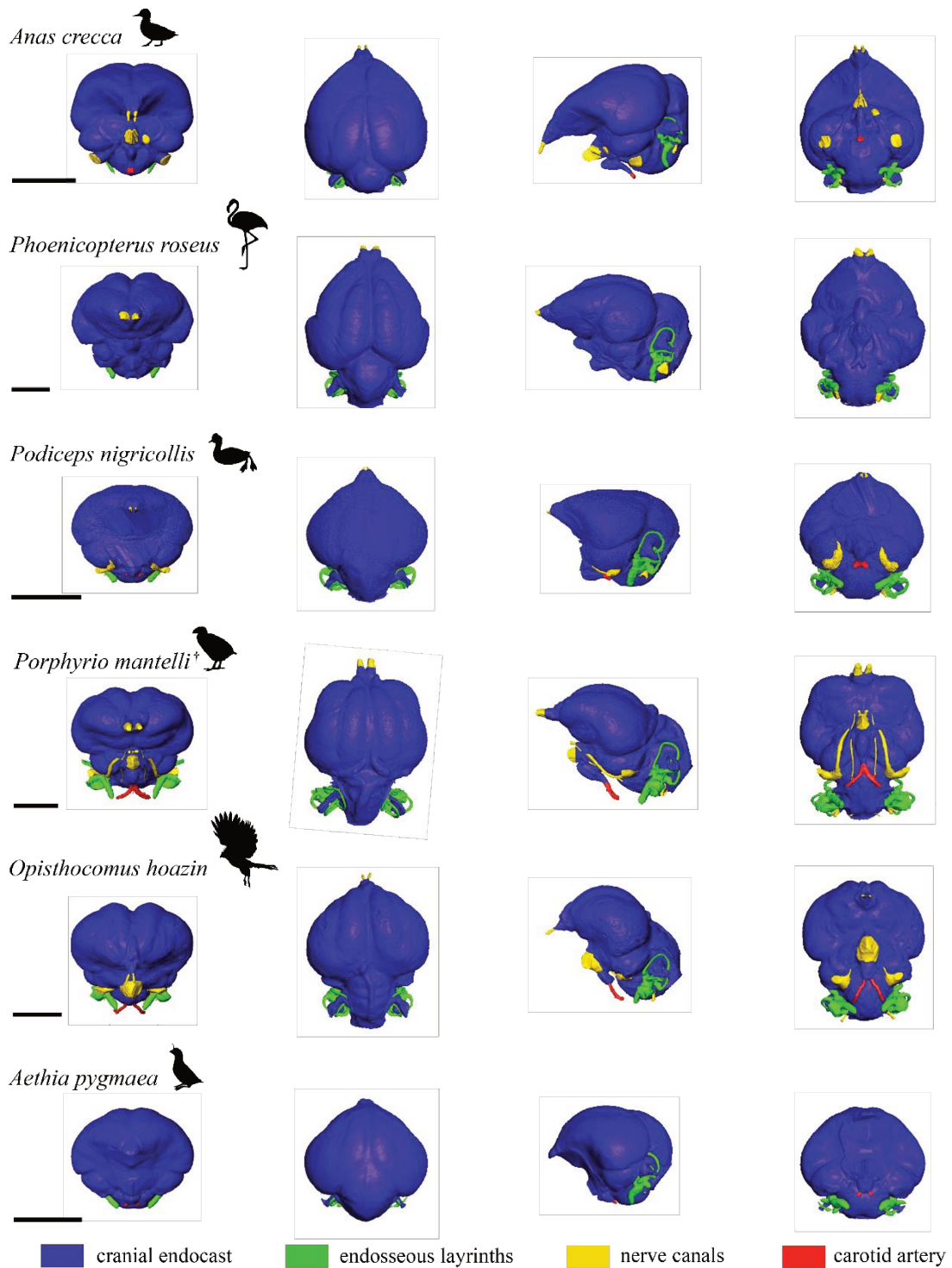
Both specimens have an endocast both well preserved and have a similar morphology. Thus *S. neocaledoniae* does not seem to show any individual morphological variation (Figures 1, S3, S4, S5). They exhibit a wulst, an olfactory bulb and a maxillomandibular nerve canal developed as

well as a reduced optical lobe (Figure 1). *S. neocaledoniae* NCP241 presents measures higher than that of *S. neocaledoniae* MNHN uncatalogued. The specimen NCP 241 was probably a bigger adult.

### **Comparison with the other order of birds**

*S. neocaledoniae* shows morphological differences with other bird orders. Here are some examples of morphological differences. In Anseriformes, Phoenicopteriformes, Podicipediformes and Gruiformes, the telencephalon is well developed rostrally, or even hypertrophied in *P. mantelli* (Gruiformes), unlike *S. neocaledoniae* (Figure S8, Figure 1). In ventral view, *O. hoazin* (Opisthocomiformes) the hemisphere and optical lobe are distinct from each other, whereas in *S. neocaledoniae* they overlap (Figure S8, Figure S4). Unlike to *S. neocaledoniae*, *A. crecca* (Anseriformes), *P. roseus* (Phonicopteriformes), *P. nigricollis* (Podicipediformes) and *A. pygmaea* (Charadriiformes), have very pronounced cerebellum rostral flexion (Figure S8, Figure 1).

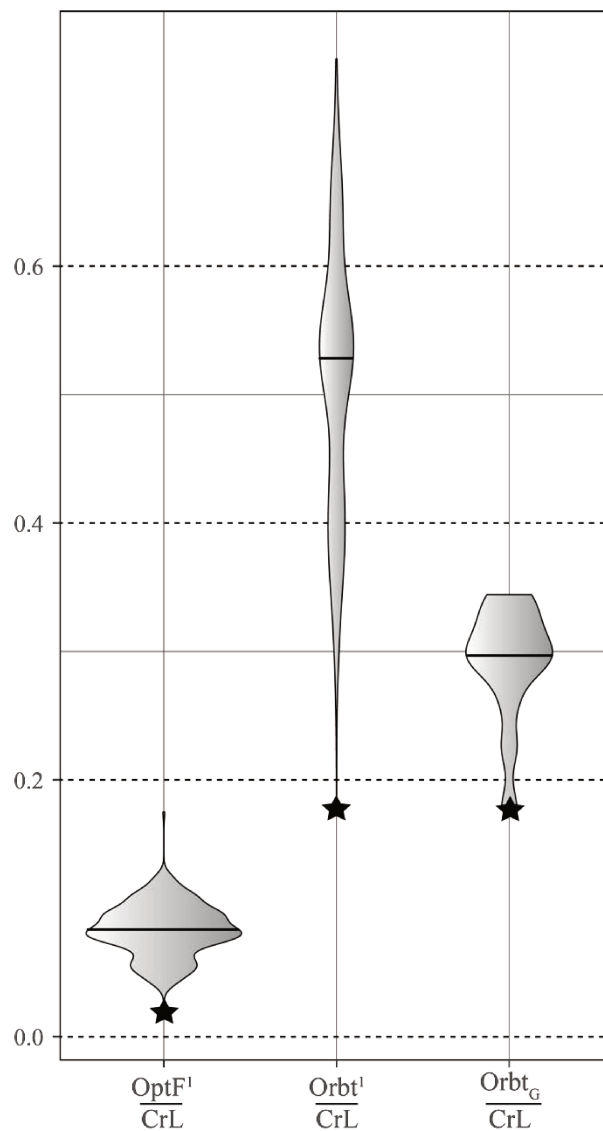




**Figure S8.** Endocasts of other comparison orders. *Anas crecca* (Anseriformes, ism:ism-aves:691539); *Phoenicopterus roseus* (Phoenicopteriformes, Uncatalogued - FSL) ; *Podiceps nigricollis* (Podicepediformes, ism:ism-aves:690281) *Porphyrio mantelli* (Gruiformes, MNHN uncatalogued); *Aethia pygmaea* (Charadriiformes, ummz:birds:225610); *Opisthocomus hoazin* (Opisthocomiformes, MNHN-1997-802). \*Fossil taxon. Columns from left to right, rostral view; dorsal view; lateral view; ventral view. Scale bars = 1 cm.

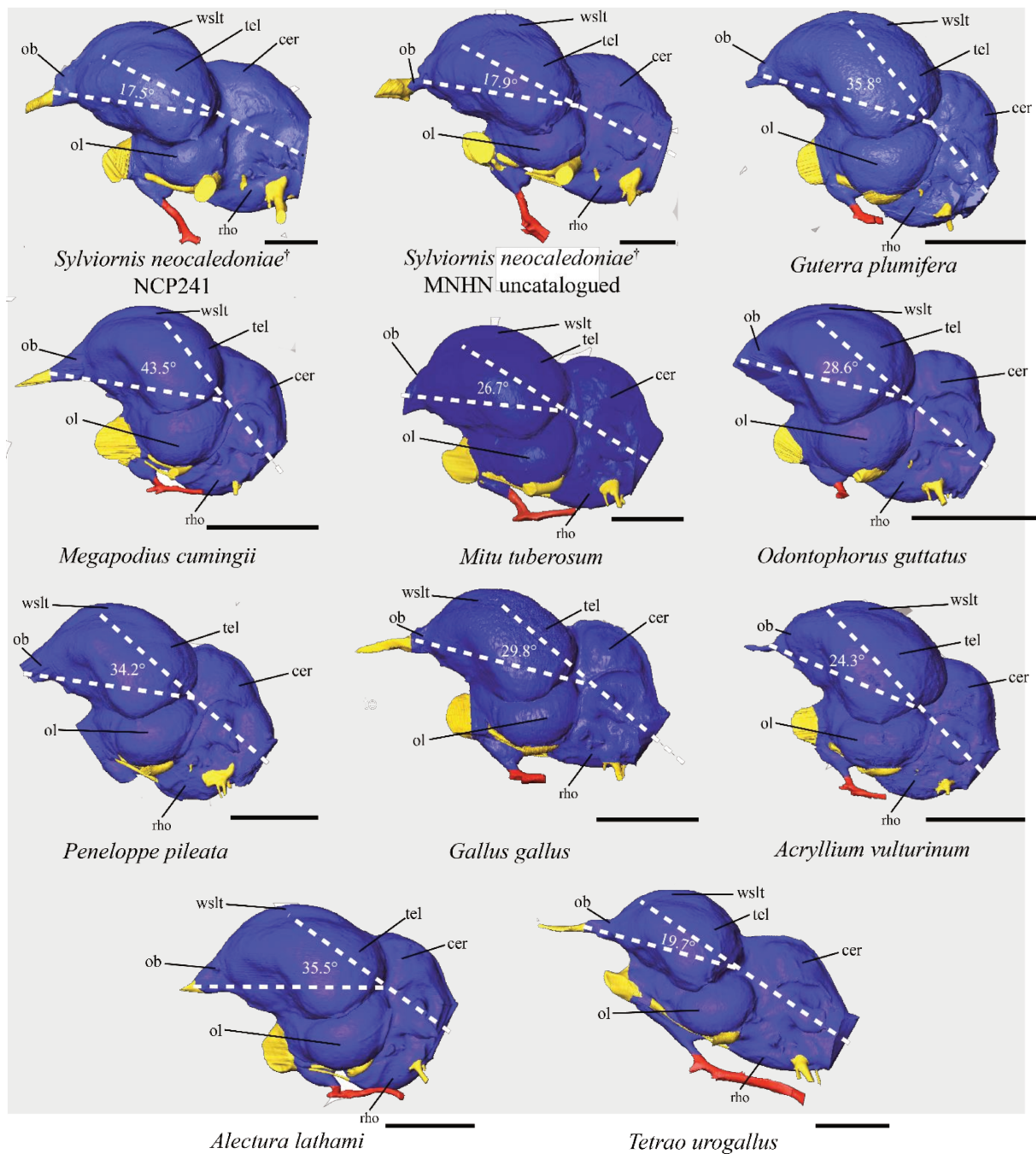
Orbit and optic foramen size

Consistent with the size of its optical lobe, *S. neocaledoniae* shows a relatively small optic nerve, among the dataset set of Hall et al., 2009 (Figure S9). It has the diameter of the smallest optical foramen. Is associated with these two characteristics, an orbital diameter reduced in relation to the length of the skull. Indeed, *S. neocaledoniae* shows small orbit, the smallest, within galliforms, but also among the set of varied data studied in Hall et al. 2008 and Hall, 2008 (Figure S9). However, the very particular shape of the skull of *S. neocaledoniae*, flattened dorsoventrally and rostrocaudally, can induce a bias in the measurement of the ratio of the orbital diameter to the length of the skull. The combination of an optical lobe, optical nerves and reduced orbits, induce a reduced capacity in *S. neocaledoniae*.



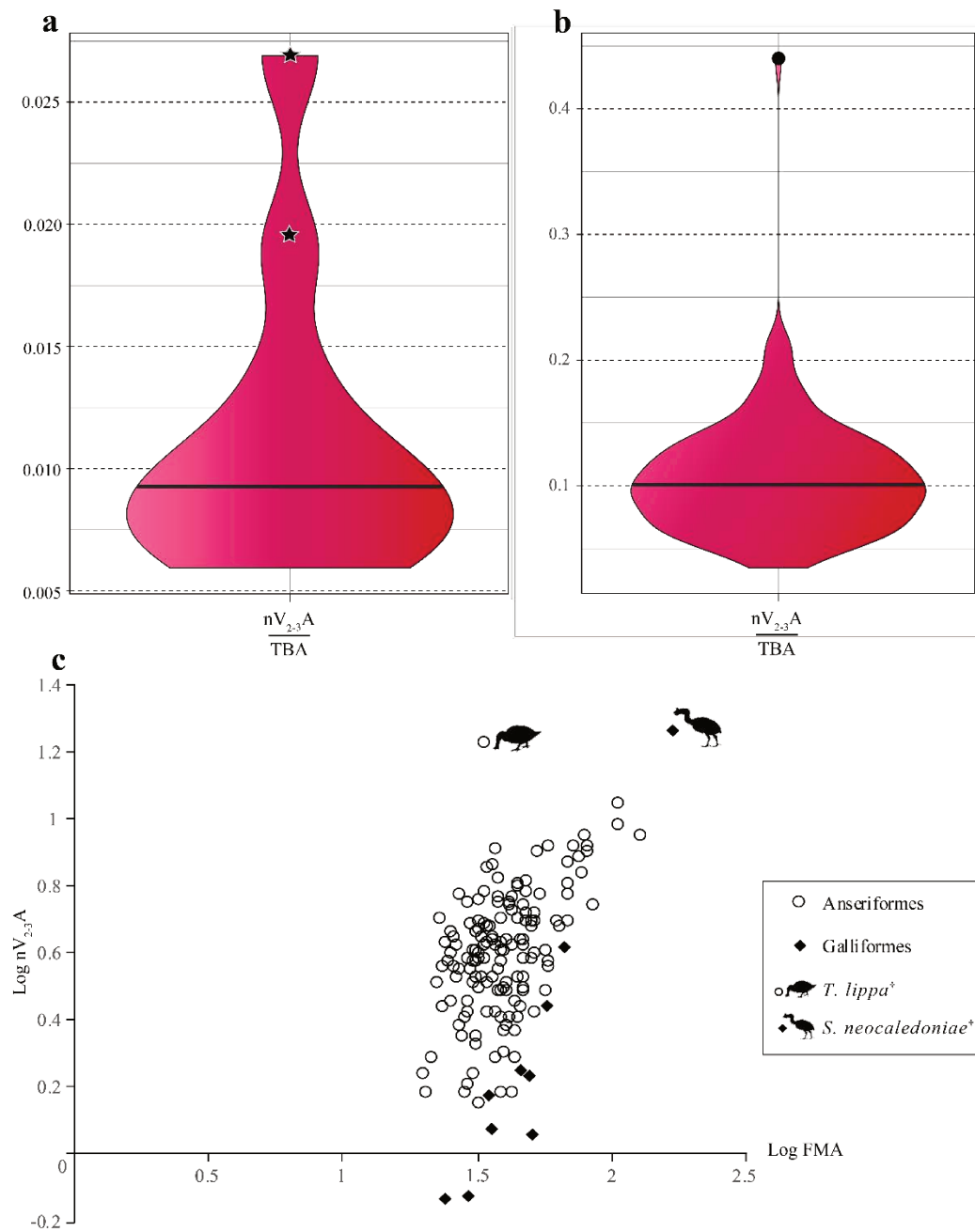
**Figure S9.** Violin plots showing the position of *S. neocaledoniae* (black star) relative to sampling of Hall et al., 2009 (n=321) and the other Galliformes of this study (n=11), according to a series of ratios. Heavy black line indicates the median. <sup>1</sup> data from Hall et al., 2009; <sup>c</sup> data from the other galliforms of this study. Abbreviations, CrL, cranium length; OptF, optic foramen diameter; Orbt, orbit diameter.

Supplementary Figures



**Figure S10.** Orientation of *S. neocaledoniae* and Galliformes endocranial casts. Dashed lines indicate the path of the endocranial axis from the tip of the olfactory bulb to the midpoint of the isthmus and thence to midpoint of the foramen magnum. Abbreviations, cer, cerebellum; ob, olfactory bulb; ol, optic lobe; rho, rhombencephalon; tel, telencephalon; wslt, wulst. †Fossil taxon. Lateral view. Scale bars = 1 cm.





**Figure S11.** Violin plots showing the position of *S. neocaledoniae* (black star) relative to the other Galliformes, with n=11 (a), and the position of *T. lippa* (Anseriformes, back circle) relative to the other Anseriformes, with n=150 (b) according to a ratio of maxillomandibular nerve canal. (c) Scatterplot of the maxillomandibular nerve canal cross-section area (log) against foramen magnum cross-section area (log), with n=161. Heavy black line indicates the median. Abbreviation, FMA, Foramen magnum cross-section area;  $nV_{2,3}A$ , maxillomandibular nerve canal cross-section area; TBA, total brain surface area. <sup>†</sup>Fossil taxon.

## Supplementary Tables

Table S2\_Scanning Parameters: Specimen information and CT Scanning parameters; †Fossil taxon; 1Natural History Museum, London provided access to these data originally appearing in Benson et al (2017: Comparative analysis of vestibular ecomorphology in birds, Journal of Anatomy), the collection of which was funded by Natural Environment Research Council (NERC) grants NE/H012176/1 and NE/E008380/1. The files were downloaded from -www.MorphoSource.org, Duke University; 2Rolland-Guillard et al., unpublished; 3University of Michigan Museum of Zoology provided access to these data, the collection of which was funded by oVert TCN; NSF DBI-1701714; NSF DBI-1701713. The files were downloaded from www.MorphoSource.org, Duke University; \* Scanned for this study. Abbreviations: MNHN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France; FSL, Faculté des Sciences de Lyon, Lyon, France.

Species	Common Name	Specimen Number	Scanner model	X-ray power (kv/mA)	Pixel dimension	#Slices	Voxel Size (mm <sup>3</sup> )
<i>Anas crecca</i> <sup>1,2</sup>	Eurasian teal	ism:ism-aves:691539	Bruker Skyscan 1173	65/0,123	566 x 436	1173	0.068
<i>Sylviornis neocaledoniae</i> <sup>†</sup>	Sylviornis	MNHN uncatalogued	GE Phoenix Nanotom 180 device	100/0,07	1776 x 1928	2086	0.0322
<i>Sylviornis neocaledoniae</i> <sup>†</sup>	Sylviornis	MNHN-NCP 241	GE Phoenix Nanotom 180 device	100/0,07	4584 x 4264	3556	0.064
<i>Alectura lathamii</i> <sup>*</sup>	Australian brushturkey	MNHN-1923-2001	GE Phoenix Nanotom 180 device	100/0,07	909 x 1029	654	0.0299
<i>Megapodius cumingi</i> <sup>*</sup>	Philippine megapode	FSL-1.177	GE Phoenix Nanotom 180 device	100/0,07	1275 x 1491	840	0.0325
<i>Penelope pileata</i> <sup>*</sup>	White-crested guan	FSL-1.396	GE Phoenix Nanotom 180 device	100/0,07	1083 x 999	1187	0.0325
<i>Mitu tuberosum</i> <sup>*</sup>	Razor-billed curassow	FSL-1.694	GE Phoenix Nanotom 180 device	100/0,07	695 x 769	1090	0.0300
<i>Guttera plumifera</i> <sup>*</sup>	Plumed guineafowl	FSL-782	GE Phoenix Nanotom 180 device	100/0,07	1071 x 2124	941	0.0299
<i>Acryllium vulturinum</i> <sup>*</sup>	Pintade vulturine	FSL-1.391	GE Phoenix Nanotom 180 device	100/0,07	511 x 985	460	0.0325
<i>Odontophorus guttatus</i> <sup>*</sup>	Spotted wood quail	FSL-1693	GE Phoenix Nanotom 180 device	100/0,07	1482 x 1227	891	0.0299
<i>Gallus gallus</i> <sup>*</sup>	Chicken	NMS:Z.1931.43	Nikon XTH 225 ST	100/0,07	685 x 659	346	0.055
<i>Tetrao urogallus</i> <sup>*</sup>	Western capercaillie	MNHN-ME499	GE Phoenix Nanotom 180 device	100/0,07	873 x 981	945	0.0299
<i>Phoenicopterus roseus</i> <sup>2</sup>	Greater flamingo	Uncatalogued - FSL	GE Phoenix Nanotom 180 device	100/0,07	1474x1827	2302	0.030
<i>Podiceps nigricollis</i> <sup>1,2</sup>	Black-necked grebe	ism:ism-aves:690281	Bruker Skyscan 1173	65/0,123	633x435	999	0.055
<i>Porphyrio mantelli</i> <sup>†</sup>	North Island Takahē	MNHN uncatalogued	GE Phoenix Nanotom 180 device	100/0,07	914 x 1270	1646	0.0325
<i>Aethia pygmaea</i> <sup>2,3</sup>	Whiskered auklet	ummz:birds:225610	Nikon XTH 225 ST	85/0,2	508 x 382	545	0.079
<i>Opisthocomus hoazin</i> <sup>2</sup>	Hoatzin	MNHN-1997-802	GE Phoenix Nanotom 180 device	100/0,07	843 x 636	510	0.0325

Table S3\_Brain ratios data for galliforms studied and big birds of other studies. CHR, ratio of cerebral hemisphere area to total brain surface area; CrbR, ratio of cerebellum area to total brain surface area; OptR, ratio of optic lobe area to total brain surface area; WR, ratio of wulst area to total brain surface area, OR, ratio of olfactory bulb length to cerebral hemisphere length; nV2-3R, ratio of section of maxillomandibular nerve area to total brain area. <sup>†</sup>Torres & Clarke, 2018; <sup>‡</sup>Early et al., 2019; <sup>§</sup>Corfield et al., 2016; <sup>¶</sup>Iwaniuk et al., 2008; \* this study; <sup>†</sup>Fossil taxon.

Species	Common Name	CHR	CrbR	OptR	WR	OR	nV <sub>2-3</sub> R
<i>Sylviornis neocaledoniae</i> <sup>†</sup> MNHN	sylviornis	0.17	0.08	0.04	0.05	0.19	0.0019
uncatalogued* <i>Sylviornis neocaledoniae</i> <sup>†</sup> NCP 241*	sylviornis	0.16	0.07	0.04	0.05	0.20	0.0027
<i>Tetrao urogallus</i> *	western capercaillie	0.13	0.08	0.06	0.05	0.18	0.001
<i>Gallus gallus</i> *	chicken	0.15	0.07	0.06	0.03	0.12	0.001
<i>Alectura lathamii</i> *	australian brushturkey	0.17	0.07	0.07	0.03	0.15	0.0006
<i>Megapodius cumingi</i> *	philippine megapode	0.17	0.08	0.07	0.04	0.14	0.0006
<i>Penelope pileata</i> *	whit-crested guan	0.16	0.06	0.06	0.04	0.16	0.0009
<i>Mitu tuberosum</i> *	razor-billed curassow	0.18	0.06	0.06	0.04	0.15	0.0014
<i>Odontophorus guttatus</i> *	spotted wood quail	0.17	0.06	0.08	0.03	0.19	0.0007
<i>Guttera plumifera</i> *	plumed guineafowl	0.18	0.07	0.07	0.02	0.16	0.0007
<i>Acryllium vulturinum</i> *	vulturine guineafowl	0.18	0.06	0.06	0.03	0.17	0.009
<i>Casuarius casuarius</i> <sup>†</sup>	southern cassowary			0.04		0.27	
<i>Dromaius novaeollandiae</i> <sup>†</sup>	emu			0.04		0.27	
<i>Aepyornis maximus</i> <sup>†1</sup>	elephant bird			0.02		0.26	
<i>Pachyornis elephantopus</i> <sup>†1</sup>	heavy-footed moa			0.04		0.21	
<i>Struthio camelus</i> <sup>†</sup>	common ostrich			0.07		0.18	
<i>Rhea americana</i> <sup>†</sup>	greater rhea			0.09		0.22	
<i>Dinornis robustus</i> <sup>†2</sup>	South Island giant moa			0.02	0.18	0.023	
<i>Dromaius novaeollandiae</i> <sup>†3</sup>	Emu			0.08	0.16	0.08	
<i>Llallawavis scagliai</i> <sup>†2</sup>	magnificent bird of Scaglia wild turkey			0.08	0.19	0.08	
<i>Meleagris gallopavo</i> <sup>†4</sup>				0.14	0.09	0.14	
<i>Parapterodactylus antarcticus</i> <sup>†2</sup>				0.08	0.15	0.08	
<i>Psilopterus lemoinei</i> <sup>†2</sup>				0.09	0.17	0.09	
<i>Rhea americana</i> <sup>†</sup>	greater rhea			0.11	0.11	0.11	

## Références

1. Balanoff, A.M., Bever, G.S., Colbert, M.W., Clarke, J.A., Field, D.J., Gignac, P.M., Ksepka, D.T., Ridgely, R.C., Smith, N.A., Torres, C.R., Walsh, S. and Witmer, L.M. (2016). Best practices for digitally constructing endocranial casts: examples from birds and their dinosaurian relatives. *Journal of Anatomy*, 229(2), 173-190.
2. Baumel, J. J. (1993). Handbook of avian anatomy: nomina anatomica avium. Publications of the Nuttall Ornithological Club (USA). no. 23.
3. Benson, R. B., Starmer-Jones, E., Close, R. A., & Walsh, S. A. (2017). Comparative analysis of vestibular ecomorphology in birds. *Journal of Anatomy*, 231(6), 990-1018.
4. Cignoni, P., Callieri, M., Corsini, M., Dellepiane, M., Ganovelli, F., & Ranzuglia, G. (2008, July). Meshlab: an open-source mesh processing tool. In *Eurographics Italian chapter conference*, 2008, 129-136.
5. Corfield, J. R., Kolominsky, J., Craciun, I., Mulvany-Robbins, B. E., & Wylie, D. R. Is cerebellar architecture shaped by sensory ecology in the New Zealand Kiwi (*Apteryx mantelli*)?. *Brain, Behavior and Evolution*, 87(2), 88-104 (2016).
6. Early, C. M. (2019). Quantitative Assessments of Avian Endocasts as Tools for Inferring Neuroanatomical Traits and Potential Functional Capabilities (Doctoral dissertation, Ohio University).
7. Early, C. M., Ridgely, R. C., & Witmer, L. M. (2020). Beyond endocasts: using predicted brain-structure volumes of extinct birds to assess neuroanatomical and behavioral inferences. *Diversity*, 12(1), 34.
8. Hall, M. I. (2008). The anatomical relationships between the avian eye, orbit and sclerotic ring: implications for inferring activity patterns in extinct birds. *Journal of Anatomy*, 212(6), 781-794.

9. Hall, M. I., Iwaniuk, A. N., & Gutiérrez-Ibáñez, C. (2009). Optic foramen morphology and activity pattern in birds. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 292(11), 1827-1845.
10. Handley, W. D., & Worthy, T. H. (2021). Endocranial Anatomy of the Giant Extinct Australian Mhirung Birds (Aves, Dromornithidae). *Diversity*, 13(3), 124.
11. Hopkins, M. A. (1906). On the relative dimensions of the osseous semicircular canals of birds. *The Biological Bulletin*, 11(5), 253-264.
12. Kimball, R. T., Oliveros, C. H., Wang, N., White, N. D., Barker, F. K., Field, D. J., Ksepka, D. T., Chesser, R. T., Moyle, R. G., Braun, M. J., Brunfield, R. T., Faircloth, B. C., Smith, B. T. & Braun, E. L. (2019). A phylogenomic supertree of birds. *Diversity*, 11(7), 109.
13. Kuhl, H., Frankl-Vilches, C., Bakker, A., Mayr, G., Nikolaus, G., Boerno, S. T., Klages, S., Timmermann, B. & Gahr, M. (2021). An Unbiased Molecular Approach Using 3'-UTRs Resolves the Avian Family-Level Tree of Life. *Molecular biology and evolution*, 38(1), 108-127.
14. Torres, C. R., & Clarke, J. A. (2018). Nocturnal giants: evolution of the sensory ecology in elephant birds and other palaeognaths inferred from digital brain reconstructions. *Proceedings of the Royal Society B*, 285(1890), 20181540.

# PARTIE 3

## INDICES GEOCHIMIQUES



## A . Concepts de géochimie isotopique

Des paramètres paléoécologiques ou paléoenvironnementaux ont pu être suggérés grâce à une étude de géochimie isotopiques des restes fossiles de *S. neocaledoniae* et de sa faune associée.

### 1. Les isotopes

Les isotopes sont des atomes dont les noyaux contiennent le même nombre de protons mais un nombre différent de neutrons. Les isotopes d'un élément chimique (X) occupent la même place dans le tableau périodique. On note communément les isotopes sous la forme  ${}^A_ZX$ , où l'indice Z désigne le numéro atomique (nombre de protons) et l'exposant A la masse atomique (somme du nombre de protons et de neutrons dans le noyau) d'un élément, X. Il existe deux grands types d'isotopes : les isotopes stables et les isotopes radioactifs. Ces derniers sont les formes instables d'un élément et émettent des rayonnements pour se transformer en un isotope stable. Les isotopes stables sont des éléments dont les abondances sont stables depuis leur formation. Ces isotopes sont abondants dans les systèmes naturels (Wada, 1995).

Les isotopes d'un même élément possèdent des propriétés chimiques identiques mais des propriétés physiques différentes. Le terme isotope léger fait référence à l'isotope ayant une masse atomique plus faible et inversement, un isotope lourd a une masse atomique plus élevée. Les isotopes réagissent donc différemment selon la masse des atomes ou des molécules en jeu.

### 2. Rapport isotopique et procédé de fractionnement isotopique

Les isotopes d'un élément sont présents en différentes proportions dans des composés, avec l'abondance d'isotopes lourd par rapport aux isotopes légers qui est définie par le rapport isotopique (R) :

$$R = \frac{X(\text{isotope lourd})}{X(\text{isotope léger})}$$

La petitesse des rapports isotopiques et de leurs variations conduit à utiliser, pour des raisons pratiques, une notation appropriée. Cette dernière compare les rapports d'abondance (R) des échantillons ( $R_{ech}$ ) à celui d'un standard international ( $R_{std}$ ), pour un élément chimique d'un échantillon ( $X_{ech}$ ). La notation ainsi définie est la notation delta ( $\delta$ ), et s'exprime en pour mille (‰).

$$\delta X_{\text{ech}} (\text{‰}) = \frac{(R_{\text{ech}} - R_{\text{std}})}{R_{\text{std}}} \times 1000$$

Le fractionnement isotopique représente la séparation des isotopes entre deux substances (organique ou inorganique) ou deux phases d'une même substance avec des rapports isotopique différents (Urey, 1947). Il modifie la composition isotopique d'un élément dans un certain composé par le passage de ce composé d'un état physique ou d'une composition chimique à un(e) autre.

### 3. Les standards

Les mesures isotopiques obtenues par spectrométrie de masse sont calibrées par rapport à des standards internationaux, par rapport auxquels les autres standards internationaux ont été étalonnés.

#### 3.1. Oxygène

Le SMOW (Standard Mean Ocean Water) correspond à la valeur moyenne de l'eau des océans et qui a été obtenue par échantillonnage loin des côtes et à une profondeur comprise entre 500 m et 2000 m pour les trois océans Atlantique, Pacifique et Indien (Craig, 1961b). La réserve de SMOW original étant épuisé, une eau de référence produite par l'IAEA (International Atomic Energy Agency) avec une composition isotopique fixe est utilisé : cette eau est similaire à celle de cet océan moyen nommé V-SMOW (Vienna - Standard Mean Ocean Water). Le ratio  $(^{18}\text{O}/^{16}\text{O})_{\text{V-SMOW}}$  est de  $0,0020052 \pm 0,45$  (Baertschi, 1976; Li *et al.*, 1988). Par définition ce standard a une valeur de  $\delta^{18}\text{O}$  égale à 0 ‰.

#### 3.2. Carbone

Tout comme le V-SMOW, le V-PDB (Vienna-PeeDee Belemnite) correspond à un second standard, équivalent au premier nommé PDB. Le standard initial (PDB) correspond à du carbonate de calcium issu du rostre d'une bélemnite (*Belemnitella americana*) venant de la formation crétacée de PeeDee de Caroline du Sud (USA) (Gonfiantini, Stichler et Rozanski, 1995; Sharp, 2017). Ce matériau étant épuisé, un nouveau standard a été proposé (V-PDB) avec un rapport isotopique  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  très proche de celui du PDB originel (la différence entre PDB et V-PDB est  $< 0,01\text{‰}$ ) et égal à  $0,0112372$  (Craig, 1957). Le  $\delta^{13}\text{C}$  de ce standard est par définition égal à 0 ‰.



### 3.3. Azote

La norme de référence pour l'analyse des isotopes d'azotes est l'azote atmosphérique, nommé AIR. La valeur  $\delta_{15}\text{N}$  de l'azote atmosphérique est relativement constante sur l'ensemble de la Terre et est par définition de 0 ‰ (Mariotti, 1983). Le rapport  $(^{15}\text{N}/^{14}\text{N})_{\text{AIR}}$  est de  $0,003670 \pm 40$  (Junk et Svec, 1958).

### 3.4. Soufre

Le standard CDT (Cañon Diablo troilite), bien qu'accepté comme référence pour les isotopes du soufre, n'est pas un matériau de référence standard fabriqué pour la distribution internationale, et sa composition en isotopes du soufre n'est pas bien caractérisée (Beaudoin *et al.*, 1994). L'IAEA (International Atomic Energy Agency) a proposé un hypothétique Vienna-CDT (V-CDT) en standard de référence pour les isotopes du soufre. Le ratio  $(^{34}\text{S}/^{32}\text{S})_{\text{V-CDT}}$  est de  $0,0441626 \pm 0,039$  (Ding *et al.*, 2001).

Nos analyses n'ont pas été calibrées directement par rapport à ces trois standards internationaux, mais par rapport à des standards internes et des matériaux standards de référence certifiés, eux-mêmes calibrés par rapport au V-SMOW, au V-PDB et au V-CDT. L'oxygène des phosphates de l'hydroxyapatite des os a été calibré par rapport au V-SMOW en utilisant le NBS-120c (Florida Phosphate rock) dont la valeur admise est de 21,7 ‰ V-SMOW (Lécuyer *et al.*, 1993). L'oxygène et le carbone des carbonates des os ont été calibré par rapport au V-PDB en utilisant le NBS-1 et le CM (Carrara Marble) (Tableau 3). Enfin les analyses d'azote, de carbone et de soufre de la matière organique ont été calibrées par rapport à des standards internationaux détaillés dans le Tableau 3.

Tableau 3 : Valeurs standard internes utilisés dans cette thèse. D'après l'IAEA.

Standard	Nature	Isotopes	$\delta$ (‰)	Applications
NBS-18	Calcite	$^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$	- 23,2 V-PDB (+7,2 V-SMOW)	Carbonates
		$^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$	- 5,014 V-PDB (-5,0 V-SMOW)	
NBS-120C	Phosphate	$^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$	21,7 $\pm$ 0,2 V-SMOW	Carbonates
CM	Calcite	$^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$	- 1,841 V-PDB (28,962 V-SMOW)	Carbonates
CM	Calcite	$^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$	2,025 V-PDB	Carbonates
IAEA-CH-6	Saccharose	$^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$	-10,449 V-PDB	Matière organique
IAEA-N-2	Sulfate d'ammonium	$^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$	+20,41 air N <sup>2</sup>	Matière organique
		$^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$	-27,771 V-PDB	
IAEA-600	Caféine	$^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$	+1,0 air N <sup>2</sup>	Matière organique
		$^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$	+0,5 V-CDT	
IAEA-SO-5	Sulfate de baryum	$^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$	+0,5 V-CDT	Matière organique
IAEA-S-2	Sulfure d'argent	$^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$	+22,62 V-CDT	Matière organique
IAEA-S-4	Soufre	$^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$	+16,9 V-CDT	Matière organique

Les analyses ont été réalisées sur des tissus biogénique minéralisés (os), sur la fraction minérale (apatite de l'os) et la fraction organique (collagène de l'os) qui présentent des caractéristiques physicochimiques propres.

## B . Tissu biologique étudié : l'os

### 1. Fraction minérale

L'os et l'émail sont les types de tissus les plus couramment étudiés dans le cadre de reconstitutions paléo-diététiques car ces restes sont les plus abondants et ils sont généralement plus résistants à la dégradation que les tissus mous. Dans le cadre de l'étude de la paléo-diététique de *S. neocaledoniae* et de sa faune associée, principalement constituée d'oiseaux, seuls des restes osseux ont été analysés.

Les os des vertébrés sont composés majoritairement en masse d'hydroxyapatite ( $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$ ). La structure initiale de l'apatite peut être modifiée par la substitution par groupement carbonates ( $\text{CO}_3^{2-}$ ), soit d'un groupe phosphate ( $\text{PO}_4^{3-}$ ), correspondant à une substitution de type B (la plus courante), soit à la place d'un groupement hydroxyle ( $\text{OH}^-$ ) correspondant à une substitution de type A (Bonel, 1970). Afin d'analyser les isotopes du carbone il faut donc isoler le groupement carbonate ( $\text{CO}_3^{2-}$ ) de l'hydroxyapatite. Dans le cas de l'étude

isotopique de l'oxygène, le groupement phosphate ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) sera utilisé préférentiellement car les liaisons chimiques entre l'oxygène et le phosphore sont plus résistantes et permettent une meilleure conservation du signal isotopique primaire. Les éléments du squelette présentent des structures internes variables en fonction des os et des différentes parties d'un même os. Pour la majorité des os des tétrapodes, la structure est caractérisée par un tissu très alvéolaire et spongieux (os spongieux) recouvert par un tissu dense et dur (os cortical) (Figure 29), le risque de recristallisation par circulation de fluides lors de la diagénèse est donc important. Par conséquent, il est préférable d'effectuer les prélèvements dans les zones les plus denses des os telles que le tissu osseux compact des diaphyses des os longs des membres (Figure 29).

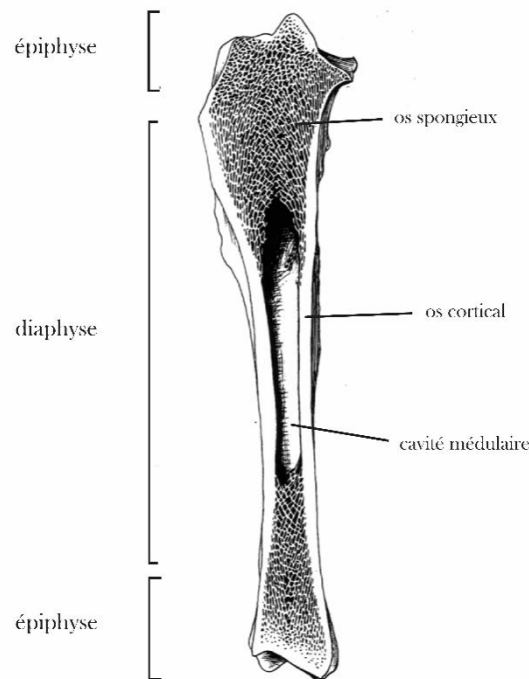


Figure 29 : Coupe longitudinal d'un tibia montrant la structure interne d'un os long.

## 2. Fraction organique

Les os sont également composés de matière organique dont le constituant majoritaire est une protéine peptidique nommée collagène de type I adoptant un arrangement fibrillaire. Le collagène, protéine la plus abondante dans le règne animal, représente 90 % de la masse totale en protéines dans l'os - le reste correspondant aux protéines non-collagéniques. Son organisation permet l'intégrité structurale et la stabilité mécanique au tissu conjonctif. Le détail

de sa structure est explicité dans la Partie 4. De par sa structure, le collagène se dégrade plus difficilement que les autres fractions organiques. Cette résistance en fait donc un bon élément d'étude pour les analyses isotopiques lorsqu'il est préservé. Afin de reconstituer les sources alimentaire (isotopes du carbone, de l'azote et du soufre), il est nécessaire de déminéraliser l'os pour en extraire la fraction organique, soit majoritairement du collagène.

Les rapports isotopiques de l'oxygène, du carbone, de l'azote et du soufre présents dans ces différents tissus dépendent de plusieurs paramètres physico-chimiques qui peuvent être liés à la physiologie de l'organisme et aux conditions environnementales. L'étude des isotopes stables est utilisée dans de nombreux domaines d'études, notamment en paléoenvironnement et en écologie

### 3. Diagenèse

L'altération diagenétique des os se produit principalement par des mécanismes de dissolution-reprécipitations qui peuvent être d'origine microbienne, ou induits par des interactions minéral-fluide (Blake, O'neil et Garcia, 1997; Lecuyer, Grandjean et Sheppard, 1999; Zazzo, Lecuyer et Mariotti, 2004).

Des modifications de compositions d'isotopes peuvent se produire à la suite soit d'un échange isotopique entre l'apatite et une phase aqueuse de percolation, soit par addition d'apatite secondaire. Il n'existe à ce jour aucun test permettant de démontrer si la diagenèse a affecté ou non l'enregistrement isotopique d'origine biologique. Dans le cadre de cette étude, cependant, une observation suggère que les compositions isotopiques originelles du carbone des ossements prélevés chez *S. neocaledoniae* et sa faune associée n'ont pas été significativement modifiées au cours de leur histoire d'inhumation. Les quantités de carbonate mesurées dans l'apatite osseuse, vont de 3,5 à 7,6 % en poids, ce qui correspond à celles connues chez les vertébrés vivants (Le Geros et Le Geros, 1984; Ildefonse et Morin, 1995), suggérant ainsi que l'ajout d'apatite secondaire est négligeable.

La composition en isotopes stables du collagène des os peut être modifié au fil du temps en raison de plusieurs processus au cours de la décomposition, de l'enfouissement et de la fossilisation des individus étudiés (Sillen et Parkington 1996 ; Bocherens et al. 1997 ; Lee-Thorp et Sponheimer 2003 ). Par conséquent, avant d'interpréter les compositions d'isotopes stables en termes de pratiques alimentaires, la préservation primaire du signal doit être évaluée. Dans

notre étude, les échantillons ont un C% moyen de  $40,96 \pm 0,74\%$  et un N% moyen de  $14,22 \pm 0,26\%$ , ce qui indique une bonne conservation suivant les critères établis par Van Klinken (1999) (C% > 30% et N% > 10%). Le rapport C:N moyen est de  $3,36 \pm 0,06$ , ce qui indique une préservation de haute qualité des acides aminés dans le collagène (DeNiro 1985). Nos échantillons ont également un S% moyen de  $0,25 \pm 0,01\%$ , bien que la façon d'évaluer la qualité des enregistrements d'isotopes du soufre soit encore un matière à débat, rentre dans les critères définis par Nehlich et Richards (2009) pour assurer la préservation du signal soufre dans les os de mammifères (S% compris entre 0,15 et 0,35%). Ces observations confirment le caractère primitif du signal isotopique enregistré dans les collagènes osseux des échantillons étudiés.

#### 4. Stratégie d'échantillonnage

Pour ces études géochimiques, cinq individus de *S. neocaledoniae* ont été échantillonnés ainsi qu'un maximum d'espèces de la faune associée. L'échantillonnage a été limité par le matériel de collections pour lesquels une autorisation de prélèvement a été nécessaire. Au moins une espèce par type de régime alimentaire a été choisi au sein des oiseaux. Plusieurs individus de varan, crocodile terrestre et chiroptères ont également été échantillonnés (Tableau 4).

Tableau 4 : Spécimens échantillonnés pour les analyses isotopiques de l'oxygène, du carbone, de l'azote et du soufre.

Famille	Taxon	N° échantillon	Régime alimentaire
<i>Falconidae</i>	<i>Falco peregrinus</i>	PC1-1	Carnivore
		PC1-2	
<i>Columbidae</i>	<i>Ducula goliath</i>	PF2	Frugivore
<i>Columbidae</i>	<i>Columba vitiensis</i>	GV3	Végétarien
<i>Tytonidae</i>	<i>Tyto alba</i>	PC4	Carnivore
<i>Rallidae</i>	<i>Tricholimnas lafresnayanus</i>	KO6-1	Omnivore
		KO6-2	
		KO6-3	
		KO6-4	
		GO6-5	
<i>Rhynochetidae</i>	<i>Rhynochetos orarius</i>	PO7-1	Carnivore
		PO7-2	
<i>Anatidae</i>	<i>Anas gracilis</i>	PV8-1	Omnivore aquatique
		PV8-2	
<i>Procelariidae</i>	<i>Pterodroma rostrata</i>	PC9-1	Carnivore marin
		PC9-2	
<i>Mekosuchinae</i>	<i>Mekosuchus inexpectatus</i>	PCD10-1	Carnivore
		PCD10-2	
		PCD10-3	
		PCD10-4	
		PCD10-5	
		PC10-1	
		PC10-2	
PC10-3			
<i>Varanidae</i>	<i>Varan</i>	PC11	Carnivore
		PC12-1	
		PC12-2	
<i>Pteropodidae</i>	<i>Pteropus</i>	PF13-1	Frugivore
		PF13-2	
		PF13-3	
		PF13-5	
		PF13-6	
<i>Sylviornithidae</i>	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	PS14-1	
		PS14-2	
		PS14-3	
		PS14-4	
		PS14-5	

## 5. Techniques d'analyses

Afin d'isoler les groupements chimiques à analyser (groupement phosphate de l'apatite des os, groupement carbonate de l'apatite des os et collagène des os) et/ou de supprimer les potentiels éléments contaminants ou carbonates secondaires dû à la diagenèse, différents prétraitements chimiques ont été nécessaires avant de pouvoir analyser nos échantillons au spectromètre de masse. Ces différentes chimies et le fonctionnement des différentes analyses au spectromètre sont expliqués en Annexe 1 et Annexe 2

Les compositions isotopiques de l'oxygène du groupement de phosphate de l'os, du carbone du groupement carbonate de l'os (respectivement  $\delta^{18}\text{O}$  et  $\delta^{13}\text{C}$ ) ont été mesurées pour chaque échantillon. Leurs compositions isotopiques en carbone, en azote et, lorsqu'une quantité suffisante de collagène a été obtenue, en isotopes du soufre du collagène osseux ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{coll}}$ ,  $\delta^{15}\text{N}_{\text{coll}}$ , et  $\delta^{34}\text{S}_{\text{coll}}$  respectivement) ; et leurs concentrations élémentaires de carbone, d'azote et de soufre (C%, N% et S%, respectivement) ont également été mesurées.

Toutes les mesures isotopiques et de concentration ont été réalisées à la Plateforme d'Ecologie Isotopique du Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés (LEHNA) hébergé par l'Université Claude Bernard Lyon1 (UCBL) et faisant partie du réseau national RéGEF.

## C . Géochimie de Nouvelle-Calédonie : reconstruction paléoclimatique

### 1. Les isotopes de l'oxygène

L'oxygène est l'élément le plus abondant sur Terre et possède trois isotopes stables :  $^{16}\text{O}$ ,  $^{17}\text{O}$  et  $^{18}\text{O}$ . L'isotope léger  $^{16}\text{O}$  est majoritaire dans le milieu naturel (99,757 %), contrairement aux deux isotopes « lourd »  $^{17}\text{O}$  (0,038 %) et  $^{18}\text{O}$  (0,205 %) beaucoup plus rares. Néanmoins la proportion des différents isotopes peut varier légèrement en fonction de la molécule et du réservoir considérés.

#### 1.1. Le cycle de l'eau et composition isotopique de l'océan

Le  $\delta^{18}\text{O}$  de l'eau des océans est par définition de 0 ‰ (SMOW). Aux basses latitudes, lors de l'évaporation sous l'effet des hautes températures, un fractionnement isotopique a lieu entre les masses d'eaux océaniques et la vapeur d'eau présente dans l'atmosphère produite par

évaporation des eaux océaniques. La différence de coefficient de diffusivité entre le  $\text{H}_2^{16}\text{O}$  et le  $\text{H}_2^{18}\text{O}$  explique l'enrichissement en  $^{16}\text{O}$  de la vapeur d'eau (Figure 30). La part la plus importante de l'eau évaporée est issue des océans et des surfaces d'eau libres, mais une faible part vient également des plantes (phénomène de transpiration) et des sols. À l'équilibre, la condensation de la vapeur d'eau entraîne un nouveau fractionnement. L'évolution de la composition isotopique des masses d'air entre leur évaporation océanique et leur condensation aux hautes latitudes est décrite par le modèle de Rayleigh lié aux changements d'états successifs de l'eau (Dansgaard, 1964; Hoefs, 2018).

$$R_v = R_{v0} \times f^{\alpha-1}$$

$$R_l = R_{v0} \times \alpha$$

Avec  $R_v$  la composition isotopique de la vapeur d'eau à l'instant  $t$ ,  $R_l$  la composition isotopique de l'eau sous forme liquide produite à l'instant  $t$ ,  $R_{v0}$  la composition de la vapeur d'eau au temps  $t-1$  (initial),  $f$  la fraction de vapeur d'eau restante (comprise entre 0 et 1) et  $\alpha$  le coefficient de fractionnement liquide-vapeur.

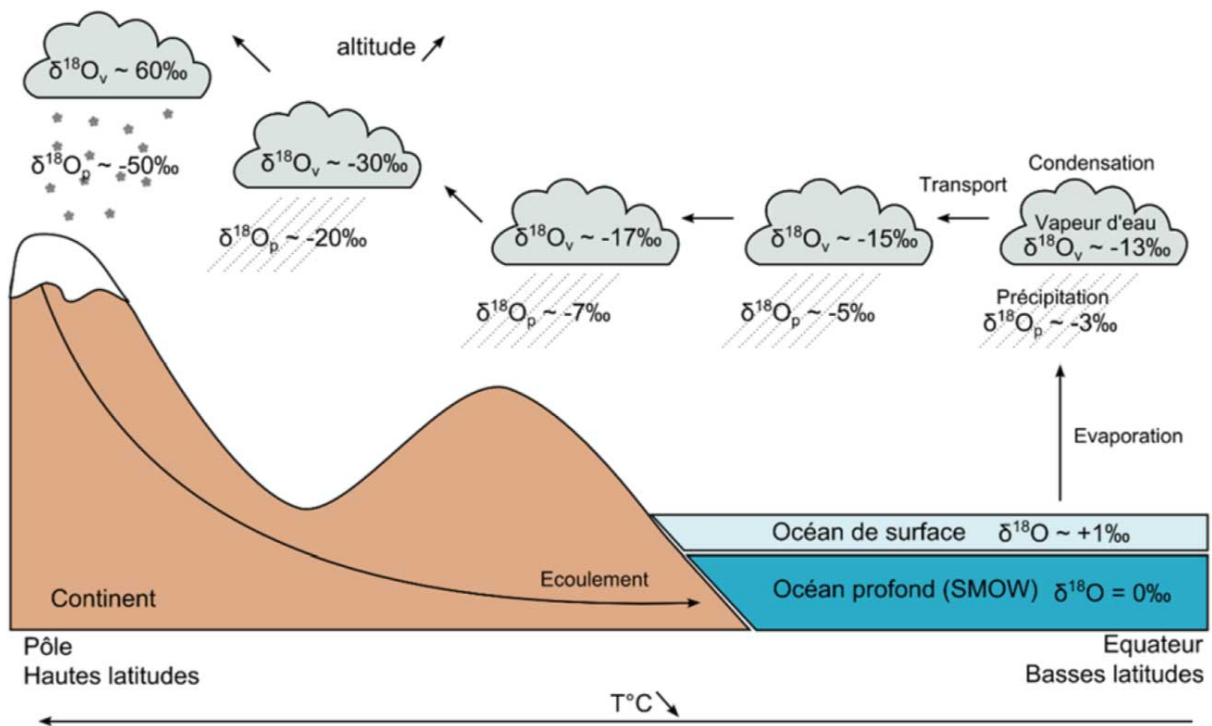


Figure 30 : Schéma simplifié du cycle de l'eau. D'après Sharp (2017) et Angst (2014).



Les premières précipitations (environ 10 % de la vapeur du nuage) associées aux nuages issus de l'évaporation directe de l'eau de mer auront donc un  $\delta^{18}\text{O}$  d'environ -3 ‰ (Figure 30). La vapeur d'eau contenue des nuages sera donc appauvrie en  $^{18}\text{O}$ , tandis que les précipitations seront enrichies en  $^{18}\text{O}$ . L'ensemble de ces réactions a lieu à l'équilibre, sauf pour le cas de la neige ou de la grêle pour lesquels les échanges isotopiques entre l'humidité de l'air et les précipitations n'interviennent plus, les précipitations sont alors davantage appauvries qu'à l'équilibre (Jouzel et Merlivat, 1984).

Sur les continents l'eau liquide provient majoritairement des précipitations. Les mesures isotopiques mensuelles de  $\delta^{18}\text{O}$  réalisées par l'IAEA depuis le début des années 1960 à travers le monde ont permis d'avoir une meilleure connaissance des facteurs influant sur les isotopes de l'oxygène dans les précipitations (Rozanski, Araguás-Araguás et Gonfiantini, 1993). L'appauvrissement des eaux en  $^{18}\text{O}$  est associé à plusieurs paramètres géographiques comme la latitude, l'altitude et la distance à la côte, ainsi qu'aux paramètres climatiques tel que la température de l'air ou l'effet de la quantité de précipitations (Dansgaard, 1964).

#### 1.2. Facteurs géographiques et climatiques influant le $\delta^{18}\text{O}$ des précipitations

La latitude et l'altitude sont deux des paramètres qui font varier le  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations en lien direct avec la température de surface. Effectivement, l'augmentation de l'altitude des masses d'air tout comme leur passage des basses latitudes vers les hautes latitudes s'accompagne d'une diminution progressive de la température de l'air. Cette diminution de la température entraîne une condensation progressive de la vapeur d'eau et provoque des précipitations avec des valeurs de  $\delta^{18}\text{O}$  de plus en plus négative. Ce phénomène se traduit par une diminution du  $\delta^{18}\text{O}$  avec l'éloignement à l'équateur (Dansgaard, 1964; Rozanski, Araguás-Araguás et Gonfiantini, 1993; Fricke et O'Neil, 1999) ou avec l'augmentation de l'altitude. Les eaux les plus enrichies en  $^{18}\text{O}$  se trouvent donc aux basses latitudes et les plus appauvries dans les neiges des hautes latitudes (Rozanski, Araguás-Araguás et Gonfiantini, 1993).

La distance à la côte (effet continental) est également un facteur influant le  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations. Celui des précipitations côtières est moins négatif de 1 à 2 ‰ par rapport à l'intérieur des terres. Ce phénomène s'explique également par le modèle de condensation fractionnée de Rayleigh. De fait, l'évaporation initiale ayant lieu au-dessus de l'océan, plus les nuages seront loin des côtes, plus ils auront parcouru une grande distance et plus leur

fractionnement sera important (Dansgaard, 1964; Rozanski, Araguás-Araguás et Gonfiantini, 1993; Hoefs, 2018).

Le  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations est également influé par la quantité des précipitations. Aux basses latitudes (régions tropicales), lors de fortes pluies, telles que les moussons, le  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations est particulièrement faible. Cette observation peut s'expliquer par plusieurs facteurs. Tout d'abord suivant le principe de Rayleigh., l' $^{18}\text{O}$  de l'eau condensée dans le nuage va passer préférentiellement dans la phase liquide (pluie), appauvrissant ainsi le nuage en  $^{18}\text{O}$ . Ce phénomène est amplifié par la température élevée des basses latitudes qui va évaporer les gouttes de pluie avant qu'elles ne touchent le sol (Dansgaard, 1964; Rozanski, Araguás-Araguás et Gonfiantini, 1993). En outre, aux basses latitudes le phénomène de recyclage de la vapeur d'eau lié aux mouvements de convections dans les nuages, va également amplifier l'appauvrissement important en  $^{18}\text{O}$  des précipitations. Ce phénomène n'est vraiment observable qu'aux basses latitudes là où de très fortes pluies existent associées à une température élevée.

Aux moyennes et hautes latitudes, la composition isotopique des précipitations est largement contrôlée par les processus de condensation fractionnée. En revanche aux basses latitudes, c'est la quantité de précipitations contrôlant principalement de la composition isotopique des précipitations. Les autres facteurs jouent peu : (1) la température est relativement constante en cours d'année, (2) la latitude est globalement similaire à celle où s'effectue l'évaporations, (3) et les continents sont peu étendues, ce qui limite l'effet continental. Les variations du  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations dues à ces différents paramètres sont enregistrées dans les tissus des organismes vivants, tels que les tissus minéralisés (os, dents, ...), se préservant relativement bien à l'état fossile. Les paléoclimats et leurs variations au cours du temps peuvent donc être étudiés via le  $\delta^{18}\text{O}$  des tissus minéralisés des organismes fossiles. Néanmoins, il existe d'autres paramètres liés à la biologie des organismes pouvant aussi influencer le  $\delta^{18}\text{O}$  des tissus minéralisés.

### 1.3. Facteurs biologiques influant le $\delta^{18}\text{O}$ des organismes vivants

Le  $\delta^{18}\text{O}$  de l'apatite des vertébrés dépend de la température à laquelle ce biominéral s'est formé (la température corporelle) et du  $\delta^{18}\text{O}$  des fluides corporels à partir desquels le biominéral a précipité (Koch, 2007; Angst, 2014). Le  $\delta^{18}\text{O}$  des fluides corporels est contrôlé par le bilan dynamique des flux entrant et sortant d'oxygène pondérés par des fractionnements isotopiques opérant entre les différents réservoirs impliqués dans le cycle de l'oxygène. Parmi ces paramètres

influant le  $\delta^{18}\text{O}$  des tissus minéralisés des vertébrés, le plus important est l'eau ingérée par l'animal, correspondant à plus de 50% du flux d'oxygène entrant (Koch, 2007). Cette eau peut avoir plusieurs origines : (1) l'eau bue par l'organisme et (2) l'eau issue de l'alimentation (plantes ou proies).

### **Oxygène issu de l'alimentation**

L'oxygène contenue dans la nourriture provient de l'eau liquide des fluides corporels de l'organisme ingéré (plasma sanguin, milieu intra et extracellulaire, sève végétale, etc), et de l'oxygènes des tissus organiques tels la cellulose ( $\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5$ ).

La majorité des atomes d'oxygènes des plantes est issue de l'eau du sol provenant principalement des précipitations. Ainsi, les facteurs influant le  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations ont un impact indirect sur l'oxygène des plantes (Marshall, Brooks etLajtha, 2007). La principale source de variations isotopiques de l'eau des plantes vient d'une part des variations isotopiques des précipitations (eau entrant dans la plante), et d'autre part de l'enrichissement en isotope lourd ( $^{18}\text{O}$ ) dû à l'évaporation à la surface des feuilles lors de l'évapotranspiration. Lors de l'absorption de l'eau par les plantes, il n'y aucun fractionnement isotopique de l'oxygène (Dawson etEhleringer, 1993). L'eau des plantes a donc un signal isotopique similaire à celui de l'eau source jusqu'à ce que cette eau atteigne les sites d'évaporation tels que les feuilles. Au niveau des feuilles, une forte évaporation va provoquer un fort enrichissement en isotope lourd dépendant de l'humidité de l'air et de la température. Si l'humidité de l'air diminue ou que la température augmente, l'évaporation foliaire va augmenter, provoquant une augmentation du  $\delta^{18}\text{O}$  de l'eau des feuilles. En raison des différences d'utilisation de l'eau et de la variabilité anatomique, le  $\delta^{18}\text{O}$  des feuilles varie également en fonction du type de plantes : les plantes en  $\text{C}_3$  ont un  $\delta^{18}\text{O}$  des feuilles inférieures à celui des plantes en  $\text{C}_4$ . (Helliker etEhleringer, 2000).

Chez les herbivores, l'apport en oxygène par l'alimentation est lié au  $\delta^{18}\text{O}$  des plantes consommées (Kennedy etKrouse, 1990). Celui-ci varie selon les paramètres définis précédemment. Pour les carnivores, l'apport en oxygène par l'alimentation provient principalement des tissus consommés (muscles, etc), majoritairement composés de protéines. Les carnivores ont donc des compositions isotopiques appauvries en  $\delta^{18}\text{O}$  par rapport aux herbivores (Sponheimer etLee-Thorp, 1999). Bien que l'alimentation ait un impact non négligeable sur la composition isotopique en oxygène des vertébrés, leur eau de boisson est le principal facteur influant leur  $\delta^{18}\text{O}$  (Sponheimer etLee-Thorp, 1999).

## Oxygène issu de l'eau de boisson

L'eau de boisson correspond principalement à l'eau issue des précipitations, nommée eau météorique, celle-ci étant la source des eaux de surface disponibles. Mais dans le cas des eaux stagnantes (lacs, mares) cette eau peut être soit évaporée, augmentant ainsi le  $\delta^{18}\text{O}$  de l'eau résiduelle (Craig, 1961a), soit correspondre à un mélange d'eau issue de plusieurs pluies, son  $\delta^{18}\text{O}$  sera une valeur moyennée sur une durée plus ou moins longue. Si l'eau météorique rejoint une rivière qui servira de source d'eaux aux vertébrés terrestres, le  $\delta^{18}\text{O}$  de l'eau de la rivière va également être lié à l'évaporation de l'eau de la rivière, elle-même liée à la température de l'air et à la distance à la source. Enfin la dernière source d'eau de boisson correspond aux eaux souterraines aux valeurs de  $\delta^{18}\text{O}$  différentes de celles des eaux météoriques, car comme pour les eaux stagnantes elles correspondent à une valeur moyennant plusieurs épisodes de pluie. Contrairement aux eaux stagnantes de surface, ces eaux souterraines ne subissent pas d'évaporation. L'eau à l'origine de ces réservoirs est l'eau météorique. En connaissant le  $\delta^{18}\text{O}$  des eaux météoriques du passé il est possible d'estimer la paléotempérature de l'air dans le bassin hydrique environnant par l'utilisation de diverses équations de fractionnement isotopique permettant de relier d'une part le  $\delta^{18}\text{O}$  du phosphate des tissus minéralisés à l'eau météorique et d'autre part le  $\delta^{18}\text{O}$  des eaux météoriques à la température de l'air. Ainsi la connaissance du  $\delta^{18}\text{O}$  du tissu minéralisé d'un organisme fossile permet de reconstituer la paléotempérature de l'air ambiant (si le fossile n'a pas trop subi de transport post-mortem).

## Équation de fractionnement eau météorique-température de l'air

Dansgaard (1964) a proposé une équation reliant le  $\delta^{18}\text{O}$  des précipitations à la température de l'air pour les moyennes et hautes latitudes. Plus récemment Amiot et al. (2004) ont proposé une nouvelle équation (ci-dessous) globale valable pour toutes les latitudes.

$$\delta^{18}\text{O}_{\text{eau météorique}} (\text{‰}) = 0,49 \pm 0,03 \times T_{\text{annuelle air}} (\text{°C}) - 14,18 \pm 0,52 (\text{‰})$$

En considérant que les différents paramètres de cette équation n'ont pas varié au cours du temps, la connaissance de la valeur du  $\delta^{18}\text{O}$  des eaux météoriques d'un environnement permet de reconstituer la paléotempérature de l'air de ce milieu. Dans le registre fossile, les éléments de vertébrés accessibles sont principalement des tissus minéralisés tels des os et des dents. Afin d'estimer les paléotempératures à partir de ces fossiles, il est donc nécessaire de

connaître la relation qui peut exister entre le  $\delta^{18}\text{O}$  du phosphate de ces tissus minéralisés et le  $\delta^{18}\text{O}$  des eaux météoriques.

### Équation de fractionnement phosphate (os) – eau de boisson

De nombreuses équations de fractionnement isotopique entre les tissus minéralisés de types os ou dents des vertébrés terrestres et leur eau de boisson (ayant pour source les eaux météoriques) ont été établies depuis la fin du 20<sup>ème</sup> siècle. Le grand nombre de paramètres écologiques et physiologiques intervenant lors de l'assimilation de l'oxygène de l'eau par l'organisme rend donc chaque équation spécifique d'un groupe. Une relation basée sur un modèle physiologique a été proposée pour les oiseaux herbivores par Kohn (1996). Amiot et al. (2017) ont établi empiriquement une équation de fractionnement isotopique reliant le  $\delta^{18}\text{O}$  phosphate osseux et celui des eaux météoriques locale.

$$\delta^{18}\text{O}_{\text{eau surface}}(\text{‰}) = 1,119 (\pm 0,040) \delta^{18}\text{O}_{\text{phosphate}} - 24,222 (\pm 0,644)$$

### 2. Isotopes du carbone : $\delta^{13}\text{C}$

Le carbone est présent dans de nombreux composés sur Terre ; des composés inorganiques oxydés, comme le  $\text{CO}_2$  et les carbonates et des composés organiques réduits dans la biosphère. Le carbone a deux isotopes stables (Rosman et Taylor, 1998) : le  $^{12}\text{C}$  (98,93%) et le  $^{13}\text{C}$  (1,07%), et un isotope radioactif, le  $^{14}\text{C}$  avec une demi-vie de 5730 ans. Les variations des rapports isotopiques du carbone d'un réservoir à l'autre (Figure 31) sont dues aux différents paramètres liés à la biologie des organismes et aux facteurs physico-chimiques environnementaux. Les réservoirs ont des caractéristiques isotopiques différentes en raison du fonctionnement de deux mécanismes réactionnels différents :

- Les réactions d'échange d'équilibre isotopique au sein du système carboné inorganique conduisent à un enrichissement en  $^{13}\text{C}$  des carbonates.
- La photosynthèse concentre l'isotope léger  $^{12}\text{C}$  dans la matière organique synthétisée.

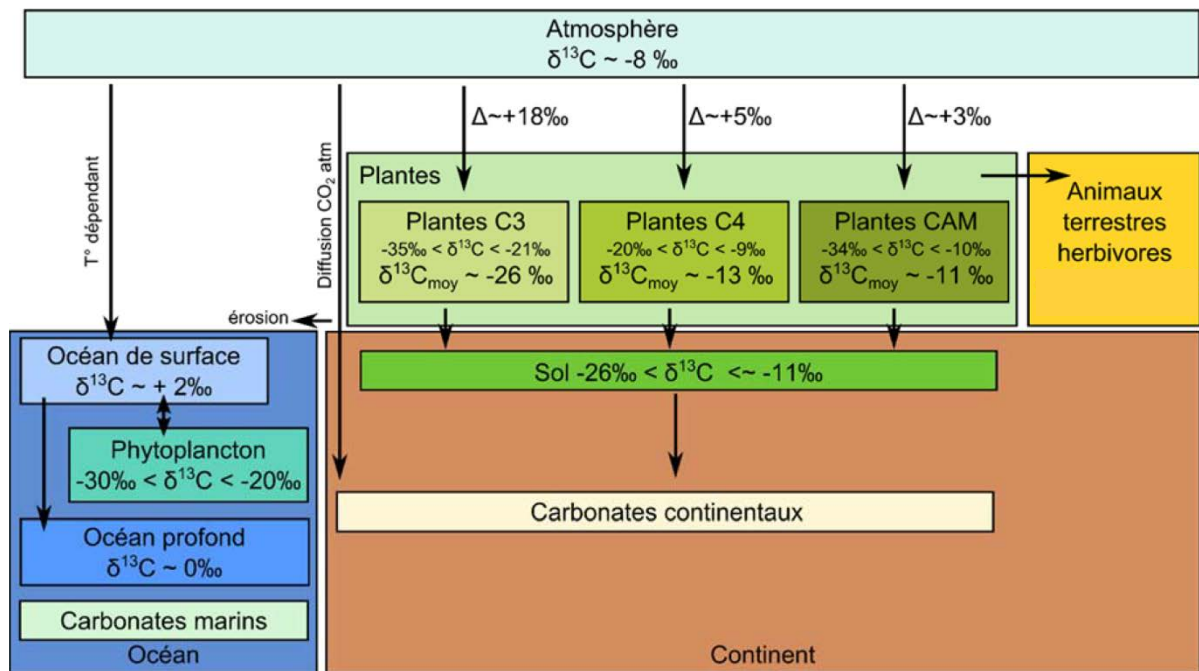


Figure 31 : Schéma simplifié d'une partie du cycle du carbone actuel et  $\delta^{13}\text{C}$ . D'après O'Leary (1988), Peterson et Fry (1987), et Nadelhoffer et Fry (1988).

## 2.1. Le cycle du carbone

Les deux principaux réservoirs terrestres de carbone sont la matière organique et les carbonates sédimentaires.

En milieu océanique, le  $\delta^{13}\text{C}$  des ions bicarbonates ( $\text{HCO}_3^-$ ) est directement lié au  $\delta^{13}\text{C}$  atmosphérique, dont la valeur actuelle est d'environ  $-8 \text{ ‰}$  (Schwarcz et Schoeninger, 2012). Cependant depuis le début de l'ère industrielle, le  $\delta^{13}\text{C}$  a progressivement diminué de plus de  $1,5\text{‰}$  (Marino et McElroy, 1991), en raison des rejets dans l'atmosphère de  $\text{CO}_2$  fossile. Ainsi, la valeur du  $\delta^{13}\text{C}$  atmosphérique estimée à environ  $-6,5 \text{ ‰}$  pour l'Holocène tardif (Leuenberger, Siegenthaler et Langway, 1992) sera utilisée au profit de celle actuelle ( $-8 \text{ ‰}$ ).

En milieu continental, les différents types de plantes ( $\text{C}_3$ ,  $\text{C}_4$  et CAM) diffèrent notamment de par leurs cycles photosynthétiques. Elles absorbent le  $\text{CO}_2$  atmosphérique avec des fractionnements isotopiques du carbone différents. Ainsi ces différents types de plantes ont des  $\delta^{13}\text{C}$  variables, principalement liés à leur physiologie mais également aux conditions environnementales. Lors de leur dégradation, la matière organique résiduelle forme le sol dont la signature isotopique est similaire à celle du couvert végétal. Par conséquent, la proportions

des différents types de plantes du couvert végétal peut être retracée en mesurant le  $\delta^{13}\text{C}$  d'un sol (Peterson et Fry, 1987; Natelhoffer et Fry, 1988; Boutton, 1996; Finlay et Kendall, 2007).

## 2.2. Plantes en $\text{C}_3$ vs plantes en $\text{C}_4$

Les producteurs primaires, à la base de l'ensemble des réseaux trophiques, sont des organismes autotrophes incluant entre autres les organismes photosynthétiques comme les végétaux terrestres et le phytoplancton. Les environnements terrestres comptent deux principaux types de plantes qui diffèrent de par leur métabolisme : les plantes en  $\text{C}_3$  et les plantes en  $\text{C}_4$ . Les termes  $\text{C}_3$  et  $\text{C}_4$  désignent le nombre d'atomes de carbone fixés lors de la photosynthèse. Cette fixation peut s'effectuer selon trois voies métaboliques : respectivement le cycle de Calvin-Benson ou celui de Hatch-Slack pour les plantes en  $\text{C}_3$  ou les plantes en  $\text{C}_4$ . Le troisième type de photosynthèse dit CAM (Crassulean Acid Metabolism) est plus rare et adapté à des environnements très arides. Les plantes en  $\text{C}_3$  fixent le carbone atmosphérique grâce à l'action de l'enzyme ribulose biphosphate carboxylase (RuBisCO) alors que les plantes en  $\text{C}_4$  vont faire intervenir une autre enzyme, la phosphoénolpyruvate carboxylase (PEPC). Les plantes en  $\text{C}_3$  sont les premières à être apparues et se retrouvent dans tous les milieux. Les plantes en  $\text{C}_4$  sont principalement adaptées à des environnements arides et leur apparition, plus récente date d'environ 34 Ma (au cours de la limite Éocène/Oligocène, soit 34 Ma) (Kohn, 2010; Angst, 2014). Ces différences métaboliques entraînent une assimilation du carbone différente entre les plantes en  $\text{C}_3$  et en  $\text{C}_4$ . Lors de la photosynthèse la végétation en  $\text{C}_3$  intègre moins le  $^{13}\text{C}$  atmosphérique que le  $^{12}\text{C}$  atmosphérique. Elle a donc des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  comprises entre -35 ‰ et -20 ‰ (Figure 32). En revanche les plantes en  $\text{C}_4$  intégrant davantage le  $^{13}\text{C}$  atmosphérique ont des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  plus élevées (entre -20 ‰ et -9 ‰) (O'Leary, 1988; Kennedy et Krouse, 1990; Cerling *et al.*, 1997; Cerling et Harris, 1999) (Figure 32). Ces deux types de plantes ayant une signature isotopique spécifique, elles forment un apport d'informations précieuses sur les régimes alimentaires des consommateurs primaires (organismes herbivores) mais également sur le type de chaînes alimentaires qu'elles initient (alimentation basée sur une végétation en  $\text{C}_3$  ou en  $\text{C}_4$ ) (Kelly, 2000).

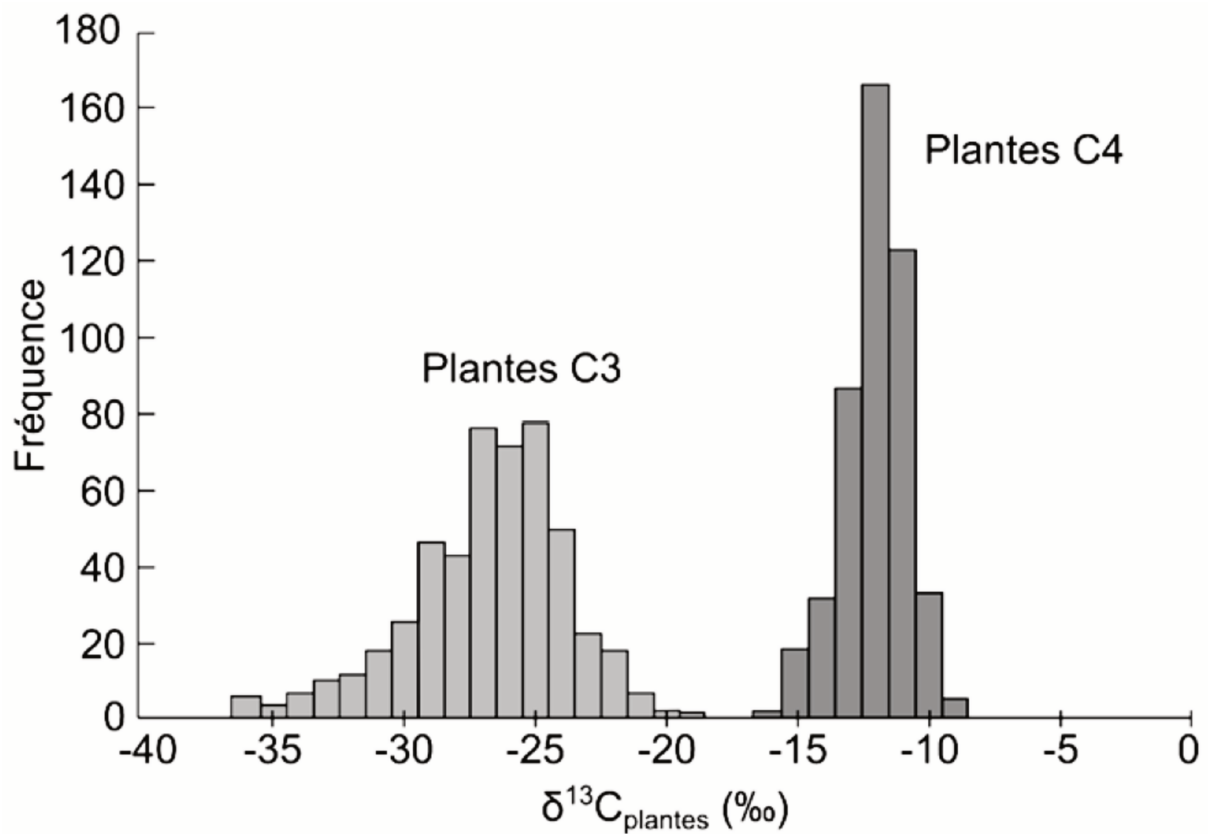


Figure 32 : Variations des  $\delta^{13}\text{C}$  des plantes en  $\text{C}_3$  et en  $\text{C}_4$ . D'après Hoefs (2018).

### 2.3. Paramètres environnementaux influant sur le $\delta^{13}\text{C}$ des organismes

Les différents paramètres environnementaux influant sur le  $\delta^{13}\text{C}$  de la végétation jouent un rôle sur le fonctionnement de la photosynthèse et l'ouverture des stomates. La plante va réguler, en fonction des conditions environnementales, l'ouverture ou la fermeture des stomates afin de limiter les pertes en eau et optimiser la photosynthèse. Lorsque les conditions environnementales sont optimales en termes de luminosité, apport en eau et faible salinité, les stomates sont ouverts au maximum. Il n'y aura donc aucune limitation de l'entrée du  $\text{CO}_2$  atmosphérique dans la feuille et la photosynthèse sera maximale. Ainsi, le facteur influant le plus sur le  $\delta^{13}\text{C}$  de la plante est lié directement à l'étape de la fixation du carbone. Cette dernière initiant la photosynthèse via une enzyme (RuBisCO pour les plantes en  $\text{C}_3$  ou PEPC pour les plantes en  $\text{C}_4$ ). Le fractionnement isotopique lié à l'action de la RuBisCO est de  $-29\text{‰}$  alors que pour les plantes en  $\text{C}_4$  il est de  $-6\text{‰}$ . En considérant un  $\delta^{13}\text{C}$  atmosphérique actuel d'environ  $-8\text{‰}$ , si le fractionnement lié à la fixation du carbone est dominant, les feuilles des plantes en  $\text{C}_3$  ont donc un  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-37\text{‰}$  et celles des plantes en  $\text{C}_4$  de  $-14\text{‰}$  (Marshall, Brooks et Lajtha, 2007). À l'inverse, les stomates sont majoritairement fermés lors d'un stress hydrique



ou à une forte augmentation de salinité dans l'environnement, ou lors d'un manque de lumière. La photosynthèse est alors ralentie, et le facteur influant le plus sur la composition isotopique en carbone des plantes est lié à la diffusion du CO<sub>2</sub> atmosphérique à travers les stomates. Ce dernier entraîne un fractionnement isotopique d'environ 4‰ pour les différents types de plantes. Dans la nature, ces deux conditions environnementales extrêmes sont très rares et un équilibre entre l'action de ces principaux facteurs existe (fractionnement lié aux enzymes ou à la diffusion stomatique). Par conséquent les valeurs en δ<sup>13</sup>C des plantes en C<sub>3</sub> sont en moyenne de -26 ‰ et celles des plantes en C<sub>4</sub> de -14 ‰.

Ainsi la connaissance des différents fractionnements isotopiques du carbone intervenant à chaque niveau trophique d'une chaîne alimentaire fossile permet d'estimer les valeurs du δ<sup>13</sup>C de la végétation du milieu à partir de celles du δ<sup>13</sup>C des tissus minéralisés des organismes vivant dans ce milieu. Lorsque l'environnement est exclusivement composé de plantes en C<sub>3</sub>, comme c'est le cas pour la flore néocalédonienne indigène (Maurizot et Campbell, 2020), il est possible d'estimer la quantité de précipitations moyennes annuelles grâce à l'équation proposée par Kohn (2010) et modifiée par Rey et al. (2013), avec  $\Delta^{13}\text{C}_{\text{leaf}} = (\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{leaf}}) / (1 + \delta^{13}\text{C}_{\text{leaf}} / 1000)$  :

$$\text{Log}_{10}(\text{MAP} + 300 \text{ (mm.y-1)}) = 0.092 (\pm 0.004) \Delta^{13}\text{C}_{\text{leaf}} + 1.148 (\pm 0.074)$$

Cette équation a été établie à partir d'un large échantillonnage de plantes en C<sub>3</sub> actuelles (570 spécimens), incluant tous les types de plantes en C<sub>3</sub> (Kohn, 2010). Pour chaque spécimen, les conditions environnementales étaient connues (température moyenne de l'air, quantité de précipitations, altitude et latitude). Cependant l'application de cette équation aux plantes fossiles, pour inférer la quantité moyenne annuelle de précipitations, demande deux prérequis : (1) les valeurs de δ<sup>13</sup>C des plantes fossiles mesurées doivent correspondre à l'ensemble des plantes en C<sub>3</sub> du milieu et (2) il est nécessaire de considérer que la physiologie des plantes fossiles est similaire à celle des plantes actuelles et par conséquent que l'enregistrement des variations de précipitations est semblable.

#### 2.4. Alimentation et niveau trophique

Au sein d'une chaîne alimentaire, la physiologie des organismes entraîne un fractionnement isotopique à chaque niveau trophique. Il y a donc un appauvrissement en <sup>13</sup>C entre l'atmosphère et les feuilles des plantes (O'Leary, 1988; Farquhar, Ehleringer et Hubick,

1989), et entre les producteurs primaires (plantes) et les consommateurs secondaires et tertiaires (les super-prédateurs, au sommet de la chaîne alimentaire). Le fractionnement isotopique entre l'hydroxyapatite des os et la nourriture ingérée diffère suivant les animaux (Ambrose et Norr, 1993; Passey *et al.*, 2005) (Figure 33). Le fractionnement isotopique entre l'apatite des os et les plantes constituant le régime alimentaire est (1) pour les mammifères herbivores compris entre 11,5 ‰ et 14,6 ‰ (Passey *et al.*, 2005), (2) pour les reptiles herbivores de 12 ‰ (Amiot *et al.*, 2010) et (3) pour les oiseaux terrestres herbivores compris entre 13,4 ‰ et 16,2 ‰ (Johnson, Fogel et Miller, 1998; Angst *et al.*, 2014). Un enrichissement en  $^{13}\text{C}$  de 1 ‰ existe entre les muscles de consommateurs primaires et les producteurs primaires (plantes) (Kelly 2000) (Figure 33). Les consommateurs secondaires (prédateurs) consomment les muscles des consommateurs primaires. Un enrichissement du  $\delta^{13}\text{C}$  de 9 ‰ est présent entre les os des prédateurs et les muscles des proies pour les mammifères et les reptiles carnivores, et de 8,3 ‰ pour les oiseaux carnivores (Angst, 2014). L'analyse du  $\delta^{13}\text{C}$  des tissus minéralisés des organismes terrestres permet de déterminer leur régime alimentaire (herbivore ou carnivore) (DeNiro et Epstein, 1978; Ambrose et Norr, 1993; Bocherens, Fizet et Mariotti, 1994; Froment et Ambrose, 1995). Le  $\delta^{13}\text{C}$  de la végétation dépend et peut être modifié également par des paramètres environnementaux telle la luminosité, la salinité ou l'hygrométrie. Ces variations environnementales se reflètent donc dans les tissus minéralisés des organismes ayant consommé ces plantes. Les restes minéralisés fossiles tels les os ou les dents enregistrent ces variations environnementales.

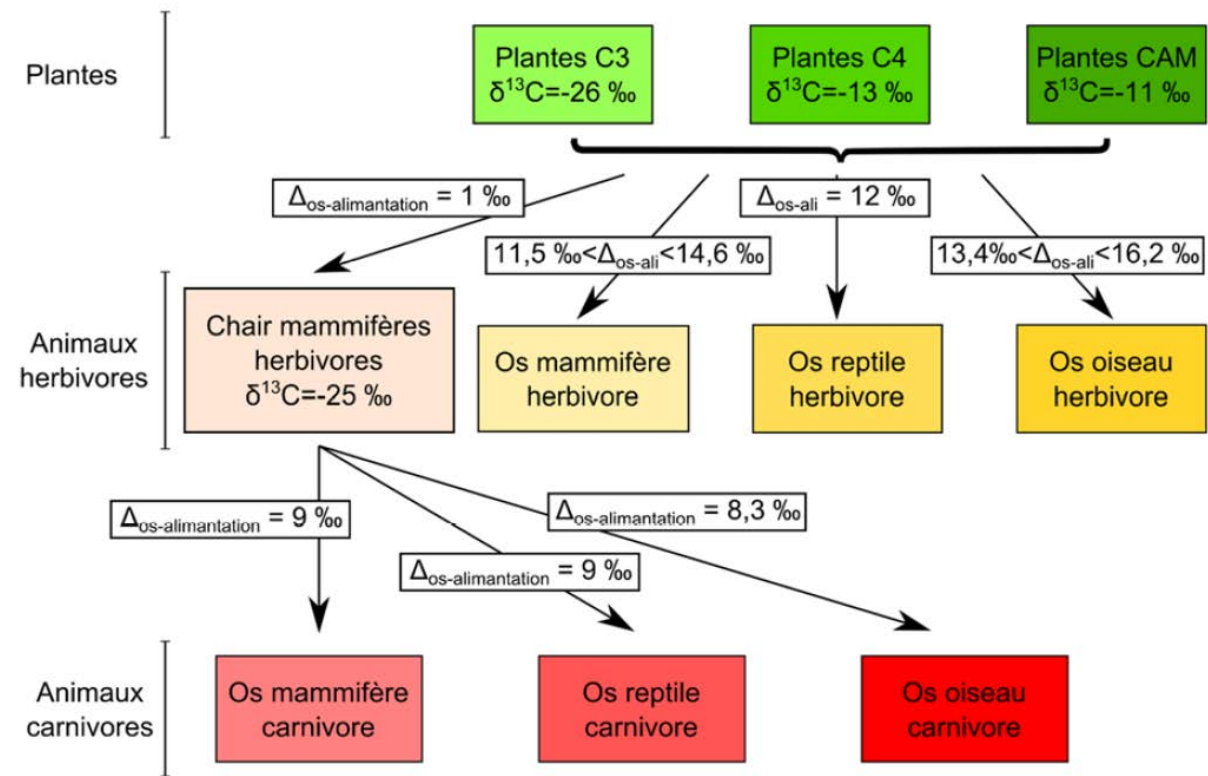


Figure 33 : Schéma simplifié des fractionnements isotopiques moyens entre l'os et l'alimentation pour les différents niveaux trophiques. D'après Angst (2014).

### 3. Isotopes de l'azote

Plus de 99 % de l'azote connu sur la surface de la Terre se trouve sous forme de  $\text{N}_2$  atmosphérique et de  $\text{N}_2$  dissout dans l'océan. Seule une quantité mineure est combinée avec d'autres éléments, principalement C, O et H. Néanmoins, cette quantité mineure joue un rôle décisif dans le domaine de la biologie (Hoefs, 2018). L'azote se compose de deux isotopes stables,  $^{14}\text{N}$  et  $^{15}\text{N}$ . L'azote atmosphérique, donné par Rosman et Taylor (1998) a la composition suivante :  $^{14}\text{N}$ , 99,73 % et  $^{15}\text{N}$ , 0,37 %.

#### 3.1. Le cycle de l'azote

L'azote atmosphérique est la forme la plus abondante et la moins réactive. Il peut cependant être converti en azote « fixe » par les bactéries et les algues, pouvant à leur tour être utilisées par le biote pour la dégradation en composés azotés simples tels que l'ammonium et le nitrate. Ainsi, les micro-organismes sont responsables de toutes les conversions majeures du cycle biologique de l'azote, qui est généralement divisé en fixation, nitrification et dénitrification. D'autres bactéries renvoient l'azote dans l'atmosphère sous forme de  $\text{N}_2$ .

Le terme fixation est utilisé pour les processus qui convertissent le N<sub>2</sub> atmosphérique non réactif dans l'azote tel que l'ammonium, impliquant généralement des bactéries. La fixation produit généralement des matières organiques avec des valeurs  $\delta^{15}\text{N}$  légèrement inférieures à ‰, allant de -3 à +1 ‰ (Fogel et Cifuentes, 1993) et présentes dans les racines des plantes par des bactéries symbiotiques.

La nitrification est un processus d'oxydation en plusieurs étapes médiée par différents organismes autotrophes. Le nitrate n'est pas le seul produit de la nitrification, différentes réactions produisent divers oxydes d'azote en tant qu'espèces intermédiaires. Cette nitrification correspond à deux réactions d'oxydation partielles, chacune se déroulant séparément : (1) l'oxydation par les Nitrosomonas ( $\text{NH}_4 \rightarrow \text{NO}_2^-$ ) suivie de (2) l'oxydation par Nitrobacter ( $\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^-$ ). Parce que l'oxydation du nitrite en nitrate est généralement rapide, la plupart des fractionnements isotopiques de l'azote sont causés par la lente oxydation de l'ammonium par les Nitrosomonas. Cependant, comme le montre Casciotti (2009), la deuxième étape d'oxydation du nitrite au nitrate s'accompagne d'un fractionnement isotopique cinétique inverse, de sorte que le nitrite s'épuise progressivement en <sup>15</sup>N au fur et à mesure que la réaction d'oxydation se poursuit.

La dénitrification (réduction de formes plus oxydées à des formes plus réduites d'azote) est un processus en plusieurs étapes avec divers oxydes d'azote comme composés intermédiaires résultant de la réduction biologique du nitrate. La dénitrification a lieu en particulier dans les zones minimales d'oxygène de l'océan. Elle est censée équilibrer la fixation naturelle de l'azote. Si elle ne se produisait pas, l'azote atmosphérique serait épuisé en moins de 100 millions d'années (Hoefs, 2018).

### 3.2. Indicateur de niveau trophique

La détermination de la source de nourriture et de la position trophique d'un organisme est fondamentale dans l'étude du réseau trophique. Les isotopes de l'azote sont très utiles pour quantifier la structure des réseaux trophiques. En général, un enrichissement en <sup>15</sup>N de + 2 à + 5 ‰ est observé entre l'alimentation et le consommateur (DeNiro et Epstein, 1978; Peterson et Fry, 1987; Schwarcz et Schoeninger, 1991; Post, 2002; Bocherens et Drucker, 2003; Hedges et Reynard, 2007; Caut, Angulo et Courchamp, 2009) (Figure 34). Cet enrichissement isotopique des protéines corporelles est causé par l'excrétion dans l'urine de glutamine appauvrie en <sup>15</sup>N dérivée de l'ammoniac (Balter *et al.*, 2006). Les ressources aquatiques, en particulier les sources

alimentaires marines, sont nettement enrichies en  $^{15}\text{N}$  par rapport aux aliments terrestres, en raison d'un nombre plus élevé de niveaux trophiques dans l'océan par rapport aux environnements terrestres (Schwarcz, 1991). Cependant, les rapports des isotopes de l'azote sont également linéairement corrélés dans un large éventail de plantes et d'animaux avec la quantité de précipitations (Heaton *et al.*, 1986; Sealy *et al.*, 1987; Cormie, Luz et Schwarcz, 1994; Gröcke, Bocherens et Mariotti, 1997; Schwarcz, Dupras et Fairgrieve, 1999). Enfin, les compositions isotopiques de l'azote peuvent également refléter en partie l'état de santé d'un individu donné. Pendant les périodes de stress nutritionnel sévère, des valeurs élevées de  $\delta^{15}\text{N}$  sont attendues dans les tissus en raison de la désamination préférentielle des acides aminés  $^{14}\text{N}$  pour fournir de l'énergie (Katzenberg et Lovell, 1999) et l'élimination subséquente de l'azote enrichi en  $^{14}\text{N}$  dans l'urine.

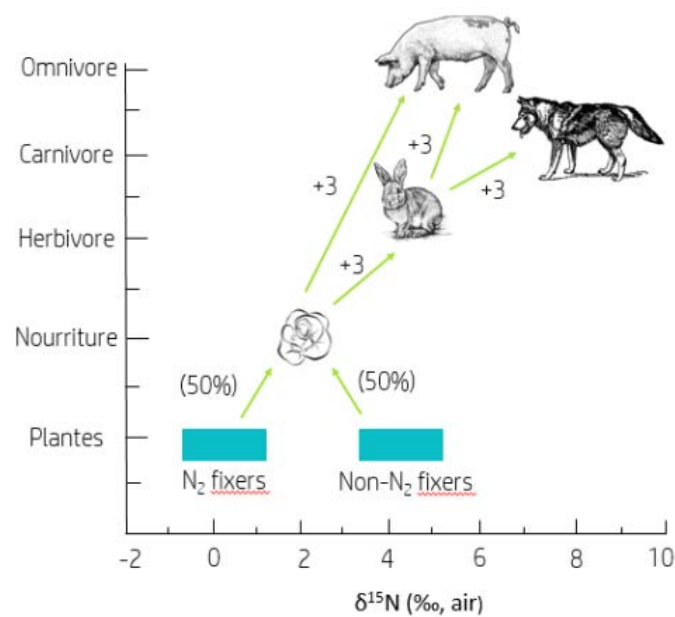


Figure 34 : Enrichissement en isotopes lourds de l'azote selon le niveau trophique.

La composition isotopique en azote d'un consommateur n'est généralement pas suffisante pour déduire la position trophique. Si les valeurs du  $\delta^{15}\text{N}$  du producteur primaire et du consommateur sont connues, le niveau trophique peut être calculé en fonction du nombre de fractionnements régime alimentaire/consommateur (Hoefs, 2018).

#### 4. Isotopes du soufre

Le soufre est présent dans presque tous les environnements. Il possède quatre isotopes stables : le  $^{32}\text{S}$  (95,04 ‰) ; le  $^{33}\text{S}$  (0,75 ‰) ; le  $^{34}\text{S}$  (4,20 ‰) et le  $^{36}\text{S}$  (0,01 ‰) (De Laeter *et al.*, 2003).

La composition isotopique du soufre ( $\delta^{34}\text{S}_{\text{coll}}$ ) du collagène osseux peut évaluer la proximité de la mer et la consommation de ressources aquatiques et notamment marines (Peterson et Fry, 1987; Nehlich, 2015). Ces isotopes ne fractionnent pas lors de la consommation de la nourriture, ainsi la valeur mesurée de  $\delta^{34}\text{S}_{\text{coll}}$  du collagène est identique à celle de l'alimentation (Macko *et al.*, 1999; RetetNehlich, 2018). Les plantes terrestres assimilent le soufre provenant d'une grande variété de sources et ont un  $\delta^{34}\text{S}$  entre + 2 et +6 ‰ (Peterson et Fry, 1987), tandis que les valeurs des producteurs primaires marins reflètent la composition isotopique des sulfates océaniques (+ 21 ‰) et oscillent donc entre + 17 et + 21 ‰ (Privat, O'Connell et Hedges, 2007). Les plantes et le plancton benthique peuvent avoir des valeurs de  $\delta^{34}\text{S}$  extrêmement faibles (jusqu'à - 17‰) du fait de l'absorption de sulfites produits par des bactéries sulfato-réductrices dans le sédiments (Fry, 2008). Enfin, les eaux douces ont des valeurs similaires à celles des sulfates dissous (Trust et Fry, 1992), pouvant être plus ou moins proches de celles des plantes terrestres du même environnement.

#### 5. Résultats

Les rapports isotopiques des échantillons sont exprimés en écarts pour mille (‰) par rapport aux rapports isotopiques des références internationales appropriées ; c'est-à-dire V-PDB pour les valeurs  $\delta^{13}\text{C}_{\text{os}}$  et  $\delta^{13}\text{C}_{\text{coll}}$ , AIR pour les valeurs  $\delta^{15}\text{N}_{\text{coll}}$  et V-CDT pour les valeurs de  $\delta^{34}\text{S}_{\text{coll}}$ .

Les valeurs isotopiques de l'oxygène et du carbone de l'apatite de l'os sont compilées dans le Tableau 5.

Tableau 5 : Valeurs isotopiques de l'oxygène et du carbone de l'apatite de l'os pour *S. neocaledoniae* et sa faune associée. Abréviations : p, phosphate ; c, carbonate ; PDB et SMOW, voir Partie 3A3.

Taxon	Localité	$\delta^{18}\text{O}_p$ (‰, V-SMOW)	$\delta^{18}\text{O}_c$ (‰, V-PDB)	$\delta^{18}\text{O}_c$ (‰, V-PDB)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰, V-PDB)
<i>S. neocaledoniae</i>	Pindäi	20,2	-4,36	26,42	-11,23
<i>S. neocaledoniae</i>	Pindäi	18,8	-4,12	26,66	-13,25
<i>S. neocaledoniae</i>	Pindäi	19,1	-4,49	26,28	-12,31
<i>S. neocaledoniae</i>	Pindäi	19,8	-4,61	26,15	-12,72
<i>S. neocaledoniae</i>	Pindäi	18,9	-5,53	25,21	-12,47
<i>F. peregrinus</i>	Pindäi	18,4	-6,12	24,60	-13,55
<i>F. peregrinus</i>	Pindäi	17,5	-5,78	24,95	-13,02
<i>M. inexpectatus</i>	Pindäi	19,4	-4,00	26,78	-13,68
<i>M. inexpectatus</i>	Pindäi	21,4	-5,47	25,27	-13,91
<i>M. inexpectatus</i>	Pindäi	20,5	-4,95	25,81	-13,04
<i>Varanus sp.</i>	Pindäi	21,0	-3,35	27,45	-13,47
<i>Varanus sp.</i>	Pindäi	19,9	-3,75	27,04	-13,60
<i>Varanus sp.</i>	Pindäi	20,1	-4,33	26,45	-13,61
<i>D. goliath</i>	Pindäi	18,5	-5,14	25,61	-15,66
<i>C. vitiensis</i>	Gilles	17,5	-5,96	24,77	-12,64
<i>T. alba</i>	Pindäi	19,0	-4,12	26,67	-6,58
<i>R. orarius</i>	Pindäi	17,3	-6,69	24,02	-12,37
<i>R. orarius</i>	Pindäi	19,8	-3,72	27,07	-13,74
<i>A. gracilis</i>	Pindäi	19,2	-5,02	25,74	-19,64
<i>T. lafresnayanus</i>	Kanumera	18,7	-4,06	26,73	-10,04
<i>T. lafresnayanus</i>	Kanumera	18,8	-4,29	26,49	-10,88
<i>T. lafresnayanus</i>	Kanumera	19,1	-3,52	27,28	-11,31
<i>T. lafresnayanus</i>	Kanumera	18,6	-4,25	26,53	-10,85
<i>T. lafresnayanus</i>	Gilles	18,3	-6,17	24,55	-2,78
<i>A. gracilis</i>	Pindäi	20,1	-4,36	26,41	-11,63
<i>P. rostrata</i>	Pindäi	19,8	-4,81	25,95	-9,71
<i>P. rostrata</i>	Pindäi	18,3	-5,18	25,57	-9,59
<i>Pteropus sp.</i>	Pindäi	20,6	-3,64	27,16	-14,82
<i>Pteropus sp.</i>	Pindäi	19,8	-3,51	27,29	-14,54
<i>Pteropus sp.</i>	Pindäi	20,2	-4,01	26,77	-14,83
<i>Pteropus sp.</i>	Pindäi	19,8	-4,01	26,78	-14,29
<i>Pteropus sp.</i>	Pindäi	20,1	-4,82	25,94	-15,33

Les compositions isotopiques stables du carbone, de l'azote et du soufre du collagène osseux sont données dans le Tableau 6 et illustrées dans les Figure 36 et Figure 37. Les valeurs moyennes de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{coll}}$ ,  $\delta^{15}\text{N}_{\text{coll}}$ , et  $\delta^{34}\text{S}_{\text{coll}}$  obtenues pour *S. neocaledoniae* sont respectivement de  $-20,494 \pm 0,02$  ‰,  $+8,486 \pm 0,05$  ‰ et  $+20,385 \pm 0,59$  ‰. Celle du varan (*Varanus sp.*) sont de  $-18,68 \pm 0,09$  ‰ et  $+13,29 \pm 0,02$  ‰ pour respectivement le  $\delta^{13}\text{C}_{\text{coll}}$  et le  $\delta^{15}\text{N}_{\text{coll}}$ . Enfin, celle du crocodile terrestre (*M. inexpectatus*) sont de  $-18,85 \pm 0,03$  ‰ et  $+10,085 \pm 0,02$  ‰ pour respectivement le  $\delta^{13}\text{C}_{\text{coll}}$  et le  $\delta^{15}\text{N}_{\text{coll}}$ .

Tableau 6 : Valeurs isotopiques du carbone, de l'azote et du soufre du collagène osseux ( $\delta^{13}C_{coll}$ ,  $\delta^{15}N_{coll}$ ,  $\delta^{34}S_{coll}$ ) de *S. neocaledoniae* et sa faune associée. Les valeurs sont exprimées en ‰ sous le format "valeur  $\pm$  écart type".

Spécimen	Espèce	$\delta^{13}C$ (‰, V-PDB)	$\delta^{15}N$ (‰, AIR)	$\delta^{34}S_{ave}$ (‰ V-CDT)
PS14-2	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	-21,41 $\pm$ 0,02	6,42 $\pm$ 0,01	20,54 $\pm$ 0,44
PS-14-5	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	-20,99 $\pm$ 0,02	8,78 $\pm$ 0,05	20,23 $\pm$ 0,58
TP3, SPIT 11	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	-19,8	9,61	-
TP3, SPIT 12	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	-20,12	8,73	-
TP3, SPIT 18	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	-20,15	8,89	-
GV3	<i>Columba vitiensis</i>	-21,06 $\pm$ 0,04	2,28 $\pm$ 0,02	16,30 $\pm$ 0,41
PF2	<i>Ducula goliath</i>	-20,80 $\pm$ 0,023	5,07 $\pm$ 0,01	12,70 $\pm$ 0,35
PV8-2	<i>Anas gracilis</i>	-19,05 $\pm$ 0,02	9,59 $\pm$ 0,02	7,63 $\pm$ 0,21
PC9-1	<i>Pterodroma rostrata</i>	-13,62 $\pm$ 0,06	18,30 $\pm$ 0,03	19,06 $\pm$ 0,17
PF13-3	<i>Pteropus sp.</i>	-18,87 $\pm$ 0,03	5,22 $\pm$ 0,02	-
PC12-2	<i>Varanus sp.</i>	-18,50 $\pm$ 0,00	13,32 $\pm$ 0,02	-
PC10-2	<i>Mekosuchus inexpectatus</i>	-18,95 $\pm$ 0,01	10,83 $\pm$ 0,02	-
PC10-3	<i>Mekosuchus inexpectatus</i>	-18,75 $\pm$ 0,03	9,34 $\pm$ 0,02	-
PC4	<i>Tyto alba</i>	-12,01 $\pm$ 0,02	10,51 $\pm$ 0,04	13,08
PC12-1	<i>Varanus sp.</i>	-18,86 $\pm$ 0,09	13,26 $\pm$ 0,01	-

## 6. Discussion

L'os enregistre différentes périodes temporelles dans la vie d'un organisme grâce notamment à ses différents constituants (de Buffrénil *et al.*, 2021).

Les valeurs du  $\delta^{18}O$  des eaux de boissons obtenues avec l'équation établie par Amiot *et al.* (2017) varient entre -4,6  $\pm$  0,11 et -5,4  $\pm$  0,38 ‰. Les données de l'IAEA indiquent des valeurs moyennes pour cette région de -4,02 à 6,1 ‰. *Sylviornis neocaledoniae* et sa faune associée vivaient dans un environnement et sous un climat similaire à celui d'aujourd'hui en Nouvelle-Calédonie c'est à dire sous un climat tropical tempéré par l'influence océanique, avec des environnements relativement fermés et humides.



La composition isotopique de l'apatite de l'os renseigne sur l'eau de boisson et la quantité de précipitations. Les plantes en C<sub>3</sub> ont une large gamme de rapports isotopiques du carbone (-37 ‰ à -20 ‰, V-PDB) qui résulte principalement de leur source de carbone (CO<sub>2</sub> atmosphérique) dont le fractionnement isotopique dépend de la diffusion de CO<sub>2</sub> à travers les stomates et la fixation par la RuBisCo des réponses physiologiques au stress hydrique ( $\delta^{13}\text{C}$  augmente avec l'aridité), à l'ensoleillement variable et le recyclage du taux de litière. Diefendorf et al. (2010) et Kohn (2010) ont corrélé les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  des feuilles des plantes avec celles de la Précipitation Annuelle Moyenne (MAP). Dans notre étude, les valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$  des feuilles des plantes peuvent être déduites de celles des oiseaux herbivores. Une limite à cette méthode peut être introduite dans le cas où ces oiseaux avaient des préférences alimentaires, ce qui pourrait entraîner un biais entre la valeur moyenne de  $\delta^{13}\text{C}$  du régime alimentaire des oiseaux et celle de la végétation environnante. Afin de minimiser les biais liés aux préférences alimentaires des animaux, la méthode de Kohn conseille d'utiliser divers taxons phytophages différents pour estimer une valeur moyenne de  $\delta^{13}\text{C}$  pour la végétation globale dans un paysage donné. Malheureusement, seul un herbivore et un frugivore ont pu être échantillonnés. Les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  des feuilles estimées à partir des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  des oiseaux herbivores vont de  $-26,04 \pm 1,4$  ‰ à  $-28,84 \pm 1,4$  ‰ en considérant le  $\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$  durant l'Holocène proche de  $-6,4$  ‰ (Kleinen, Brovkin et Munhoven, 2016). En utilisant l'équation proposé par Rey *et al.* (2013), les MAP calculées étaient de  $1970 \pm 38$  mm.an<sup>-1</sup>. Actuellement, la pluviométrie moyenne annuelle varie entre 800 mm sur les plaines de la Côte Ouest de Nouvelle-Calédonie et 2500 mm sur le nord et le sud de la Côte Est (Météo France). Tous les gisements (Kanumera, Pindaï et Gilles) sont situés sur la Côte Est, ainsi nos estimations de la pluviométrie annuelle sont proches des valeurs actuelles sur cette côte.

Les rapports isotopiques du carbone (<sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C) et de l'azote (<sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N), sont particulièrement utiles pour reconstituer les habitudes des espèces disparues en définissant leur écologie alimentaire (régime alimentaire et relations trophiques, Figure 35) (Peterson et Fry, 1987; Kelly, 2000; Inger et Bearhop, 2008; Salvador *et al.*, 2021). Ces analyses reposent principalement sur le fait que la composition isotopique observée chez les consommateurs reflète celle de leur nourriture avec un fractionnement isotopique qui dépend de la physiologie digestive et du tissu analysé considéré. La composition isotopique de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) permet d'estimer les positions trophiques des organismes (Post, 2002). La composition isotopique du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), variant généralement entre les producteurs primaires mais changeant peu avec les transferts trophiques, permettent quant à eux de déterminer la source alimentaire (Ostrom, Colunga-Garcia et Gage,

1997). Néanmoins les isotopes ne permettent pas d'identifier finement les espèces végétales et animales consommées, mais sont utiles pour déterminer les proportions de grandes classes d'aliments, une donnée souvent difficile à extraire en archéologie, notamment en Nouvelle-Calédonie où la transmission est exclusivement orale (Griscelli, 1976; Anderson *et al.*, 2010).

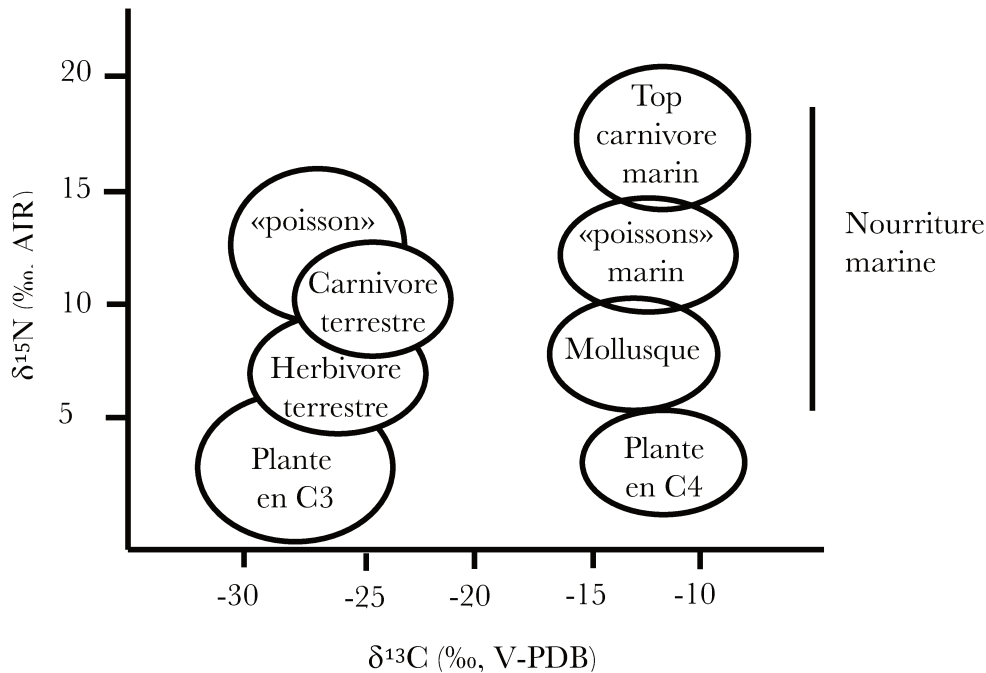


Figure 35 :  $\delta^{13}\text{C}$  vs  $\delta^{15}\text{N}$  pour les plantes et les animaux.

L'utilisation des rapports  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  dans la reconstruction du régime alimentaire repose sur la distribution entre différentes voies de fixation du carbone chez les plantes (Bender, 1971; Smith et Epstein, 1971; O'Leary, 1988). Les valeurs moyennes de référence pour les plantes en C3 et C4 à l'époque du Sylviornis (soit environ 3 000 ans) sont respectivement de  $-25$  ‰ (compris entre  $-35$  ‰ et  $-20$  ‰) et  $-10$  ‰. La composition isotopique du carbone des tissus minéralisés des vertébrés (os) sont liées à celles de leur nourriture avec un enrichissement en  $^{13}\text{C}$  dépendant de la physiologie digestive (DeNiro et Epstein, 1978; Kelly, 2000; Passey *et al.*, 2005; Angst *et al.*, 2014). Ainsi l'enrichissement en  $^{13}\text{C}$  observé entre le carbonate et la nourriture d'un oiseau carnivore est de  $+8,3$ ‰, bien inférieur aux valeurs mesurées pour un oiseau herbivore : de  $13,4$ ‰ à  $16,2$ ‰ (Angst *et al.*, 2014) (Figure 33). A partir des valeurs moyennes de  $\delta^{13}\text{C}_c$  dans les carbonates, les oiseaux herbivores et les chiroptères frugivores (*Pteropus* sp.) ont consommés des plantes et/ou fruits ayant des valeurs moyennes de  $\delta^{13}\text{C}_c$  respectivement de  $-28,02 \pm 1,4$  ‰ pour les oiseaux, et de  $-27,67 \pm 1,55$  ‰ pour les chauves-souris. Un tel rapport isotopique est proche de celui de référence pour les plantes en C3, soit environ  $-25$ ‰. On peut donc en conclure que

la quantité de plantes en C<sub>4</sub> dans l'alimentation de cette paléofaune est quasi nulle. Cette conclusion concorde parfaitement avec le fait que les premières plantes en C<sub>4</sub>, sont arrivées en Nouvelle-Calédonie avec l'Homme (Maurizot et Campbell, 2020). La composition isotopique moyenne du carbone dans le collagène osseux donne des valeurs similaires et confirme une base de l'alimentation en plantes C<sub>3</sub> pour la chaîne alimentaire de cette paléofaune.

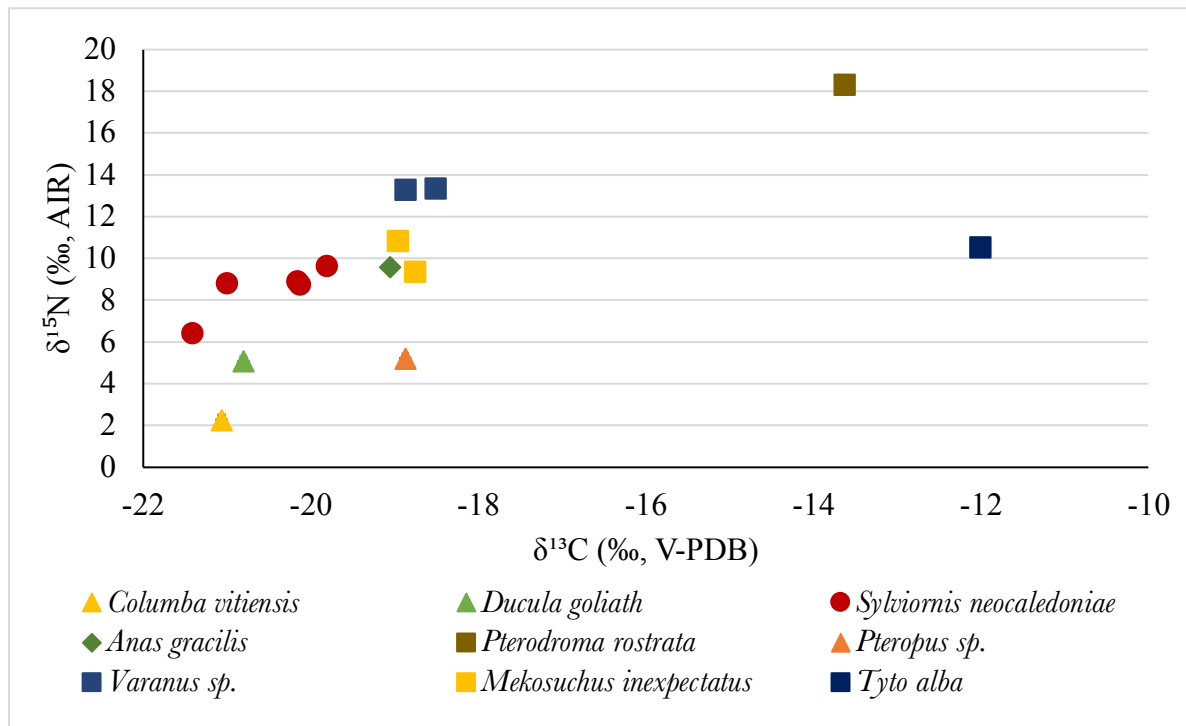


Figure 36 : Valeurs des isotopes de l'azote  $\delta^{15}\text{N}$  (‰, AIR) et du carbone  $\delta^{13}\text{C}$  (‰, V-PDB) du collagène osseux de *S. neocaledoniae* et sa faune associée.

Au sein de l'échantillonnage néocalédonien, l'écart moyen en  $\delta^{15}\text{N}_{\text{coll}}$ , entre carnivores (*M. inexpectatus* et *Varanus* sp.) et végétariens avérés (*C. vitiensis*, *D. goliath* et *Pteropus* sp.) est de +4,5 ‰, ce qui correspond, bien que dans la fourchette haute, à l'enrichissement isotopique de l'azote de la proie au consommateur, de +2 ‰ à +5 ‰ (DeNiro et Epstein, 1981; Schwarcz et Schoeninger, 1991; Bocherens et Drucker, 2003; Caut, Angulo et Courchamp, 2009).

Les compositions isotopiques du carbone et du soufre (respectivement un  $\delta^{13}\text{C}_{\text{coll}}$  de -13,62 ‰ et un  $\delta^{34}\text{S}_{\text{coll}}$  de 19,06 ‰) suggèrent que *P. rostrata*, le pétrel de Tahiti a des ressources alimentaires essentiellement marines. Cet oiseau marin au comportement alimentaire opportuniste, consommerait des proies de trop grosses taille pour être avalées toute entière et opérerait pour un comportement également charognard (Ravache, 2020). Keenan et DeBruyn (2019) ont

montré que la décomposition des tissus mous entraîne un enrichissement post-mortem significatif en  $^{15}\text{N}$  : ceci explique la valeur particulièrement élevée du  $\delta^{15}\text{N}_{\text{coll}}$  de cet oiseau (+18,30 ‰).

La chauve-souris (*Pteropus* sp.) et *D. goliath* (Columbidae) ont des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}_{\text{coll}}$  plus élevées que celle de *C. vitiensis* (Columbidae) (Tableau 6), pourtant tous trois sont végétariens et devraient donc avoir des valeurs similaires. Cette différence suggère que les deux premiers sont exclusivement frugivores - le fruit est généralement plus enrichi en  $^{15}\text{N}$  que le reste de la plante (Kelly, 2000).

La chouette effraie *T. alba* a une valeur en  $\delta^{13}\text{C}_{\text{coll}}$  de -12,01 ‰ et  $\delta^{15}\text{N}_{\text{coll}}$  de +10,51 ‰, ce qui confirme son régime alimentaire carnivore (Figure 35). En outre, cette espèce présente une valeur en  $\delta^{13}\text{C}_{\text{coll}}$  particulièrement élevée, -12,01‰, faisant penser à une alimentation marine ou à une alimentation basée sur des plantes en  $\text{C}_4$ . Cependant, sa valeur est légèrement supérieure à celle de *P. rostrata*, qui est pourtant un oiseau marin (-13,62 ‰) et elle ne se reflète pas dans la composition isotopique en  $^{34}\text{S}$ . Effectivement, la valeur en  $\delta^{34}\text{S}_{\text{coll}}$  de la chouette effraie est de +13,08 ‰, alors que l'on s'attendrait à une valeur oscillant entre +17 ‰ et +21‰ si son alimentation était marine. Les sulfates de sel marin peuvent être contenus dans la pluie et les aérosols atmosphériques se déposant à l'intérieur des terres (Staudt et Schoonen, 1995; Riccardi, 2007). Cet effet, appelé embruns marins, est documenté jusqu'à 30 km à l'intérieur des terres (Nehlich, 2015). La valeur en  $\delta^{34}\text{S}_{\text{coll}}$  sont comprise dans la gamme de +8 à +14 ‰ témoignant d'une influence des embruns marins. Cette chouette semble donc avoir un régime alimentaire particulier : ses pelotes de régurgitations contiennent des restes de geckonidae et de petits oiseaux tel *Collocalia*. Ainsi ses proies sont principalement insectivores (carnivores), ajoutant un saut trophique à sa chaîne alimentaire et un enrichissement du  $\delta^{13}\text{C}$  supplémentaire. Les insectes ont un enrichissement significatif en  $^{13}\text{C}$ , phénomène notamment marqué dans les forêts tropicales, où les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{coll}}$  du feuillage augmentent verticalement du sol à la canopée, la différence atteignant jusqu'à 5 ‰ (Hyodo, 2015). Ainsi *T. alba* se nourrissant d'oiseaux et de

« reptiles » carnivores a donc une chaîne trophique plus longue expliquant sa composition isotopique en  $^{13}\text{C}$  et  $^{15}\text{N}$ .

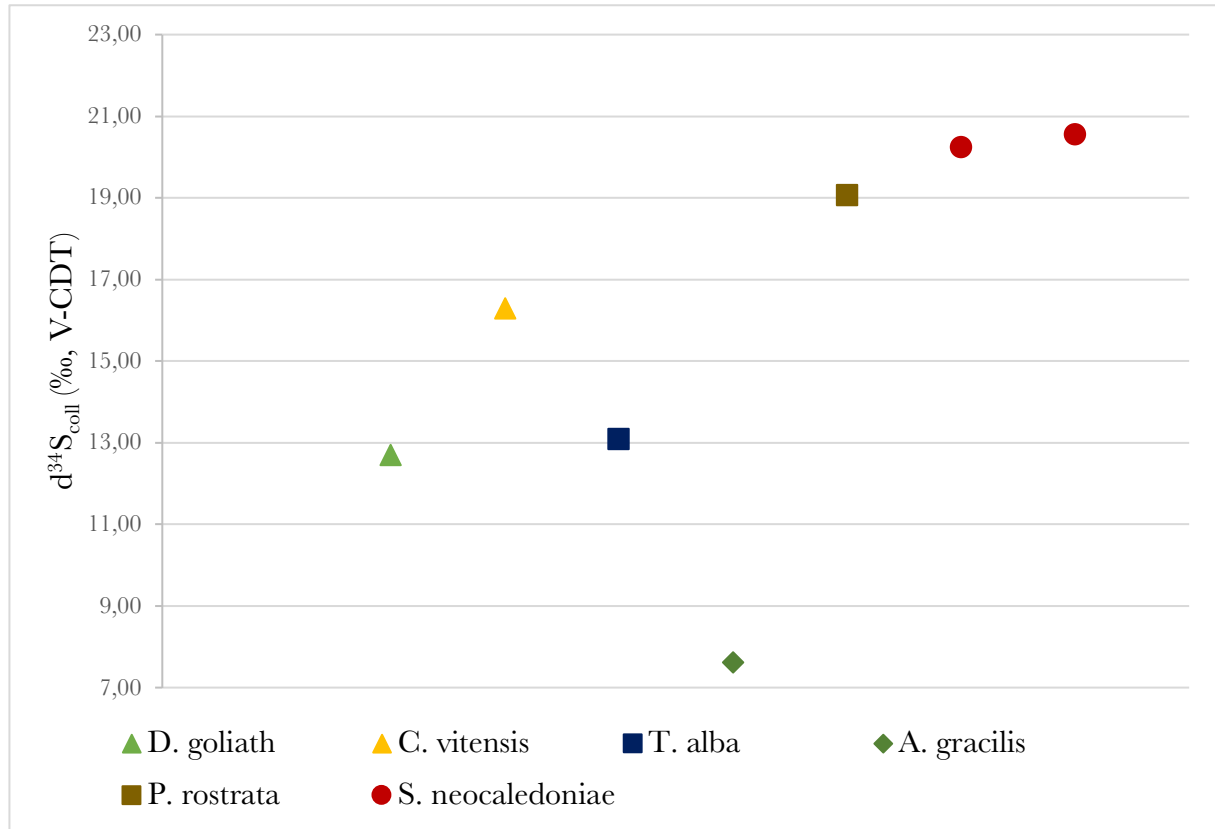


Figure 37 : Valeurs des isotopes du soufre  $\delta^{34}\text{S}$  (‰, V-CDT) du collagène osseux de *S. neocaledoniae* et de sa faune associée.

*Sylviornis neocaledoniae*, a des valeurs moyennes en  $\delta^{15}\text{N}_{\text{coll}}$  de  $+8,48 \pm 0,02$  ‰ correspondant à la gamme des valeurs de carnivores. On s'attendrait donc à ce qu'il présente des valeurs en  $\delta^{13}\text{C}_{\text{coll}}$  proches de celles des autres carnivores (Tableau 6), or celles-ci sont comprises entre  $-21,41$  ‰ et  $-19,18$  ‰. Ceci suggère qu'il ne fait pas partie de la même chaîne alimentaire que la faune associée analysée ici. Ses valeurs isotopique en soufre sont très élevées ( $+20,38 \pm 0,51$  ‰), et sont similaires à celles du pétrel de Tahiti (*P. rostrata*) :  $+19,06 \pm 0,17$  ‰. *Sylviornis neocaledoniae* a donc probablement une ressource marine dans son alimentation. Cependant, le  $\delta^{13}\text{C}_{\text{coll}}$  ne montre pas une signature marine (compris entre  $-21,41$  ‰ et  $-19,18$  ‰) (Figure 35). Le soufre a un signal très fort, il suffit qu'une petite fraction du régime alimentaire soit marine pour que la signature marine soit présente dans la composition isotopique. Les mollusques marins et terrestres ont une signature isotopique de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{coll}}$  proche de  $-26$  ‰ (Meyer et Yeung, 2011). Une base de la chaîne trophique de *S. neocaledoniae* constituée de mollusques terrestres et marins pourrait expliquer ces valeurs isotopiques de carbone, d'azote et de soufre. La Nouvelle-

Calédonie présente une faune native diversifiée de mollusques terrestres et marins (Maurizot et Campbell, 2020). *S. neocaledoniae* pourrait donc présenter un régime alimentaire carnivore durophage mixte (terrestre et marin).

Cependant ce jeu de données n'est pas représentatif de la totalité de la paléofaune associée à *S. neocaledoniae*. En effet, l'absence de Geckonidae et des passériformes dans l'échantillonnage peut conférer un biais à l'analyse (les os étant de très petite taille, il faudrait plusieurs individus pour en former un composite dans la jeu de donner). De plus, l'échantillonnage ne présente pas suffisamment d'individus par espèce pour pouvoir tester les différentes valeurs et leur significativité. Des analyses isotopiques avec un échantillonnage plus diversifié sont à envisager pour asseoir les résultats exposés plus haut.

# PARTIE 4

## INDICES PALEOPROTEOMIQUES



## A . Introduction

Décrit à tort comme un ratite (Poplin, 1980), puis longtemps considéré comme un Megapodiidae (Poplin, Mourer-Chauviré et Evin, 1983; Poplin et Mourer-Chauviré, 1985; Worthy, 2000), *S. neocaledoniae* est considéré aujourd'hui comme le taxon frère de *Megavitiornis altirostris* (galliforme non-volant éteint des îles Fidji) et est aujourd'hui attribué à la famille des Sylviornithidae (Worthy *et al.*, 2016) (Figure 38). Les dernières analyses phylogénétiques (ostéo-morphologiques) incluant *S. neocaledoniae* ont définie robustement les relations de parenté de *S. neocaledoniae* et positionnent les Sylviornithidae en galliformes souche (Worthy *et al.*, 2017; Tambussi *et al.*, 2019). Les Galliformes sont des Neognathae, ils forment le clade des Galloanserae avec les Anseriformes et sont le groupe frère des Neoaves (Figure 38). Les Neognathae, formé des Galloanserae et des Neoaves, sont le groupe frère des Palaeognathae.

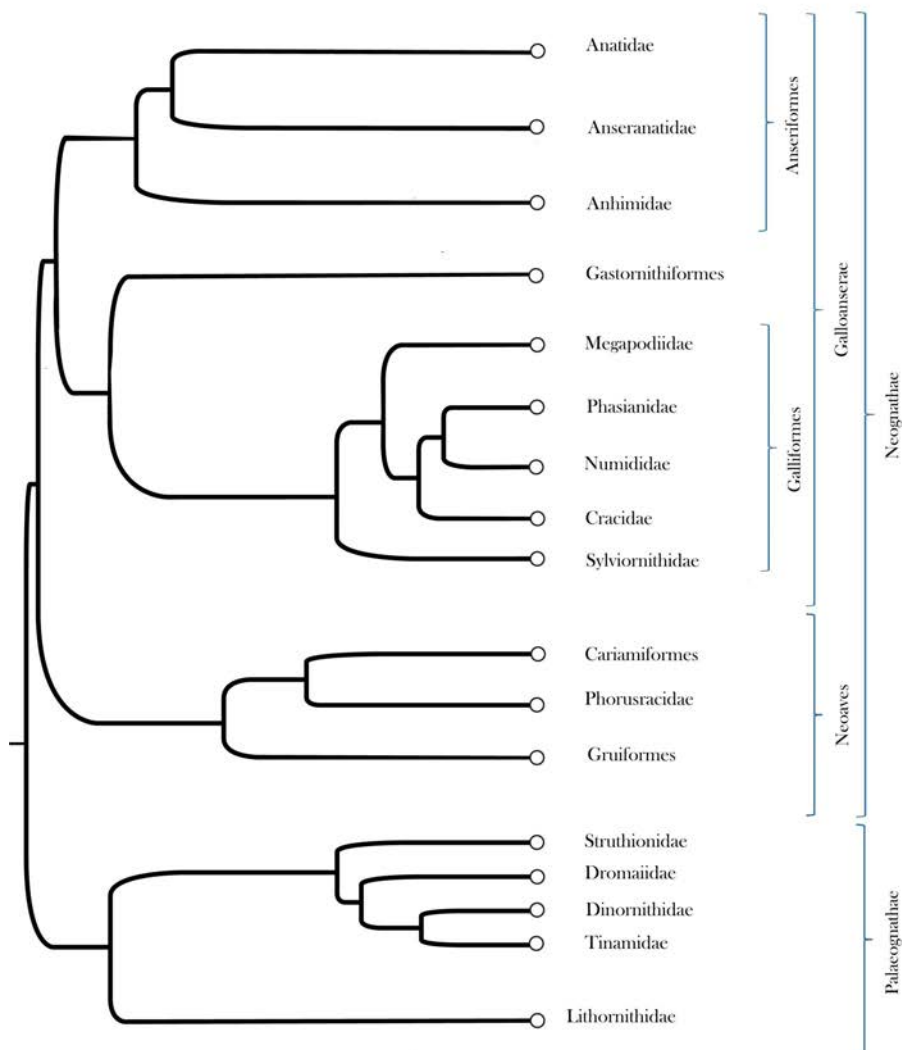


Figure 38 : Arbre phylogénétique simplifié plaçant la famille des Sylviornithidae. D'après l'analyse bayésienne de Worthy *et al.*, 2017.



L'utilisation d'analyses d'isotopes stables, et d'ADN ancien ont prouvé leur efficacité en apportant beaucoup à des débats écologiques, morphologiques et phylogénétiques. Toutefois, ces deux méthodes présentent des limites : l'ADN repose sur des biomolécules fortement sujettes à une dégradation rapide, cette dernière étant accrue dans les environnements tropicaux et dans le cas des isotopes stables, qui dépendent de la quantité différente de plantes C<sub>3</sub> ou C<sub>4</sub> présentes dans l'alimentation des animaux, de la disponibilité de ces plantes dans les environs d'un site archéologique. Dans ce contexte, une autre méthode reposant sur des biomolécules persistantes se révèle intéressante : l'étude des protéines anciennes ou paléoprotéomiques. Ces études peuvent apporter des informations essentielles sur la position phylogénétique de *S. neocaledoniae*, à savoir si c'est un taxon avec une divergence récente ou non.

## B . Caractérisation des protéines anciennes

### 1. Introduction

Le terme de « protéomique », ou dans le cas d'un matériau ancien, la paléoprotéomique, désigne la caractérisation de l'ensemble de protéines d'un tissu biologique donné. La spectrométrie de masse est devenue la méthode privilégiée pour les études paléoprotéomiques par rapport aux essais immunologiques, à l'électrophorèse bidimensionnelle (2-D et 2D-DIGE) et au profilage des acides aminés, principalement parce qu'il nécessite une petite quantité de matière de départ et permet l'attribution d'arrangements d'acides aminés qui composent les séquences de protéines (Welker, 2017). Ici, nous nous concentrerons sur les os car ils représentent la majorité des restes fauniques chez les oiseaux en paléontologie, et le matériel sur lequel cette thèse est basée.

Les os sont des tissus en renouvellement constant et des matériaux composites constitués d'une phase minérale et d'une phase organique. La phase minérale est composée de cristaux d'hydroxyapatite dont le calcium et le phosphate sont les principaux éléments qui forment le carbonate CO<sub>3</sub><sup>2+</sup> et le phosphate PO<sub>4</sub><sup>3-</sup> ions (Balasse *et al.*, 2015). La matrice organique est composée de protéines dont le collagène de type I représente jusqu'à 90 % et de protéines non polluantes, comme les glycoprotéines, l'ostéocalcine, l'ostéonécrite, la sialoprotéine, etc (Balasse *et al.*, 2015) (voir partie 3).

### 2. Collagène de type I : Structure et fonction

Parce qu'il est la protéine la plus abondante du corps vertébré et de la matrice osseuse (Kadler *et al.*, 2007; Shoulders et Raines, 2009), le collagène de type I est le plus souvent extrait de matériel archéologique ou paléontologique, et sera la seule molécule d'intérêt dans cette thèse.

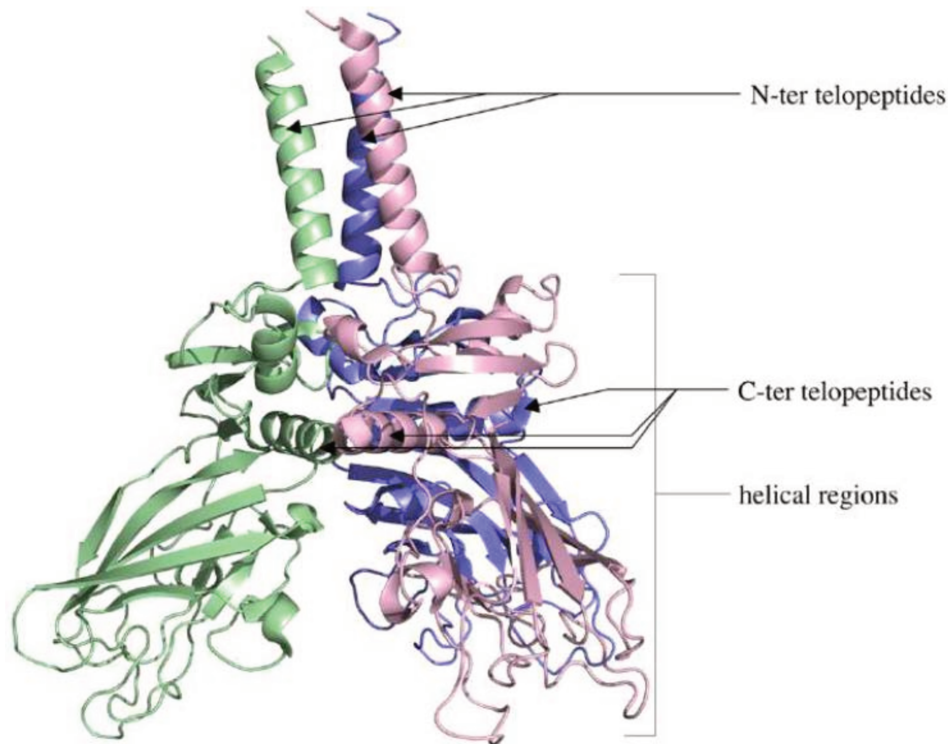


Figure 39 : Représentation 3D du collagène de type I avant pliage. Les deux chaînes alpha 1 sont représentées en rose et bleu, et la chaîne alpha 2 en vert. Les télopeptides N-terminal sont guidés par le peptide de signal en avant pour entrer dans le RER et plier la protéine en une triple hélice. Les télopeptides du terminal C sont plus enfouies à l'intérieur de la structure. Ici, le COL1 est d'*Homo sapiens* et la structure cristalline obtenue en utilisant la diffraction des rayons X avec une résolution de 2,20 Å (code PDB 5K31 Sharma *et al.*, 2017).

Le collagène de type I est une triple hélice gauche composée de deux chaînes : une chaîne alpha 1 (COL1A1) et une chaîne alpha 2 (COL1A2) assemblées plus tard en fibrilles (ou super hélices, droitières) (Rich et Crick, 1961). Codée par deux gènes différents, la biosynthèse protéique consiste en la traduction indépendante de deux chaînes pro- $\alpha_1$  et d'une chaîne pro- $\alpha_2$  (Yamada *et al.*, 1980; Olsen, 1981; McKeon *et al.*, 1982). Tant que la traduction des pro-chaînes se poursuit, les hydroxylases de proline et de lysine modifient immédiatement les résidus de proline (P) et de lysine (K) en hydroxyproline (HyP) et hydroxylysine (HyK). Ce n'est qu'après l'hydroxylation et la glycosylation subséquentes de certains résidus de P que les pro-chaînes quittent les complexes du ribosome (Prockop *et al.*, 1979; Olsen, 1981). Les chaînes pro- $\alpha$  portent des télopeptides caractéristiques en positions N et C (N-ter et C-ter, Figure 39). Le pliage des

trois chaînes  $\alpha$  dans une structure à triple hélice est conduit par des peptides de signal et se produit de manière « zippée » vers le N-ter dans le réticule endoplasmique rugueux (RER) où les télopeptides s'assembleront en extrémités globulaires (Olsen, 1981). La molécule est ensuite sécrétée à l'extérieur de la cellule et les télopeptides sont clivés par des peptidases pro-collagène au niveau de la membrane cellulaire, permettant la sécrétion de la triple hélice seulement. La protéine de collagène mature subit un cycle de glutamine (Q) à son N-ter (Pyro-Q<sub>162</sub>), aussi longtemps que se forme une allysine ( $\alpha$ -amino-adipic- $\delta$ -semialdehyde) de K<sub>1207</sub>, deux caractéristiques de la formation de réticulation dans la matrice extracellulaire (Pinnell et Martin, 1968; Rauterberg *et al.*, 1972). À maturité, COL1A1 et COL1A2 sont composées respectivement de 1056 et 1038 acides aminés (Figure 40).

```

>sp|P02453|CO1A1_BOVIN Collagen alpha-1(I) chain OS=Bos taurus
1   MFSFVDLRL LLLAATALT HGQEEGQEEG QEEDIPPVTC VQNGLRyhDR DVWKPVPcQI
61  CVCDNGNVLC DDVICDELKD CPNAKVPTDE CCPVCPEGQE SPTDQETTGV EGPKGDTGPR
121 GPRGFAGPPG RDGIPGQPL PGPPGPPGPP GPPGLGGNFA PQLSYGYDEK STGISVPPGM
181 GPSGPRGLPG PPGAPGPQGF QGPPGEPGEP GASGPMGPRG PPGPPGKNGD DGEAGKPPRP
241 GERGPPGPQG ARGLPGTAGL PGMKGHRGFS GLDGAKGDAG PAGPKGEPGS PGENGAPGQM
301 GPRGLPGERG RPGAPGPAGA RCNDGATGAA GPPGPTGPAG PPGFFGAVGA KEGGGPQGPR
361 GSEGPQGVRG EPGPPGPAGA AGPAGNPGAD GQPGAKGANG APGIAGAPGF PGARGPSGPQ
421 GPSGPPGPKG NSGEPGAPGS KGDTGAKGEP GPTGIQGPPG PAGEEGKRGa RGEPPGAGLP
481 GPPGERGGPG SRGFPGADGV AGPKGPAGER GAPGPAGPKG SPGEAGRPGE AGLPGAKGLT
541 GSPGSPGPDG KTGPPGPAGQ DGRPGPPGPP GARGQAGVMG FPGPKGAAGE PKKAGERGVP
601 GPPGAVGPAG KDGEAGAQP PGPAGPAGER GEQGPAGSPG FQGLPGPAGP PGEAGKPGEQ
661 GVPGDLGAPG PSGARGERGF PGERGVQGPP GPAGPRGANG APGNDGAKGD AGAPGAPGSQ
721 GAPGLQGMPG ERGAAGLPG KGDGRDAGPK GADGAPGKDG VRGLTGPIGP PGFAGAPGDK
781 GEAGPSGPAG PTGARGAPGD RGEPPGPPGA GFAGPPGADG QPGAKGEPGD AGAKGDAGPP
841 GPAGPAGPPG PIGNVGAPGF KGARGSAGPP GATGFPGAAG RVGPPGPSGN AGPPGPPGPA
901 KKEGSKGPRG ETGPAGRPE VGPPGPPGPA GEKAPGADG PAGAPGTPGP QGIAGQRGVV
961 GLPQQRGERG FPGLPGPSGE PGKQGPSGAS GERGPPGPMG PPLAGPPGE SGREGAPGAE
1021 GSPGRDGSFG AKGDRGETGF AGPPGAPGAP GAPGPVGPAG KSGDRGETGF AGPAGPIGPV
1081 GARGPAGPQG PRGDKGETGE QGDRGIKGRH GFSGLQGPPG PPGSPGEQGP SGASGPAGPR
1141 GPPGSAGSPG KDGLNGLPGF IGPPGPRGRT GDAGPAGPPG PPGPPGPPGP PSGGYDLsFL
1201 PQQPQEKaHD GGRYYRaDDA NVVRDRDLEV DTTLKSLSQQ IENIRSPeGS RKNPARTCRD
1261 LKMCHSDWKS GEYWIDPNOG CNLDAIKVFC NMETGETCVY PTQPSVAQKN WYISKNPKEK
1321 RHVWYGESMT GGFQFEYGGQ GSDPADVAIQ LTFLLRMSTE ASQNITYHCK NSVAYMDQQT
1381 GNLKKALLQ GSNEIEIRAE GNSRFTYSVT YDGCTSHTGA WGKTVIEYKT TKTSRLPIID
1441 VAPLDVGAPD QEFGFDVGPA CFL 1463

```

Figure 40 : Séquence d'acides aminés traduite de COL1A1 de Bos taurus, montrant les différents composants peptidiques. Le peptide du signal (positions 1-22) est surligné en bleu, les télépeptides N-ter et C-ter sont surlignés en vert et correspondent aux positions 23-161 et 1218-1463, respectivement, et la protéine mature est figurée en jaune (positions 162-1217).

Le collagène mature de type I présente une séquence répétée de trois acides aminés, souvent présentés sous forme de G-X-Y, où G est une glycine tous les trois acides aminés, X est souvent un P ou 4-hydroxyproline et Y tout autre acide aminé (Jenkins et Raines, 2002; Kadler *et al.*, 2007; Shoulders et Raines, 2009). Dans l'hélice, les résidus G sont enfouis à l'intérieur en raison de leur petite taille, formant ainsi un axe central, tandis que P sont exposés à l'extérieur de la molécule (Rich et Crick, 1961; Berisio *et al.*, 2002). Le motif répétitif permet de former des tours cylindriques, reliés par des liaisons hydrogène avec un oxygène des deux autres chaînes (Rich et Crick, 1961). La transition entre les chaînes simples à l'hélice triple permet une plus

grande rigidité, moins d'accessibilité à l'axe central qui assure moins de protéolyse et une capacité des acides aminés à être dans les positions X et Y sans déstabilisation de la structure (Fidler *et al.*, 2018). En raison de cette structure particulière, et en particulier de la disponibilité restante de certains acides aminés sur la partie extérieure de l'hélice, de nombreuses modifications post-translationnelles (PTM) ont été signalées, y compris les hydroxylation des résidus de P assurant la stabilité thermique de la structure finale (Fidler *et al.*, 2018). Après une sécrétion à l'extérieur de la cellule, les trois hélices s'assemblent dans un complexe supramoléculaire, appelé fibrilles, qui définit l'architecture des tissus osseux (Ricard-Blum et Ruggiero, 2005; Shoulders et Raines, 2009; Ricard-Blum, 2011) (Figure 41). L'association ultérieure du collagène de type I avec les cristaux d'hydroxyapatite est conditionnée par les espaces entre les tours de chaque hélice où le phosphate de calcium minéralise et permet les liaisons intrinsèques entre le minéral et les composants organiques de la matrice osseuse (Nudelman *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018).

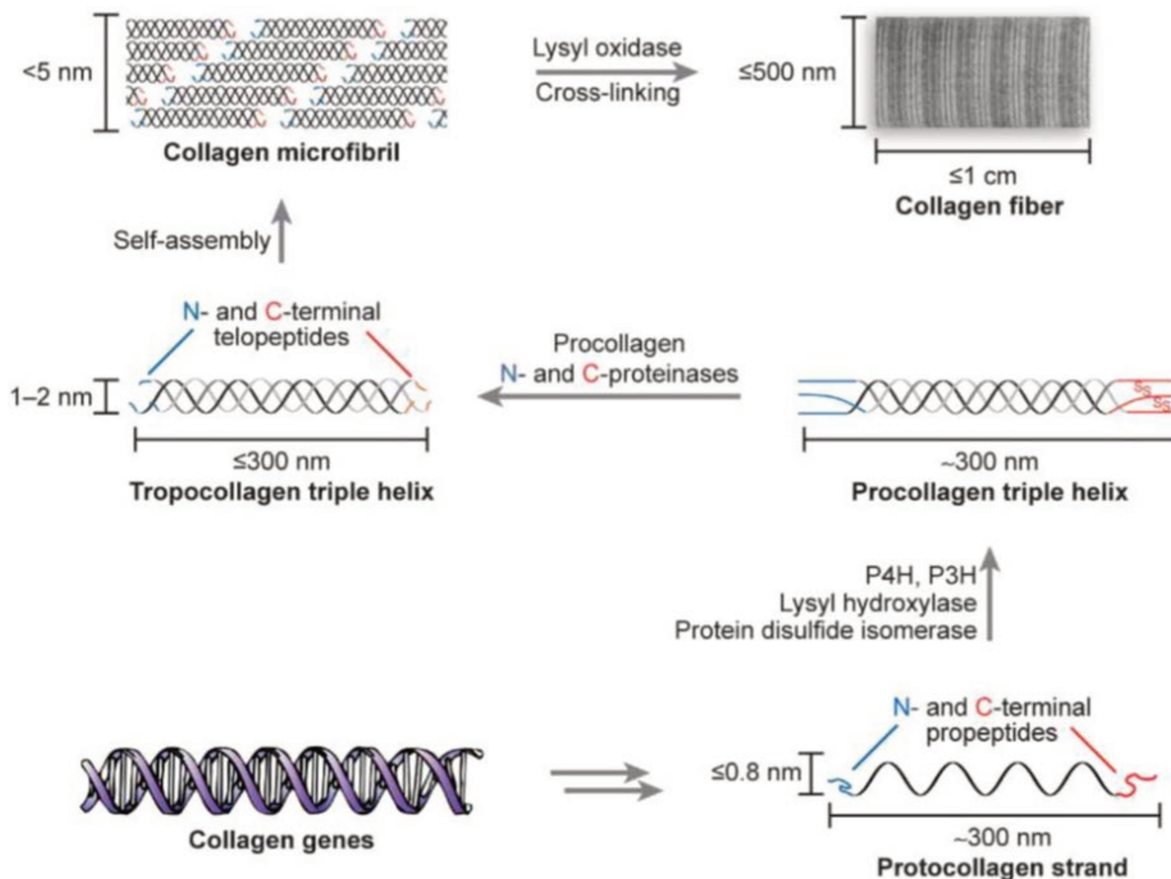


Figure 41 : Représentation schématique de la biosynthèse du collagène. Les différentes étapes du protocollagène aux fibres sont décrites. Figure tirée de Shoulders et Raines, 2009.

## C . Matériel étudié

Les analyses se sont déroulées en deux étapes :

Dans un premier temps, un échantillonnage test a été effectué, avec six échantillons de *S. neocaledoniae*. Afin de maximiser les chances de succès, les os de *S. neocaledoniae* proviennent de différentes localités et présentaient des états de conservations différents (Gilles, Pindai (Grande Terre) et Kanumera (Île des Pins)) : Deux spécimens pour chacun des trois sites paléontologiques ont été prélevés (Kanumera, Gilles et Pindai). Pour constituer un référentiel et compléter les données relativement parcellaires des bases de données internationales en protéomiques chez les oiseaux, des espèces actuelles de Galliformes ont été prélevées (*Meleagris gallopavo* (Phasianidae, anciennement Meleagrididae), *Lagopus mutus* (Phasianidae, anciennement Tetraonidae), *Tetrao tetrix* (Phasianidae anciennement Tetraonidae), *Numida meleagris* (Numididae), *Penelope pileata* (Cracidae)).

Dans un deuxième temps, grâce aux résultats préliminaires de la première analyse, l'échantillonnage a pu être complété et affiné. Au total, il est composé de 40 spécimens d'oiseaux (fossiles et actuels) (Annexe 3). L'échantillonnage de *S. neocaledoniae* a été complété par l'ajout de nouveaux spécimens, (1) deux spécimens des sites de Kanumera, (2) quatre des sites de Gilles, dont deux provenant de la grotte principale et les deux autres de la grotte Compin et (3) deux des grottes de Pindai. Au moins une espèce par famille de Galliformes a été prélevée. Les analyses préliminaires ont permis de faire ressortir que l'espèce *Tinamus guttatus* (Tinamiformes, Paleognathae) et *Tauraco erythrolophus* (Musophagiformes, Neognathae) apparaissait souvent dans la liste des espèces ayant une séquence collagénique en partie proche. Les Musophagiformes sont parfois considérés phylogénétiquement proche des Opisthocomiformes (Kimball *et al.*, 2019; Kuhl *et al.*, 2021) dont la seule espèce est *Opisthocomus hoazin* (espèce anciennement considérée comme appartenant à l'ordre des Galliformes, sur la base de critères purement morphologiques). Au vu de ces résultats et du biais évident lié aux bases de données parcellaires, le nouvel échantillonnage est composé : (1) d'une espèce par ordre de Palaeognathae, (2) d'une espèce de Musophagiformes, (3) d'*O. hoazin*, (4) d'au moins une espèce par famille d'Ansériformes (groupe frère des Galliformes) et (5) d'au moins deux espèces par famille de Galliformes (Annexe 3).

Ces spécimens actuels ont été prélevés sur des os provenant des collections du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris), des collections de géologie du Laboratoire de Géologie de Lyon (Lyon), et des collections du Musée des Confluences (Lyon) (Annexe 3).



## D . Techniques d'analyses

### 1. Préservation des échantillons

Les restes fossiles ont dans un premier temps fait l'objet d'un pré-screening par spectroscopie infra-rouge à transformée de Fourier (FT-IR) dans le but d'estimer la préservation de leur phase organique selon une méthode décrite par Lebon (2016) (Figure 42). Les restes fossiles présentent une préservation de la matière organique comprise entre 2,8 et 3,9 %, pour les différents sites (Kanumera, Gilles, Pindai). Aux vues de leur préservation, ces restes ont été sélectionnés pour les analyses paléoprotéomiques adapté à des restes ayant une gamme de préservation s'étalant entre 1,91 et 5,72 % de collagène préservé (Lebon *et al.*, 2016; Le Meillour *et al.*, 2018, 2020). Le pré-screening a nécessité un premier prélèvement de moins d'un mg de poudre d'os, tandis que les restes sélectionnés pour analyses ultérieures ont été prélevés à nouveau (entre 95 et 334 mg).

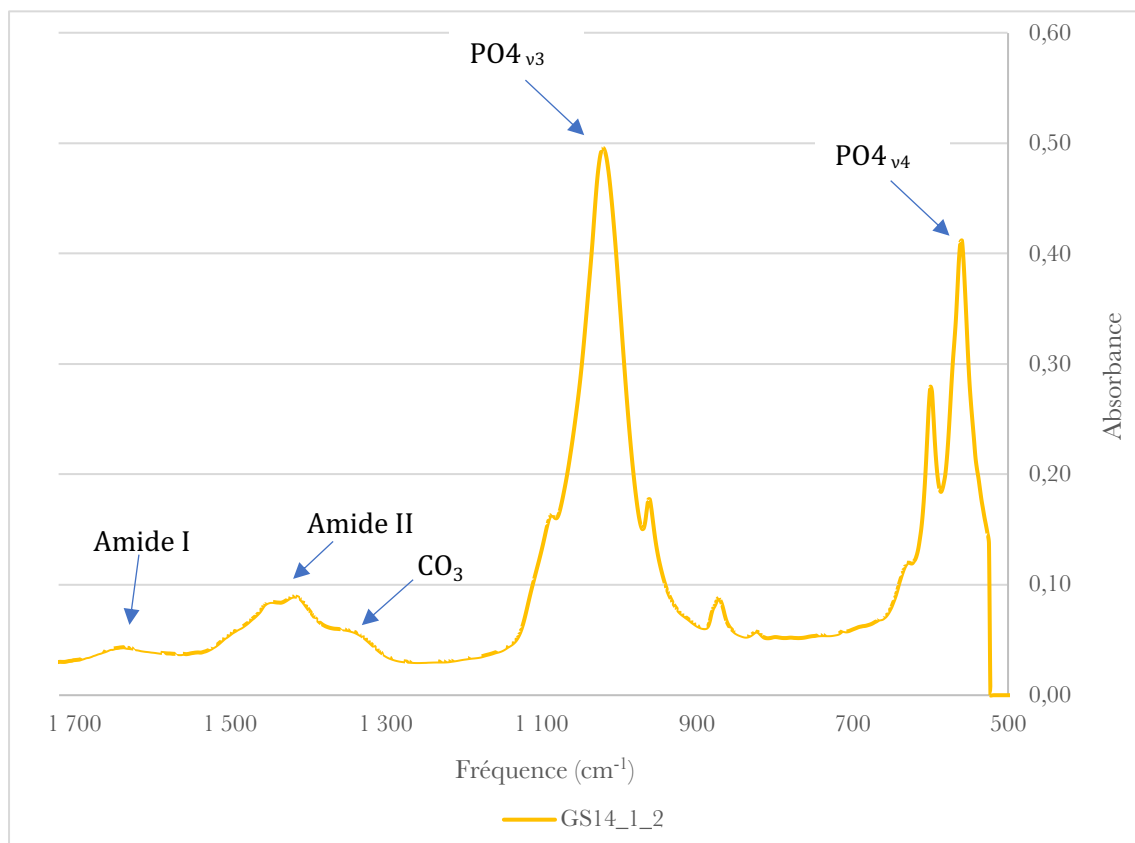


Figure 42 : Spectre FT-IR d'un échantillon de *S. neocaledoniae* provenant de Gilles. Les bandes utilisées pour l'estimation de la préservation de la phase organique sont la bande amide I et une des bandes phosphate  $v_3$  ( $PO_4$ ). L'aire sous la courbe servant au calcul est figurée en rouge. Les bandes  $v_4$  ( $PO_4$ ), amide II et  $CO_3$  correspondent respectivement à une autre bande des phosphates, à la matière organique de l'os et aux carbonates de la phase minérale (Dauphin, 1993).

## 2. Protocole « doux »

Après réduction des os en morceaux d'une dimension d'un demi-centimètre, la première phase du protocole est la déminéralisation (Figure 43). Il s'agit, à l'aide de solvants chimiques, d'éliminer la phase minérale de l'os pour ne conserver que la phase organique contenant les protéines. Le pourcentage de préservation du collagène demande l'utilisation d'un protocole dit « doux » avec un tampon Tris-EDTA concentré à 0,5 M qui « capture » les ions métalliques comme les ions calcium  $Ca^{2+}$ , présents dans la matrice minérale de l'os ou de la dent. Les protocoles utilisant le tampon Tris-EDTA sont qualifiés de protocoles « doux » puisque leurs propriétés chimiques n'attaquent pas la matrice minérale de façon trop rapide ou trop violente. (Lesur et Le Meillour, 2019; Le Meillour, Louise, 2021). Les morceaux d'os (fossiles et actuels) sont immergés dans un tampon dit « doux » (Tris-EDTA, 0,05 et 0,5 M, pH 7,4). Une fois déminéralisée, la partie organique des restes archéologiques a été solubilisée dans un tampon de bicarbonate d'ammonium (50 mM) et les protéines ainsi en solution ont été hydrolysées à l'aide d'une enzyme spécifique (trypsine) permettant de réduire la taille des fragments à analyser, alors appelés peptides. Le détail du protocole de l'extraction du collagène de l'os est présenté en Annexe 5.

Les extraits protéiques de chaque échantillon ont enfin été analysés par chromatographie liquide ultra-haute performance couplée à la spectrométrie de masse en tandem (UHPLC-MS/MS). Les détails de la caractérisation des protéines par spectrométrie de masse est présenté en annexes (Annexe4).

Sur les 40 restes analysés, seuls cinq n'ont donné aucun peptide. Tous les échantillons positifs ont permis de caractériser des peptides associés aux chaînes alpha 1 et alpha 2 du collagène de type I (COL1A1 et COL1A2).



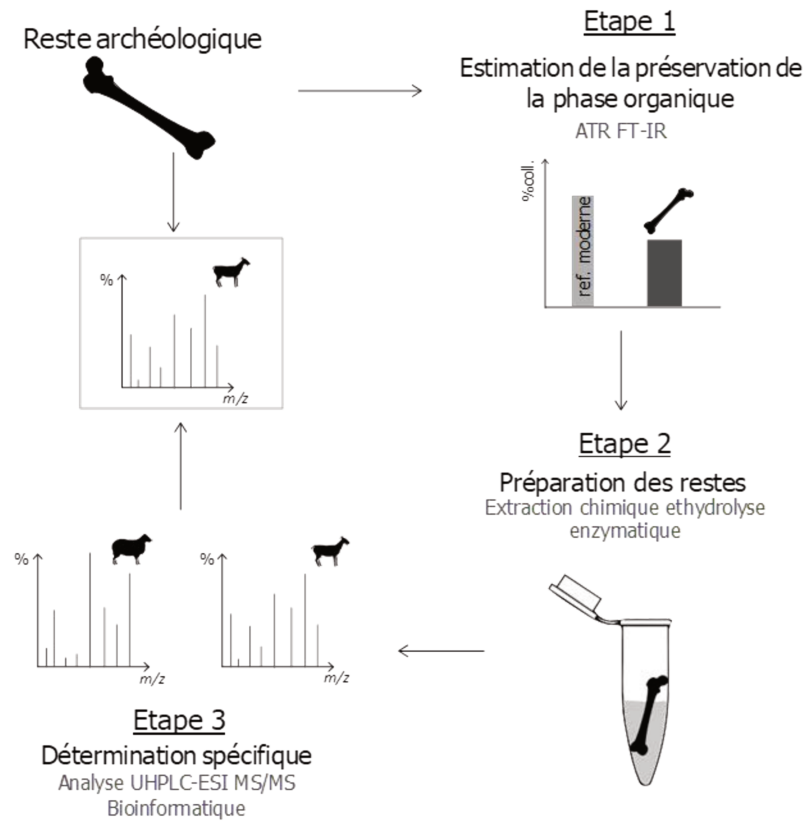


Figure 43 : Principe général des analyses réalisées. La première étape consiste en un pré-screening des échantillons à l'aide d'un spectromètre infra-rouge à transformée de Fourier (ATR FT-IR). En fonction de la préservation de leur phase organique, ils sont préparés pour les analyses protéomiques (étape 2). Une fois les protéines extraites, les échantillons sont analysés par chromatographie liquide ultra-haute performance couplée à la spectrométrie de masse en tandem (UHPLC-ESI MS/MS, étape 3). Les spectres ainsi obtenus sont comparés aux bases de données protéiques disponibles et les variations de séquences d'acides aminés permettent la distinction spécifique des restes archéologiques d'après Lesur & Le Meillour, 2019.

### 3. Méthode d'analyse des données

Les données brutes obtenues ont été traitées à l'aide de deux logiciels différents adaptés à ce type d'étude (Figure 43) : le premier permettant de comparer les données générées aux bases de données internationales disponibles (MatrixScience.com) ; le second permettant d'employer un algorithme spécifique qui, en l'absence de référence, proposera de reconstruire des séquences d'espèces absentes des bases de données (PEAKS DB Studio, version 7,5, BioInformatics Solutions, Waterloo, Canada).

Dans un premier temps, les données ont été traitées à l'aide du logiciel constructeur DataAnalysis 4.4 (Bruker Daltonics). Les fichiers d'analyse ont été importés et les différents composés recherchés par le logiciel. Une partie des échantillons a fait l'objet d'une analyse fine de ses composés : les spectres MS et MS/MS de pics d'intérêt ont été analysés

manuellement. Le logiciel Mascot (<http://www.matrixscience.com>) a été utilisé pour interroger les bases de données protéiques (NCBI et SwissProt). Nous avons utilisé l'outil « MS/MS ion search » qui utilise les données de LC-MS/MS automatiques. Nous avons restreint les recherches de la façon suivante :

- Seules les protéines d'oiseaux ont été incluses dans la recherche.
- Sélection de l'enzyme utilisée pour la digestion (trypsine) et autorisation jusqu'à deux coupures manquées (« missed clivages »).
- Pour les échantillons réduits et alkylés, définition d'une modification fixe induite par le traitement de l'échantillon, la carbamidométhylation des cystéines (C) ;
- Définition de trois modifications variables possibles : la déamidation des asparagines (N) et des glutamines (Q), l'oxydation des méthionines (M potentiellement due à la diagenèse et/ou au traitement de l'échantillon ; et une modification posttraductionnelle, la phosphorylation des sérines (S) et des thréonines (T).
- Les peptides ont été sélectionnés avec une tolérance de 10 ppm et les fragments MS/MS avec une tolérance de 0,05 Da. Le leurre statistique a été appliqué pour minimiser les correspondances faussement positives.
- Inclusion des ions 1+, 2+ et 3+ et sélection du modèle du spectromètre de masse (ESI-QUAD-TOF).
- Autorisation de 2 clivages manqués et considération la carbamidométhylation de Cys comme une modification fixe et la désamidation de Asp et Glu avec l'oxydation de Met. sous forme de modifications variables.

Les données LC-MS/MS ont également été analysées à l'aide du logiciel PEAKS DB Studio version 7.5 (BioInformatics Solutions) (Ma *et al.*, 2003), qui effectue un séquençage de novo assisté par recherche dans la base de données. Les recherches PEAKS (y compris les algorithmes de novo , PEAKS PTM et SPIDER) ont été effectuées dans la base de données restreinte de protéines d'Aves NCBI, en utilisant les mêmes paramètres de recherche que dans Mascot. Les scores de novo ont été fixés à 1 % FDR.

Les données LC-MS/MS ont été traitées avec le logiciel MetaboScape 3.0 (Bruker Daltonics) pour effectuer la détection et la quantification des caractéristiques à partir des spectres MS, ainsi que la correspondance des caractéristiques entre les échantillons. Une caractéristique est définie comme les signaux m/z désisotopés appartenant à la même molécule. Ce traitement a permis de générer une matrice multivariée de 35 lignes et 16 858 caractéristiques.

La matrice de données générée et traitée a été soumise à une analyse statistique multivariée : analyse en composantes principales (ACP), analyse discriminante des moindres carrés partiels (PLS-DA) (Barker et Rayens, 2003) et PLS-DA sparse (s-PLS-DA) (Lê Cao, Boitard et Besse, 2011) en utilisant le package mixOmics (Lê Cao *et al.*, 2009) dans la version 3.6.1 de l'environnement R disponible gratuitement ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)). La s-PLS-DA a été réalisée pour 15 composantes avec 100 variables conservées par composant.

Le réseau moléculaire a été construit avec la plateforme open source Global Natural Products Social Molecular Networking (GNPS) (Wang *et al.*, 2016) en utilisant un seul fichier xml exporté de MetaboScape en entrée, permettant de prendre en compte les temps de rétention. La configuration suivante a été utilisée : tolérance de masse des ions parents de 0,02 Da, tolérance de masse des ions fragments de 0,05 Da, taille minimale du cluster 1, pics correspondants minimum 4, score de similarité cosinus minimum 0,5, cluster MS désactivé. Le réseau résultant a été visualisé à l'aide du logiciel open source Cytoscape version 3.7.1 (Shannon *et al.*, 2003).

## E . Résultats

### 1. Recherche ciblée de peptides taxonomiques

Tout d'abord, nous avons exclu les échantillons qui n'ont donné aucun peptide, soit les échantillons de *S. neocaledoniae* provenant de Kanumera (X6, X7, X39 et X40). Nous avons ensuite examiné les meilleurs résultats protéiques obtenus pour chaque échantillon restant par le biais d'une recherche dans la base de données (Annexe 5). Aucun peptide diagnostique n'a pu être identifié à partir d'une recherche dans la base de données.

### 2. Recherche de peptides taxonomiques non ciblés

Afin d'identifier des signaux impliqués dans la ségrégation de groupe, nous avons effectué une recherche non ciblée et analysé la signature protéomique globale pour chaque échantillon (35 échantillons). Les données LC-MS ont été converties en une matrice multivariée contenant les intensités des caractéristiques détectées (16 858 variables), et une analyse multivariée a été effectuée pour évaluer la structure de l'ensemble des données et mettre en évidence les caractéristiques discriminant les différentes espèces de notre échantillonnage.

Les deux premières composantes de l'ACP expliquaient respectivement 19 et 16 % de la variance (Figure 44A) tandis que dans l'ACP sur les données normalisées elles expliquent respectivement 13 et 11 % de la variation (Figure 44B). Le tracé des scores a montré principalement une ségrégation des échantillons de *S. neocaledoniae* et des espèces actuelles, visibles sur la première et la deuxième composante. La plupart des échantillons actuels partageaient des profils protéomiques très proches, à l'exception de l'échantillon de l'autruche (*Struthio camelus*) et trois des cinq espèces d'Anatidae (visible sur la deuxième composante). La PLS-DA a amélioré la discrimination entre les espèces actuelles (Figure 44C). Alors que la première composante (13 % de la variance expliquée) séparait principalement les échantillons de *S. neocaledoniae* et le reste de l'échantillonnage actuel, la deuxième composante (11 % de la variance expliquée) séparait l'autruche (*S. camelus*) du reste des échantillons. La troisième composante (6 % de la variance expliquée) tend à une séparation entre l'espèce de la famille d'Odontophoridae (*Callipepla californica*, Galliformes), le casoar (*Casuarus casuaris*, Casuariidae), le nandou (*Rhea americana*, Rheidae), le touraco (*Tauraco schalowi*, Musophagidae), l'une des deux pintades (*Numida meleagris*, Numididae) et le reste de l'échantillonnage (Figure 44D). Le nandou et le touraco apparaissent très proche sur la troisième composante. Enfin, la s-PLS-DA a été utilisé pour identifier les caractéristiques les plus discriminantes entre les espèces (Figure 44E, F). La sélection des 100 variables les plus discriminantes par composante a séparé les échantillons de *S. neocaledoniae* de tous les autres échantillons le long de la première composante, un des échantillons de *S. neocaledoniae* est séparé du reste de l'échantillonnage (les autres *S. neocaledoniae* et les espèces actuelles) le long de la composante 15 (Figure 44F). Cet échantillon est également regroupé avec un mégapode (*Alectura lathamii*) le long de la première composante (Figure 44E). Les espèces séparées le long des autres composantes sont détaillées dans le tableau ci-dessous et l'Annexe 6.

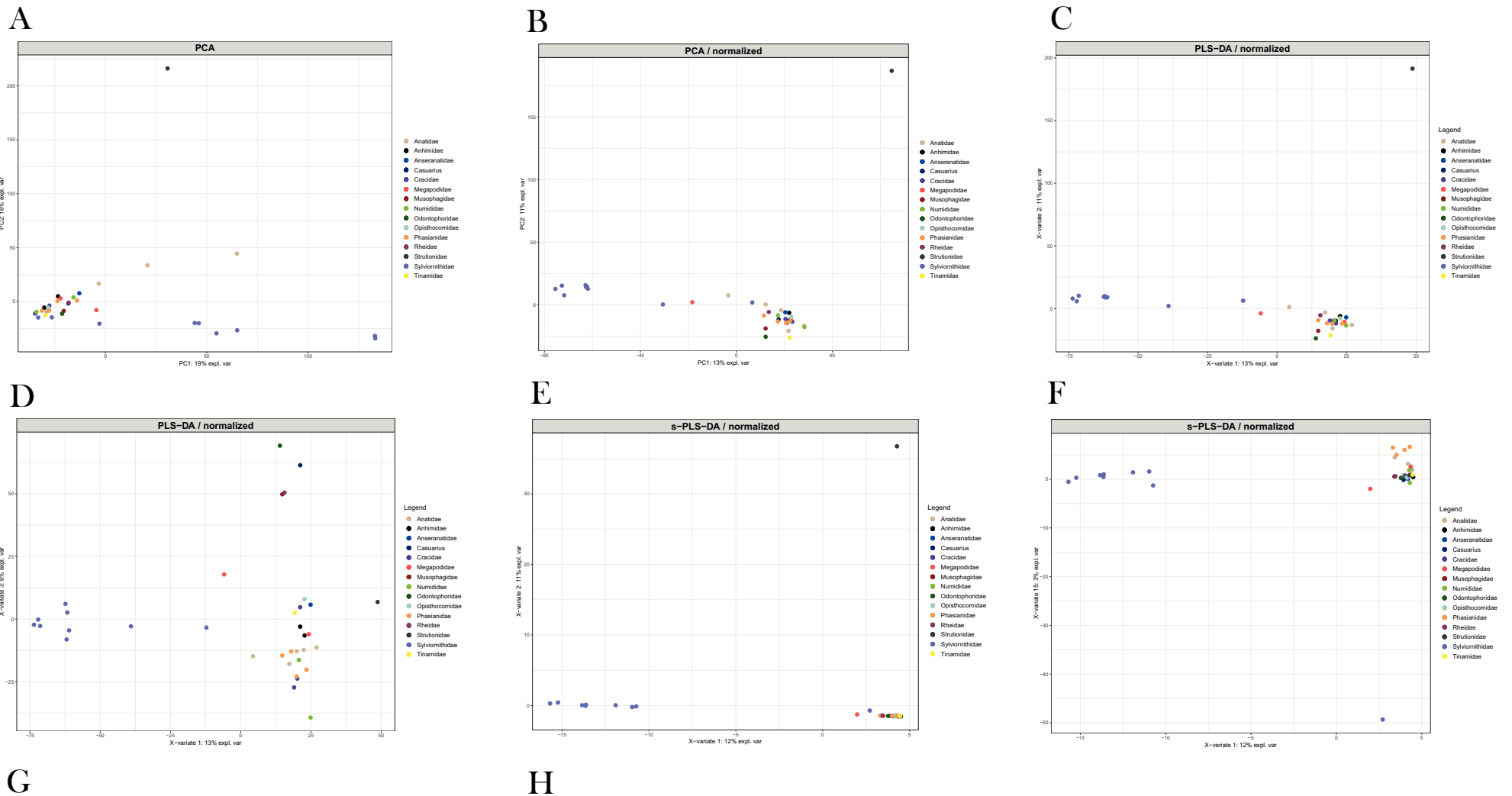


Figure 44 : Profilage protéomique ascendant des extraits de protéines de l'échantillonnage. Graphique de score du : PCA (A), PCA normalisé (B) PLS-DA (C, D) et s-PLS-DA (E, F) réalisé à partir des données LC-MS.

Tableau 7 : Liste des espèces séparées par composante pour la s-PLS-DA.

Composante	Famille	Espèce	Remarque
2	Struthionidae	<i>Struthio camelus</i>	
3	Odonthophoridae	<i>Callipepla californica</i>	
4	Casuariidae	<i>Casuarius casuarius</i>	
	Rheidae	<i>Rhea americana</i>	
5	Tinamidae	<i>Crypturellus cinereus</i>	
6	-	-	Pas d'extrême
7	Opisthocomidae	<i>Opisthocomus hoazin</i>	
8	Megapodiidae	<i>Megapodius cumingi</i> ,	
		<i>Alectura lathami</i>	
9	Cracidae	<i>Crax alector</i> ,	2 spécimens de <i>C. alector</i> . Les Cracidae sont regroupés ensemble et situé dans la partie haute de l'espace.
	Numididae	<i>Penelope pileata</i>	
	Phasianidae	<i>Numida meleagris</i> <i>Meleagris gallopavo</i> , <i>Tetrao tetrix</i> , <i>Phasianus versicolor</i> , <i>Lagopus muta</i>	
10	Musophagidae	<i>Tauraco schalowi</i>	
11	Anseranatidae	<i>Anseranas semipalmata</i>	
12	Anhimidae	<i>Chauna sp.</i> , <i>Chauna chavaria</i>	Les Anhimidae sont situés dans la partie basse de l'espace. Les Anatidae sont situés dans la partie haute de l'espace.
	Anatidae	<i>Dendrocygna javanica</i> , <i>Cereopsis novaehollandiae</i> , <i>Cygnus olor</i> , <i>Aythya ferina</i> , <i>Tadorna tadorna</i>	
13	Numididae	<i>Numida meleagris</i>	Les Numididae sont situés dans la partie haute de l'espace. Les Phasianidae sont situés dans la partie basse de l'espace.
	Phasianidae	<i>Meleagris gallopavo</i> , <i>Tetrao tetrix</i> , <i>Phasianus versicolor</i> , <i>Lagopus muta</i>	
14	Casuariidae	<i>Casuarius casuarius</i>	Le casoar est situé dans la partie basse de l'espace. Le nandou est situé dans la partie haute de l'espace.
	Rheidae	<i>Rhea americana</i>	

Cette analyse a permis de générer des caractéristiques d'intérêt taxonomique. Les ions d'intérêt ont été annotés par séquençage de novo assisté par base de données (le séquençage de novo génère une séquence génomique initiale d'un organisme particulier sans génome de référence). Cette approche a été utile pour identifier les caractéristiques sélectivement détectées dans les échantillons de *S. neocaledoniae*. La combinaison de l'analyse non ciblée et de l'identification par séquençage de novo assisté par base de données a permis de proposer cinq nouveaux peptides susceptibles d'être spécifiques à *S. neocaledoniae* (Annexes).

## F . Discussion

### 1. Préservation des échantillons

Les résultats obtenus ici justifient l'emploi de la paléoprotéomique dans des environnements tropicaux pour l'étude de restes fragmentaires. Comparés aux ossements actuels, dont la teneur en collagène est de 22 % (Lebon *et al.*, 2016; Lesur et Le Meillour, 2019), les échantillons fossiles présentent des taux de préservation très faible, dans une gamme comprise entre 2,8 et 3,9 %. Bien que les restes fossiles proviennent des sites plus récents que 6 000 BP, les conditions d'enfouissements différentes (grottes pour Gilles et Pindai et puit dans le platier corallien pour Kanumera) ont sans aucun doute influé sur la conservation de la phase organique des restes. De façon générale la moins bonne préservation des restes de Kanumera serait imputable aux lessivages des os par la marée. Cette grande différence taphonomique pourrait expliquer l'absence de peptides pour les échantillons de Kanumera. A l'inverse, le caractère « protégé » de Gilles et Pindai aurait permis une meilleure conservation de la phase organique des restes fossiles.

### 2. Combinaison des approches ciblées et non ciblées en paléoprotéomique

L'identification spécifique de marqueurs au niveau de la famille s'est avérée difficile. Les approches de recherche de base de données, qui sont généralement utilisées en paléoprotéomique (Solazzo, 2019), n'ont pas permis de différencier les différentes familles ou ordre échantillonnés. Cela illustre la difficulté de l'identification basée sur la protéomique au niveau de la famille lorsque les informations dans les bases de données sont manquantes ou partielles. Les informations de séquences protéiques pour les oiseaux sont en général relativement pauvres. C'est pourquoi il a été choisi d'échantillonner un certain nombre d'espèces actuelles afin de combler ce manque. Dans ce contexte, l'utilisation d'approches

non ciblées est pertinente car elle a permis de mettre en évidence des signaux probablement discriminants, dont certains ont pu être identifiés ultérieurement par séquençage *de novo*.

L'analyse multivariée non ciblée des données protéomiques est connue pour être une méthode puissante pour rechercher des biomarqueurs (Sinitcyn, Rudolph et Cox, 2018). Nous confirmons ici le potentiel de telles approches pour des applications paléozoologiques sur des ossements en environnement tropical. Une limitation de cette approche est la difficulté d'identifier les signaux discriminants. De plus, pour la paléoprotéomique, les déplacements de masse résultant d'une dégradation telle que la désamidation génèrent plusieurs signaux pour un seul peptide, entraînant des signatures différentes entre les échantillons altérés et non altérés (Azémard *et al.*, 2021). Cette tendance est légèrement illustrée avec l'ACP qui sépare notamment les échantillons de *S. neocaledoniae*, soit les échantillons paléontologiques, des échantillons d'espèces actuelles.

### 3. Caractérisation au niveau de la famille

Nos résultats protéomiques ne montrent pas la présence de marqueurs spécifiques aux différentes familles actuelles échantillonnées. Bien que l'analyse multivariée ait permis d'identifier certains peptides discriminants entre les différentes familles au sein de notre échantillonnage (Annexe 3), lorsque l'on croise ces peptides avec les bases de données internationales, ces diverses séquences spécifiques sont partagées avec d'autres ordres ou familles d'oiseaux. Elles ne permettent donc pas de séparer les différentes familles.

Les peptides diagnostiques proposés par l'analyse multivariée détectés pour chaque échantillon n'ont été que rarement attribués à une espèce donnée. Cela pourrait être lié à une limite de détection dans l'analyse LC-MS/MS ou l'application du protocole « doux » sur les échantillons actuels. Effectivement, par soucis d'homogénéité lors de l'analyse des données, le choix d'un même protocole pour tous les échantillons a été réalisé. Cependant, il est possible que la déminéralisation n'ait pas été complète résultant d'une extraction seulement partielle de la matière organique. Etant donné la forte minéralisation des os, il semble tout à fait cohérent qu'il faille utiliser un acide fortement concentré pour éliminer la phase minérale. Ainsi, augmenter les chances d'identifier un plus grand nombre de peptides dans les échantillons actuels. De plus, un large échantillonnage d'individus pour les différentes espèces étudiées ici serait important pour rechercher des marqueurs diagnostiques plus robustes et permettre de séparer les différentes familles.



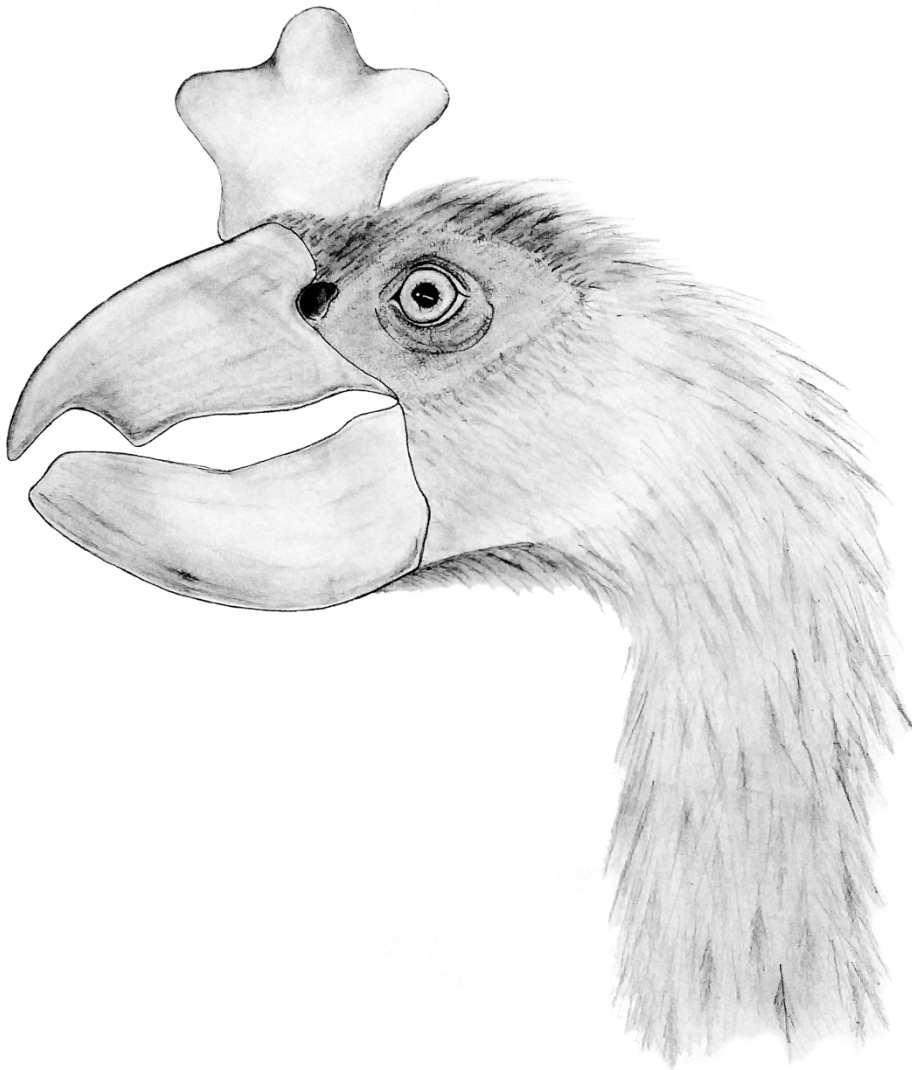
#### 4. Perspectives pour la phylogénie de *S. neocaledoniae*

Les résultats obtenus par l'analyse multivariée ont permis de proposer cinq nouveaux peptides spécifiques pour *S. neocaledoniae*, et montrent pour la première fois des marqueurs spécifique pour cette espèce. Ils mettent également en avant que le collagène puisse être suffisamment bien conservé pour avoir des peptides discriminants malgré un environnement tropical.

Les dernières analyses phylogénétiques morphologiques placent *S. neocaledoniae* à la base du groupe couronne (Worthy *et al.*, 2017). Nos analyses paléoprotéomiques ne contredisent ou ne confirment pas cette hypothèse, *S. neocaledoniae* n'a encore pu être rapproché d'aucune autre famille de notre échantillonnage. Il serait important de regrouper les différents individus de *S. neocaledoniae* afin de créer une séquence la plus complète possible. Cette séquence collagénique composite fournira une hypothèse plus solide afin de réaliser une analyse phylogénétique, permettant de mieux comprendre les relations de parenté de cet oiseau et son évolution. Cette première analyse protéomique n'a pas permis de rapprocher *S. neocaledoniae* d'une famille ou d'un ordre en particulier. Il serait intéressant de pouvoir échantillonner *M. altirostris*, taxon frère de *S. neocaledoniae* au sein des Sylviornithidae. Ainsi, il serait peut-être possible de mettre en évidence des marqueurs spécifiques collagéniques de cette famille.

# PARTIE 5

## CONCLUSION GENERALE



Dans le cadre de cette thèse j'ai apporté de nouvelles données permettant de mieux comprendre la biologie, la morphologie, l'écologie et l'environnement de *S. neocaledoniae*. J'ai notamment déterminé notamment son régime alimentaire et ses capacités sensorielles, grâce à des approches variées et complémentaires, telles l'anatomie des structures endocrâniennes, des analyses paléoprotéomiques et la géochimie isotopique. Cet oiseau géant de légende kanak mesurait environ 1m de haut et avoisinait les 30 kg (Worthy *et al.*, 2016). Son régime alimentaire était de type carnivore durophage ; son alimentation était probablement composée de mollusques à la fois terrestres et marins. La morphologie de cet oiseau non-volant est unique : il présente par exemple une étonnante articulation crâniorostrale lui permettant sûrement de casser les coquilles de ces mollusques sans trop de difficulté. Cette articulation unique permettait une grande amplitude d'ouverture de bec. Associée à ses doubles crêtes tomiales et sa paire de « dents tomiales », elle lui permettait, à l'instar des grands perroquets (comme les aras) avec des graines ou coques dures, de manipuler et ouvrir des mollusques de toute taille. Cet oiseau, possédait un sens de l'odorat et tactile du bec particulièrement développés associés à une capacité visuelle adaptée aux milieux de faible luminosité, relevée d'après son anatomie endocrânienne. Son odorat et son sens tactile jouaient certainement un rôle dans la perception de son environnement, dans la recherche de nourriture ou encore dans la recherche de partenaire. *Sylviornis neocaledoniae* avait donc un mode de vie crépusculaire et évoluait dans un milieu tropical océanique, fermé et humide.

Cette thèse a également permis de mettre en évidence, pour la première fois, des marqueurs collagéniques propres à *S. neocaledoniae*, grâce à une analyse paléoprotéomique adaptée aux restes fossiles préservés en milieu tropical. Cette découverte va permettre d'essayer de reconstruire les relations de parenté de *S. neocaledoniae* grâce aux données moléculaires. Ces données seront aussi comparées (taxonomic congruence) et associées (total évidence) à des données morphologiques. Cela permettra de préciser la position phylogénétique de cet oiseau énigmatique au sein des galliformes et de tester sa position actuelle comme taxon souche. Ces analyses permettront de mieux comprendre son histoire évolutive et paléobiogéographique.

Le *Sylviornis* a survécu, semble-t-il plus longtemps sur la Grande Terre (3070-2790 calBP) que sur l'Île des Pins (3470 ± 200 BP) (Poplin, Mourer-Chauviré et Evin, 1983; Poplin et Mourer-Chauviré, 1985; Anderson *et al.*, 2010). L'âge maximal du radiocarbone du collagène extrait des os du grand oiseau disparu *S. neocaledoniae* est de 5590-5410 BP (Anderson *et al.*, 2010). Les âges

minimums sont contemporains que la première occupation humaine en Nouvelle-Calédonie, 3000 BP (Sand, Bolé et Ouetcho, 1996; Sémah et Détroit, 2006; Anderson *et al.*, 2010).

Chasse intensive, introduction de commensaux, réduction voire destruction des aires naturelles (en particulier les habitats forestiers), l'Homme, arrivée il y a 3000 BP sur l'Archipel, a exterminé *S. neocaledoniae* et près de 40 % de sa faune associée en très peu de temps. Cette thèse participe donc à la sensibilisation et à l'éducation sur la préservation de la biodiversité et l'impact de l'Homme sur l'environnement, en Nouvelle-Calédonie où le taux d'endémisme est l'un des plus importants au monde. De par sa représentativité, cette faune fossile holocène est un excellent exemple et apporte le recul nécessaire pour comprendre au mieux les extinctions passées, anticiper les extinctions actuelles et mieux prévenir les futures.

Cette thèse centrée sur *S. neocaledoniae* a permis d'apporter des éléments de réponse et de comprendre l'écologie et l'évolution de cet oiseau, mais également de poser de nouvelles perspectives de recherche sur cette faune fossile holocène de Nouvelle-Calédonie, et plus particulièrement sur cet oiseau encore très énigmatique.

## RÉFÉRENCES

- Ambrose, S.H. and Norr, L. (1993) 'Experimental evidence for the relationship of the carbon isotope ratios of whole diet and dietary protein to those of bone collagen and carbonate', in *Prehistoric human bone*. Springer, pp. 1-37.
- Amiot, R. *et al.* (2004) 'Latitudinal temperature gradient during the Cretaceous Upper Campanian-Middle Maastrichtian:  $\delta^{18}\text{O}$  record of continental vertebrates', *Earth and Planetary Science Letters*, 226(1-2), pp. 255-272.
- Amiot, R. *et al.* (2010) 'Oxygen and carbon isotope compositions of middle Cretaceous vertebrates from North Africa and Brazil: ecological and environmental significance', *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 297(2), pp. 439-451.
- Amiot, R. *et al.* (2017) 'Oxygen isotope fractionation between bird bone phosphate and drinking water', *The Science of Nature*, 104(5), p. 47. doi:10.1007/s00114-017-1468-2.
- Anderson, A. *et al.* (2010) 'Faunal Extinction and Human Habitation in New Caledonia: Initial Results and Implications of New Research at the Pindai Caves', 1(1), p. 21.
- Anderson, C. (1925) 'Notes on the extinct Chelonian Meiolania, with a record of a new occurrence', *Records of the Australian Museum*, 14(4), pp. 223-242. doi:10.3853/j.0067-1975.14.1925.844.
- Angst, D. *et al.* (2014) 'Isotopic and anatomical evidence of an herbivorous diet in the Early Tertiary giant bird *Gastornis*. Implications for the structure of Paleocene terrestrial ecosystems', *Naturwissenschaften*, 101(4), pp. 313-322. doi:10.1007/s00114-014-1158-2.
- Angst, D. (2014) *Successeurs des dinosaures ? Paléobiologie et paléoécologie d'un oiseau géant terrestre du Paléogène*. Université Claude Bernard Lyon1.
- Azémard, C. *et al.* (2021) 'Untangling the fibre ball: Proteomic characterization of South American camelid hair fibres by untargeted multivariate analysis and molecular networking', *Journal of Proteomics*, 231, p. 104040. doi:10.1016/j.jprot.2020.104040.
- Baertschi, P. (1976) 'Absolute  $^{18}\text{O}$  content of standard mean ocean water', *Earth and Planetary Science Letters*, 31(3), pp. 341-344.

- Balasse, M. *et al.* (2015) *Messages d'os: archéométrie du squelette animal et humain*. Archives contemporaines.
- Balouet, J.-C. (1984) *Paléontologie des vertébrés de Nouvelle-Calédonie et Paléobiogéographie du Pacifique Sud Ouest*. Université Pierre et Marie Curie-Paris 6.
- Balouet, J.-C. (1991) 'The fossil vertebrate record of New Caledonia', *Vertebrate palaeontology of Australasia*, pp. 1381-1409.
- Balouet, J.-C. and Buffetaut, E. (1987) 'Mekosuchus inexpectatus, ng, n. sp., crocodylien nouveau de l'Holocène de Nouvelle Calédonie', *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2, Mécanique, Physique, Chimie, Sciences de l'univers, Sciences de la Terre*, 304(14), pp. 853-856.
- Balouet, J.C. and Olson, S.L. (1989) 'Fossil birds from late Quaternary deposits in New Caledonia', *Smithsonian Contributions to Zoology*, (469), pp. 1-38. doi:10.5479/si.00810282.469.
- Balter, V. *et al.* (2006) 'Box-modeling of  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  in mammals', *Oecologia*, 147(2), pp. 212-222.
- Barker, M. and Rayens, W. (2003) 'Partial least squares for discrimination', *Journal of Chemometrics*, 17(3), pp. 166-173. doi:10.1002/cem.785.
- Beaudoin, G. *et al.* (1994) 'Variations in the sulfur isotope composition of troilite from the Cañon Diablo iron meteorite', *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 58(19), pp. 4253-4255. doi:10.1016/0016-7037(94)90277-1.
- Bender, M.M. (1971) 'Variations in the  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation', *Phytochemistry*, 10(6), pp. 1239-1244.
- Bennett, P.M. and Harvey, P.H. (1985) 'Relative brain size and ecology in birds', *Journal of Zoology*, 207(2), pp. 151-169. doi:10.1111/j.1469-7998.1985.tb04920.x.
- Berisio, R. *et al.* (2002) 'Recent progress on collagen triple helix structure, stability and assembly', *Protein and Peptide Letters*, 9(2), pp. 107-116.
- Bierregaard, R.O., Marks, J.S. and Kirwan, G.M. (2020) 'Double-toothed Kite (*Harpagus bidentatus*), version 1.0', *Birds of the World* [Preprint]. doi:10.2173/bow.dotkit1.01.

- Blake, R.E., O'neil, J.R. and Garcia, G.A. (1997) 'Oxygen isotope systematics of biologically mediated reactions of phosphate: I. Microbial degradation of organophosphorus compounds', *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 61(20), pp. 4411-4422.
- Bocherens, H. and Drucker, D. (2003) 'Trophic level isotopic enrichment of carbon and nitrogen in bone collagen: case studies from recent and ancient terrestrial ecosystems', *International Journal of osteoarchaeology*, 13(1-2), pp. 46-53.
- Bocherens, H., Fizet, M. and Mariotti, A. (1994) 'Diet, physiology and ecology of fossil mammals as inferred from stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry: implications for Pleistocene bears', *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 107(3-4), pp. 213-225.
- Bonel, G. (1970) *Contribution à l'étude de la carbonatation des apatites*. PhD Thesis. Toulouse.
- Boutton, T. (1996) *Mass spectrometry of soils*. CRC Press.
- Boyer, A.G. *et al.* (2010) 'Long-term ecological change in a conservation hotspot: the fossil avifauna of Mé Auré Cave, New Caledonia', *Biodiversity and Conservation*, 19(11), pp. 3207-3224. doi:10.1007/s10531-010-9887-9.
- Brown, S. *et al.* (2021) 'On the standardization of ZooMS nomenclature', *Journal of Proteomics*, 235, p. 104041.
- Buckley, M. *et al.* (2008) 'Comparing the survival of osteocalcin and mtDNA in archaeological bone from four European sites', *Journal of Archaeological Science*, 35(6), pp. 1756-1764.
- Buckley, M. *et al.* (2010) 'Distinguishing between archaeological sheep and goat bones using a single collagen peptide', *Journal of Archaeological Science*, 37(1), pp. 13-20.
- Buckley, M. (2018) 'Zooarchaeology by Mass Spectrometry (ZooMS) Collagen Fingerprinting for the Species Identification of Archaeological Bone Fragments', in Giovas, C.M. and LeFebvre, M.J. (eds) *Zooarchaeology in Practice*. Cham: Springer International Publishing, pp. 227-247. doi:10.1007/978-3-319-64763-0\_12.
- de Buffrénil, V. *et al.* (2021) *Vertebrate skeletal histology and paleohistology*. CRC Press.

- Bunce, M. *et al.* (2009) 'The evolutionary history of the extinct ratite moa and New Zealand Neogene paleogeography', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(49), pp. 20646-20651.
- Cappellini, E., Collins, M.J. and Gilbert, M.T.P. (2014) 'Unlocking ancient protein palimpsests', *Science*, 343(6177), pp. 1320-1322.
- Carlquist, S. (1974) 'Island biology-Columbia University Press', *New York, USA* [Preprint].
- Carlquist, S.J. (1965) 'Island life; a natural history of the islands of the world'.
- Casciotti, K.L. (2009) 'Inverse kinetic isotope fractionation during bacterial nitrite oxidation', *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 73(7), pp. 2061-2076.
- Caut, S., Angulo, E. and Courchamp, F. (2009) 'Variation in discrimination factors ( $\Delta^{15}\text{N}$  and  $\Delta^{13}\text{C}$ ): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction', *Journal of Applied Ecology*, 46(2), pp. 443-453.
- Cerling, T.E. *et al.* (1997) 'Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary', *Nature*, 389(6647), pp. 153-158.
- Cerling, T.E. and Harris, J.M. (1999) 'Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies', *Oecologia*, 120(3), pp. 347-363.
- Cleland, T.P., Schroeter, E.R. and Schweitzer, M.H. (2015) 'Biologically and diagenetically derived peptide modifications in moa collagens', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1808), p. 20150015. doi:10.1098/rspb.2015.0015.
- Collins, M.J. *et al.* (2002) 'The survival of organic matter in bone: a review', *Archaeometry*, 44(3), pp. 383-394.
- Coplen, T.B. *et al.* (2006) 'New guidelines for  $\delta^{13}\text{C}$  measurements', *Analytical Chemistry*, 78(7), pp. 2439-2441.
- Cormie, A.B., Luz, B. and Schwarcz, H.P. (1994) 'Relationship between the hydrogen and oxygen isotopes of deer bone and their use in the estimation of relative humidity', *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 58(16), pp. 3439-3449.



- Craig, H. (1957) 'Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide', *Geochimica et cosmochimica acta*, 12(1-2), pp. 133-149.
- Craig, H. (1961a) 'Isotopic variations in meteoric waters', *Science*, 133(3465), pp. 1702-1703.
- Craig, H. (1961b) 'Standard for reporting concentrations of deuterium and oxygen-18 in natural waters', *Science*, 133(3467), pp. 1833-1834.
- Crole, M.R. and Soley, J.T. (2017) 'Bony Pits in the Ostrich ( *Struthio camelus* ) and Emu ( *Dromaius novaehollandiae* ) Bill Tip: OSTRICH AND EMU BONY BILL TIP PITS', *The Anatomical Record*, 300(9), pp. 1705-1715. doi:10.1002/ar.23594.
- Dansgaard, W. (1964) 'Stable isotopes in precipitation', *tellus*, 16(4), pp. 436-468.
- Darlington Junior, P.J. (1957) 'Zoogeography: the geographical distribution of animals', in *Zoogeography: the geographical distribution of animals*, pp. 675-675.
- Dauphin, Y. (1993) 'Spectrométrie infrarouge (DRIFT) des os de rongeurs fossiles de Tighenif (Pleistocène, Algérie)', *Paläontologische Zeitschrift* 67(3), pp. 377-395.
- Dawson, T.E. and Ehleringer, J.R. (1993) 'Isotopic enrichment of water in the "woody" tissues of plants: implications for plant water source, water uptake, and other studies which use the stable isotopic composition of cellulose', *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 57(14), pp. 3487-3492.
- De Laeter, J.R. *et al.* (2003) 'Atomic weights of the elements. Review 2000 (IUPAC Technical Report)', *Pure and applied chemistry*, 75(6), pp. 683-800.
- DeNiro, M.J. and Epstein, S. (1978) 'Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals', *Geochimica et cosmochimica acta*, 42(5), pp. 495-506.
- DeNiro, M.J. and Epstein, S. (1981) 'Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals', *Geochimica et cosmochimica acta*, 45(3), pp. 341-351.
- Ding, T. *et al.* (2001) 'Calibrated sulfur isotope abundance ratios of three IAEA sulfur isotope reference materials and V-CDT with a reassessment of the atomic weight of sulfur', *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 65(15), pp. 2433-2437.

- Dobberstein, R.C. *et al.* (2009) 'Archaeological collagen: Why worry about collagen diagenesis?', *Archaeological and Anthropological Sciences*, 1(1), pp. 31–42.
- van Dongen, P.A.M. (1998) 'Brain Size in Vertebrates', in Nieuwenhuys, R., ten Donkelaar, H. J., and Nicholson, C., *The Central Nervous System of Vertebrates*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, pp. 2099–2134. doi:10.1007/978-3-642-18262-4\_23.
- van Doorn, N.L., Hollund, H. and Collins, M.J. (2011) 'A novel and non-destructive approach for ZooMS analysis: ammonium bicarbonate buffer extraction', *Archaeological and Anthropological Sciences*, 3(3), pp. 281–289.
- Dubois, M.J. (1976) 'Espèce disparue et tradition mélanésienne', *Bull. Soc. Éthist. Nouvelle-Calédonie, Nouméa*, 29, pp. 7–8.
- Dubois, M.-J. (1976) 'Trouvailles à l'île des Pins, Nouvelle-Calédonie', *Journal de la Société des Océanistes*, 32(51), pp. 233–239. doi:10.3406/jso.1976.2744.
- Early, C.M. (2019) *Quantitative Assessments of Avian Endocasts as Tools for Inferring Neuroanatomical Traits and Potential Functional Capabilities*. College of Arts and Sciences of Ohio University.
- Eastick, D.L. *et al.* (2019) 'Cassowary casques act as thermal windows', *Scientific Reports*, 9(1), p. 1966. doi:10.1038/s41598-019-38780-8.
- Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R. and Hubick, K.T. (1989) 'Carbon isotope discrimination and photosynthesis', *Annual review of plant biology*, 40(1), pp. 503–537.
- Feduccia, A. (1999) *The origin and evolution of birds*. Yale University Press.
- Fidler, A.L. *et al.* (2018) 'The triple helix of collagens—an ancient protein structure that enabled animal multicellularity and tissue evolution', *Journal of cell science*, 131(7), p. jcs203950.
- Finlay, J.C. and Kendall, C. (2007) 'Stable isotope tracing of temporal and spatial variability in organic matter sources to freshwater ecosystems', *Stable isotopes in ecology and environmental science*, 2, pp. 283–333.
- Fogel, M.L. and Cifuentes, L.A. (1993) 'Isotope fractionation during primary production', in *Organic geochemistry*. Springer, pp. 73–98.

- Fornelli, L. *et al.* (2018) 'Top-down proteomics: Where we are, where we are going?', *Journal of proteomics*, 175, p. 3.
- Fourel, F. *et al.* (2014) 'Simultaneous N, C, S stable isotope analyses using a new purge and trap elemental analyzer and an isotope ratio mass spectrometer', *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 28(23), pp. 2587-2594.
- Fourel, F. *et al.* (2015) 'Carbon and oxygen isotope variability among foraminifera and ostracod carbonated shells', *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska, sectio AAA-Physica*, 70.
- Fricke, H.C. and O'Neil, J.R. (1999) 'The correlation between  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$  ratios of meteoric water and surface temperature: its use in investigating terrestrial climate change over geologic time', *Earth and Planetary Science Letters*, 170(3), pp. 181-196.
- Friedman, I., O'NEIL, J. and Cebula, G. (1982) 'Two new carbonate stable-isotope standards', *Geostandards Newsletter*, 6(1), pp. 11-12.
- Froment, A. and Ambrose, S.H. (1995) 'Analyses tissulaires isotopiques et reconstruction du régime alimentaire en milieu tropical: implications pour l'archéologie', *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 7(3), pp. 79-98.
- Fromm, A. and Meiri, S. (2021) 'Big, flightless, insular and dead: Characterising the extinct birds of the Quaternary', *Journal of Biogeography*, 48(9), pp. 2350-2359.
- Fry, B. (2008) 'Open bays as nurseries for Louisiana brown shrimp', *Estuaries and Coasts*, 31(4), pp. 776-789.
- Gaffney, E.S. and Balouet, J.C. (1984) 'New Occurrences of Extinct Meiolaniid Turtles in New Caledonia', *AMERICAN MUSEUM NOVITATES*, (2800), p. 6.
- Garanger, J. (1972) 'MYTHS AND ARCHEOLOGY IN OCEANOGRAPHY', *RECHERCHE*, 3(21), p. 233.
- Garnier, N. *et al.* (2009) 'Analysis of archaeological triacylglycerols by high resolution nanoESI, FT-ICR MS and IRMPD MS/MS: Application to 5th century BC-4th century AD oil lamps from Olbia (Ukraine)', *International Journal of Mass Spectrometry*, 284(1-3), pp. 47-56.

- Garrouste, R. *et al.* (2021) 'New fossil discoveries reveal the diversity of past terrestrial ecosystems in New Caledonia'.
- Gerlach, S.C. *et al.* (1996) 'Blood protein residues on lithic artifacts from two archaeological sites in the De Long Mountains, Northwestern Alaska', *Arctic*, pp. 1-10.
- Gonfiantini, R., Stichler, W. and Rozanski, K. (1995) *Standards and intercomparison materials distributed by the International Atomic Energy Agency for stable isotope measurements*.
- Gosner, K.L. (1993) 'Scopate tomia: an adaptation for handling hard-shelled prey?', *The Wilson Bulletin*, pp. 316-324.
- Grandcolas, P. *et al.* (2008) 'New Caledonia: a very old Darwinian island?', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1508), pp. 3309-3317. doi:10.1098/rstb.2008.0122.
- Green, R. (1984) 'THOSE MYSTERIOUS MOUNDS ARE FOR THE BIRDS', p. 7.
- Griscelli, P. (1976) 'Deux oiseaux fossiles de Nouvelle-Calédonie', *Bulletin de la Société d'Etudes historiques de la Nouvelle Calédonie*, 29, pp. 3-6.
- Gröcke, D.R., Bocherens, H. and Mariotti, A. (1997) 'Annual rainfall and nitrogen-isotope correlation in macropod collagen: application as a palaeoprecipitation indicator', *Earth and Planetary Science Letters*, 153(3-4), pp. 279-285.
- Gundry, R.L. *et al.* (2010) 'Preparation of proteins and peptides for mass spectrometry analysis in a bottom-up proteomics workflow', *Current protocols in molecular biology*, 90(1), pp. 10-25.
- Gusseklou, S.W., Vosselman, M.G. and Bout, R.G. (2001) 'Three-dimensional kinematics of skeletal elements in avian prokinetic and rynchokinetic skulls determined by Roentgen stereophotogrammetry', *Journal of Experimental Biology*, 204(10), pp. 1735-1744.
- Hansford, J.P. and Turvey, S.T. (2018) 'Unexpected diversity within the extinct elephant birds (Aves: Aepyornithidae) and a new identity for the world's largest bird', *Royal Society open science*, 5(9), p. 181295.
- Harrison, S. and Noss, R. (2017) 'Endemism hotspots are linked to stable climatic refugia', *Annals of Botany*, 119(2), pp. 207-214.

- Healy, S.D. and Rowe, C. (2007) 'A critique of comparative studies of brain size', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1609), pp. 453–464. doi:10.1098/rspb.2006.3748.
- Heaton, T.H. *et al.* (1986) 'Climatic influence on the isotopic composition of bone nitrogen', *Nature*, 322(6082), pp. 822–823.
- Hedges, R.E. and Reynard, L.M. (2007) 'Nitrogen isotopes and the trophic level of humans in archaeology', *Journal of archaeological science*, 34(8), pp. 1240–1251.
- Helliker, B.R. and Ehleringer, J.R. (2000) 'Establishing a grassland signature in veins:  $^{18}\text{O}$  in the leaf water of C3 and C4 grasses', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(14), pp. 7894–7898.
- Hendy, J. *et al.* (2016) 'The challenge of identifying tuberculosis proteins in archaeological tissues', *Journal of Archaeological Science*, 66, pp. 146–153.
- Hendy, J. *et al.* (2018) 'A guide to ancient protein studies', *Nature ecology & evolution*, 2(5), pp. 791–799.
- Hendy, J. (2021) 'Ancient protein analysis in archaeology', *Science Advances*, 7(3), p. eabb9314.
- Hoefs, J. (2018) *Stable Isotope Geochemistry*. Cham: Springer International Publishing (Springer Textbooks in Earth Sciences, Geography and Environment). doi:10.1007/978-3-319-78527-1.
- Holt, T.R. *et al.* (2007) 'New material of *Mekosuchus inexpectatus* (Crocodylia: Mekosuchinae) from the Quaternary of New Caledonia'.
- Hut, G. (1987) 'Consultants' group meeting on stable isotope reference samples for geochemical and hydrological investigations'.
- Hyodo, F. (2015) 'Use of stable carbon and nitrogen isotopes in insect trophic ecology', *Entomological Science*, 18(3), pp. 295–312. doi:10.1111/ens.12128.
- Ildefonse, P. and Morin, G. (1995) 'Chemical and structural changes in *Cervus elaphus* tooth enamels during fossilization (Lazaret cave): a combined IR and XRD Rietveld analysis', *Applied Geochemistry*, 10(2), pp. 145–159.

- Inger, R. and Bearhop, S. (2008) 'Applications of stable isotope analyses to avian ecology', *Ibis*, 150(3), pp. 447-461.
- Isnard, S. *et al.* (2016) 'How did the ultramafic soils shape the flora of the New Caledonian hotspot?', *Plant and Soil*, 403(1), pp. 53-76.
- Jaffré, T. (1980) *Étudécologique du peuplement végétal des sols dérivés de roches ultrabasiqes en Nouvelle Calédonie*.
- Jaffré, T. *et al.* (2001) 'Composition and characterisation of the native flora of New Caledonia', *Documents scientifiques et techniques*, 1, p. 121.
- Jenkins, C.L. and Raines, R.T. (2002) 'Insights on the conformational stability of collagen', *Natural product reports*, 19(1), pp. 49-59.
- Johnson, B.J., Fogel, M.L. and Miller, G.H. (1998) 'Stable isotopes in modern ostrich eggshell: a calibration for paleoenvironmental applications in semi-arid regions of southern Africa', *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 62(14), pp. 2451-2461.
- Johnston, P. and Mitchell, K.J. (2021) 'Contrasting Patterns of Sensory Adaptation in Living and Extinct Flightless Birds', *Diversity*, 13(11), p. 538. doi:10.3390/d13110538.
- Jones, D. and Birks, S. (1992) 'Megapodes: recent ideas on origins, adaptations and reproduction', *Trends in Ecology & Evolution*, 7(3), pp. 88-91.
- Jouzel, J. and Merlivat, L. (1984) 'Deuterium and oxygen 18 in precipitation: Modeling of the isotopic effects during snow formation', *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 89(D7), pp. 11749-11757.
- Junk, G. and Svec, H.J. (1958) 'The absolute abundance of the nitrogen isotopes in the atmosphere and compressed gas from various sources', *Geochimica et cosmochimica acta*, 14(3), pp. 234-243.
- Kadler, K.E. *et al.* (2007) 'Collagens at a glance', *Journal of cell science*, 120(12), pp. 1955-1958.
- Katzenberg, M.A. and Lovell, N.C. (1999) 'Stable isotope variation in pathological bone 1', *International Journal of Osteoarchaeology*, 9(5), pp. 316-324.

- Kaufmann, R. (1995) 'Matrix-assisted laser desorption ionization (MALDI) mass spectrometry: a novel analytical tool in molecular biology and biotechnology', *Journal of biotechnology*, 41(2-3), pp. 155-175.
- Keenan, S.W. and DeBruyn, J.M. (2019) 'Changes to vertebrate tissue stable isotope ( $\delta^{15}\text{N}$ ) composition during decomposition', *Scientific Reports*, 9(1), p. 9929. doi:10.1038/s41598-019-46368-5.
- Kelleher, N.L. (2004) 'Peer reviewed: top-down proteomics', *Analytical chemistry*, 76(11), pp. 196-A.
- Kelly, B.E. *et al.* (2019) 'Volumetric additive manufacturing via tomographic reconstruction', *Science*, 363(6431), pp. 1075-1079.
- Kelly, J.F. (2000) 'Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology', *Canadian journal of zoology*, 78(1), pp. 1-27.
- Kennedy, B.V. and Krouse, H.R. (1990) 'Isotope fractionation by plants and animals: implications for nutrition research', *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, 68(7), pp. 960-972.
- Kier, G. *et al.* (2009) 'A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(23), pp. 9322-9327.
- Kiltie, R.A. (2000) 'Scaling of visual acuity with body size in mammals and birds: *Visual scaling*', *Functional Ecology*, 14(2), pp. 226-234. doi:10.1046/j.1365-2435.2000.00404.x.
- Kimball, R.T. *et al.* (2019) 'A Phylogenomic Supertree of Birds', *Diversity*, 11(7), p. 109. doi:10.3390/d11070109.
- Kirch, P.V. (2018) 'Voices on the wind, traces in the earth: Integrating oral narrative and archaeology in Polynesian history', *The Journal of the Polynesian Society*, 127(3), p. [275]-306. doi:10.3316/informit.917797022834959.
- Kirch, P.V. and Smith, M.L. (1997) 'Review of Resolving the Enigmas of New Caledonian and Melanesian Prehistory: A Review; The Dynamic Realm of the Indian Ocean: A Review'.

- Kleinen, T., Brovkin, V. and Munhoven, G. (2016) 'Modelled interglacial carbon cycle dynamics during the Holocene, the Eemian and Marine Isotope Stage (MIS) 11', *Climate of the Past*, 12, pp. 2145–2160. doi:10.5194/cp-12-2145-2016.
- Koch, P.L. (2007) 'Isotopic study of the biology of modern and fossil vertebrates', in *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Michener R, Lajtha K. Blackwell Publishing Boston, pp. 99–154.
- Koch, P.L., Tuross, N. and Fogel, M.L. (1997) 'The effects of sample treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbonate in biogenic hydroxylapatite', *Journal of Archaeological Science*, 24(5), pp. 417–429.
- Kohn, M.J. (1996) 'Predicting animal  $\delta^{18}\text{O}$ : accounting for diet and physiological adaptation', *Geochimica et cosmochimica acta*, 60(23), pp. 4811–4829.
- Kohn, M.J. (2010) 'Carbon isotope compositions of terrestrial C3 plants as indicators of (paleo) ecology and (paleo) climate', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(46), pp. 19691–19695.
- Korzoun, L.P. *et al.* (2003) 'Les adaptations de l'hoazin (*Opisthocomus hoazin*) à la folivorie. Caractéristiques morphologiques et particularités fonctionnelles des appareils du bec et hyoïdien', *Comptes Rendus Biologies*, 326(1), pp. 75–94. doi:10.1016/S1631-0691(03)00007-6.
- Korzun, L.P. *et al.* (2003) 'Biomechanical features of the bill and jaw apparatus of cuckoos, turacos and the hoatzin in relation to food acquisition and processing', *Ostrich*, 74(1–2), pp. 48–57. doi:10.2989/00306520309485369.
- Kotrschal, A. *et al.* (2013) 'The benefit of evolving a larger brain: big-brained guppies perform better in a cognitive task', *Animal behaviour*, 86(4), p. e4.
- Kuhl, H. *et al.* (2021) 'An Unbiased Molecular Approach Using 3'-UTRs Resolves the Avian Family-Level Tree of Life', *Molecular Biology and Evolution*. Edited by F.U. Battistuzzi, 38(1), pp. 108–127. doi:10.1093/molbev/msaa191.
- Lanigan, L.T. *et al.* (2020) 'Multi-protease analysis of Pleistocene bone proteomes', *Journal of Proteomics*, 228, p. 103889.



- Lasiewski, R.C. (1963) 'Oxygen Consumption of Torpid, Resting, Active, and Flying Hummingbirds', *Physiological Zoology*, 36(2), pp. 122-140. doi:10.1086/physzool.36.2.30155436.
- Lasiewski, R.C. (1964) 'Body Temperatures, Heart and Breathing Rate, and Evaporative Water Loss in Hummingbirds', *Physiological Zoology*, 37(2), pp. 212-223. doi:10.1086/physzool.37.2.30152332.
- Launay, J. and Récy, J. (1971) 'Variations relatives du niveau de la mer et néo-tectonique en Nouvelle-Calédonie au Pléistocène supérieur et à l'Holocène'.
- Lê Cao K.-A. *et al.* (2009) 'Sparse canonical methods for biological data integration: application to a cross-platform study', *BMC Bioinformatics*, 10(1), p. 34. doi:10.1186/1471-2105-10-34.
- Lê Cao, K.-A., Boitard, S. and Besse, P. (2011) 'Sparse PLS discriminant analysis: biologically relevant feature selection and graphical displays for multiclass problems', *BMC Bioinformatics*, 12(1), pp. 1-17. doi:10.1186/1471-2105-12-253.
- Le Geros, R.Z. and Le Geros, J.P. (1984) 'Phosphate minerals in human tissues In Nriagu JO, & Moore PB (Eds.), Phosphate minerals (pp. 351-385)'. Berlin: Springer-Verlag.[Google Scholar].
- Le Meillour, L. *et al.* (2018) 'Identification of degraded bone and tooth splinters from arid environments using palaeoproteomics', *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 511, pp. 472-482.
- Le Meillour, L. *et al.* (2020) 'Palaeoproteomics gives new insight into early southern African pastoralism', *Scientific reports*, 10(1), pp. 1-11.
- Le Meillour, Louise (2021) *Contribution of palaeoproteomics to the documentation of caprines herding diffusion between Eastern and Southern Africa*. Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Lebon, M. *et al.* (2016) 'Rapid quantification of bone collagen content by ATR-FTIR spectroscopy', *Radiocarbon*, 58(1), pp. 131-145.
- Lécuyer, C. *et al.* (1993) 'Thermal excursions in the ocean at the Cretaceous-Tertiary boundary (northern Morocco):  $\delta^{18}O$  record of phosphatic fish debris', *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 105(3-4), pp. 235-243.

Lecuyer, C., Grandjean, P. and Sheppard, S.M. (1999) 'Oxygen isotope exchange between dissolved phosphate and water at temperatures  $\leq 135$  C: inorganic versus biological fractionations', *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 63(6), pp. 855-862.

Lesur, J. and Le Meillour, L. (2019) 'Moutons et chèvres à la conquête des déserts africains'. Editions APDCA.

Letocart, Y. and Salas, M. (1997) 'Spatial organisation and breeding of kagu *Rhynochetos jubatus* in Rivière Bleue Park, New Caledonia', *Emu*, 97(2), pp. 97-107.

Leuenberger, M., Siegenthaler, U. and Langway, C. (1992) 'Carbon isotope composition of atmospheric CO<sub>2</sub> during the last ice age from an Antarctic ice core', *Nature*, 357(6378), pp. 488-490. doi:10.1038/357488a0.

Li, W. *et al.* (1988) 'Measurement of the absolute abundance of oxygen-17 in V-SMOW', *Chin. Sci. Bull.*, (19), pp. 1610-1613.

Livezey, B.C. (1993) 'An ecomorphological review of the dodo (*Raphus cucullatus*) and solitaire (*Pezophaps solitaria*), flightless Columbiformes of the Mascarene Islands', *Journal of Zoology*, 230(2), pp. 247-292.

Louchart, A. and Viriot, L. (2011) 'From snout to beak: the loss of teeth in birds', *Trends in Ecology & Evolution*, 26(12), pp. 663-673.

Ma, B. *et al.* (2003) 'PEAKS: powerful software for peptide de novo sequencing by tandem mass spectrometry', *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 17(20), pp. 2337-2342. doi:10.1002/rcm.1196.

MacArthur, R.H. and Wilson, E.O. (2016) *The theory of island biogeography*. Princeton university press.

Macko, S.A. *et al.* (1999) 'Documenting the diet in ancient human populations through stable isotope analysis of hair', *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 354(1379), pp. 65-76.

Marino, B.D. and McElroy, M.B. (1991) 'Isotopic composition of atmospheric CO<sub>2</sub> inferred from carbon in C<sub>4</sub> plant cellulose', *Nature*, 349(6305), pp. 127-131. doi:10.1038/349127a0.

- Mariotti, A. (1983) 'Atmospheric nitrogen is a reliable standard for natural  $^{15}\text{N}$  abundance measurements', *Nature*, 303(5919), pp. 685–687.
- Marshall, J.D., Brooks, J.R. and Lajtha, K. (2007) 'Sources of variation in the stable isotopic composition of plants', *Stable isotopes in ecology and environmental science*, 2, pp. 22–60.
- Martisius, N.L. *et al.* (2020) 'Non-destructive ZooMS identification reveals strategic bone tool raw material selection by Neandertals', *Scientific reports*, 10(1), pp. 1–12.
- Maurizot, P. and Campbell, H.J. (2020) 'Chapter 8 Palaeobiogeography of New Caledonia', *Geological Society, London, Memoirs*, 51(1), pp. 189–213. doi:10.1144/M51-2019-31.
- Mayr, G. (2018) 'A survey of casques, frontal humps, and other extravagant bony cranial protuberances in birds', *Zoomorphology*, 137(3), pp. 457–472. doi:10.1007/s00435-018-0410-2.
- Mayr, G., Goedert, J.L. and Rabenstein, R. (2022) 'Cranium of an Eocene/Oligocene pheasant-sized galliform bird from western North America, with the description of a vascular autapomorphy of the Galliformes', *Journal of Ornithology*, 163(1), pp. 315–326. doi:10.1007/s10336-021-01935-4.
- Mayr, G. and Weidig, I. (2004) 'The Early Eocene bird *Gallinuloides wyomingensis* - a stem group representative of Galliformes', *Acta Palaeontologica Polonica*, 49(2). Available at: <http://agro.icm.edu.pl/agro/element/bwmeta1.element.agro-article-6113149c-b187-4278-ba7f-6f660d79b32c> (Accessed: 20 June 2022).
- McGrath, K. *et al.* (2019) 'Identifying archaeological bone via non-destructive ZooMS and the materiality of symbolic expression: examples from Iroquoian bone points', *Scientific reports*, 9(1), pp. 1–10.
- McKeon, C. *et al.* (1982) 'Unusual methylation pattern of the  $\alpha 2$  (I) collagen gene', *Cell*, 29(1), pp. 203–210.
- Meyer, W.M. and Yeung, N.W. (2011) 'Trophic relationships among terrestrial molluscs in a Hawaiian rain forest: analysis of carbon and nitrogen isotopes', *Journal of Tropical Ecology*, 27(4), pp. 441–445. doi:10.1017/S0266467411000058.
- Mittermeier, R.A. and Rylands, A.B. (2017) 'Biodiversity Hotspots', in *Encyclopedia of the Anthropocene*, pp. 67–75.

- Mittermeier, R.A., Werner, T.B. and Lees, A. (1996) 'New Caledonia—a conservation imperative for an ancient land', *Oryx*, 30(2), pp. 104–112.
- Mourer-Chauviré, C. and Balouet, J.C. (2005) 'DESCRIPTION OF THE SKULL OF THE GENUS SYLVIORNIS POPLIN, 1980 (AVES, GALLIFORMES, SYLVIORNITHIDAE NEW FAMILY), A GIANT EXTINCT BIRD FROM THE HOLOCENE OF NEW CALEDONIA', p. 15.
- Mourer-Chauviré Cécile and Poplin François(1986) 'Le mystère des tumulus', *Bull. Soc. Et. Hist. Nouv. Calédonie*, 116(68), pp. 63–65.
- Muggeo, V.M.R. (2017) 'segmented: Regression Models with Break-Points Change-Points Estimation', *R package version 0.5-2.1* [Preprint].
- Murray, P.F. and Vickers-Rich, P. (2004) *Magnificent mihirungs: the colossal flightless birds of the Australian dreamtime*. Indiana University Press.
- Myers, N. *et al.* (2000a) 'Biodiversity hotspots for conservation priorities', *Nature*, 403(6772), pp. 853–858.
- Myers, N. *et al.* (2000b) 'Biodiversity hotspots for conservation priorities', *Nature*, 403(6772), pp. 853–858.
- Naihui, W. *et al.* (2021) 'Testing the efficacy and comparability of ZooMS protocols on archaeological bone', *Journal of Proteomics*, 233, p. 104078.
- Najt, J. and Grandcolas, P. (2002) *Zoologia Neocaledonica. 5. Systématique et endémisme en Nouvelle-Calédonie*. Museum Nat. d'Histoire Naturelle.
- Natelhofer, K.J. and Fry, B. (1988) 'Controls on natural nitrogen-15 and carbon-13 abundances in forest soil organic matter', *Soil Science Society of America Journal*, 52(6), pp. 1633–1640.
- Navalón, G. *et al.* (2019) 'The evolutionary relationship among beak shape, mechanical advantage, and feeding ecology in modern birds\*', *Evolution*, 73(3), pp. 422–435. doi:10.1111/evo.13655.
- Nehlich, O. (2015) 'The application of sulphur isotope analyses in archaeological research: a review', *Earth-Science Reviews*, 142, pp. 1–17.

- Niven, J.E. and Laughlin, S.B. (2008) 'Energy limitation as a selective pressure on the evolution of sensory systems', *Journal of Experimental Biology*, 211(11), pp. 1792–1804.
- Nudelman, F. *et al.* (2010) 'The role of collagen in bone apatite formation in the presence of hydroxyapatite nucleation inhibitors', *Nature materials*, 9(12), pp. 1004–1009.
- Ocampo, D., Barrantes, G. and Uy, J.A.C. (2018) 'Morphological adaptations for relatively larger brains in hummingbird skulls', *Ecology and Evolution*, 8(21), pp. 10482–10488. doi:10.1002/ece3.4513.
- O'Leary, M.H. (1988) 'Carbon isotopes in photosynthesis', *Bioscience*, 38(5), pp. 328–336.
- Olsen, B.R. (1981) 'Collagen biosynthesis', in *Cell biology of extracellular matrix*. Springer, pp. 139–177.
- Olson, S.L. and James, H.F. (1991) 'Descriptions of thirty-two new species of birds from the Hawaiian Islands: Part I. Non-Passeriformes', *Ornithological Monographs*, (45), pp. 1–88.
- Ostrom, P.H., Colunga-Garcia, M. and Gage, S.H. (1997) 'Establishing pathways of energy flow for insect predators using stable isotope ratios: field and laboratory evidence', *Oecologia*, 109(1), pp. 108–113. doi:10.1007/s004420050064.
- Pálsdóttir, A.H. *et al.* (2019) 'Not a limitless resource: ethics and guidelines for destructive sampling of archaeofaunal remains', *Royal Society open science*, 6(10), p. 191059.
- Pascal, M. *et al.* (2008) 'Mining and other threats to the New Caledonia biodiversity hotspot', *Conservation Biology*, 22(2), pp. 498–499.
- Passey, B.H. *et al.* (2005) 'Carbon isotope fractionation between diet, breath CO<sub>2</sub>, and bioapatite in different mammals', *Journal of Archaeological Science*, 32(10), pp. 1459–1470.
- Passey, B.H., Cerling, T.E. and Levin, N.E. (2007) 'Temperature dependence of oxygen isotope acid fractionation for modern and fossil tooth enamels', *Rapid Communications in Mass Spectrometry: An International Journal Devoted to the Rapid Dissemination of Up-to-the-Minute Research in Mass Spectrometry*, 21(17), pp. 2853–2859.
- Peters, Robert H. and Peters, Robert Henry (1986) *The ecological implications of body size*. Cambridge university press.

- Peterson, B.J. and Fry, B. (1987) 'Stable isotopes in ecosystem studies', *Annual review of ecology and systematics*, 18(1), pp. 293–320.
- Pinnell, S.R. and Martin, G.R. (1968) 'The cross-linking of collagen and elastin: enzymatic conversion of lysine in peptide linkage to alpha-amino adipic-delta-semialdehyde (allysine) by an extract from bone.', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 61(2), p. 708.
- Poplin, F. (1980) 'Sylviornis neocaledoniae ng, n. sp.(Aves), Ratite éteint de la Nouvelle-Calédonie'.
- Poplin, F. and Mourer-Chauviré, C. (1985) 'Sylviornis neocaledoniae (Aves, Galliformes, Megapodiidae), oiseau Géant éteint de l'île des Pins (Nouvelle-Calédonie)', *Geobios*, 18(1), pp. 73–105. doi:10.1016/S0016-6995(85)80182-0.
- Poplin, F., Mourer-Chauviré, C. and Evin, J. (1983) 'Position systématique et datation de Sylviornis neocaledoniae, mégapode géant (Aves, Galliformes, Megapodiidae) éteint de la Nouvelle-Calédonie', *Comptes-rendus des séances de l'Académie des sciences. Série 2, Mécanique-physique, chimie, sciences de l'univers, sciences de la terre*, 297(3), pp. 301–304.
- Post, D.M. (2002) 'Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions', *Ecology*, 83(3), pp. 703–718.
- Prendergast, M.E. *et al.* (2017) 'Reconstructing Asian faunal introductions to eastern Africa from multi-proxy biomolecular and archaeological datasets', *PloS one*, 12(8), p. e0182565.
- Presslee, S. *et al.* (2019) 'Palaeoproteomics resolves sloth relationships', *Nature Ecology & Evolution*, 3(7), pp. 1121–1130.
- Price, M.D. *et al.* (2013) 'Animal management strategies during the chalcolithic in the Lower Galilee: New data from Marj Rabba (Israel)', *Paléorient*, pp. 183–200.
- Privat, K.L., O'Connell, T.C. and Hedges, R.E. (2007) 'The distinction between freshwater-and terrestrial-based diets: methodological concerns and archaeological applications of sulphur stable isotope analysis', *Journal of Archaeological Science*, 34(8), pp. 1197–1204.
- Prockop, D.J. *et al.* (1979) 'The biosynthesis of collagen and its disorders', *New England Journal of Medicine*, 301(2), pp. 77–85.

- Quammen, D. (1997) 'The Song of the Dodo: Island Biogeography in an Age of Extinctions', *Journal of Leisure Research*, 29(4), p. 476.
- Radinsky, R. *et al.* (1987) 'Amplification and rearrangement of the Kirsten ras oncogene in virus-transformed BALB/c 3T3 cells during malignant tumor progression.', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 84(15), pp. 5143-5147.
- Ramsøe, A. *et al.* (2020) 'DeamiDATE 1.0: Site-specific deamidation as a tool to assess authenticity of members of ancient proteomes', *Journal of Archaeological Science*, 115, p. 105080.
- Rand, A.J. and Nehlich, O. (2018) 'Diet and Sulfur Isotopes', in *The Encyclopedia of Archaeological Sciences*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 1-4. doi:10.1002/9781119188230.saseas0186.
- Rauterberg, J. *et al.* (1972) 'The amino acid sequence of the carboxyterminal nonhelical cross link region of the  $\alpha$  1 chain of calf skin collagen', *FEBS letters*, 21(1), pp. 75-79.
- Ravache, A.J.P. (2020) *Stratégies d'alimentation et d'exploitation de l'espace océanique par deux espèces de Procellariidés en Nouvelle-Calédonie: Application à la conservation*. PhD Thesis. Nouvelle Calédonie.
- Rensch, B. (1948) 'Histological Changes Correlated with Evolutionary Changes of Body Size', *Evolution*, 2(3), pp. 218-230. doi:10.2307/2405381.
- Rey, K. *et al.* (2013) 'Late Miocene climatic and environmental variations in northern Greece inferred from stable isotope compositions ( $\delta^{18}\text{O}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ ) of equid teeth apatite', *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 388, pp. 48-57.
- Ricard-Blum, S. (2011) 'The collagen family', *Cold Spring Harbor perspectives in biology*, 3(1), p. a004978.
- Ricard-Blum, S. and Ruggiero, F. (2005) 'The collagen superfamily: from the extracellular matrix to the cell membrane', *Pathologie Biologie*, 53(7), pp. 430-442.
- Riccardi, A. (2007) 'Carbonate-associated sulfate: assessment of and use as an isotopic proxy for global sulfur cycling during end-Permian mass extinction'.

- Rich, A. and Crick, F.H.C. (1961) 'The molecular structure of collagen', *Journal of molecular biology*, 3(5), pp. 483-494.
- Richter, K.K. *et al.* (2011) 'Fish'n chips: ZooMS peptide mass fingerprinting in a 96 well plate format to identify fish bone fragments', *Journal of Archaeological Science*, 38(7), pp. 1502-1510.
- Rosman, K.J.R. and Taylor, P.D.P. (1998) 'Isotopic compositions of the elements 1997 (Technical Report)', *Pure and Applied Chemistry*, 70(1), pp. 217-235. doi:10.1351/pac199870010217.
- Rozanski, K., Araguás-Araguás, L. and Gonfiantini, R. (1993) 'Isotopic patterns in modern global precipitation', *Geophysical Monograph-American Geophysical Union*, 78, pp. 1-1.
- Salvador, R.B. *et al.* (2021) 'Feeding ecology analysis supports a marine diet in the extinct Chatham Island Duck (*Anas chathamica*)', *Emu - Austral Ornithology*, 121(4), pp. 314-322. doi:10.1080/01584197.2021.1939719.
- Sand, C., Bolé, J. and Ouetcho, A. (1996) *Le début du peuplement austronésien de la Nouvelle-Calédonie: données archéologiques récentes*. Département Archéologie Service Territorial des musées et du Patrimoine.
- Sand, C., Bolé, J. and Ouetcho, A. (2003) 'Prehistory and its perception in a Melanesian Archipelago: the New Caledonia example', *Antiquity*, 77(297), pp. 505-519. doi:10.1017/S0003598X00092565.
- Sayol, F., Lefebvre, L. and Sol, D. (2016) 'Relative Brain Size and Its Relation with the Associative Pallium in Birds', *Brain, Behavior and Evolution*, 87(2), pp. 69-77. doi:10.1159/000444670.
- Schroeter, E.R. *et al.* (2016) 'Bone protein "extractomics": comparing the efficiency of bone protein extractions of *Gallus gallus* in tandem mass spectrometry, with an eye towards paleoproteomics', *PeerJ*, 4, p. e2603.
- Schroeter, E.R. *et al.* (2017) 'Expansion for the *Brachylophosaurus canadensis* collagen I sequence and additional evidence of the preservation of Cretaceous protein', *Journal of proteome research*, 16(2), pp. 920-932.
- Schwarcz, H.P. (1991) 'Some theoretical aspects of isotope paleodiet studies', *Journal of archaeological science*, 18(3), pp. 261-275.



- Schwarcz, H.P., Dupras, T.L. and Fairgrieve, S.I. (1999) '15N enrichment in the Sahara: in search of a global relationship', *Journal of archaeological Science*, 26(6), pp. 629–636.
- Schwarcz, H.P. and Schoeninger, M.J. (1991) 'Stable isotope analyses in human nutritional ecology', *American Journal of Physical Anthropology*, 34(S13), pp. 283–321.
- Schwarcz, H.P. and Schoeninger, M.J. (2012) 'Stable Isotopes of Carbon and Nitrogen as Tracers for Paleo-Diet Reconstruction', in Baskaran, M. (ed.) *Handbook of Environmental Isotope Geochemistry: Vol. I*. Berlin, Heidelberg: Springer (Advances in Isotope Geochemistry), pp. 725–742. doi:10.1007/978-3-642-10637-8\_34.
- Sealy, J.C. et al. (1987) 'Nitrogen isotopic ecology in southern Africa: implications for environmental and dietary tracing', *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 51(10), pp. 2707–2717.
- Sémah, A.-M. and Déroix, F. (2006) 'Sur les premiers peuplements du Pacifique Sud', *Comptes Rendus Palevol*, 5(1–2), pp. 381–393.
- Setoguchi, H. et al. (1998) 'Phylogenetic relationships within Araucariaceae based on rbcL gene sequences', *American journal of botany*, 85(11), pp. 1507–1516.
- Shannon, P. et al. (2003) 'Cytoscape: a software environment for integrated models of biomolecular interaction networks', *Genome research*, 13(11), pp. 2498–2504.
- Sharp, Z. (2017) 'Principles of stable isotope geochemistry'.
- Shoulders, M.D. and Raines, R.T. (2009) 'Collagen structure and stability', *Annual review of biochemistry*, 78, pp. 929–958.
- Sinitcyn, P., Rudolph, J.D. and Cox, J. (2018) *Computational Methods for Understanding Mass Spectrometry-Based Shotgun Proteomics Data*. SSRN Scholarly Paper 3329806. Rochester, NY: Social Science Research Network. doi:10.1146/annurev-biodatasci-080917-013516.
- Smith, B.N. and Epstein, S. (1971) 'Two categories of 13C/12C ratios for higher plants', *Plant physiology*, 47(3), pp. 380–384.
- Solazzo, C. (2019) 'Characterizing historical textiles and clothing with proteomics', *Conservar Património*, 31, pp. 97–114. doi:10.14568/cp2018031.

- Sponheimer, M. and Lee-Thorp, J.A. (1999) 'Oxygen isotopes in enamel carbonate and their ecological significance', *Journal of Archaeological Science*, 26(6), pp. 723–728.
- Staudt, W.J. and Schoonen, M.A. (1995) 'Sulfate incorporation into sedimentary carbonates', in. ACS Publications.
- Steadman, D.W. (2006) *Extinction and biogeography of tropical Pacific birds*. University of Chicago Press.
- Stichler, W. (1995) 'Interlaboratory comparison of new materials for carbon and oxygen isotope ratio measurements', *Reference and intercomparison materials for stable isotopes of light elements*, 825, pp. 67–74.
- Suarez, R.K. (1992) 'Hummingbird flight: Sustaining the highest mass-specific metabolic rates among vertebrates', *Experientia*, 48(6), pp. 565–570. doi:10.1007/BF01920240.
- Tambussi, C.P. *et al.* (2019) 'A stem anseriform from the early Palaeocene of Antarctica provides new key evidence in the early evolution of waterfowl', *Zoological Journal of the Linnean Society*, 186(3), pp. 673–700. doi:10.1093/zoolinnean/zly085.
- Taylor, W. *et al.* (2018) 'Early pastoral economies along the Ancient Silk Road: biomolecular evidence from the Alay Valley, Kyrgyzstan', *PloS one*, 13(10), p. e0205646.
- Theuerkauf, J. and Gula, R. (2018) 'Indirect evidence for body size reduction in a flightless island bird after human colonisation', *Journal of Ornithology*, 159(3), pp. 823–826.
- Tokita, M. (2003) 'The Skull Development of Parrots with Special Reference to the Emergence of a Morphologically Unique Cranio-Facial Hinge', *Zoological Science*, 20(6), pp. 749–758. doi:10.2108/zsj.20.749.
- Tokita, M. (2004) 'Morphogenesis of parrot jaw muscles: Understanding the development of an evolutionary novelty', *Journal of Morphology*, 259(1), pp. 69–81. doi:10.1002/jmor.10172.
- Tokita, M., Kiyoshi, T. and Armstrong, K.N. (2007) 'Evolution of craniofacial novelty in parrots through developmental modularity and heterochrony: Evolution of parrot craniofacial novelty', *Evolution & Development*, 9(6), pp. 590–601. doi:10.1111/j.1525-142X.2007.00199.x.

- Trust, B.A. and Fry, B. (1992) 'Stable sulphur isotopes in plants: a review', *Plant, Cell & Environment*, 15(9), pp. 1105–1110.
- Urano, Y. *et al.* (2018) 'How does the curvature of the upper beak bone reflect the overlying rhinotheca morphology?', *Journal of Morphology*, 279(5), pp. 636–647. doi:10.1002/jmor.20799.
- Urey, H.C. (1947) 'The thermodynamic properties of isotopic substances', *Journal of the Chemical Society (Resumed)*, pp. 562–581.
- Van Wassenbergh, S. and Baeckens, S. (2019) 'Digest: Evolution of shape and leverage of bird beaks reflects feeding ecology, but not as strongly as expected\*', *Evolution*, 73(3), pp. 621–622. doi:10.1111/evo.13686.
- Wada, E. (1995) 'Biodiversity of stable isotope ratios', *Stable isotopes in the biosphere* [Preprint].
- Wadsworth, C. and Buckley, M. (2014) 'Proteome degradation in fossils: investigating the longevity of protein survival in ancient bone', *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 28(6), pp. 605–615.
- Wang, M. *et al.* (2016) 'Sharing and community curation of mass spectrometry data with Global Natural Products Social Molecular Networking', *Nature Biotechnology*, 34(8), pp. 828–837. doi:10.1038/nbt.3597.
- Welker, F. *et al.* (2015) 'Ancient proteins resolve the evolutionary history of Darwin's South American ungulates', *Nature*, 522(7554), pp. 81–84.
- Welker, F. (2017) *The palaeoproteomic identification of pleistocene hominin skeletal remains*. PhD Thesis. Leiden University.
- Welker, F. (2018) 'Palaeoproteomics for human evolution studies', *Quaternary Science Reviews*, 190, pp. 137–147.
- Wilkin, S. *et al.* (2020) 'Dairy pastoralism sustained eastern Eurasian steppe populations for 5,000 years', *Nature ecology & evolution*, 4(3), pp. 346–355.
- Winkler, D.W., Billerman, S.M. and Lovette, I.J. (2020) 'Shrikes (Laniidae), version 1.0', *Birds of the World* [Preprint]. doi:10.2173/bow.laniid1.01.

- Worthy, T.H. (2000) 'The fossil megapodes (Aves: Megapodiidae) of Fiji with descriptions of a new genus and two new species', *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 30(4), pp. 337-364. doi:10.1080/03014223.2000.9517627.
- Worthy, T.H., Mitri, M., *et al.* (2016) 'Osteology Supports a Stem-Galliform Affinity for the Giant Extinct Flightless Bird *Sylviornis neocaledoniae* (Sylviornithidae, Galloanseres)', *PLOS ONE*. Edited by A.R. Evans, 11(3), p. e0150871. doi:10.1371/journal.pone.0150871.
- Worthy, T.H., Handley, W.D., *et al.* (2016) 'The extinct flightless mhirungs (Aves, Dromornithidae): cranial anatomy, a new species, and assessment of Oligo-Miocene lineage diversity', *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(3), p. e1031345. doi:10.1080/02724634.2015.1031345.
- Worthy, T.H. *et al.* (2017) 'The evolution of giant flightless birds and novel phylogenetic relationships for extinct fowl (Aves, Galloanseres)', *Royal Society Open Science*, 4(10), p. 170975. doi:10.1098/rsos.170975.
- Worthy, T.H. and Holdaway, R.N. (2002) *The lost world of the moa: prehistoric life of New Zealand*. Indiana University Press.
- Xu, Z. *et al.* (2018) 'Structure analysis of collagen fibril at atomic-level resolution and its implications for intra-fibrillar transport in bone biomineralization', *Physical Chemistry Chemical Physics*, 20(3), pp. 1513-1523.
- Yamada, Y. *et al.* (1980) 'The collagen gene: evidence for its evolutionary assembly by amplification of a DNA segment containing an exon of 54 bp', *Cell*, 22(3), pp. 887-892.
- Zazzo, A., Lécuyer, C. and Mariotti, A. (2004) 'Experimentally-controlled carbon and oxygen isotope exchange between bioapatites and water under inorganic and microbially-mediated conditions', *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 68(1), pp. 1-12.
- Zusi, R.L. (1984) 'A functional and evolutionary analysis of rynchokinesis in birds', *Smithsonian Contributions to Zoology*, (395), pp. 1-40. doi:10.5479/si.00810282.395.
- Zusi, R.L. (1993) 'Patterns of diversity in the avian skull. In. Hanken J, Hall B (Eds.), *The Skull. Patterns of structural and systematic diversity*. Vol. 2'. The University of Chicago Press, Chicago.

## TABLE DES FIGURES

Figure 1 : Carte de la Nouvelle-Calédonie représentant la Grande Terre, l'île des Pins et les îles Loyauté. ....	15
Figure 2 : Premiers spécimens de <i>Sylviornis neocaledoniae</i> décrits par F. Poplin (1980). (A) Un fragment de fémur, n° 1979-109 (paratype) ; (B) la région distale d'un tibia, n°1979-110 (paratype) et (C) une première phalange de la patte respectivement, n°1976-241 (holotype). Photographie d'après Poplin (1980, p1). ....	19
Figure 3 : Première représentation de <i>S. neocaledoniae</i> avec un homme Lapita, à partir de la description du « Du ». Peinture d'André Duivon à la gouache, 1984.....	20
Figure 4 : Carte représentant les différents sites fossilifères de l'Holocène en Nouvelle-Calédonie (en bleu). Localisation des différents puits fossilifères dans la baie de Kanumera sur l'Île des Pins. D'après Balouet (1984) .....	21
Figure 5 : Schéma de la position des puits fossilifères. D'après Poplin & Mourer-Chauviré(1985). .....	22
Figure 6 : Photographie lors de la réception du Père J. M. Dubois (à droite) à l'Académie des Sciences d'Outre-Mer (date inconnue), avec C. Mourer-Chauviré (au centre) et F. Poplin (à gauche).....	23
Figure 7 : Carte représentant les différents sites fossilifères de l'Holocène en Nouvelle-Calédonie (en bleu). Localisation des différentes grottes fossilifères de Pindaï, sur la Grande Terre. D'après Balouet (1984).....	24
Figure 8 : Jean-Christophe Balouet lors d'une de ces missions de terrain en Nouvelle-Calédonie dans les années 1980 (date exacte inconnue). ....	25
Figure 9 : Carte représentant les différents sites fossilifères de l'Holocène en Nouvelle-Calédonie (en bleu). Localisation des différentes grottes fossilifères de Gilles, sur la Grande Terre. D'après Balouet (1984).....	27
Figure 10 : Représentation de la création de tumulus par <i>S. neocaledoniae</i> . D'après le mystère des tumulus Mourer-Chauviré & Poplin (1986) ; artiste inconnu. ....	31

Figure 11 : Dessins (A, C) et photographies (B, C) du rostre et du crâne de <i>S. neocaledoniae</i> retrouvées lors des fouilles de Pindai réalisées par J-C Balouet. (A, B) rostre en vue latérale, (C) crâne en vue de trois/quart (haut) et sub-latérale (bas), D crâne en vue latérale. Echelle : 1cm. Photographies tirées de Mourer-Chauviré & Balouet (2005). .....	32
Figure 12 : Reconstitution du squelette de <i>S. neocaledoniae</i> par J-C Balouet avec une échelle de 1/5. D'après Balouet (1984). .....	33
Figure 13 : Reconstitution en trois dimensions du squelette de <i>S. neocaledoniae</i> . © Saint Thomas Production.....	34
Figure 14 : Reconstitution en trois dimensions du crâne de <i>S. neocaledoniae</i> , à partir d'éléments crâniens de différents individus redimensionnés informatiquement. ....	38
Figure 15 : Reconstitution en trois dimensions du crâne de <i>S. neocaledoniae</i> (avec la mandibule partagée par T. Worthy). (A) vue rostrale, (B) vue caudale, (C) vue ventrale, (D) vue dorsale, et (E) vue de trois/quart. ....	39
Figure 16 : Photographie de l'impression test du crâne par la technique d'impression par couches successives, réalisée en collaboration avec la plateforme 3D. Fabric of Advanced Biology. ....	40
Figure 17 : Dessin du crâne d'un <i>Ara macao</i> montrant leur charnière crânio-rostrale non recouverte par de l'os. (A) vue latérale, (B) vue dorsale. ....	41
Figure 18 : Dessin du crâne de <i>S. neocaledoniae</i> montrant l'articulation crânio-rostrale (A) vue latérale, (B) zoom de la vue dorsale. ....	42
Figure 19 : Vue frontale la surface de la charnière crânio-rostrale du crâne (A) et du rostre (B) de <i>S. neocaledoniae</i> . (C) vue dorsale de la charnière crânio-rostrale. Les flèches montrent les surfaces articulaires avec le lacrymal (flèche épaisse) et le quadratojugal (flèche fine). Echelle : 1 cm. Photographies ((A, B) sont tiré de Mourer-Chauviré & Balouet (2005). ....	43
Figure 20 : Les différents type de kinésie crânienne chez les oiseaux. D'après Zusi 1984. ....	44
Figure 21 : Interprétation schématique de l'articulation crânio-rostrale de <i>S. neocaledoniae</i> en vue dorsale. Les barres grisées indiquent les attaches des ligaments, la zone ombrée foncée indique la position d'une cavité synoviale, et la zone grisée clair montre la capsule articulaire. ....	45

Figure 22: Interprétation des branches du nerf trigéminal basée sur le rostre de <i>S. neocaledoniae</i> . Vue latérale. ....	46
Figure 23 : Interprétation des insertions musculaires de <i>S. neocaledoniae</i> . Abréviations : M, muscle ; add, adductor ; met, mandibulae ; ext, externus. La surface orange foncé indique la présence des insertions musculaires visible ; la surface orange clair indique la présence d’une insertion musculaire hypothétique ; la surface bleue indique l’insertion d’une aponévrose. Vue latérale. ....	48
Figure 24 : Les doubles crêtes tomiales du rostre de (A) <i>O. hoazin</i> (rhamphothèque) et de (B) <i>S. neocaledoniae</i> (os). Les flèches indiquent les doubles crêtes tomiales. Vue ventrale du rostre (A, B). Les photographies sont tirées de Korzun et al. (2003) (A) et Mourer-Chauviré et Balouet (2005) (B). La photographie Echelle : 1cm. ....	50
Figure 25 : (A) Photographie de Francis Hannecart d’un rostre et d’une partie proximale d’une mandibule de <i>S. neocaledoniae</i> (collection privée). (B) Dessin d’un crâne de <i>S. neocaledoniae</i> . Le trait rouge représente la morphologie possible de la rhamphothèque et de la gnathothèque. Vue latérale (A, B). Echelle : 1cm. ....	51
Figure 26 : Dessin de différentes protubérances osseuses chez les Galliformes. (A) <i>Macrocephalon maleo</i> , (B) <i>Mitu mitu</i> , (C) <i>Pauxi pauxi</i> . Vue latérale (A-C). ....	51
Figure 27 : Interprétation de la morphologie de la crête en étoile de <i>S. neocaledoniae</i> . (A) Reconstitution de la tête de <i>S. neocaledoniae</i> . (B) Interprétation de la morphologie interne de la crête en forme d’étoile (coupe transversale). ....	52
Figure 28 : Relation allométrique entre la masse corporelle et le volume endocrânien chez l’ensemble des oiseaux. Les carrés indiquent les individus de petites tailles (inférieures à 25,4g), les ronds montrent les individus de tailles moyennes (compris entre 25,4g et 8,570 kg) et les triangles présentent les individus de grandes tailles (supérieures à 8,570 kg). Les trois régressions linéaires sont en rouge. Les losanges rouges présentent les deux points de ruptures, soit les masses corporelles limites entre les gammes de tailles, avec leurs incertitudes associées. ....	54
Figure 29 : Coupe longitudinale d’un tibia montrant la structure interne d’un os long.....	115
Figure 30 : Schéma simplifié du cycle de l’eau. D’après Sharp (2017) et Angst (2014). ....	120

Figure 31 : Schéma simplifié d'une partie du cycle du carbone actuel et $\delta^{13}\text{C}$ . D'après O'Leary (1988), Peterson et Fry (1987), et Nadelhoffer et Fry (1988). .....	126
Figure 32 : Variations des $\delta^{13}\text{C}$ des plantes en $\text{C}_3$ et en $\text{C}_4$ . D'après Hoefs (2018).....	128
Figure 33 : Schéma simplifié des fractionnements isotopiques moyens entre l'os et l'alimentation pour les différents niveaux trophiques. D'après Angst (2014).....	131
Figure 34 : Enrichissement en isotopes lourds de l'azote selon le niveau trophique. ....	133
Figure 35 : $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$ pour les plantes et les animaux. ....	138
Figure 36 : Valeurs des isotopes de l'azote $\delta^{15}\text{N}$ (‰, AIR) et du carbone $\delta^{13}\text{C}$ (‰, V-PDB) du collagène osseux de <i>S. neocaledoniae</i> et sa faune associée. ....	139
Figure 37 : Valeurs des isotopes du soufre $\delta^{34}\text{S}$ (‰, V-CDT) du collagène osseux de <i>S. neocaledoniae</i> et de sa faune associée. ....	141
Figure 38 : Arbre phylogénétique simplifié plaçant la famille des Sylviornithidae. D'après l'analyse bayésienne de Worthy et al., 2017.....	144
Figure 39 : Représentation 3D du collagène de type I avant pliage. Les deux chaînes alpha 1 sont représentées en rose et bleu, et la chaîne alpha 2 en vert. Les télopeptides N-terminal sont guidés par le peptide de signal en avant pour entrer dans le RER et plier la protéine en une triple hélice. Les télopeptides du terminal C sont plus enfouies à l'intérieur de la structure. Ici, le COL1 est d' <i>Homo sapiens</i> et la structure cristalline obtenue en utilisant la diffraction des rayons X avec une résolution de 2,20 Å (code PDB 5K31 Sharma et al., 2017).....	146
Figure 40 : Séquence d'acides aminés traduite de COL1A1 de <i>Bos taurus</i> , montrant les différents composants peptidiques. Le peptide du signal (positions 1-22) est surligné en bleu, les télopeptides N-ter et C-ter sont surlignés en vert et correspondent aux positions 23-161 et 1218-1463, respectivement, et la protéine mature est figurée en jaune (positions 162-1217).....	148
Figure 41 : Représentation schématique de la biosynthèse du collagène. Les différentes étapes du protocollagène aux fibres sont décrites. Figure tirée de Shoulders et Raines, 2009.....	149
Figure 42 : Spectre FT-IR d'un échantillon de <i>S. neocaledoniae</i> provenant de Gilles. Les bandes utilisées pour l'estimation de la préservation de la phase organique sont la bande amide I et	



des bandes phosphate  $\nu_3$  ( $\text{PO}_4$ ). L'aire sous la courbe servant au calcul est figurée en rouge. Les bandes  $\nu_4$  ( $\text{PO}_4$ ), amide II et  $\text{CO}_3$  correspondent respectivement à une autre bande des phosphates, à la matière organique de l'os et aux carbonates de la phase minérale (Dauphin, 1993).....151

Figure 43 : Principe général des analyses réalisées. La première étape consiste en un pré-screening des échantillons à l'aide d'un spectromètre infra-rouge à transformée de Fourier (ATR FT-IR). En fonction de la préservation de leur phase organique, ils sont préparés pour les analyses protéomiques (étape 2). Une fois les protéines extraites, les échantillons sont analysés par chromatographie liquide ultra-haute performance couplée à la spectrométrie de masse en tandem (UHPLC-ESI MS/MS, étape 3). Les spectres ainsi obtenus sont comparés aux bases de données protéiques disponibles et les variations de séquences d'acides aminés permettent la distinction spécifique des restes archéologiques d'après Lesur & Le Meillour, 2019. .... 153

Figure 44 : Profilage protéomique ascendant des extraits de protéines de l'échantillonnage. Graphique de score du : PCA (A), PCA normalisé (B) PLS-DA (C, D) et s-PLS-DA (E, F) réalisé à partir des données LC-MS.....157

## TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Détermination radiocarbone de l'âge de <i>S. neocaledoniae</i> , à Pindai, en Nouvelle-Calédonie. <sup>1</sup> (Etersson et al., 2010) ; <sup>2</sup> (Balouet, 1984; Balouet et Olson, 1989). .....	26
Tableau 2 : Informations pour chaque segment de régression. ....	55
Tableau 3 : Valeurs standard internes utilisés dans cette thèse. D'après l'IAEA.....	114
Tableau 4 : Spécimens échantillonnés pour les analyses isotopiques de l'oxygène, du carbone, de l'azote et du soufre.....	118
Tableau 5 : Valeurs isotopiques de l'oxygène et du carbone de l'apatite de l'os pour <i>S. neocaledoniae</i> et sa faune associée. Abréviations : p, phosphate ; c, carbonate ; PDB et SMOW, voir Partie 3A3.....	135
Tableau 6 : Valeurs isotopiques du carbone, de l'azote et du soufre du collagène osseux ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{coll}}$ , $\delta^{15}\text{N}_{\text{coll}}$ , $\delta^{34}\text{S}_{\text{coll}}$ ) de <i>S. neocaledoniae</i> et sa faune associée. Les valeurs sont exprimées en ‰ sous le format "valeur $\pm$ écart type". .....	136
Tableau 7 : Liste des espèces séparées par composante pour la s-PLS-DA.....	158

## ANNEXES

### ANNEXE 1 – CHIMIE D'ANALYSE EN ISOTOPIE

Afin de pouvoir isoler les groupements chimiques qui nous intéressent pour nos analyses (groupement phosphate de l'apatite des os et des dents) ou de supprimer les potentiels éléments contaminants ou carbonates secondaires dus à la diagenèse, différents prétraitements chimiques sont nécessaires avant de pouvoir analyser nos échantillons au spectromètre de masse.

#### Prétraitement des carbonates

L'analyse des groupements carbonates des os ou des dents nécessite un prétraitement. Il a pour but d'une part d'enlever la matière organique résiduelle qui pourrait être présente, mais aussi de supprimer les carbonates secondaires qui ont pu se former pendant ou après la fossilisation. Suivant le protocole proposé par Koch et al. (1997), après broyage de l'échantillon en une poudre fine, environ 10 mg de poudre sont mis à réagir avec du NaOCl dilué à 2% afin d'oxyder la matière organique. Après trois rinçages à l'eau distillée, les carbonates secondaires sont éliminés par une attaque à l'acide acétique 1 M. Après trois nouveaux rinçages à l'eau distillée, les échantillons sont séchés à l'étuve à 50°C pendant 12h et conservés dans des piluliers (Figure 55)

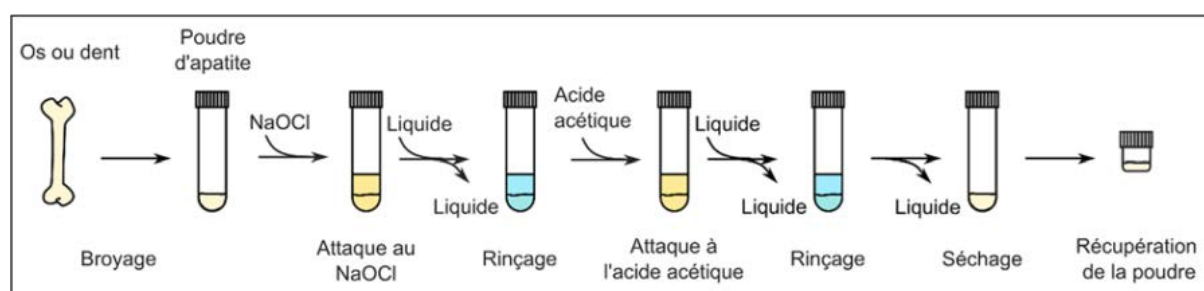


Figure S1 – Schéma des différentes étapes du prétraitement des carbonates.

#### Chimie des phosphates

Afin de pouvoir analyser le rapport isotopique de l'oxygène du radical phosphate ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) de l'hydroxyapatite des os et des dents, celui-ci doit être isolé et finalement précipité sous la forme de phosphate d'argent  $\text{Ag}_3\text{PO}_4$  grâce à une chimie par voie humide. Afin d'isoler les ions  $\text{PO}_4^{3-}$ , l'échantillon est broyé finement, puis dissous à l'acide fluorhydrique afin de mettre en solution l'ensemble des ions incluant les ions phosphates. Après neutralisation avec du KOH

2M, ces ions seront complexés sur une résine échangeuse d'ions fortement anionique, suivant le protocole proposé par Crowson et al. (1991) et légèrement modifié par Lécuyer et al. (1993).

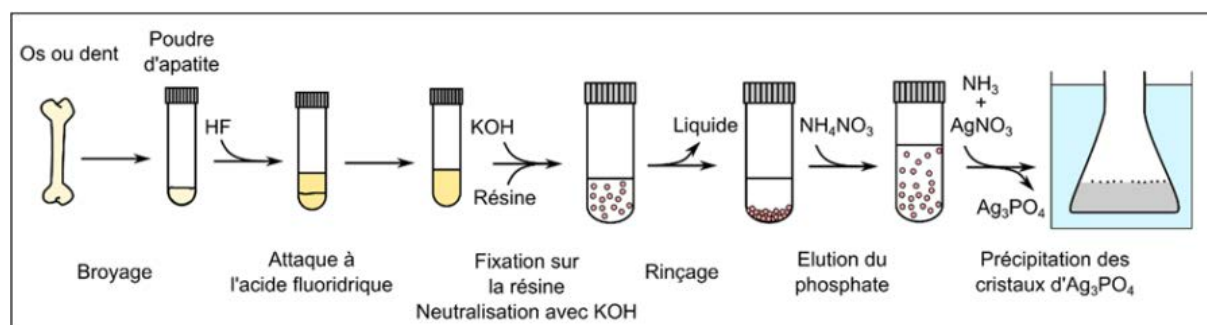


Figure S2 – Schéma des différentes étapes de la chimie des phosphates.

Une fois les ions phosphates complexés à la résine, ils seront élués avec du nitrate d'ammonium puis précipités sous la forme de cristaux de phosphate d'argent ( $\text{Ag}_3\text{PO}_4$ ) par ajout de nitrate d'argent ammoniacal dans un bain thermostaté réglé à une température d'environ  $70^\circ\text{C}$ . Après filtration et lavage à l'eau déionisée deux fois, ces cristaux sont séchés à  $50^\circ\text{C}$  afin d'être pesés et analysés au spectromètre de masse.

## ANNEXE 2 – TECHNIQUES D'ANALYSE EN ISOTOPIE

### Technique d'analyse des phosphates d'apatite osseuse

Les données isotopiques de l'oxygène ont été obtenues à l'aide d'une technique de flux continu de pyrolyse à haute température développée par Lécuyer et al., 2007, Fourel et al., 2011. Pour chaque échantillon, cinq aliquotes de 400 à 500 µg de phosphate d'argent ont été mélangées à 500 µg de carbone chargé dans des capsules de qualité isotope en feuille d'argent de 3, 5 × 5 mm (Eurovector™). La pyrolyse a été effectuée à 1450 ° C à l'aide d'un analyseur élémentaire PYROcube™ (Elementar GmbH-Allemagne) interfacé en mode flux continu avec un spectromètre de masse à rapport isotopique Isoprime™ (Elementar UK Ltd UK). Les mesures ont été effectuées avec du gaz CO séparé par la technologie de purge et de piégeage au sein du système PYROcube™ au Laboratoire de Géologie de Lyon et au Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés, tous deux hébergés par l'Université Claude Bernard Lyon1. L'unité officielle pour les rapports isotopiques est l'Urey (Ur), bien que l'unité couramment utilisée soit le permil (‰, 1‰ = 1 mUr). Pour des raisons pratiques, les données sont rapportées sous la forme de valeurs de δ<sup>18</sup>O par rapport à V-SMOW en unités ‰.

La dérive des compositions isotopiques de l'oxygène a été corrigée pour tenir compte des variations instrumentales. Les résultats ont été calibrés par rapport à des échantillons de phosphate d'argent de valeurs connues de δ<sup>18</sup>O précipités à partir de l'étalon NBS120c pour lequel la valeur de δ<sup>18</sup>O a été fixée à 21,7‰ (V-SMOW) (Lécuyer et al., 1993, Chenery et al., 2010, Halas et al., 2011), ainsi qu'avec NBS127 (sulfate de baryum) ayant une valeur certifiée de 9,3‰ (V-SMOW) (Hut, 1987). Les étalons NBS120c ont été convertis en phosphate d'argent avec les échantillons de chaque lot chimique et considérés comme des « étalons internes ». Ils ont des valeurs de δ<sup>18</sup>O allant de 21,4‰ à 22,2‰ avec une valeur moyenne de 21,76 ± 0,25‰ (n = 12). L'incertitude analytique des échantillons est toujours inférieure à 0,3‰ (2σ).

### Technique d'analyse des carbonates d'apatite osseuse

Les compositions isotopiques en carbone du groupe carbonate de l'os de *S. neocaledoniae* et sa faune associée ont été mesurées à l'aide d'un système isoFLOW™ connecté en ligne en mode d'écoulement continu à un spectromètre de masse precisION™ (Elementar UK Ltd Cheadle, Royaume-Uni). Pour chaque échantillon, trois aliquotes de 2 mg de poudre d'os ont été chargées dans des flacons de verre de soude Exetainer® de 3,7 ml, à fond rond avec

bouchons Exetainer® (LABCO UK Ltd), et ont été traitées avec de l'acide phosphorique anhydre. La réaction s'est produite à 90 °C dans un plateau à échantillons à température régulée. Le gaz CO<sub>2</sub> généré lors de la digestion acide de l'échantillon de carbonate a été séparé par un dispositif UltiTRAP™, puis transféré au spectromètre de masse via l'interface centrION™. Le gaz de CO<sub>2</sub> étalonné a été utilisé comme gaz de surveillance. La reproductibilité typique est de 0,05 pour les mesures δ<sup>13</sup>C.

Le facteur de fractionnement acide α (carbonate de CO<sub>2</sub>-émail) de 1,00773 déterminé pour la roche de référence de phosphate NBS120c a été choisi (Passey, Cerling and Levin, 2007). Les matériaux étalonnés utilisés étaient le marbre de Carrara (δ<sup>13</sup>C = +2,03 V-PDB (Fourrel *et al.*, 2015)), le NBS18 (δ<sup>13</sup>C = 5,01 V-PDB, (Friedman, O'NEIL and Cebula, 1982; Hut, 1987; Stichler, 1995; Coplen *et al.*, 2006)) et le NBS120c (δ<sup>13</sup>C = 6,27 V-PDB (Passey, Cerling and Levin, 2007)).

### **Technique d'analyse du carbone, de l'azote et du soufre de collagène osseux**

Le carbone, l'azote et, lorsque suffisamment de collagène a été obtenu, les compositions isotopiques du soufre du collagène (δ<sup>13</sup>C<sub>coll</sub>, δ<sup>15</sup>N<sub>coll</sub> et δ<sup>34</sup>S<sub>coll</sub> respectivement) ont été déterminées à l'aide d'un analyseur élémentaire (EA) varioPYRO cube™ à l'aide de la méthode « Purge and Trap » technologie connectée en ligne en mode flux continu à un spectromètre de masse IsoPrime100™ (Elementar UK Ltd Cheadle, Royaume-Uni) équipé d'un système diluer™. Dans le cas de l'analyse des isotopes du carbone et de l'azote, pour chaque échantillon, trois aliquotes de 0,4 à 0,5 mg de collagène lyophilisé ont été chargées dans des capsules isotopiques en feuille d'étain de 3,5 x 5 mm (Eurovector, Pavia, Italie).

Dans le cas des mesures des isotopes du soufre, pour chaque échantillon, trois aliquotes de 4 à 5 mg de collagène lyophilisé ont été chargées avec la même quantité d'oxyde de tungstène (Elementar GmbH, Langensfeld, Allemagne) dans des capsules isotopiques de 5 x 9 mm (Eurovector, Pavia, Italie).

Lors de l'analyse des échantillons, le dioxyde de carbone a été dilué avant d'entrer dans le spectromètre de masse. Les compositions isotopiques du carbone, de l'azote et du soufre ont été étalonnées en fonction des normes internationales. La précision analytique typique (2σ) est inférieure à 0,1, 0,2 et 0,5 pour les mesures des isotopes du carbone, de l'azote et du soufre, respectivement.

Les concentrations de carbone et d'azote, exprimées en poids en %, ont été mesurées à l'aide des traces obtenues avec le détecteur de conductivité thermique (TCD) de l'analyseur élémentaire selon la procédure décrite par Fourel et al. (2014). Lorsqu'il s'agit de mesures multi-isotopes où certaines espèces de gaz sont diluées, le CO<sub>2</sub> dans cette étude, les traces de TCD sont la meilleure option pour calculer la concentration car elles mesurent les espèces de gaz non diluées. Compte tenu de la faible concentration en S de nos échantillons, des matériaux étalonnés en S ont été soumis à chaque lot d'analyses isotopiques générant une ligne d'étalonnage TCD pour chaque lot. Les matériaux étalonnés S utilisés étaient le poly(1,4-phényl'éther-sulfone) B2203, (S % = 13,85 ± 0,16 Certificat de microanalyse élémentaire BN/132358), la gélatine B2215 (S % = 0,51 ± 0,03 Certificat de microanalyse élémentaire 308034) et la farine de blé B2157 (S % = 0,092 ± 0,006 Certificat de microanalyse élémentaire 354738). La répétabilité des concentrations de S de nos échantillons était supérieure à 0,01 %.

## ANNEXE 3 – MATERIEL ETUDIE EN PALEOPROTEOMIQUE

Tableau S1 : Liste des espèces prélevées pour les analyses paléoprotéomiques

Ordre	Famille	Taxon	Nom commun	Âge	Localité	Institution
Galliformes	Sylviornithidae	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	Sylviornis	~3000 BP	Gilles	MNHN_Paléontologie
Galliformes	Sylviornithidae	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	Sylviornis	~3000 BP	Gilles	MNHN_Paléontologie
Galliformes	Sylviornithidae	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	Sylviornis	5590 - 2790 calBP	Pindaï	MNHN_Paléontologie
Galliformes	Sylviornithidae	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	Sylviornis	5590 - 2790 calBP	Pindaï	MNHN_Paléontologie
Galliformes	Sylviornithidae	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	Sylviornis	5590 - 2790 calBP	Pindaï	MNHN_Paléontologie
Galliformes	Sylviornithidae	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	Sylviornis	3750 BP	Kanumera	MNHN_Paléontologie
Galliformes	Sylviornithidae	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	Sylviornis	3750 BP	Kanumera	MNHN_Paléontologie
Galliformes	Sylviornithidae	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	Sylviornis	~3000 BP	Compin	MNHN_Paléontologie
Galliformes	Sylviornithidae	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	Sylviornis	~3000 BP	Compin	MNHN_Paléontologie
Ansériformes	Anhimidae	<i>Chauna sp.</i>	Kamichi	Actuel	Parc de la Tête d'Or, Lyon	Musée des Confluences
Galliformes	Cracidae	<i>Crax alector</i>	Hocco alector	Actuel	Parc de la Tête d'Or, Lyon	Musée des Confluences
Galliformes	Odontophoridae	<i>Callipepla californica</i>	Colin de Californie	Actuel	Villard-les-Dombes	UCBL



Musophagiphormes	Musophagidae	<i>Tauraco schalowi</i>	Tauraco de Schalow	Actuel	Villard-les-Dombes	UCBL
Galliformes	Phasianidae	<i>Phasianus versicolor</i>	Faisan versicolor	Actuel	Villard-les-Dombes	UCBL
Ansériformes	Anatidae	<i>Tadorna tadorna</i>	Tardone de Belon	Actuel	Villard-les-Dombes	UCBL
Ansériformes	Anatidae	<i>Dendrocygna javanica</i>	Dendrocygne siffleur	Actuel	Villard-les-Dombes	UCBL
Ansériformes	Anatidae	<i>Cereopsis novaehollandiae</i>	Céréopse cendré	Actuel	Villard-les-Dombes	UCBL
Ansériformes	Anatidae	<i>Cygnus olor</i>	Cygne tuberculé	Actuel	Jonage	UCBL
Ansériformes	Anatidae	<i>Aythya ferina</i>	Fuligule milouin	Actuel	Zoological Garden, Budapest	UCBL
Galliformes	Phasianidae	<i>Tetrao tetrix</i>	Tétras lyre	Actuel	?	UCBL
Galliformes	Cracidae	<i>Penelope pileata</i>	Pénélope à poitrine rousse	Actuel	Zoo de Lille	UCBL
Galliformes	Phasianidae	<i>Lagopus muta</i>	Lagopède alpin	Actuel	Oisans (Htes Alpes)	UCBL
Galliformes	Numididae	<i>Numida meleagris</i>	Pintade de Numidie	Actuel	?	UCBL
Galliformes	Phasianidae	<i>Meleagris gallopavo</i>	Dindon sauvage	Actuel	?	UCBL
Casuariiformes	Casuariidae	<i>Casuaris casuaris</i>	Casoar à casque	Actuel	?	MNHN_Anatomie comparée
Rheiformes	Rheidae	<i>Rhea americana</i>	Nandou d'Amérique	Actuel	?	MNHN_Anatomie comparée
Opisthocomiformes	Opisthocomidae	<i>Opisthocomus hoazin</i>	Hoazin huppé	Actuel	?	MNHN_Anatomie comparée

Tinamiformes	Tinamidae	<i>Crypturellus cinereus</i>	Tinamou cendré	Actuel	?	MNHN_Anatomie comparée
Galliformes	Megapodiidae	<i>Megapodius cumingi</i>	Mégapode des Philippines	Actuel	?	MNHN_Anatomie comparée
Ansériformes	Anseranatidae	<i>Anseranas semipalmata</i>	Canaroié semipalmée	Actuel	?	MNHN_Anatomie comparée
Galliformes	Numididae	<i>Numida meleagris</i>	Pintade de Numidie	Actuel	?	MNHN_Anatomie comparée
Galliformes	Megapodiidae	<i>Alectura lathamii</i>	Talégalle de Latham	Actuel	?	MNHN_Anatomie comparée
Galliformes	Cracidae	<i>Crax alector</i>	Hocco alector	Actuel	?	MNHN_Anatomie comparée
Ansériformes	Anhimidae	<i>Chauna chavaria</i>	Kamichi chavaria	Actuel	?	MNHN_Anatomie comparée
Struthioniformes	Struthionidae	<i>Struthio camelus</i>	Autruche	Actuel	?	UCBL
Galliformes	Sylviornithidae	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	Sylviornis	5590 - 2790 calBP	Pindaï	MNHN_Paléontologie
Galliformes	Sylviornithidae	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	Sylviornis	~3000 BP	Gilles	MNHN_Paléontologie
Galliformes	Sylviornithidae	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	Sylviornis	~3000 BP	Gilles	MNHN_Paléontologie
Galliformes	Sylviornithidae	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	Sylviornis	3750 BP	Kanumera	MNHN_Paléontologie
Galliformes	Sylviornithidae	<i>Sylviornis neocaledoniae</i>	Sylviornis	3750 BP	Kanumera	MNHN_Paléontologie
Crocodylia	Crocodylidae	<i>Mekosuchus inexpectatus</i>	-	5590 - 2790 calBP	Pindaï	MNHN_Paléontologie

## ANNEXE 4 – CARACTERISATION DES PROTEINES PAR SPECTROMETRIE DE MASSE

La caractérisation des protéomes anciens des os est généralement évaluée à l'aide de la spectrométrie de masse (SM) afin de récupérer l'information taxonomique par l'identification de la séquence protéique (Cappellini, Collins and Gilbert, 2014). Essentiellement, la spectrométrie de masse repose sur l'ionisation et l'analyse en phase gazeuse des molécules composant un échantillon. Il génère le spectre de masse des composés analysés, fournissant une mesure des rapports de masse sur charge ( $m/z$ ) des molécules ionisées. Certains instruments fournissent également le spectre de fragmentation des ions d'intérêt par spectrométrie de masse en tandem (MS/MS). Différentes approches de SM sont utilisées en protéomique (pour un examen des méthodes de SM utilisées en paléoprotéomique, voir [Cleland, Schroeter and Schweitzer, 2015](#)). La protéomique la plus couramment utilisée est la protéomique ascendante, basée sur l'hydrolyse protéique en peptides (par des traitements enzymatiques ou chimiques), avant les analyses SEPS (Gundry *et al.*, 2010). Récemment, la protéomique de haut en bas, dédiée à l'analyse des protéines intactes, est apparue comme une méthode puissante pour caractériser les protéoformes (Kelleher, 2004; Fornelli *et al.*, 2018). Une approche intermédiaire, la protéomique intermédiaire, consiste à utiliser des enzymes spécifiques qui génèrent de grands peptides (Schroeter *et al.*, 2016; Lanigan *et al.*, 2020). En outre, différents processus d'ionisation sont utilisés. La désorption/ionisation laser assistée par matrice (MALDI) (Kaufmann, 1995) est couramment utilisée pour l'identification des peptides car elle fournit des mesures  $m/z$  des peptides générés par hydrolyse. En outre, l'ionisation par électro-pulvérisation (ESI) est souvent couplée à la chromatographie liquide (LC) sur des instruments à haute résolution pour générer des analyses LC-MS/MS dépendantes des données. De telles expériences réalisées sur des digesteurs de protéines fournissent des mesures  $m/z$  des peptides détectés ainsi que des spectres MS/MS des ions les plus intenses, qui constituent une signature de leurs séquences. En archéologie, le développement de ZooMS, qui signifie Zooarchaeology par Mass Spectrometry (Buckley, 2018), est basé sur une identification rapide et peu coûteuse des peptides COL1 à l'aide de l'empreinte peptidique par MALDI, tandis que le terme paléoprotéomique désigne les analyses basées sur LC-MS/MS. Les deux approches différentes, utilisées en archéologie depuis environ une décennie, ont vu de nombreux développements et des lignes directrices sont maintenant proposées pour la production et la normalisation des données. (Hendy *et al.*, 2018; Pálsdóttir *et al.*, 2019; Brown *et al.*, 2021)

Des applications de la paléoprotéomique ont été signalées pour une grande variété de matériaux et de questions (identification des espèces (Buckley *et al.*, 2010), caractérisation des résidus (Heaton *et al.*, 1986; Gerlach *et al.*, 1996), etc.) décrits dans de nombreuses études portant sur des sites archéologiques. La survie et les altérations diagenétiques subies par les protéines ont été discutées (van Dongen, 1998; Collins *et al.*, 2002; Buckley *et al.*, 2008; Dobberstein *et al.*, 2009; Wadsworth and Buckley, 2014; Ramsøe *et al.*, 2020), la miniaturisation des échantillons (van Doorn, Hollund and Collins, 2011; McGrath *et al.*, 2019; Martisius *et al.*, 2020) tant que les développements méthodologiques et les protocoles d'extraction ont été testés (Garnier *et al.*, 2009; Hendy *et al.*, 2016; Schroeter *et al.*, 2016; Naihui *et al.*, 2021). Les applications sur le collagène de type I sont nombreuses et vont de l'identification spécifique des restes humains<sup>189</sup>, des relations phylogénétiques des espèces existantes et éteintes (Welker *et al.*, 2015; Schroeter *et al.*, 2017; Presslee *et al.*, 2019) aux connaissances sur les stratégies de subsistance passées et les interactions homme-animaux (Richter *et al.*, 2011; Price *et al.*, 2013; Prendergast *et al.*, 2017; Taylor *et al.*, 2018; Wilkin *et al.*, 2020). Quoiqu'il en soit, d'excellentes évaluations approfondies ont été proposées par J. Hendy (2021) et F. Welker (Azémard *et al.*, 2021) qui décrivent en détail l'ensemble des applications de la méthode.

## ANNEXE 5 – EXTRACTION DES PROTEINES ET ANALYSE PAR SPECTROMETRIE DE MASSE

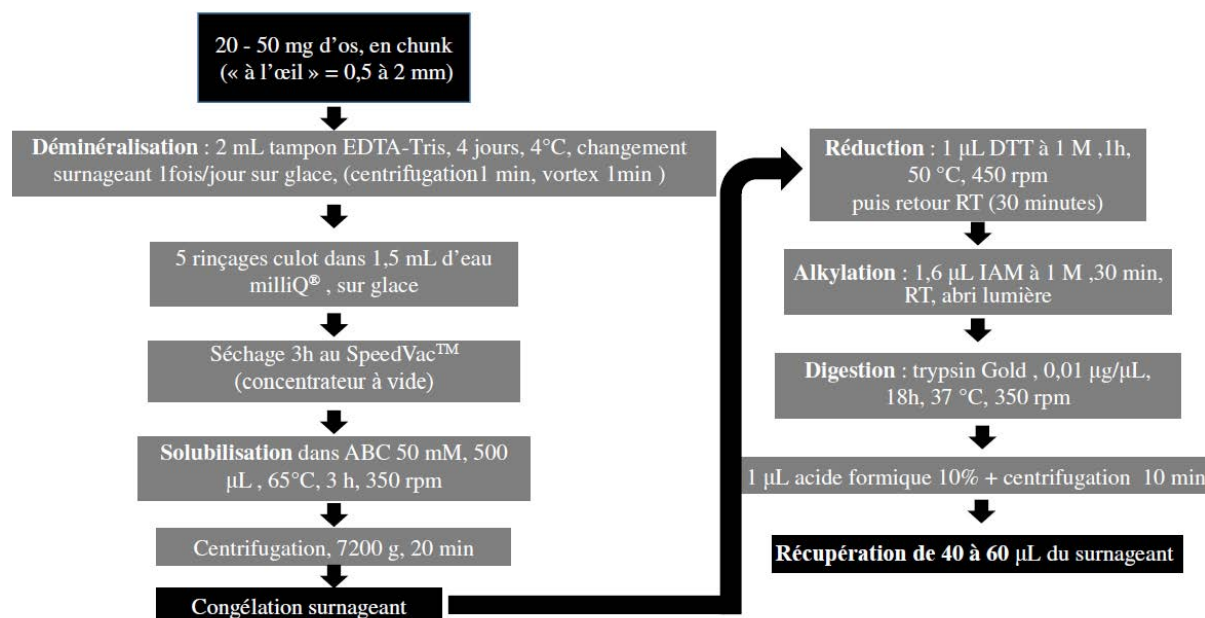
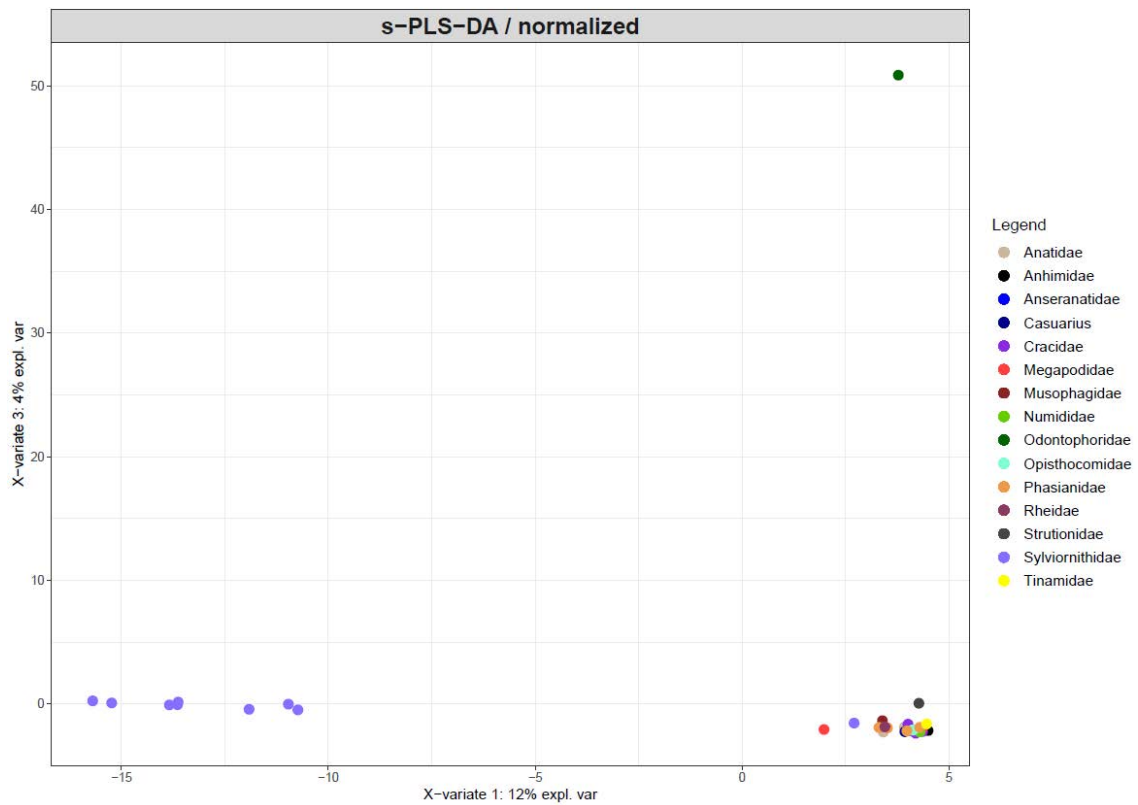
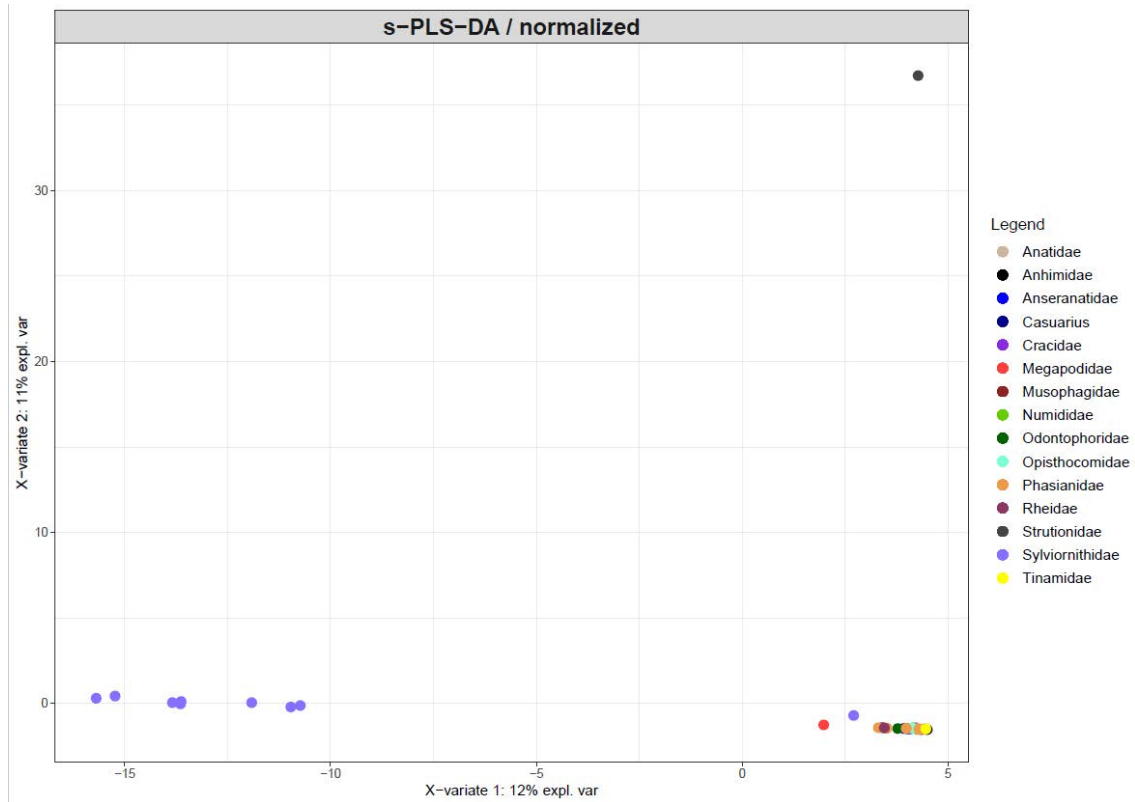


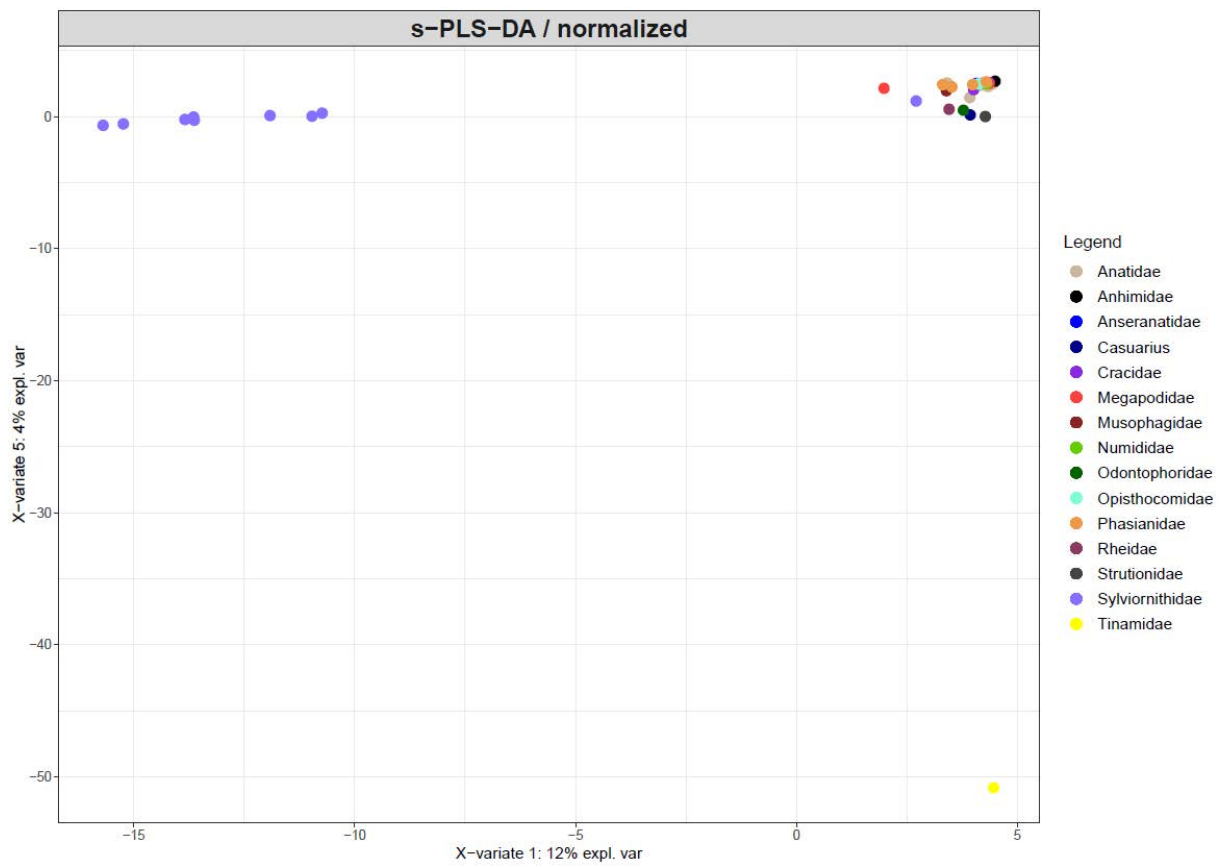
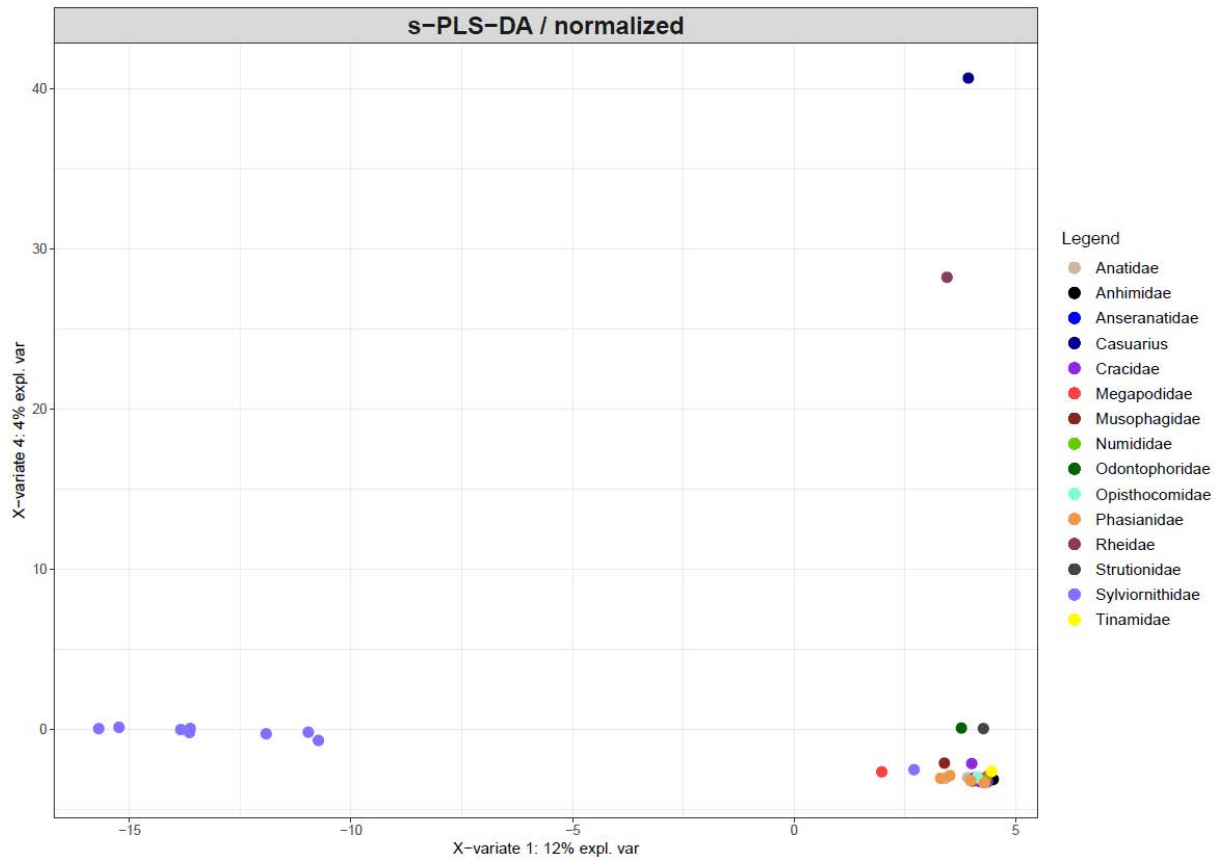
Figure S3 – Détail du protocole dit doux d'extraction du collagène

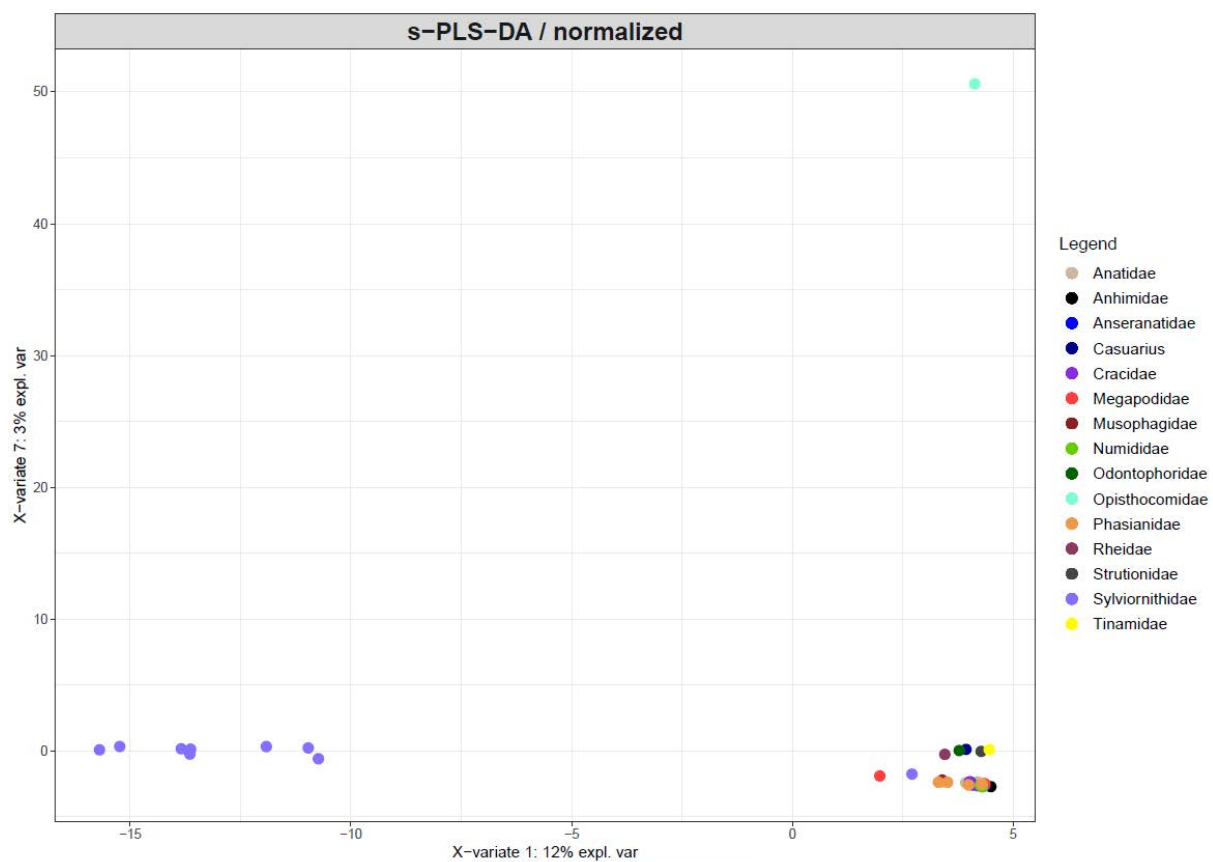
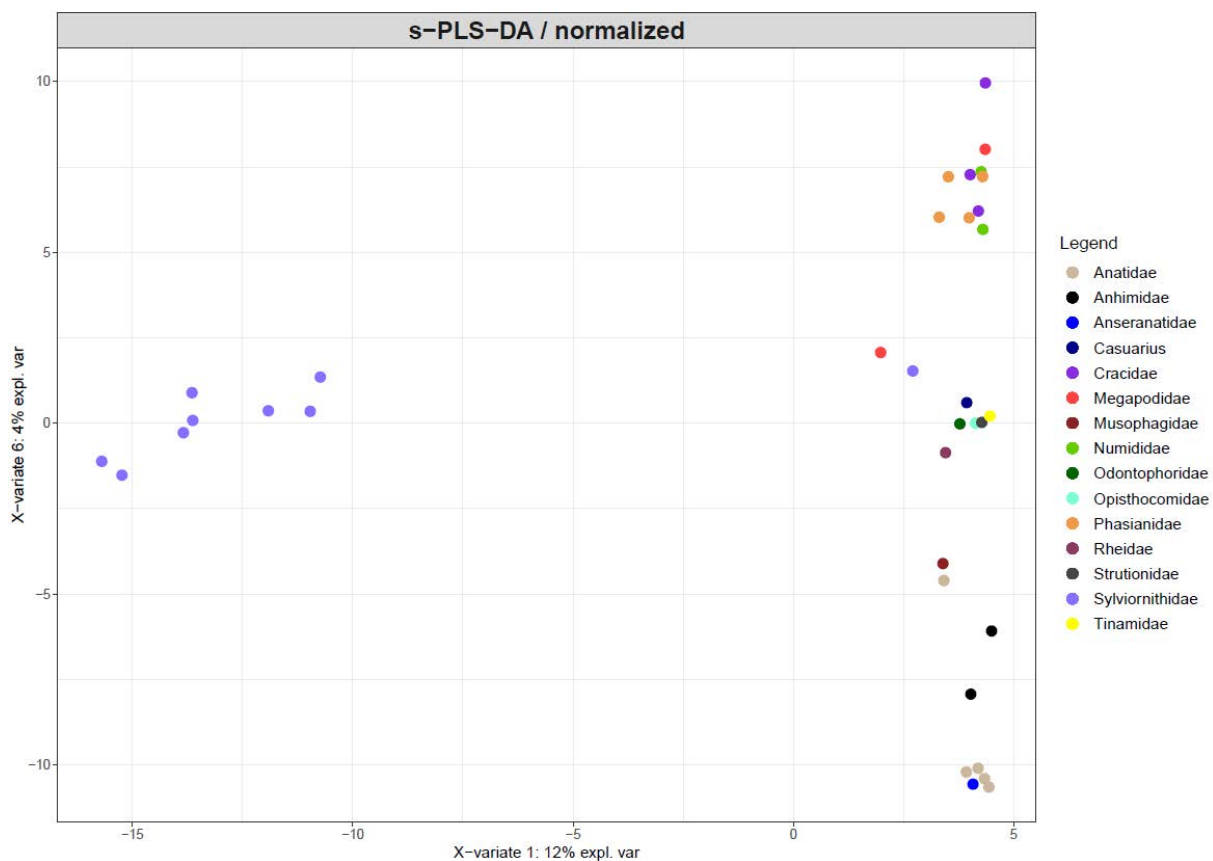
### Analyses des digestions trypsiques

Les digestions trypsiques ont été analysées par chromatographie liquide ultra-haute performance - spectrométrie de masse (UHPLC-MS) sur un système Ultimate 3000-RSLC (Thermo Scientific) connecté à un électrospray ionisation - quadripole-temps de vol (ESI-Q-TOF) instrument (Maxis II ETD, Bruker Daltonics) suivant les conditions décrites dans (Azémard *et al.*, 2021). En bref, la séparation a été réalisée à l'aide d'une colonne RSLC Polar Advantage II Acclaim (2,2 µm, 120 Å, 2,1 × 100 mm, Thermo Scientific) avec un gradient linéaire de phase mobile A (eau milliQ + FA 0,1 %) et B (LC-MS grade CH<sub>3</sub> CN + FA 0,08%), à 300 µL/min. La détection MS a été réalisée en mode positif dans la gamme m/z100–2000. Les analyses ont été effectuées en utilisant la dissociation induite par collision en mode auto-MS/MS dépendant des données. L'instrument MS a été calibré à chaque début d'analyse à l'aide d'une solution de formiate de sodium. Le volume d'injection a été ajusté (entre 1 et 12 µL) afin d'obtenir une intensité de chromatogramme d'ions totaux MS similaire.

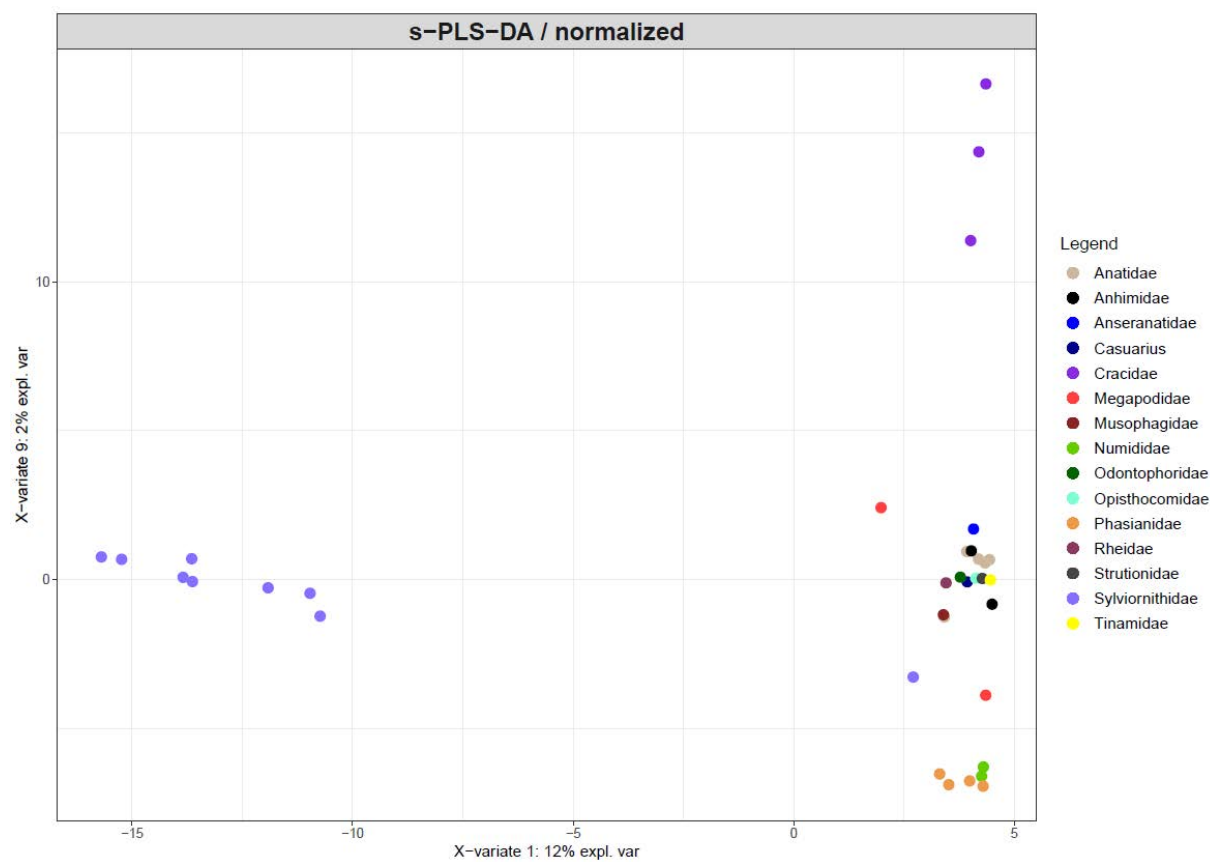
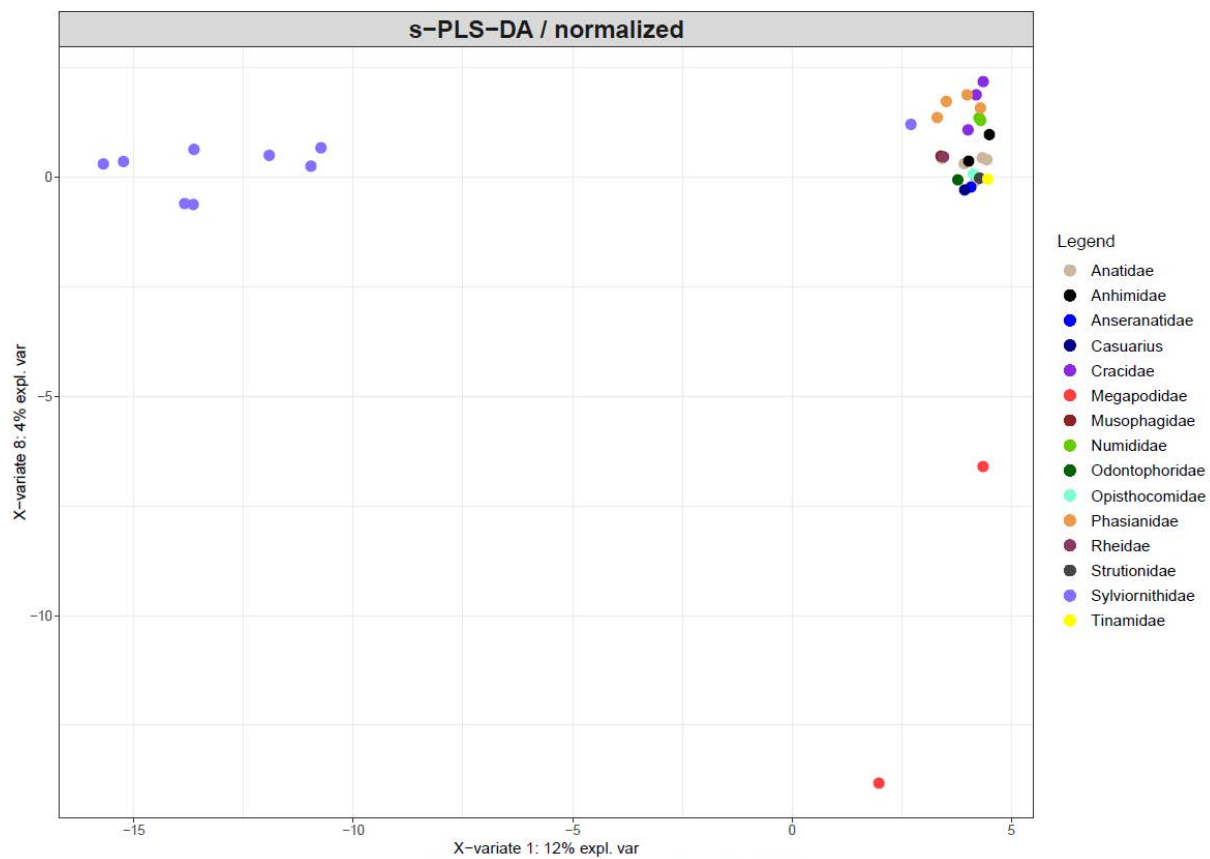
## ANNEXE 6 – RESULTATS DE LA S-PLS-DA SUR LES 15 COMPOSANTES

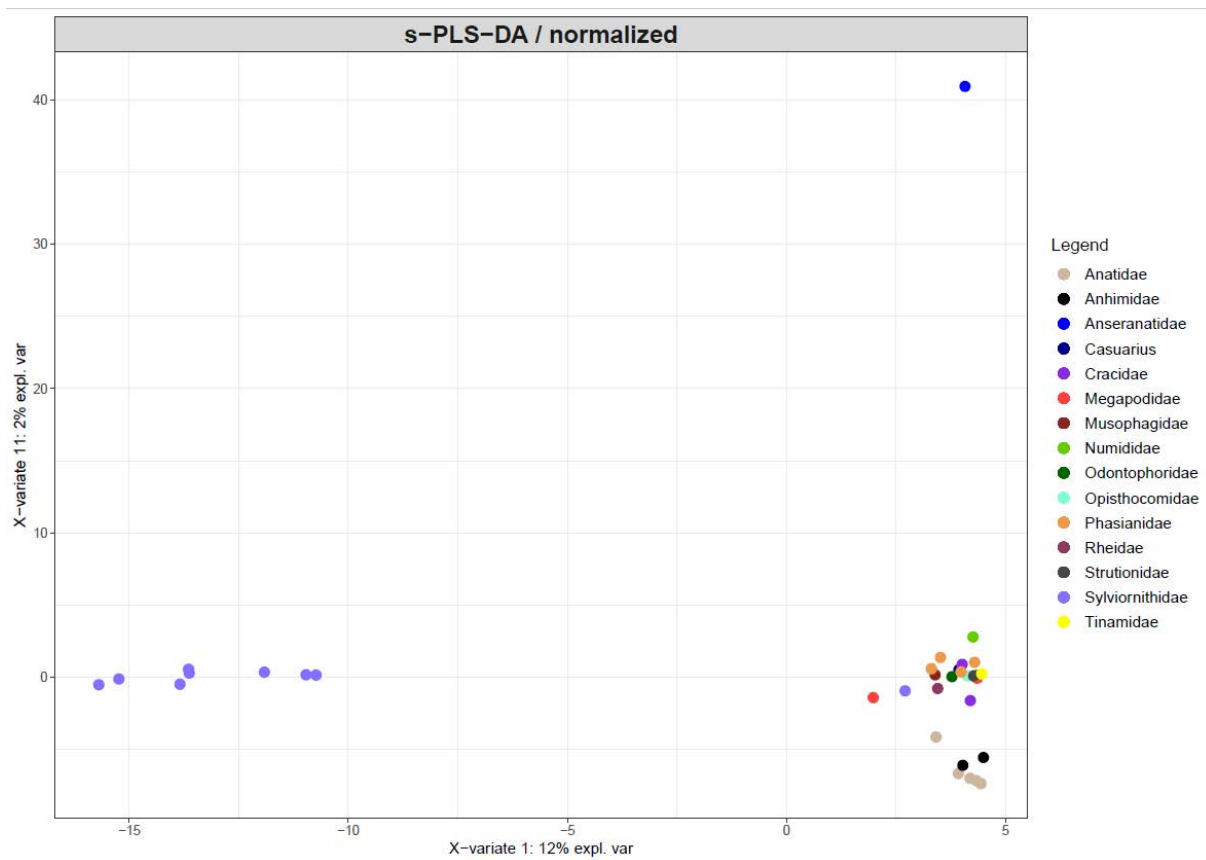
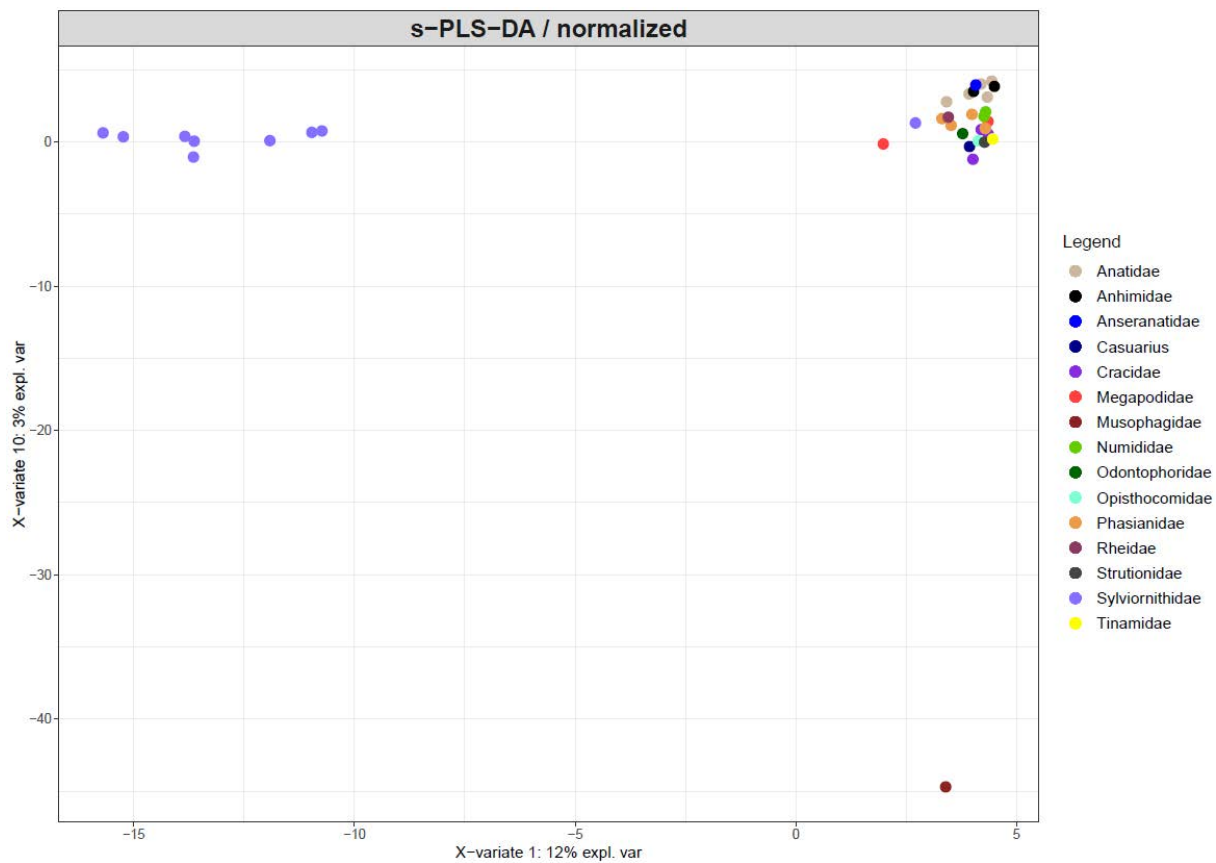


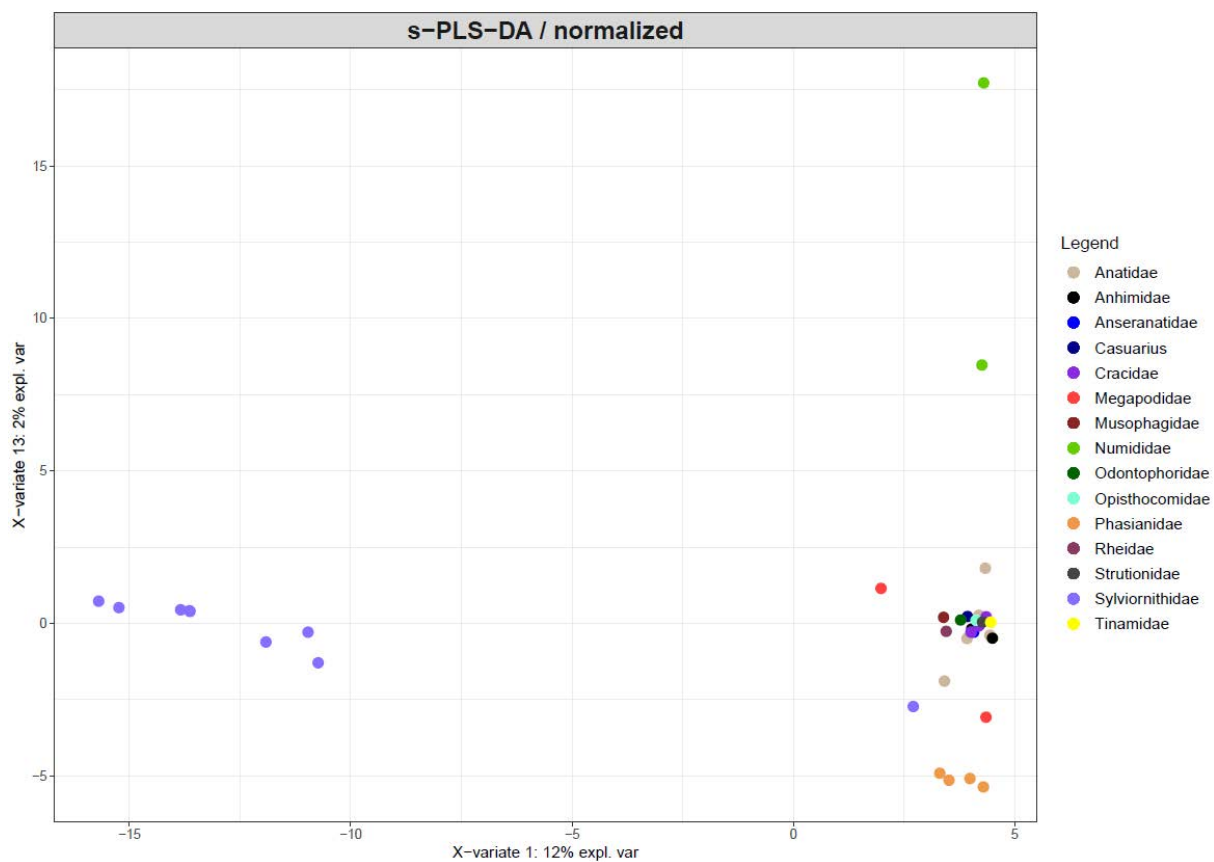
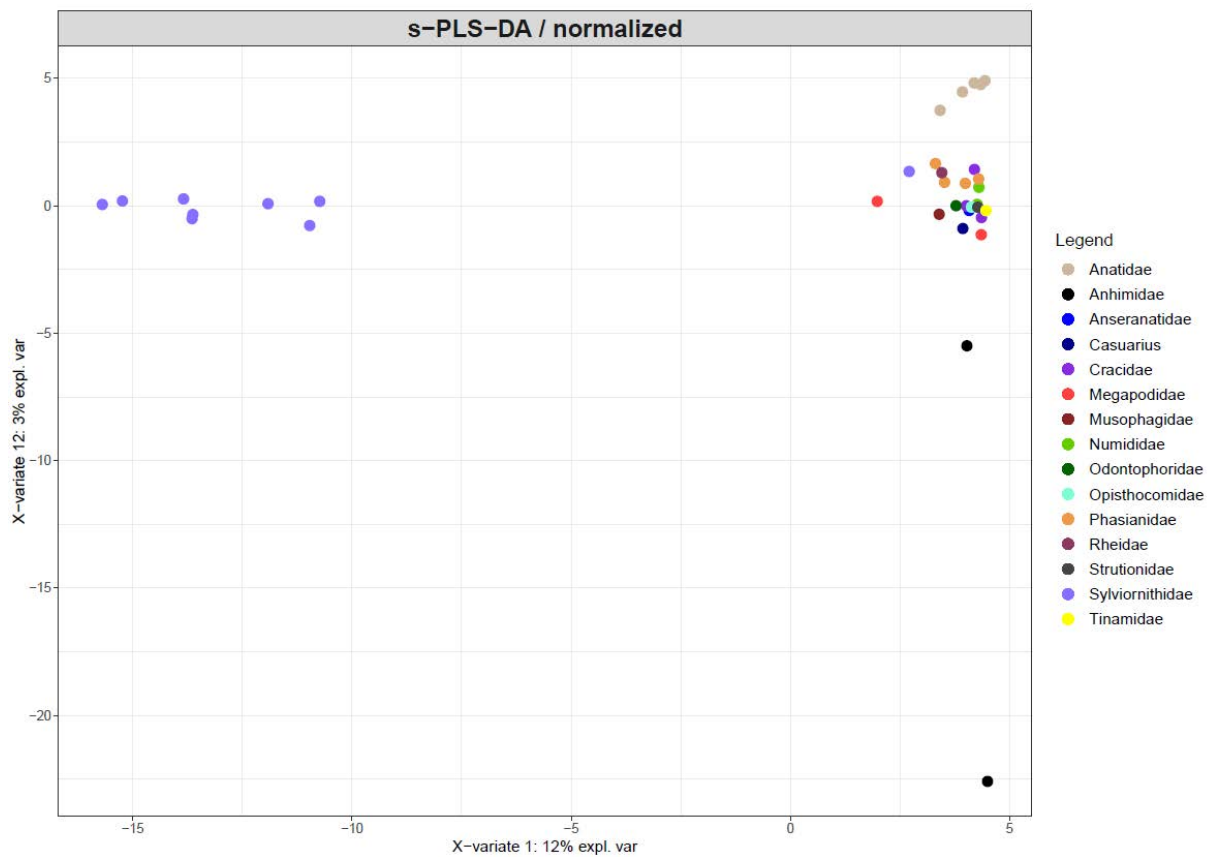


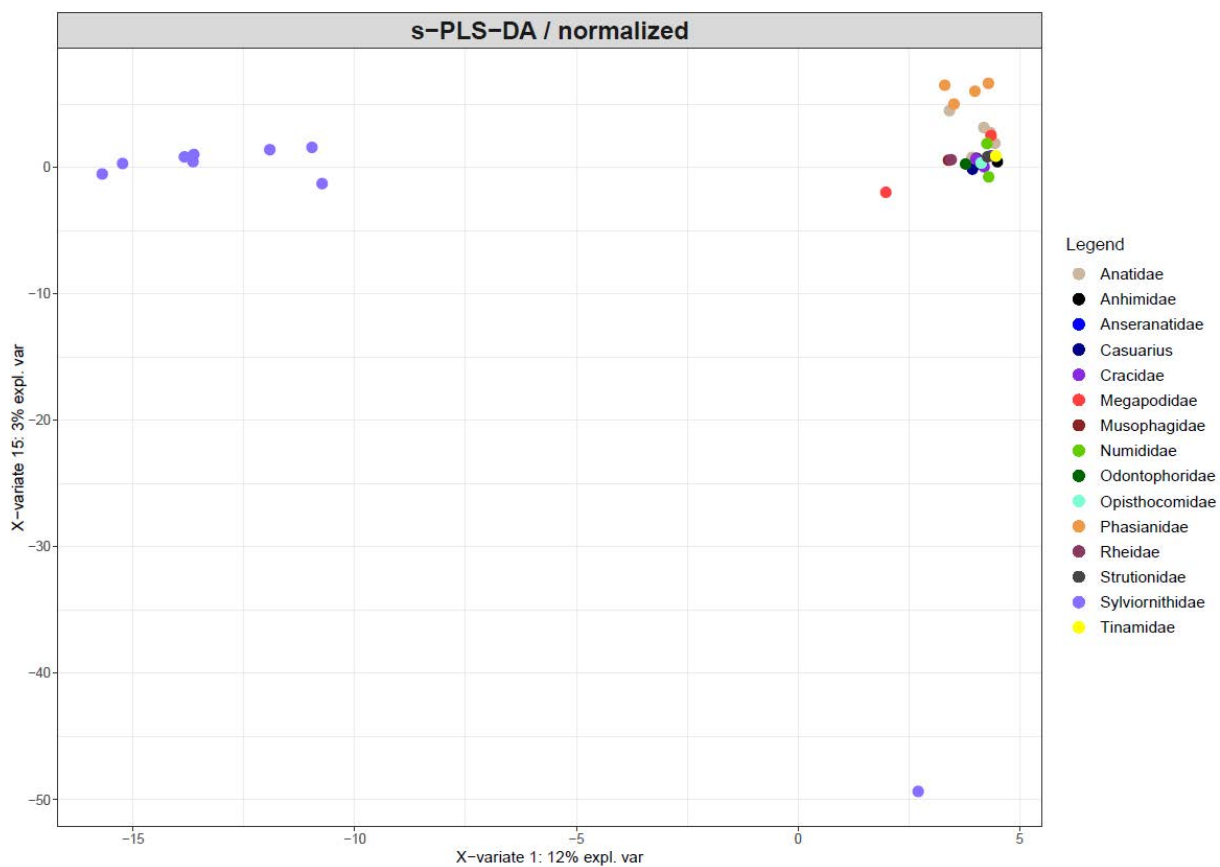
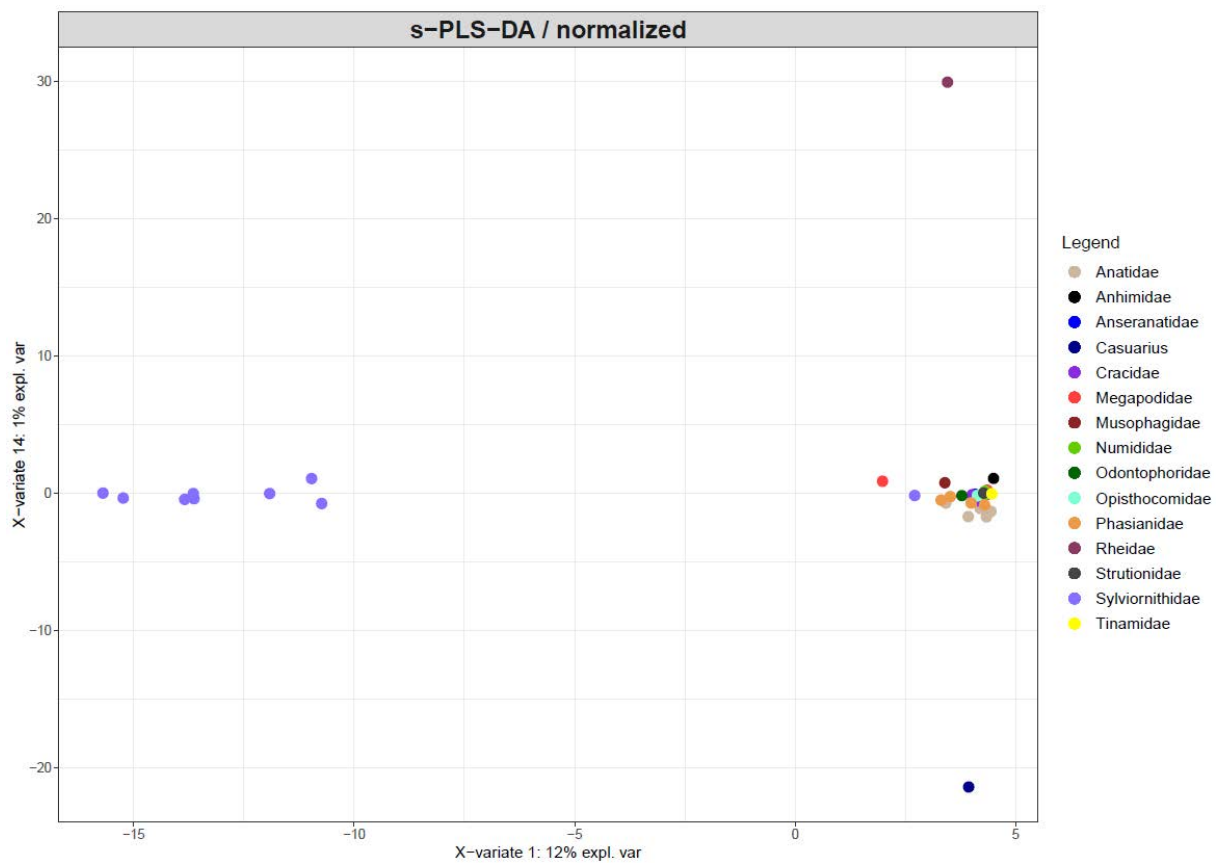












## ANNEXE 7 – LISTE DES ESPECE UTILISE POUR RELATION ALLOMETRIQUE ENTRE LA MASSE CORPORELLE ET LE VOLUME ENDOCRANIEN

D'après Handley & Worthy, 2021 ; Kspeka *et al.*, 2020 ; Early, 2019 ; Sayol *et al.*, 2018 ; Torres & Clarke, 2018 ; Gold *et al.*, 2015 ; Smith & Clarke, 2012 ; Milner & Walsh, 2009 ; Ashwell & Scofield 2007 ; Scofield *et al.*, 2006 et Iwaniuk *et al.*, 2003.

Ordre	Famille	Espèce	Fossile/Actuel	Cerveau (cm <sup>3</sup> )	Poids (g)	Log poids	Log cerveau
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Accipiter_cirrocephalus <sup>1</sup>	Actuel	2,39	172	2,235528447	0,378397901
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Accipiter_cooperii <sup>1</sup>	Actuel	4,7	439	2,64246452	0,672097858
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Accipiter_fasciatus <sup>1</sup>	Actuel	4,5	380,25	2,580069223	0,653212514
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Accipiter_gentilis <sup>1</sup>	Actuel	7,88	901,67	2,95504762	0,896526217
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Accipiter_haplochrous <sup>1</sup>	Actuel	3,91	204,5	2,310693312	0,592176757
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Accipiter_novaeollandiae <sup>1</sup>	Actuel	4,74	558,08	2,746696459	0,675778342
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Accipiter_striatus <sup>1</sup>	Actuel	2,23	135,73	2,132675849	0,348304863
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Aegypius_monachus	Actuel	28,25	9625	3,983400738	1,451018452
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Aquila_audax <sup>1</sup>	Actuel	16,24	3466	3,539828558	1,210586025
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Aquila_chrysaetos <sup>1</sup>	Actuel	17,19	3996,19	3,601646129	1,235275877
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Aquila_fasciatus <sup>1</sup>	Actuel	10,5	2000	3,301029996	1,021189299
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Aquila_rapax <sup>1</sup>	Actuel	13,31	1940	3,28780173	1,124178055
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Aviceda_subcristata <sup>1</sup>	Actuel	4,7	323	2,509202522	0,672097858
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Busarellus_nigricollis <sup>1</sup>	Actuel	8,75	785	2,894869657	0,942008053
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Buteo_buteo <sup>1</sup>	Actuel	7,94	578	2,761927838	0,899820502
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Buteo_galapagoensis <sup>2</sup>	Actuel	8,3	1163,33	3,065702928	0,919078092
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Buteo_jamaicensis <sup>1</sup>	Actuel	9,18	935,49	2,971039149	0,962842681
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Buteo_lagopus <sup>1</sup>	Actuel	9,2	919,62	2,963608408	0,963787827
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Buteo_lineatus <sup>1</sup>	Actuel	7,19	607	2,783188691	0,85672889
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Buteo_magnirostris <sup>1</sup>	Actuel	4,56	269	2,42975228	0,658964843
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Buteo_platypterus <sup>1</sup>	Actuel	5,12	455	2,658011397	0,709269961
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Buteo_polyosoma <sup>1</sup>	Actuel	8,78	896	2,95230801	0,943494516
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Buteo_regalis <sup>1</sup>	Actuel	9,5	1469,5	3,16716959	0,977723605
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Buteo_swainsoni <sup>1</sup>	Actuel	7,36	1064	3,026941628	0,866877814
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Buteogallus_anthracinus <sup>1</sup>	Actuel	7,17	996	2,998259338	0,855519156
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Buteogallus_meridionalis <sup>1</sup>	Actuel	7,84	808	2,907411361	0,894316063
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Buteogallus_urubitinga <sup>1</sup>	Actuel	10,17	1156,5	3,063145637	1,007320953

ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Chondrohierax_uncinatus <sup>2</sup>	Actuel	4,03	287	2,457881897	0,605305046
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Circetus_gallicus <sup>2</sup>	Actuel	13	1717,25	3,234833525	1,113943352
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Circus_aeruginosus	Actuel	5,48	711,5	2,852174904	0,738780558
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Circus_cyaneus <sup>1</sup>	Actuel	4,78	401	2,603144373	0,679427897
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Elanus_axillaris <sup>1</sup>	Actuel	3,37	271	2,432969291	0,527629901
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Geranospiza_caerulescens <sup>2</sup>	Actuel	5,6	303,5	2,482158695	0,748188027
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Gypaetus_barbatus	Actuel	22,25	5800	3,763427994	1,347330015
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Gypohierax_angolensis <sup>1</sup>	Actuel	10,13	1500	3,176091259	1,005609445
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Gyps_africanus <sup>1</sup>	Actuel	18,25	5500	3,740362689	1,261262869
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Haliaeetus_albicilla	Actuel	16,5	4793	3,680607429	1,217483944
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Haliaeetus_leucocephalus <sup>1</sup>	Actuel	18,04	4374,19	3,640897643	1,256236533
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Haliaeetus_leucogaster <sup>1</sup>	Actuel	12,63	2865	3,457124626	1,101403351
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Haliaeetus_vocifer <sup>1</sup>	Actuel	12,19	2743,13	3,43824639	1,086003706
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Haliastur_indus <sup>1</sup>	Actuel	6,1	529	2,723455672	0,785329835
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Haliastur_sphenurus <sup>1</sup>	Actuel	6,61	920,2	2,963882229	0,820201459
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Hamirostra_melanosternon <sup>3</sup>	Actuel	10,35	1196	3,07773118	1,01494035
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Harpagornis_moorei <sup>4</sup>	Fossile	19,9	17800	4,250420002	1,298853076
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Harpagornis_moorei <sup>4</sup>	Fossile	20,46	17800	4,250420002	1,310905629
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Harpagus_bidentatus <sup>1</sup>	Actuel	3,83	218,5	2,339451441	0,583198774
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Harpia_harpyja <sup>2</sup>	Actuel	18,75	6550	3,8162413	1,273001272
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Hieraetus_morphnoides <sup>1</sup>	Actuel	7,81	791	2,898176483	0,892651034
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Ichthyophaga_humilis <sup>2</sup>	Actuel	8,6	782,5	2,893484346	0,934498451
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Ictinia_mississippiensis <sup>1</sup>	Actuel	3,69	278	2,444044796	0,567026366
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Kaupifalco_monogrammicus <sup>1</sup>	Actuel	4,03	280,5	2,447932866	0,605305046
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Leucopternis_albicollis <sup>5</sup>	Actuel	7,9	709,5	2,8509524	0,897627091
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Lophaetus_occipitalis <sup>1</sup>	Actuel	9,15	1292,5	3,111430552	0,961421094
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Lophoictinia_isura <sup>3</sup>	Actuel	6,5	525	2,720159303	0,812913357
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Macheiramphus_alcinus	Actuel	6,6	625	2,795880017	0,819543936
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Melierax_canorus <sup>1</sup>	Actuel	6,88	675	2,829303773	0,837588438
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Milvus_migrans <sup>1</sup>	Actuel	5,82	567	2,753583059	0,764922985
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Necrosyrtes_monachus <sup>2</sup>	Actuel	12,25	2050	3,311753861	1,088136089
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Neophron_percnopterus <sup>4</sup>	Actuel	10	1026	3,011147361	1
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Pandion_haliaeetus <sup>1</sup>	Actuel	9,38	1485,5	3,171872656	0,972202838
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Parabuteo_unicinctus <sup>1</sup>	Actuel	7,98	865	2,937016107	0,902002891

ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Pithecophaga_jefferyi <sup>2</sup>	Actuel	19,75	5232	3,718667735	1,2955671
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Polemaetus_bellicosus <sup>2</sup>	Actuel	16,5	4034	3,605735894	1,217483944
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Polyboroides_typus <sup>1</sup>	Actuel	8	637,5	2,804480189	0,903089987
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Rostrhamus_sociabilis <sup>1</sup>	Actuel	5,09	370,75	2,56908116	0,706717782
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Sagittarius_serpentarius <sup>1</sup>	Actuel	15	4017	3,603901832	1,176091259
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Spizaetus_melanoleucus	Actuel	8,1	765	2,883661435	0,908485019
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Spizaetus_ornatus	Actuel	7,6	1215	3,084576278	0,880813592
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Spizaetus_tyranus <sup>2</sup>	Actuel	9,1	1013	3,005609445	0,959041392
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Stephanoaetus_coronatus <sup>1</sup>	Actuel	14,06	3637,5	3,560803002	1,147985321
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Terathopius_ecaudatus <sup>1</sup>	Actuel	14,69	2438,5	3,38712276	1,167021796
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Torgos_tracheliotos <sup>1</sup>	Actuel	27,88	6200	3,792391689	1,445292769
ACCIPITRIFORMES	Accipitridae	Trigonoceps_occipitalis <sup>2</sup>	Actuel	23	3828,5	3,583028651	1,361727836
ACCIPITRIFORMES	Cathartidae	Cathartes_aura <sup>1</sup>	Actuel	9,98	1733,3	3,238873737	0,999130541
ACCIPITRIFORMES	Cathartidae	Coragyps_atratus <sup>1</sup>	Actuel	11,99	2080,5	3,31816772	1,078819183
ACCIPITRIFORMES	Cathartidae	Gymnogyps_californianus <sup>2</sup>	Actuel	27,25	8450	3,926856709	1,435366507
ACCIPITRIFORMES	Cathartidae	Sarcoramphus_papa <sup>1</sup>	Actuel	18,56	3400	3,531478917	1,268577972
ACCIPITRIFORMES	Cathartidae	Vultur_gryphus <sup>1</sup>	Actuel	31,56	11300	4,053078443	1,499136995
ANSERIFORMES	Anatidae	Aix_galericulata <sup>1</sup>	Actuel	4,22	570	2,755874856	0,625312451
ANSERIFORMES	Anatidae	Aix_sponsa <sup>1</sup>	Actuel	4,25	658	2,818225894	0,62838893
ANSERIFORMES	Anatidae	Alopochen_aegyptiaca <sup>1</sup>	Actuel	6,93	1935,75	3,286849268	0,840733235
ANSERIFORMES	Anatidae	Amazonetta_brasiliensis <sup>1</sup>	Actuel	3,9	590	2,770852012	0,591064607
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_acuta <sup>1</sup>	Actuel	4,72	946,5	2,976120618	0,673941999
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_americana <sup>1</sup>	Actuel	4,05	755,5	2,878234469	0,607455023
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_aucklandica <sup>6</sup>	Actuel	4,4	465,5	2,667919685	0,643452676
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_castanea <sup>1</sup>	Actuel	3,73	625	2,795880017	0,571708832
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_clypeata <sup>1</sup>	Actuel	3,56	613	2,787460475	0,551449998
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_crecca <sup>1</sup>	Actuel	2,7	343,83	2,536343767	0,431363764
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_cyanoptera <sup>1</sup>	Actuel	3,26	418,83	2,622037782	0,5132176
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_discors <sup>1</sup>	Actuel	2,93	360	2,556302501	0,46686762
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_eatonii <sup>6</sup>	Actuel	3,6	458	2,660865478	0,556302501
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_flavirostris <sup>1</sup>	Actuel	3,56	429,5	2,632963168	0,551449998
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_georgica <sup>7</sup>	Actuel	3,885	632	2,800717078	0,589391023
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_gracilis <sup>1</sup>	Actuel	3,52	481,5	2,682596291	0,546542663
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_hottentota <sup>1</sup>	Actuel	3,01	280	2,447158031	0,478566496

ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_laysanensis <sup>1</sup>	Actuel	3,55	459,5	2,662285516	0,550228353
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_platalea <sup>1</sup>	Actuel	3,5	465,5	2,667919685	0,544068044
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_platyrhynchos <sup>1</sup>	Actuel	5,44	1110,47	3,045506883	0,7355989
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_poecilorhyncha <sup>7</sup>	Actuel	6,127	1156	3,062957834	0,78724788
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_rhynchotis <sup>1</sup>	Actuel	3,54	667	2,824125834	0,549003262
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_smithii <sup>1</sup>	Actuel	3,77	798,42	2,902231407	0,57634135
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_strepera <sup>1</sup>	Actuel	3,9	889,52	2,949155717	0,591064607
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_superciliosa <sup>1</sup>	Actuel	5,33	910	2,959041392	0,726727209
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_versicolor <sup>1</sup>	Actuel	3,63	387,5	2,588271707	0,559906625
ANSERIFORMES	Anatidae	Anas_wywilliana <sup>1</sup>	Actuel	4,54	614,5	2,788521887	0,657055853
ANSERIFORMES	Anatidae	Anser_albifrons <sup>1</sup>	Actuel	9,09	2722,24	3,434926411	0,958563883
ANSERIFORMES	Anatidae	Anser_fabalis <sup>1</sup>	Actuel	10,65	2053,75	3,312547576	1,027349608
ANSERIFORMES	Anatidae	Aythya_affinis <sup>1</sup>	Actuel	4,18	820	2,913813852	0,621176282
ANSERIFORMES	Anatidae	Aythya_americana <sup>1</sup>	Actuel	5,46	1076,5	3,032014034	0,737192643
ANSERIFORMES	Anatidae	Aythya_australis <sup>1</sup>	Actuel	4,89	870	2,939519253	0,689308859
ANSERIFORMES	Anatidae	Aythya_collaris <sup>1</sup>	Actuel	5,38	705	2,848189117	0,730782276
ANSERIFORMES	Anatidae	Aythya_fuligula <sup>7</sup>	Actuel	5,351	701	2,845718018	0,728434951
ANSERIFORMES	Anatidae	Aythya_marila <sup>7</sup>	Actuel	5,799	1054	3,022840611	0,763353109
ANSERIFORMES	Anatidae	Aythya_valisineria <sup>1</sup>	Actuel	6,78	1203	3,080265627	0,831229694
ANSERIFORMES	Anatidae	Biziura_lobata <sup>1</sup>	Actuel	8,72	1974,5	3,295457138	0,940516485
ANSERIFORMES	Anatidae	Branta_bernicle <sup>1</sup>	Actuel	6,1	1279,25	3,106955426	0,785329835
ANSERIFORMES	Anatidae	Branta_canadensis <sup>1</sup>	Actuel	11,53	3178,8	3,502263204	1,061829307
ANSERIFORMES	Anatidae	Branta_sandvicensis <sup>6</sup>	Actuel	8,23	2047,5	3,31122391	0,915399835
ANSERIFORMES	Anatidae	Bucephala_albeola <sup>1</sup>	Actuel	4,1	403,5	2,605843539	0,612783857
ANSERIFORMES	Anatidae	Bucephala_clangula <sup>1</sup>	Actuel	5,95	938,5	2,972434277	0,774516966
ANSERIFORMES	Anatidae	Bucephala_islandica <sup>1</sup>	Actuel	5,83	940,5	2,9733588	0,765668555
ANSERIFORMES	Anatidae	Cairina_moschata <sup>1</sup>	Actuel	7,35	2625	3,419129308	0,866287339
ANSERIFORMES	Anatidae	Callonetta_leucophrys <sup>1</sup>	Actuel	3,25	365,5	2,562887381	0,511883361
ANSERIFORMES	Anatidae	Cereopsis_novaeollandiae <sup>1</sup>	Actuel	8,83	3980	3,599883072	0,945960704
ANSERIFORMES	Anatidae	Chen_caerulescens <sup>1</sup>	Actuel	10,68	2641	3,421768401	1,028571253
ANSERIFORMES	Anatidae	Chen_rossii <sup>1</sup>	Actuel	6,85	1636	3,213783299	0,835690571
ANSERIFORMES	Anatidae	Chenonetta_jubata <sup>1</sup>	Actuel	4,08	807,5	2,907142531	0,610660163
ANSERIFORMES	Anatidae	Chloephaga_hybrida <sup>1</sup>	Actuel	7,61	2691,19	3,42994436	0,881384657
ANSERIFORMES	Anatidae	Chloephaga_picta <sup>7</sup>	Actuel	6,34	3105	3,492061605	0,802089258



ANSERIFORMES	Anatidae	Chloephaga_poliocephala <sup>1</sup>	Actuel	5,8	2024,5	3,306317781	0,763427994
ANSERIFORMES	Anatidae	Clangula_hyemalis <sup>1</sup>	Actuel	4,88	873	2,941014244	0,688419822
ANSERIFORMES	Anatidae	Coscoroba_coscoroba <sup>1</sup>	Actuel	9,16	4327	3,636186895	0,961895474
ANSERIFORMES	Anatidae	Cygnus_atratus <sup>1</sup>	Actuel	12,15	5650	3,752048448	1,084576278
ANSERIFORMES	Anatidae	Cygnus_buccinator <sup>1</sup>	Actuel	20,29	11100	4,045322979	1,307282047
ANSERIFORMES	Anatidae	Cygnus_columbianus <sup>1</sup>	Actuel	17,35	7285,9	3,862483206	1,239299479
ANSERIFORMES	Anatidae	Cygnus_cygnus <sup>1</sup>	Actuel	19,5	9350	3,970811611	1,290034611
ANSERIFORMES	Anatidae	Cygnus_olor <sup>7</sup>	Actuel	17,36	11800	4,071882007	1,239549721
ANSERIFORMES	Anatidae	Dendrocygna_arcuata <sup>1</sup>	Actuel	4,51	799	2,902546779	0,654176542
ANSERIFORMES	Anatidae	Dendrocygna_eytoni <sup>1</sup>	Actuel	4,56	790	2,897627091	0,658964843
ANSERIFORMES	Anatidae	Dendrocygna_viduata <sup>7</sup>	Actuel	3,732	690	2,838849091	0,571941635
ANSERIFORMES	Anatidae	Histrionicus_histrionicus <sup>1</sup>	Actuel	4,86	690	2,838849091	0,686636269
ANSERIFORMES	Anatidae	Lophodytes_cucullatus <sup>1</sup>	Actuel	4,61	617	2,790285164	0,663700925
ANSERIFORMES	Anatidae	Lophonetta_specularioides <sup>1</sup>	Actuel	4,84	1010,25	3,004428859	0,684845362
ANSERIFORMES	Anatidae	Malacorhynchus_membranaceus <sup>1</sup>	Actuel	2,85	374	2,572871602	0,45484486
ANSERIFORMES	Anatidae	Melanitta_fusca <sup>1</sup>	Actuel	6,68	1545,58	3,189091489	0,824776462
ANSERIFORMES	Anatidae	Melanitta_nigra <sup>1</sup>	Actuel	5,85	1072	3,030194785	0,767155866
ANSERIFORMES	Anatidae	Melanitta_perspicillata <sup>1</sup>	Actuel	5,7	1097,5	3,040404529	0,755874856
ANSERIFORMES	Anatidae	Mergus_merganser <sup>1</sup>	Actuel	6,12	1470,5	3,167465029	0,786751422
ANSERIFORMES	Anatidae	Mergus_serrator <sup>1</sup>	Actuel	4,83	1021,5	3,009238371	0,683947131
ANSERIFORMES	Anatidae	Neochen_jubata <sup>1</sup>	Actuel	5,8	1250	3,096910013	0,763427994
ANSERIFORMES	Anatidae	Netta_rufina <sup>1</sup>	Actuel	5,36	1118	3,048441804	0,72916479
ANSERIFORMES	Anatidae	Nettapus_pulchellus <sup>1</sup>	Actuel	2,68	372,5	2,571126277	0,428134794
ANSERIFORMES	Anatidae	Oxyura_australis <sup>1</sup>	Actuel	4,02	798	2,902002891	0,604226053
ANSERIFORMES	Anatidae	Oxyura_jamaicensis <sup>1</sup>	Actuel	3,52	647,25	2,811072059	0,546542663
ANSERIFORMES	Anatidae	Oxyura_maccoa <sup>1</sup>	Actuel	4,68	862,5	2,935759104	0,670245853
ANSERIFORMES	Anatidae	Plectropterus_gambensis <sup>1</sup>	Actuel	12,13	4320	3,635483747	1,083860801
ANSERIFORMES	Anatidae	Polysticta_stelleri <sup>1</sup>	Actuel	5,28	807,5	2,907142531	0,722633923
ANSERIFORMES	Anatidae	Presbyornis_sp <sup>7</sup>	Fossile	1,25875	646	2,810232518	0,099939484
ANSERIFORMES	Anatidae	Ptaiochen_pau <sup>6</sup>	Fossile	10,56	5237,6	3,719132328	1,023663918
ANSERIFORMES	Anatidae	Pteronetta_hartlaubii <sup>1</sup>	Actuel	5,73	790	2,897627091	0,758154622
ANSERIFORMES	Anatidae	Sarkidiornis_melanotos <sup>1</sup>	Actuel	6,99	2003,75	3,301843535	0,844477176
ANSERIFORMES	Anatidae	Somateria_mollissima <sup>1</sup>	Actuel	8,32	2066,5	3,31523541	0,920123326
ANSERIFORMES	Anatidae	Somateria_spectabilis <sup>1</sup>	Actuel	7,39	1318,5	3,120080134	0,868644438

ANSERIFORMES	Anatidae	Speculanas_specularis <sup>6</sup>	Actuel	6,1	1217	3,085290578	0,785329835
ANSERIFORMES	Anatidae	Stictonetta_naevosa <sup>1</sup>	Actuel	4,41	905,5	2,956888455	0,644438589
ANSERIFORMES	Anatidae	Tachyeres_leucocephalus	Actuel	10,2	3500	3,544068044	1,008600172
ANSERIFORMES	Anatidae	Tachyeres_patachonicus <sup>1</sup>	Actuel	9,08	2780	3,444044796	0,958085849
ANSERIFORMES	Anatidae	Tachyeres_pteneres <sup>1</sup>	Actuel	10,63	4725	3,674401813	1,026533265
ANSERIFORMES	Anatidae	Tadorna_ferruginea <sup>7</sup>	Actuel	4,892	1368	3,136086097	0,689486448
ANSERIFORMES	Anatidae	Tadorna_radjah <sup>1</sup>	Actuel	5,18	886,5	2,94767874	0,71432976
ANSERIFORMES	Anatidae	Tadorna_tadorna <sup>1</sup>	Actuel	5,33	1152	3,061452479	0,726727209
ANSERIFORMES	Anatidae	Tadorna_tadornoides <sup>1</sup>	Actuel	5,83	1425	3,153814864	0,765668555
ANSERIFORMES	Anatidae	Tadorna_variegata <sup>1</sup>	Actuel	5,96	1539,75	3,187450213	0,77524626
ANSERIFORMES	Anatidae	Thambetochen_chauliodons <sup>6</sup>	Fossile	10,47	6227,5	3,794313736	1,019946682
ANSERIFORMES	Anhimidae	Chauna_chavaria <sup>1</sup>	Actuel	8,51	2603,5	3,415557582	0,92992956
ANSERIFORMES	Anhimidae	Chauna_torquata <sup>7</sup>	Actuel	7,072	4400	3,643452676	0,849542252
ANSERIFORMES	Anseranatidae	Anseranas_semipalmata <sup>1</sup>	Actuel	8,8	2283,38	3,358578193	0,944482672
APODIFORMES	Aegothelidae	Aegotheles_cristatus <sup>1</sup>	Actuel	1,42	42,8	1,631443769	0,152288344
APODIFORMES	Apodidae	Aeronautes_saxatalis <sup>1</sup>	Actuel	0,67	31,2	1,494154594	-0,173925197
APODIFORMES	Apodidae	Apus_apus <sup>1</sup>	Actuel	0,67	37,6	1,575187845	-0,173925197
APODIFORMES	Apodidae	Apus_pallidus <sup>1</sup>	Actuel	0,72	41,9	1,622214023	-0,142667504
APODIFORMES	Apodidae	Chaetura_pelagica <sup>1</sup>	Actuel	0,46	23,6	1,372912003	-0,337242168
APODIFORMES	Apodidae	Collocalia_esculenta <sup>1</sup>	Actuel	0,2	6,1	0,785329835	-0,698970004
APODIFORMES	Apodidae	Collocalia_spodiopygia <sup>1</sup>	Actuel	0,24	6,79	0,831869774	-0,619788758
APODIFORMES	Apodidae	Cypsiurus_parvus <sup>1</sup>	Actuel	0,3	13,6	1,133538908	-0,522878745
APODIFORMES	Apodidae	Hirundapus_caudacutus <sup>1</sup>	Actuel	1,29	95,5	1,980003372	0,11058971
APODIFORMES	Apodidae	Streptoprocne_zonaris <sup>1</sup>	Actuel	1,48	76,8	1,88536122	0,170261715
APODIFORMES	Apodidae	Tachornis_phoenicobia <sup>1</sup>	Actuel	0,28	9,96	0,998259338	-0,552841969
APODIFORMES	Hemiprocnidae	Hemiprocnis_mystacea <sup>1</sup>	Actuel	1,1	70,1	1,845718018	0,041392685
APODIFORMES	Trochilidae	Amazilia_tzacatl <sup>1</sup>	Actuel	0,22	5,28	0,722633923	-0,657577319
APODIFORMES	Trochilidae	Anthracothorax_dominicus <sup>1</sup>	Actuel	0,23	6,4	0,806179974	-0,638272164
APODIFORMES	Trochilidae	Archilochus_colubris <sup>1</sup>	Actuel	0,15	3,1	0,491361694	-0,823908741
APODIFORMES	Trochilidae	Campylopterus_largipennis <sup>1</sup>	Actuel	0,31	8,3	0,919078092	-0,508638306
APODIFORMES	Trochilidae	Chlorostilbon_ricordii <sup>1</sup>	Actuel	0,13	3,2	0,505149978	-0,886056648
APODIFORMES	Trochilidae	Eulampis_holosericeus <sup>1</sup>	Actuel	0,24	5,65	0,752048448	-0,619788758
APODIFORMES	Trochilidae	Eulampis_jugularis <sup>1</sup>	Actuel	0,32	8,82	0,945468585	-0,494850022
APODIFORMES	Trochilidae	Florisuga_mellivora <sup>1</sup>	Actuel	0,26	7	0,84509804	-0,585026652

APODIFORMES	Trochilidae	Glaucis_hirsutus <sup>1</sup>	Actuel	0,25	7,2	0,857332496	-0,602059991
APODIFORMES	Trochilidae	Orthorhyncus_cristatus <sup>1</sup>	Actuel	0,14	2,75	0,439332694	-0,853871964
APODIFORMES	Trochilidae	Phaethornis_superciliosus <sup>1</sup>	Actuel	0,26	5,8	0,763427994	-0,585026652
APODIFORMES	Trochilidae	Selasphorus_rufus <sup>1</sup>	Actuel	0,16	3,5	0,544068044	-0,795880017
APODIFORMES	Trochilidae	Thalurania_furcata <sup>1</sup>	Actuel	0,2	4,1	0,612783857	-0,698970004
APODIFORMES	Trochilidae	Threnetes_ruckeri <sup>1</sup>	Actuel	0,27	5,88	0,769377326	-0,568636236
APODIFORMES	Trochilidae	Trochilus_polytmus <sup>1</sup>	Actuel	0,19	4,3	0,633468456	-0,721246399
APTERYGIFORMES	Apterygidae	Apteryx_australis <sup>8</sup>	Actuel	11,7	3285	3,516535374	1,068185862
APTERYGIFORMES	Apterygidae	Apteryx_haastii <sup>8</sup>	Actuel	9,7	2330	3,367355921	0,986771734
APTERYGIFORMES	Apterygidae	Apteryx_mantelli <sup>9</sup>	Actuel	10,88	2200	3,342422681	1,036628895
APTERYGIFORMES	Apterygidae	Apteryx_owenii <sup>10</sup>	Actuel	7,3	1243	3,094471129	0,86332286
APTERYGIFORMES	Apterygidae	Apteryx_rowi <sup>7</sup>	Actuel	10,85	2130	3,328379603	1,035429738
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Aceros_cassidix <sup>1</sup>	Actuel	18,19	2360	3,372912003	1,259832699
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Aceros_leucocephalus <sup>1</sup>	Actuel	12,81	1086	3,035829825	1,10754913
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Aceros_plicatus <sup>1</sup>	Actuel	15,42	1706,5	3,232106293	1,188084374
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Aceros_undulatus	Actuel	18,25	2343,75	3,369911285	1,261262869
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Anorrhinus_galeritus	Actuel	9,6	1190,5	3,0757294	0,982271233
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Anthracoceros_coronatus	Actuel	7,98	808,5	2,907680024	0,902002891
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Anthracoceros_malayanus	Actuel	11,25	1050	3,021189299	1,051152522
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Buceros_bicornis	Actuel	18,25	2798,5	3,446925311	1,261262869
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Buceros_hydrocorax	Actuel	17	1400	3,146128036	1,230448921
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Buceros_rhinoceros	Actuel	17,38	2380	3,376576957	1,240049772
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Bycanistes_bucinator	Actuel	7,5	644	2,808885867	0,875061263
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Bycanistes_cylindricus	Actuel	10,13	921	2,96425963	1,005609445
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Ceratogymna_atrata	Actuel	13,5	1203,5	3,080446095	1,130333768
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Ocyceros_birostris	Actuel	4,55	375	2,574031268	0,658011397
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Penelopides_panini	Actuel	6,88	472	2,673941999	0,837588438
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Rhinoplax_vigil	Actuel	20	2892,5	3,461273368	1,301029996
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Tockus_alboterminatus	Actuel	4,75	224,5	2,351216345	0,67669361
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Tockus_deckeni	Actuel	3,45	169,5	2,229169703	0,537819095
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Tockus_erythrorhynchus	Actuel	3,53	139	2,1430148	0,547774705
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Tockus_fasciatus	Actuel	4,8	259,5	2,414137362	0,681241237
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Tockus_flavirostris	Actuel	4,25	220	2,342422681	0,62838893
BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Tockus_nasutus	Actuel	4,05	182,25	2,260667537	0,607455023

BUCEROTIFORMES	Bucerotidae	Tropicranus_albocristatus	Actuel	4,88	289,5	2,461648568	0,688419822
BUCEROTIFORMES	Bucorvidae	Bucorvus_abyssinicus	Actuel	23,75	4000	3,602059991	1,375663614
BUCEROTIFORMES	Bucorvidae	Bucorvus_leadbeateri	Actuel	32,173	4191	3,622317661	1,507491559
BUCEROTIFORMES	Phoeniculidae	Phoeniculus_purpureus	Actuel	1,95	75,6	1,878521796	0,290034611
BUCEROTIFORMES	Phoeniculidae	Rhinopomastus_cyanomelas	Actuel	1,05	28	1,447158031	0,021189299
BUCEROTIFORMES	Phoeniculidae	Rhinopomastus_minor	Actuel	0,98	29	1,462397998	-0,008773924
BUCEROTIFORMES	Upupidae	Upupa_epops	Actuel	1,35	66,82	1,824906471	0,130333768
CAPRIMULGIFORMES	Caprimulgidae	Caprimulgus_carolinensis	Actuel	1,36	109	2,037426498	0,133538908
CAPRIMULGIFORMES	Caprimulgidae	Caprimulgus_europaeus	Actuel	0,88	67	1,826074803	-0,055517328
CAPRIMULGIFORMES	Caprimulgidae	Caprimulgus_macrurus	Actuel	1,01	66,2	1,820857989	0,004321374
CAPRIMULGIFORMES	Caprimulgidae	Caprimulgus_vociferus	Actuel	0,82	53,4	1,727541257	-0,086186148
CAPRIMULGIFORMES	Caprimulgidae	Chordeiles_minor	Actuel	0,85	79,3	1,899273187	-0,070581074
CAPRIMULGIFORMES	Caprimulgidae	Eurostopodus_argus	Actuel	1,24	93,4	1,970346876	0,093421685
CAPRIMULGIFORMES	Caprimulgidae	Eurostopodus_macrotis	Actuel	1,46	141	2,149219113	0,164352856
CAPRIMULGIFORMES	Caprimulgidae	Eurostopodus_mystacalis	Actuel	1,33	139	2,1430148	0,123851641
CAPRIMULGIFORMES	Caprimulgidae	Macrodipteryx_vexillarius	Actuel	0,87	72,4	1,859738566	-0,060480747
CAPRIMULGIFORMES	Caprimulgidae	Nyctidromus_albicollis	Actuel	0,91	58,05	1,763802224	-0,040958608
CAPRIMULGIFORMES	Caprimulgidae	Nyctiphrynus_ocellatus	Actuel	0,74	39,6	1,597695186	-0,13076828
CAPRIMULGIFORMES	Caprimulgidae	Nyctiprogne_leucopyga	Actuel	0,51	27,3	1,436162647	-0,292429824
CAPRIMULGIFORMES	Caprimulgidae	Phalaenoptilus_nuttallii	Actuel	0,53	48,35	1,684396478	-0,27572413
CAPRIMULGIFORMES	Caprimulgidae	Podager_nacunda	Actuel	1,29	159	2,201397124	0,11058971
CAPRIMULGIFORMES	Nyctibiidae	Nyctibius_griseus	Actuel	1,98	172,5	2,236789099	0,29666519
CAPRIMULGIFORMES	Podargidae	Podargus_strigoides	Actuel	4,86	278	2,444044796	0,686636269
CAPRIMULGIFORMES	Steatornithidae	Steatornis_caripensis	Actuel	3,9	370	2,568201724	0,591064607
CARIAMIFORMES	Cariamidae	Cariama_cristata	Actuel	11,15	1400	3,146128036	1,047274867
CARIAMIFORMES	Phorusrhacidae	Llallawavis_scagliai	Fossile	42,515	18161,38	4,259148845	1,628542183
CARIAMIFORMES	Phorusrhacidae	Patagornis_marshi	Fossile	26,6044	11097,88	4,045240025	1,424953469
CARIAMIFORMES	Phorusrhacidae	Procariama_simplex	Fossile	57,2873	31656,28	4,500459879	1,758058354
CARIAMIFORMES	Phorusrhacidae	Psilopterus_lemoinei	Fossile	23,005	9347	3,970672243	1,361822238
CASUARIIFORMES	Casuariidae	Casuarus_casuarius	Actuel	36,35	44000	4,643452676	1,560504415
CASUARIIFORMES	Casuariidae	Casuarus_unappendiculatus	Actuel	33,01	36600	4,563481085	1,518684992
CASUARIIFORMES	Dromaiidae	Dromaius_novaehollandiae	Actuel	28,88	34200	4,534026106	1,460597189
CHARADRIIFORMES	Alcidae	Aethia_cristatella	Actuel	2,47	259,5	2,414137362	0,392696953
CHARADRIIFORMES	Alcidae	Aethia_psittacula	Actuel	2,55	270	2,431363764	0,40654018

CHARADRIIFORMES	Alcidae	Aethia_pusilla	Actuel	1,48	84,6	1,927370363	0,170261715
CHARADRIIFORMES	Alcidae	Alca_torda	Actuel	5,38	719	2,85672889	0,730782276
CHARADRIIFORMES	Alcidae	Alle_alle	Actuel	2,1	171	2,23299611	0,322219295
CHARADRIIFORMES	Alcidae	Brachyramphus_marmoratus	Actuel	2,35	220	2,342422681	0,371067862
CHARADRIIFORMES	Alcidae	Cepphus_columba	Actuel	3,9	530	2,72427587	0,591064607
CHARADRIIFORMES	Alcidae	Cepphus_grylle	Actuel	3,61	378	2,5774918	0,557507202
CHARADRIIFORMES	Alcidae	Cerorhinca_monocerata	Actuel	4,63	483	2,683947131	0,665580991
CHARADRIIFORMES	Alcidae	Fratercula_arctica	Actuel	4,05	483,5	2,684396478	0,607455023
CHARADRIIFORMES	Alcidae	Fratercula_cirrhata	Actuel	5,91	775	2,889301703	0,771587481
CHARADRIIFORMES	Alcidae	Fratercula_corniculata	Actuel	5,19	536,5	2,729569726	0,715167358
CHARADRIIFORMES	Alcidae	Mancallinae_sp	Fossile	4,49	1650	3,217483944	0,652720034
CHARADRIIFORMES	Alcidae	Pinguinus_impennnis	Fossile	11,018	5000	3,698970004	1,042102768
CHARADRIIFORMES	Alcidae	Ptychoramphus_aleuticus	Actuel	2,06	191,8	2,282848603	0,31386722
CHARADRIIFORMES	Alcidae	Synthliboramphus_antiquus	Actuel	2,43	218	2,338456494	0,385606274
CHARADRIIFORMES	Alcidae	Uria_aalge	Actuel	5,73	991	2,996073654	0,758154622
CHARADRIIFORMES	Alcidae	Uria_lomvia	Actuel	5,3	990,2	2,995722922	0,72427587
CHARADRIIFORMES	Burhinidae	Burhinus_bistriatus	Actuel	4,66	787	2,895974732	0,668385917
CHARADRIIFORMES	Burhinidae	Burhinus_grallarius	Actuel	4,31	597,13	2,776068891	0,63447727
CHARADRIIFORMES	Burhinidae	Burhinus_oedicnemus	Actuel	3,65	459	2,661812686	0,562292864
CHARADRIIFORMES	Burhinidae	Burhinus_superciliaris	Actuel	3,299	451,24	2,654407591	0,518382316
CHARADRIIFORMES	Burhinidae	Esacus_giganteus	Actuel	5,35	1005	3,002166062	0,728353782
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Charadrius_alexandrinus	Actuel	0,89	42,3	1,626340367	-0,050609993
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Charadrius_australis	Actuel	1,15	83,5	1,921686475	0,06069784
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Charadrius_bicinctus	Actuel	1,11	59,4	1,773786445	0,045322979
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Charadrius_collaris	Actuel	0,77	28,3	1,451786436	-0,113509275
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Charadrius_falklandicus	Actuel	1,11	65	1,812913357	0,045322979
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Charadrius_leschenaultii	Actuel	1,26	68,5	1,835690571	0,100370545
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Charadrius_melodus	Actuel	0,99	53,6	1,72916479	-0,004364805
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Charadrius_modestus	Actuel	1,24	78	1,892094603	0,093421685
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Charadrius_mongolus	Actuel	1,13	63,74	1,804412059	0,053078443
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Charadrius_pecuarius	Actuel	0,82	34	1,531478917	-0,086186148
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Charadrius_placidus	Actuel	1,08	62,7	1,797267541	0,033423755
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Charadrius_ruficapillus	Actuel	0,82	37,4	1,572871602	-0,086186148
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Charadrius_semipalmatus	Actuel	0,96	46,71	1,669409867	-0,017728767

CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Charadrius_tricollaris	Actuel	0,76	37	1,568201724	-0,119186408
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Charadrius_vociferus	Actuel	1,12	96,55	1,984752278	0,049218023
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Charadrius_wilsonia	Actuel	1,06	55,1	1,741151599	0,025305865
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Elseyornis_melanops	Actuel	0,84	30	1,477121255	-0,075720714
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Erythrogonys_cinctus	Actuel	1,05	50	1,698970004	0,021189299
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Pluvialis_apricaria	Actuel	2,23	212,93	2,328236854	0,348304863
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Pluvialis_dominica	Actuel	1,82	149,19	2,173739714	0,260071388
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Pluvialis_fulva	Actuel	1,77	135	2,130333768	0,247973266
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Pluvialis_squatarola	Actuel	2,56	223,5	2,349277527	0,408239965
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Vanellus_albiceps	Actuel	2,38	192	2,283301229	0,376576957
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Vanellus_armatus	Actuel	1,94	159,5	2,202760687	0,28780173
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Vanellus_cayanus	Actuel	1,54	76	1,880813592	0,187520721
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Vanellus_coronatus	Actuel	2,11	175	2,243038049	0,324282455
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Vanellus_miles	Actuel	2,85	334,6	2,524525937	0,45484486
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Vanellus_senegallus	Actuel	2,43	251	2,399673721	0,385606274
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Vanellus_tricolor	Actuel	2,39	270,8	2,43264866	0,378397901
CHARADRIIFORMES	Charadriidae	Vanellus_vanellus	Actuel	2,33	218,5	2,339451441	0,367355921
CHARADRIIFORMES	Chionidae	Chionis_albus	Actuel	3,97	677	2,830588669	0,598790507
CHARADRIIFORMES	Chionidae	Chionis_minor	Actuel	3,4	510	2,707570176	0,531478917
CHARADRIIFORMES	Glareolidae	Cursorius_cursor	Actuel	1,44	138	2,139879086	0,158362492
CHARADRIIFORMES	Glareolidae	Glareola_nuchalis	Actuel	0,85	47,5	1,67669361	-0,070581074
CHARADRIIFORMES	Glareolidae	Smutsornis_africanus	Actuel	1,16	87,5	1,942008053	0,062957834
CHARADRIIFORMES	Glareolidae	Stiltia_isabella	Actuel	1,05	65,5	1,8162413	0,021189299
CHARADRIIFORMES	Haematopodidae	Haematopus_ater	Actuel	5,15	825,67	2,916806505	0,711807229
CHARADRIIFORMES	Haematopodidae	Haematopus_bachmani	Actuel	4,52	555	2,744292983	0,655138435
CHARADRIIFORMES	Haematopodidae	Haematopus_leucopodus	Actuel	4,55	618	2,790988475	0,658011397
CHARADRIIFORMES	Haematopodidae	Haematopus_longirostris	Actuel	4,25	614	2,788168371	0,62838893
CHARADRIIFORMES	Haematopodidae	Haematopus_ostralegus	Actuel	4,52	514,5	2,711385379	0,655138435
CHARADRIIFORMES	Ibidorhynchidae	Ibidorhyncha_struthersii	Actuel	2,3	294	2,46834733	0,361727836
CHARADRIIFORMES	Jacanidae	Actophilornis_africanus	Actuel	0,794	137	2,136720567	-0,100179498
CHARADRIIFORMES	Jacanidae	Hydrophasianus_chirurgus	Actuel	1,4	163,5	2,213517757	0,146128036
CHARADRIIFORMES	Jacanidae	Irediparra_gallinacea	Actuel	1,13	102,55	2,010935665	0,053078443
CHARADRIIFORMES	Jacanidae	Jacana_jacana	Actuel	1,29	129	2,11058971	0,111934276
CHARADRIIFORMES	Jacanidae	Jacana_spinosa	Actuel	1,38	95,45	1,979775933	0,139879086

CHARADRIIFORMES	Laridae	Anous_minutus	Actuel	1,51	102,2	2,009450896	0,178976947
CHARADRIIFORMES	Laridae	Anous_stolidus	Actuel	2,23	189	2,276461804	0,348304863
CHARADRIIFORMES	Laridae	Chlidonias_hybrida	Actuel	1,48	83,9	1,923761961	0,170261715
CHARADRIIFORMES	Laridae	Creagrus_furcatus	Actuel	4,927	697	2,843232778	0,692582562
CHARADRIIFORMES	Laridae	Gelochelidon_nilotica	Actuel	1,90	233	2,367355921	0,278790172
CHARADRIIFORMES	Laridae	Gygis_alba	Actuel	1,93	109,9	2,040997692	0,285557309
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_argentatus	Actuel	6,69	1082,25	3,034327594	0,825426118
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_atricilla	Actuel	3,12	308	2,488550717	0,494154594
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_californicus	Actuel	5,07	693,3	2,8409212	0,705007959
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_canus	Actuel	4,07	415,75	2,618832258	0,609594409
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_crassirostris	Actuel	4,6	561	2,748962861	0,662757832
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_delawarensis	Actuel	4,44	518,5	2,714748761	0,64738297
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_dominicanus	Actuel	6,61	941	2,973589623	0,820201459
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_fuscus	Actuel	5,88	824,4	2,916137983	0,769377326
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_glaucescens	Actuel	7,62	1063	3,026533265	0,881954971
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_hartlaubii	Actuel	3,07	271,5	2,433769834	0,487138375
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_heermanni	Actuel	3,85	507	2,705007959	0,58546073
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_hyperboreus	Actuel	7,47	1544,25	3,18871761	0,873320602
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_maculipennis	Actuel	3,25	339	2,530199698	0,511883361
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_marinus	Actuel	8,2	1658,5	3,219715476	0,913813852
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_minutus	Actuel	1,57	125	2,096910013	0,195899652
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_novaeollandiae	Actuel	3,12	271,5	2,433769834	0,494154594
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_occidentalis	Actuel	6,89	931,5	2,969182859	0,838219222
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_pacificus	Actuel	6,8	1313,5	3,118430077	0,832508913
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_philadelphia	Actuel	2,26	211	2,324282455	0,354108439
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_pipixcan	Actuel	2,58	287	2,457881897	0,411619706
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_ridibundus	Actuel	3,05	276,9	2,442322956	0,484299839
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_schistisagus	Actuel	7,45	1323	3,121559844	0,872156273
CHARADRIIFORMES	Laridae	Larus_thayeri	Actuel	6,58	945,5	2,975661533	0,818225894
CHARADRIIFORMES	Laridae	Leucophaeus_scoresbii	Actuel	4,64	524,25	2,719538439	0,666517981
CHARADRIIFORMES	Laridae	Pagophila_eburnea	Actuel	4,83	529,5	2,723865964	0,683947131
CHARADRIIFORMES	Laridae	Phaetusa_simplex	Actuel	3	235	2,371067862	0,477121255
CHARADRIIFORMES	Laridae	Procelsterna_cerulea	Actuel	1,12	50,6	1,704150517	0,049218023
CHARADRIIFORMES	Laridae	Rhodostethia_rosea	Actuel	2,15	223,42	2,349122047	0,33243846

CHARADRIIFORMES	Laridae	Rissa_brevirostris	Actuel	4,07	377	2,57634135	0,609594409
CHARADRIIFORMES	Laridae	Rissa_tridactyla	Actuel	4,31	387,25	2,587991426	0,63447727
CHARADRIIFORMES	Laridae	Rynchops_niger	Actuel	2,64	301,5	2,479287316	0,421603927
CHARADRIIFORMES	Laridae	Sterna_albifrons	Actuel	1,03	57	1,755874856	0,012837225
CHARADRIIFORMES	Laridae	Sterna_aleutica	Actuel	1,72	132,4	2,121887985	0,235528447
CHARADRIIFORMES	Laridae	Sterna_anaethetus	Actuel	1,96	133,5	2,125481266	0,292256071
CHARADRIIFORMES	Laridae	Sterna_bergii	Actuel	3,36	342	2,534026106	0,526339277
CHARADRIIFORMES	Laridae	Sterna_caspia	Actuel	4,69	666	2,823474229	0,671172843
CHARADRIIFORMES	Laridae	Sterna_dougallii	Actuel	1,53	63,2	1,800717078	0,184691431
CHARADRIIFORMES	Laridae	Sterna_forsteri	Actuel	1,97	149	2,173186268	0,294466226
CHARADRIIFORMES	Laridae	Sterna_fuscata	Actuel	2,32	185,54	2,268437552	0,365487985
CHARADRIIFORMES	Laridae	Sterna_hirundo	Actuel	1,88	139	2,1430148	0,274157849
CHARADRIIFORMES	Laridae	Sterna_lunata	Actuel	2,04	108,8	2,036628895	0,309630167
CHARADRIIFORMES	Laridae	Sterna_maxima	Actuel	3,84	438,4	2,641870545	0,584331224
CHARADRIIFORMES	Laridae	Sterna_paradisaea	Actuel	1,55	106,3	2,026533265	0,190331698
CHARADRIIFORMES	Laridae	Sterna_sandvicensis	Actuel	2,44	192	2,283301229	0,387389826
CHARADRIIFORMES	Laridae	Sterna_sumatrana	Actuel	1,31	106	2,025305865	0,117271296
CHARADRIIFORMES	Laridae	Sterna_trudeaui	Actuel	2,08	153	2,184691431	0,318063335
CHARADRIIFORMES	Laridae	Sterna_vittata	Actuel	2,01	139	2,1430148	0,303196057
CHARADRIIFORMES	Laridae	Xema_sabini	Actuel	2,21	198	2,29666519	0,344392274
CHARADRIIFORMES	Pedionomidae	Pedionomus_torquatus	Actuel	0,77	63,2	1,800717078	-0,113509275
CHARADRIIFORMES	Pluvianellidae	Pluvianellus_socialis	Actuel	1,14	84,25	1,92556991	0,057285644
CHARADRIIFORMES	Pluvianidae	Pluvianus_aegyptius	Actuel	1,28	82	1,913813852	0,108565024
CHARADRIIFORMES	Recurvirostridae	Cladorhynchus_leucocephalus	Actuel	1,61	221,15	2,344686944	0,206825876
CHARADRIIFORMES	Recurvirostridae	Himantopus_himantopus	Actuel	1,9	177,25	2,248586244	0,278753601
CHARADRIIFORMES	Recurvirostridae	Himantopus_mexicanus	Actuel	1,9	186	2,269512944	0,278753601
CHARADRIIFORMES	Recurvirostridae	Recurvirostra_americana	Actuel	2,1	325,7	2,512817759	0,322219295
CHARADRIIFORMES	Recurvirostridae	Recurvirostra_avosetta	Actuel	1,83	304	2,482873584	0,26245109
CHARADRIIFORMES	Recurvirostridae	Recurvirostra_novaehollandiae	Actuel	1,99	325	2,511883361	0,298853076
CHARADRIIFORMES	Rostratulidae	Rostratula_benghalensis	Actuel	1,42	121	2,08278537	0,152288344
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Actitis_hypoleucos	Actuel	0,86	48	1,681241237	-0,065501549
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Actitis_macularius	Actuel	0,68	48,24	1,683407299	-0,167491087
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Arenaria_interpres	Actuel	1,34	136	2,133538908	0,127104798
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Arenaria_melanocephala	Actuel	1,53	126,5	2,102090526	0,184691431



CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Bartramia_longicauda	Actuel	1,3	161,07	2,207014659	0,113943352
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Calidris_acuminata	Actuel	0,99	66,55	1,82314806	-0,004364805
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Calidris_alba	Actuel	1,01	57	1,755874856	0,004321374
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Calidris_alpina	Actuel	1	52,23	1,717920026	0
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Calidris_bairdii	Actuel	0,73	41,05	1,613313161	-0,13667714
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Calidris_canutus	Actuel	1,32	142	2,152288344	0,120573931
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Calidris_ferruginea	Actuel	0,99	58,1	1,764176132	-0,004364805
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Calidris_fuscicollis	Actuel	0,78	47,9	1,680335513	-0,107905397
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Calidris_himantopus	Actuel	0,92	57,35	1,758533422	-0,036212173
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Calidris_mauri	Actuel	0,64	27,85	1,4448252	-0,193820026
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Calidris_melanotos	Actuel	1,02	81,4	1,910624405	0,008600172
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Calidris_minuta	Actuel	0,53	23	1,361727836	-0,27572413
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Calidris_minutilla	Actuel	0,55	22,9	1,359835482	-0,259637311
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Calidris_pilocnemis	Actuel	1,13	82,1	1,914343157	0,053078443
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Calidris_pusilla	Actuel	0,51	27,5	1,439332694	-0,292429824
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Calidris_ruficollis	Actuel	0,66	26,8	1,428134794	-0,180456064
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Calidris_subminuta	Actuel	0,59	30,2	1,480006943	-0,229147988
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Calidris_tenuirostris	Actuel	1,54	147,5	2,16879202	0,187520721
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Catoptrophorus_semipalmatus	Actuel	2,33	247,25	2,3931363	0,367355921
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Gallinago_gallinago	Actuel	1,41	113,5	2,054995862	0,149219113
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Gallinago_hardwickii	Actuel	1,99	151,5	2,180412633	0,298853076
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Gallinago_media	Actuel	1,8	170,5	2,231724383	0,255272505
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Gallinago_nobilis	Actuel	2,09	192,5	2,284430734	0,320146286
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Gallinago_stenura	Actuel	1,5	113	2,053078443	0,176091259
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Gallinago_undulata	Actuel	2,89	285	2,45484486	0,460897843
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Heteroscelus_brevipes	Actuel	1,34	107	2,029383778	0,127104798
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Heteroscelus_incanus	Actuel	1,29	108,5	2,035429738	0,11058971
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Limicola_falcinellus	Actuel	0,72	34,2	1,534026106	-0,142667504
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Limnodromus_griseus	Actuel	1,38	110,75	2,044343735	0,139879086
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Limnodromus_scolopaceus	Actuel	1,37	91,79	1,96279537	0,136720567
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Limosa_fedoa	Actuel	2,73	358,5	2,55448916	0,436162647
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Limosa_haemastica	Actuel	2,32	255,5	2,407390904	0,365487985
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Limosa_lapponica	Actuel	2,77	291,25	2,464265934	0,442479769
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Lymnocyptes_minimus	Actuel	0,97	50,2	1,700703717	-0,013228266

CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Numenius_americanus	Actuel	3,8	510,19	2,707731942	0,579783597
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Numenius_arquata	Actuel	4,63	805,5	2,906065545	0,665580991
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Numenius_madagascariensis	Actuel	4,7	792	2,898725182	0,672097858
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Numenius_phaeopus	Actuel	3,13	397,65	2,599500987	0,495544338
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Numenius_tahitiensis	Actuel	3,42	401	2,603144373	0,534026106
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Phalaropus_fulicarius	Actuel	0,56	49,4	1,693726949	-0,251811973
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Phalaropus_lobatus	Actuel	0,45	35,68	1,552424846	-0,346787486
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Philomachus_pugnax	Actuel	1,56	136	2,133538908	0,193124598
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Scolopax_minor	Actuel	2,02	197,5	2,2955671	0,305351369
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Scolopax_rusticola	Actuel	2,78	309,5	2,490660653	0,444044796
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Steganopus_tricolor	Actuel	0,65	59,95	1,777789187	-0,187086643
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Tringa_flavipes	Actuel	1,07	82,4	1,915927212	0,029383778
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Tringa_glareola	Actuel	1,04	67,5	1,829303773	0,017033339
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Tringa_melanoleuca	Actuel	1,79	171	2,23299611	0,252853031
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Tringa_nebularia	Actuel	1,85	157,5	2,197280558	0,267171728
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Tringa_ochropus	Actuel	1,05	86	1,934498451	0,021189299
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Tringa_solitaria	Actuel	0,82	52,1	1,716837723	-0,086186148
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Tringa_stagnatilis	Actuel	1,02	72,5	1,860338007	0,008600172
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Tringa_totanus	Actuel	1,52	129	2,11058971	0,181843588
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Tryngites_subruficollis	Actuel	1,03	62,4	1,79518459	0,012837225
CHARADRIIFORMES	Scolopacidae	Xenus_cinereus	Actuel	1,03	66	1,819543936	0,012837225
CHARADRIIFORMES	Stercorariidae	Catharacta_maccormicki	Actuel	6,79	1349	3,13001195	0,831869774
CHARADRIIFORMES	Stercorariidae	Stercorarius_longicaudus	Actuel	2,96	288,5	2,460145817	0,471291711
CHARADRIIFORMES	Stercorariidae	Stercorarius_parasiticus	Actuel	3,89	445,5	2,648847708	0,589949601
CHARADRIIFORMES	Stercorariidae	Stercorarius_pomarinus	Actuel	4,79	694	2,84135947	0,680335513
CHARADRIIFORMES	Stercorariidae	Stercorarius_skua	Actuel	6,79	1340	3,127104798	0,831562013
CHARADRIIFORMES	Thinocoridae	Thinocorus_rumicivorus	Actuel	0,72	53,1	1,725094521	-0,142667504
CHARADRIIFORMES	Turnicidae	Turnix_melanogaster	Actuel	1,06	87,9	1,943988875	0,025305865
CHARADRIIFORMES	Turnicidae	Turnix_pyrrhorthorax	Actuel	0,57	46,65	1,668851648	-0,244125144
CHARADRIIFORMES	Turnicidae	Turnix_suscitator	Actuel	0,71	58,35	1,76604086	-0,148741651
CHARADRIIFORMES	Turnicidae	Turnix_varius	Actuel	1,04	91,85	1,963079161	0,017033339
CHARADRIIFORMES	Turnicidae	Turnix_velox	Actuel	0,67	45	1,653212514	-0,173925197
CICONIIFORMES	Ardeidae	Ardea_alba	Actuel	4,75	935	2,970811611	0,677059177
CICONIIFORMES	Ardeidae	Butorides_striata	Actuel	2,50	226	2,354108439	0,397592434

CICONIIFORMES	Ardeidae	Egrandta_garzetta	Actuel	3,46	312	2,494154594	0,538573734
CICONIIFORMES	Ciconiidae	Anastomus_lamelligerus	Actuel	10,28	1120	3,049218023	1,011993115
CICONIIFORMES	Ciconiidae	Ciconia_ciconia	Actuel	14,67	3448	3,537567257	1,166430114
CICONIIFORMES	Ciconiidae	Jabiru_mycteria	Actuel	23,5	6054,5	3,782078284	1,371067862
CICONIIFORMES	Ciconiidae	Leptoptilos_crumeniferus	Actuel	27,17	6325	3,80106053	1,434089638
CICONIIFORMES	Ciconiidae	Leptoptilos_dubius	Actuel	32	7454	3,872389388	1,505149978
CICONIIFORMES	Ciconiidae	Mycteria_americana	Actuel	14,88	2558,5	3,407985421	1,172602931
CICONIIFORMES	Threskiornithidae	Eudocimus_ruber	Actuel	5,39	741	2,869818208	0,731910942
CICONIIFORMES	Threskiornithidae	Platalea_alba	Actuel	10,48	1521	3,182129214	1,020444155
COLIIFORMES	Coliidae	Colius_striatus	Actuel	1,14	56,4	1,751279104	0,056904851
COLIIFORMES	Coliidae	Urocolius_indicus	Actuel	1,07	55	1,740362689	0,029383778
COLIIFORMES	Coliidae	Urocolius_macrourus	Actuel	1	48,4	1,684845362	0
COLUMBIFORMES	Columbidae	Alectroenas_pulcherrima	Actuel	1,55	165	2,217483944	0,190331698
COLUMBIFORMES	Columbidae	Caloenas_nicobarica	Actuel	3,06	540	2,73239376	0,485721426
COLUMBIFORMES	Columbidae	Chalcophaps_indica	Actuel	1,25	137,67	2,138839312	0,096910013
COLUMBIFORMES	Columbidae	Chalcophaps_stephani	Actuel	1,08	141	2,149219113	0,033423755
COLUMBIFORMES	Columbidae	Claravis_pretiosa	Actuel	0,9	68,2	1,833784375	-0,045757491
COLUMBIFORMES	Columbidae	Columba_arquatrix	Actuel	2,25	500	2,698970004	0,352182518
COLUMBIFORMES	Columbidae	Columba_guinea	Actuel	2,12	352	2,546542663	0,326335861
COLUMBIFORMES	Columbidae	Columba_leucomela	Actuel	2,29	420	2,62324929	0,359835482
COLUMBIFORMES	Columbidae	Columba_leuconota	Actuel	1,96	284,75	2,454463733	0,292256071
COLUMBIFORMES	Columbidae	Columba_livia	Actuel	2,04	354	2,549003262	0,310429895
COLUMBIFORMES	Columbidae	Columba_oenas	Actuel	1,95	291	2,463892989	0,290034611
COLUMBIFORMES	Columbidae	Columba_vitiensis	Actuel	2,23	380	2,579783597	0,348304863
COLUMBIFORMES	Columbidae	Columbina_buckleyi	Actuel	0,76	57	1,755874856	-0,119186408
COLUMBIFORMES	Columbidae	Columbina_inca	Actuel	0,73	42,5	1,62838893	-0,13667714
COLUMBIFORMES	Columbidae	Columbina_minuta	Actuel	0,56	32,9	1,517195898	-0,251811973
COLUMBIFORMES	Columbidae	Columbina_passerina	Actuel	0,64	33	1,51851394	-0,193820026
COLUMBIFORMES	Columbidae	Columbina_picui	Actuel	0,75	51,6	1,712649702	-0,124938737
COLUMBIFORMES	Columbidae	Columbina_talpacoti	Actuel	0,72	46,5	1,667452953	-0,142667504
COLUMBIFORMES	Columbidae	Didunculus_strigirostris	Actuel	2,69	400	2,602059991	0,429678008
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ducula_aenea	Actuel	3,06	545	2,736396502	0,485721426
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ducula_badia	Actuel	3,05	486	2,686636269	0,484299839
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ducula_bicolor	Actuel	3,05	457,55	2,66043856	0,484299839

COLUMBIFORMES	Columbidae	Ducula_goliath	Actuel	3,38	658	2,818225894	0,5289167
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ducula_luctuosa	Actuel	3,1	410	2,612783857	0,491361694
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ducula_melanochroa	Actuel	3,8	745	2,872156273	0,579783597
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ducula_pacifica	Actuel	2,45	401	2,603144373	0,389166084
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ducula_perspicillata	Actuel	3,4	667	2,824125834	0,531478917
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ducula_pinon	Actuel	3,78	792,5	2,898999271	0,5774918
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ducula_radiata	Actuel	2,05	295	2,469822016	0,311753861
COLUMBIFORMES	Columbidae	Gallicolumba_beccarii	Actuel	1,05	94	1,973127854	0,021189299
COLUMBIFORMES	Columbidae	Gallicolumba_crinigera	Actuel	1,45	162,5	2,210853365	0,161368002
COLUMBIFORMES	Columbidae	Gallicolumba_jobiensis	Actuel	1,03	142	2,152288344	0,012837225
COLUMBIFORMES	Columbidae	Gallicolumba_luzonica	Actuel	1,37	184	2,264817823	0,136720567
COLUMBIFORMES	Columbidae	Geopelia_cuneata	Actuel	0,593	31,6	1,499687083	-0,226945307
COLUMBIFORMES	Columbidae	Geopelia_humeralis	Actuel	1,26	128,5	2,108903128	0,100370545
COLUMBIFORMES	Columbidae	Geopelia_placida	Actuel	0,79	47,8	1,679427897	-0,102372909
COLUMBIFORMES	Columbidae	Geopelia_striata	Actuel	0,79	46,97	1,67182056	-0,102372909
COLUMBIFORMES	Columbidae	Geophaps_plumifera	Actuel	1,18	94,55	1,975661533	0,071882007
COLUMBIFORMES	Columbidae	Geophaps_smithii	Actuel	1,39	194	2,28780173	0,1430148
COLUMBIFORMES	Columbidae	Geotrygon_chrysia	Actuel	1,31	160,5	2,205475037	0,117271296
COLUMBIFORMES	Columbidae	Geotrygon_costaricensis	Actuel	1,9	215	2,33243846	0,278753601
COLUMBIFORMES	Columbidae	Geotrygon_lawrencii	Actuel	1,8	220	2,342422681	0,255272505
COLUMBIFORMES	Columbidae	Geotrygon_montana	Actuel	1,14	140	2,146128036	0,056904851
COLUMBIFORMES	Columbidae	Geotrygon_violacea	Actuel	1,05	220	2,342422681	0,021189299
COLUMBIFORMES	Columbidae	Goura_cristata	Actuel	5,27	2000	3,301029996	0,722157418
COLUMBIFORMES	Columbidae	Goura_scheepmakeri	Actuel	5,75	2236,5	3,349568903	0,759667845
COLUMBIFORMES	Columbidae	Goura_victoria	Actuel	5,43	2954	3,470410491	0,73479983
COLUMBIFORMES	Columbidae	Gymnophaps_albertisii	Actuel	2,1	259	2,413299764	0,322219295
COLUMBIFORMES	Columbidae	Hemiphaga_novaeeseelandiae	Actuel	2,97	653	2,814913181	0,472756449
COLUMBIFORMES	Columbidae	Henicophaps_albifrons	Actuel	2,1	260	2,414973348	0,322219295
COLUMBIFORMES	Columbidae	Leptotila_cassini	Actuel	1,3	193	2,285557309	0,113943352
COLUMBIFORMES	Columbidae	Leptotila_jamaicensis	Actuel	1,37	165	2,217483944	0,136720567
COLUMBIFORMES	Columbidae	Leptotila_plumbeiceps	Actuel	1,28	170	2,230448921	0,10720997
COLUMBIFORMES	Columbidae	Leptotila_rufaxilla	Actuel	1,27	157	2,195899652	0,103803721
COLUMBIFORMES	Columbidae	Leptotila_verreauxi	Actuel	1,42	127,7	2,106190897	0,152288344
COLUMBIFORMES	Columbidae	Leucosarcia_melanoleuca	Actuel	2,41	429	2,632457292	0,382017043

COLUMBIFORMES	Columbidae	Lopholaimus_antarcticus	Actuel	2,71	497	2,696356389	0,432969291
COLUMBIFORMES	Columbidae	Macropygia_amboinensis	Actuel	1,49	237	2,374748346	0,173186268
COLUMBIFORMES	Columbidae	Macropygia_nigrirostris	Actuel	1,15	90,1	1,954724791	0,06069784
COLUMBIFORMES	Columbidae	Macropygia_phasianella	Actuel	1,46	237	2,374748346	0,164352856
COLUMBIFORMES	Columbidae	Macropygia_unchall	Actuel	1,48	167,5	2,224014811	0,170261715
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ocyphaps_lophotes	Actuel	1,7	204	2,309630167	0,230448921
COLUMBIFORMES	Columbidae	Oena_capensis	Actuel	0,61	40,6	1,608526034	-0,214670165
COLUMBIFORMES	Columbidae	Otidiphaps_nobilis	Actuel	2,6	500	2,698970004	0,414973348
COLUMBIFORMES	Columbidae	Patagioenas_cayennensis	Actuel	1,76	231,7	2,364926034	0,245512668
COLUMBIFORMES	Columbidae	Patagioenas_fasciata	Actuel	2,12	367,25	2,564961804	0,326335861
COLUMBIFORMES	Columbidae	Patagioenas_flavirostris	Actuel	1,97	271	2,432969291	0,294466226
COLUMBIFORMES	Columbidae	Patagioenas_inornata	Actuel	2,13	307,5	2,48784512	0,328379603
COLUMBIFORMES	Columbidae	Patagioenas_leucocephala	Actuel	1,74	238	2,376576957	0,240549248
COLUMBIFORMES	Columbidae	Patagioenas_maculosa	Actuel	2,03	318,78	2,503491066	0,307496038
COLUMBIFORMES	Columbidae	Patagioenas_picazuro	Actuel	2,32	279	2,445604203	0,365487985
COLUMBIFORMES	Columbidae	Patagioenas_plumbea	Actuel	1,35	179	2,252853031	0,130333768
COLUMBIFORMES	Columbidae	Patagioenas_speciosa	Actuel	1,98	258,5	2,412460547	0,29666519
COLUMBIFORMES	Columbidae	Patagioenas_squamosa	Actuel	1,89	305	2,484299839	0,276461804
COLUMBIFORMES	Columbidae	Patagioenas_subvinacea	Actuel	1,42	163	2,212187604	0,152288344
COLUMBIFORMES	Columbidae	Petrophassa_albipennis	Actuel	1,1	129,5	2,112269768	0,041392685
COLUMBIFORMES	Columbidae	Pezophaps_solitaria	Fossile	13,91	20400	4,309630167	1,143224086
COLUMBIFORMES	Columbidae	Phapitreron_amethystinus	Actuel	1,29	145	2,161368002	0,11058971
COLUMBIFORMES	Columbidae	Phapitreron_leucotis	Actuel	1,13	134,5	2,128722284	0,053078443
COLUMBIFORMES	Columbidae	Phaps_chalcoptera	Actuel	1,78	331	2,519827994	0,250420002
COLUMBIFORMES	Columbidae	Phaps_elegans	Actuel	1,65	211,5	2,325310372	0,217483944
COLUMBIFORMES	Columbidae	Phaps_histrionica	Actuel	1,65	289	2,460897843	0,217483944
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ptilinopus_dupetithouarsii	Actuel	1,1	100	2	0,041392685
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ptilinopus_hyogastrus	Actuel	1,6	149	2,173186268	0,204119983
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ptilinopus_insularis	Actuel	1,07	100	2	0,029383778
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ptilinopus_iozonus	Actuel	1,45	114	2,056904851	0,161368002
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ptilinopus_jambu	Actuel	1,3	135	2,130333768	0,113943352
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ptilinopus_leclancheri	Actuel	1,55	164	2,214843848	0,190331698
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ptilinopus_magnificus	Actuel	2,17	185,5	2,268343914	0,336459734
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ptilinopus_melanospilus	Actuel	1,3	106	2,025305865	0,113943352

COLUMBIFORMES	Columbidae	Ptilinopus_monacha	Actuel	0,91	85,9	1,933993164	-0,040958608
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ptilinopus_occipitalis	Actuel	1,95	238	2,376576957	0,290034611
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ptilinopus_ornatus	Actuel	1,7	163,25	2,21285319	0,230448921
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ptilinopus_porphyraceus	Actuel	1,3	119	2,075546961	0,113943352
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ptilinopus_pulchellus	Actuel	0,99	70	1,84509804	-0,004364805
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ptilinopus_purpuratus	Actuel	0,99	88,5	1,946943271	-0,004364805
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ptilinopus_regina	Actuel	1,21	101,9	2,008174184	0,08278537
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ptilinopus_rivoli	Actuel	1,45	149	2,173186268	0,161368002
COLUMBIFORMES	Columbidae	Ptilinopus_superbus	Actuel	1,09	118	2,071882007	0,037426498
COLUMBIFORMES	Columbidae	Raphus_cucullatus	Fossile	13,41	13750	4,138302698	1,127398658
COLUMBIFORMES	Columbidae	Reinwardtoena_browni	Actuel	2,1	315	2,498310554	0,322219295
COLUMBIFORMES	Columbidae	Reinwardtoena_reinwardtsi	Actuel	2	256,5	2,409087369	0,301029996
COLUMBIFORMES	Columbidae	Starnoenas_cyanocephala	Actuel	1,63	251	2,399673721	0,212187604
COLUMBIFORMES	Columbidae	Stigmatopelia_chinensis	Actuel	1,35	161,5	2,208172527	0,130333768
COLUMBIFORMES	Columbidae	Stigmatopelia_senegalensis	Actuel	1,24	101	2,004321374	0,093421685
COLUMBIFORMES	Columbidae	Streptopelia_capicola	Actuel	1,49	153	2,184691431	0,173186268
COLUMBIFORMES	Columbidae	Streptopelia_decipiens	Actuel	1,6	146	2,164352856	0,204119983
COLUMBIFORMES	Columbidae	Streptopelia_orientalis	Actuel	1,49	233	2,367355921	0,173186268
COLUMBIFORMES	Columbidae	Streptopelia_semitorquata	Actuel	1,59	236	2,372912003	0,201397124
COLUMBIFORMES	Columbidae	Streptopelia_tranquebarica	Actuel	1,06	103	2,012837225	0,025305865
COLUMBIFORMES	Columbidae	Streptopelia_turtur	Actuel	1,39	145,1	2,161667412	0,1430148
COLUMBIFORMES	Columbidae	Streptopelia_vinacea	Actuel	1,2	110	2,041392685	0,079181246
COLUMBIFORMES	Columbidae	Treron_apicauda	Actuel	1,4	220	2,342422681	0,146128036
COLUMBIFORMES	Columbidae	Treron_calvus	Actuel	1,58	198,5	2,297760511	0,198657087
COLUMBIFORMES	Columbidae	Treron_capellei	Actuel	2,2	404,5	2,606918526	0,342422681
COLUMBIFORMES	Columbidae	Treron_curvirostra	Actuel	1,36	149	2,173186268	0,133538908
COLUMBIFORMES	Columbidae	Treron_formosae	Actuel	1,55	240	2,380211242	0,190331698
COLUMBIFORMES	Columbidae	Treron_fulvicollis	Actuel	1,3	163	2,212187604	0,113943352
COLUMBIFORMES	Columbidae	Treron_phoenicopterus	Actuel	1,6	234,5	2,370142847	0,204119983
COLUMBIFORMES	Columbidae	Treron_pompadora	Actuel	1,39	234	2,369215857	0,1430148
COLUMBIFORMES	Columbidae	Treron_sieboldii	Actuel	1,35	245	2,389166084	0,130333768
COLUMBIFORMES	Columbidae	Treron_vernans	Actuel	1,25	132,5	2,122215878	0,096910013
COLUMBIFORMES	Columbidae	Turacoena_manadensis	Actuel	1,6	212,5	2,327358934	0,204119983
COLUMBIFORMES	Columbidae	Turtur_brehmeri	Actuel	1,32	128	2,10720997	0,120573931

COLUMBIFORMES	Columbidae	Turtur_chalcospilos	Actuel	0,92	60,6	1,782472624	-0,036212173
COLUMBIFORMES	Columbidae	Turtur_tympanistria	Actuel	0,97	69,6	1,84260924	-0,013228266
COLUMBIFORMES	Columbidae	Zenaida_asiatica	Actuel	1,45	127	2,103803721	0,161368002
COLUMBIFORMES	Columbidae	Zenaida_auriculata	Actuel	1,19	112,65	2,051731196	0,075546961
COLUMBIFORMES	Columbidae	Zenaida_aurita	Actuel	1,45	150,2	2,176669933	0,161368002
COLUMBIFORMES	Columbidae	Zenaida_galapagoensis	Actuel	1,01	79,5	1,900367129	0,004321374
COLUMBIFORMES	Columbidae	Zenaida_macroura	Actuel	1,19	119	2,075546961	0,075546961
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Alcedo_atthis	Actuel	0,74	28,3	1,451786436	-0,13076828
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Alcedo_azurea	Actuel	0,98	34,6	1,539076099	-0,008773924
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Alcedo_cristata	Actuel	0,54	15,7	1,195899652	-0,26760624
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Ceryle_rudis	Actuel	1,59	84,4	1,926342447	0,201397124
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Ceyx_lepidus	Actuel	0,56	19,4	1,28780173	-0,251811973
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Ceyx_pictus	Actuel	0,43	11,4	1,056904851	-0,366531544
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Chloroceryle_amazona	Actuel	1,95	126,5	2,102090526	0,290034611
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Chloroceryle_america	Actuel	0,92	32,05	1,505828034	-0,036212173
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Dacelo_gaudichaud	Actuel	2,15	144,75	2,160618572	0,33243846
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Dacelo_leachii	Actuel	4,23	309	2,489958479	0,626340367
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Dacelo_novaeguineae	Actuel	4,31	334,5	2,524396122	0,63447727
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Halcyon_leucocephala	Actuel	1,08	41,8	1,621176282	0,033423755
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Halcyon_senegalensis	Actuel	1,45	74,5	1,872156273	0,161368002
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Halcyon_smyrnensis	Actuel	1,84	91,4	1,960946196	0,264817823
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Megaceryle_alcyon	Actuel	2,46	147,6	2,169086357	0,390935107
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Megaceryle_torquata	Actuel	3,57	317	2,501059262	0,552668216
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Melidora_macrorrhina	Actuel	2,3	102	2,008600172	0,361727836
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Pelargopsis_capensis	Actuel	2,82	180,5	2,256477206	0,450249108
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Syma_megarhyncha	Actuel	1,35	56	1,748188027	0,130333768
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Syma_torotoro	Actuel	1,11	35	1,544068044	0,045322979
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Tanyiptera_galatea	Actuel	1,43	51,9	1,715167358	0,155336037
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Tanyiptera_sylvia	Actuel	1,14	49,6	1,695481676	0,056904851
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Todiramphus_chloris	Actuel	1,34	83,4	1,921166051	0,127104798
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Todiramphus_macleayii	Actuel	1,07	37,3	1,571708832	0,029383778
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Todiramphus_pyrrhopygius	Actuel	1,13	51,7	1,713490543	0,053078443
CORACIIFORMES	Alcedinidae	Todiramphus_sanctus	Actuel	1,03	38,3	1,583198774	0,012837225
CORACIIFORMES	Brachypteracias	Brachypteracias_leptosomus	Actuel	1,73	185	2,267171728	0,237724656

CORACIIFORMES	Coraciidae	Coracias_caudatus	Actuel	2,06	108	2,033423755	0,31386722
CORACIIFORMES	Coraciidae	Coracias_garrulus	Actuel	2,32	146	2,164352856	0,365487985
CORACIIFORMES	Coraciidae	Eurystomus_orientalis	Actuel	1,98	143,67	2,157366092	0,29666519
CORACIIFORMES	Meropidae	Merops_apiaster	Actuel	0,88	56,6	1,752816431	-0,055517328
CORACIIFORMES	Meropidae	Merops_orientalis	Actuel	0,48	14,65	1,165837625	-0,318758763
CORACIIFORMES	Meropidae	Merops_ornatus	Actuel	0,62	26,9	1,42975228	-0,207608311
CORACIIFORMES	Meropidae	Merops_pusillus	Actuel	0,41	15,1	1,178976947	-0,387216143
CORACIIFORMES	Momotidae	Baryphthengus_ruficapillus	Actuel	2,65	175	2,243038049	0,423245874
CORACIIFORMES	Momotidae	Momotus_momota	Actuel	2,19	133	2,123851641	0,340444115
CORACIIFORMES	Todidae	Todus_mexicanus	Actuel	0,4	5,83	0,765668555	-0,397940009
CORACIIFORMES	Todidae	Todus_subulatus	Actuel	0,43	7,86	0,895422546	-0,366531544
CORACIIFORMES	Todidae	Todus_todus	Actuel	0,41	6,52	0,814247596	-0,387216143
CUCULIFORMES	Cuculidae	Cacomantis_castaneiventris	Actuel	0,95	31	1,491361694	-0,022276395
CUCULIFORMES	Cuculidae	Cacomantis_flabelliformis	Actuel	1,09	42,65	1,629919036	0,037426498
CUCULIFORMES	Cuculidae	Cacomantis_variolosus	Actuel	0,97	35,93	1,555457217	-0,013228266
CUCULIFORMES	Cuculidae	Centropus_bengalensis	Actuel	2,27	161,05	2,206960729	0,356025857
CUCULIFORMES	Cuculidae	Centropus_goliath	Actuel	5,54	511,5	2,708845638	0,743509765
CUCULIFORMES	Cuculidae	Centropus_menbeki	Actuel	6,66	519	2,715167358	0,823258985
CUCULIFORMES	Cuculidae	Centropus_phasianinus	Actuel	4,12	389,5	2,590507462	0,614897216
CUCULIFORMES	Cuculidae	Ceuthmochares_aereus	Actuel	1,33	63,9	1,805500858	0,123851641
CUCULIFORMES	Cuculidae	Chrysococcyx_basalis	Actuel	0,62	23,15	1,364550995	-0,207608311
CUCULIFORMES	Cuculidae	Chrysococcyx_caprius	Actuel	0,77	33	1,51851394	-0,113509275
CUCULIFORMES	Cuculidae	Chrysococcyx_lucidus	Actuel	0,69	24,45	1,388278863	-0,161150909
CUCULIFORMES	Cuculidae	Chrysococcyx_minutillus	Actuel	0,58	15,5	1,190331698	-0,236572006
CUCULIFORMES	Cuculidae	Chrysococcyx_osculans	Actuel	0,73	28	1,447158031	-0,13667714
CUCULIFORMES	Cuculidae	Clamator_glandarius	Actuel	1,9	143,75	2,157607853	0,278753601
CUCULIFORMES	Cuculidae	Coccyzus_americanus	Actuel	1,17	64	1,806179974	0,068185862
CUCULIFORMES	Cuculidae	Coccyzus_erythrophthalmus	Actuel	1,01	50,5	1,703291378	0,004321374
CUCULIFORMES	Cuculidae	Coccyzus_vetula	Actuel	2	99,3	1,996949248	0,301029996
CUCULIFORMES	Cuculidae	Crotophaga_ani	Actuel	1,56	111,73	2,048169799	0,193124598
CUCULIFORMES	Cuculidae	Cuculus_canorus	Actuel	1,57	111,5	2,047274867	0,195899652
CUCULIFORMES	Cuculidae	Cuculus_pallidus	Actuel	1,43	87,7	1,942999593	0,155336037
CUCULIFORMES	Cuculidae	Cuculus_saturatus	Actuel	1,58	81,05	1,908753019	0,198657087
CUCULIFORMES	Cuculidae	Eudynamys_scolopaceus	Actuel	2,46	196	2,292256071	0,390935107



CUCULIFORMES	Cuculidae	Eudynamys_taitensis	Actuel	2	117	2,068185862	0,301029996
CUCULIFORMES	Cuculidae	Geococcyx_californianus	Actuel	3,49	302,7	2,481012421	0,542825427
CUCULIFORMES	Cuculidae	Guira_guira	Actuel	1,92	141	2,149219113	0,283301229
CUCULIFORMES	Cuculidae	Phaenicophaeus_curvirostris	Actuel	2,92	154	2,187520721	0,465382851
CUCULIFORMES	Cuculidae	Phaenicophaeus_superciliosus	Actuel	2,51	102,25	2,009663317	0,399673721
CUCULIFORMES	Cuculidae	Phaenicophaeus_tristis	Actuel	2,3	118,5	2,07371835	0,361727836
CUCULIFORMES	Cuculidae	Piaya_cayana	Actuel	1,84	102	2,008600172	0,264817823
CUCULIFORMES	Cuculidae	Scythrops_novaehollandiae	Actuel	5,35	765	2,883661435	0,728353782
CUCULIFORMES	Cuculidae	Tapera_naevia	Actuel	0,89	48,55	1,686189234	-0,05154302
DINORNITHIFORMES	Dinornithidae	Dinornis_giganteus (F)	Fossile	59,3	242000	5,383815366	1,773054693
DINORNITHIFORMES	Dinornithidae	Dinornis_giganteus (M)	Fossile	41,6	85000	4,929418926	1,619093331
DINORNITHIFORMES	Dinornithidae	Dinornis_novaezelandiae	Fossile	48,8	167000	5,222716471	1,688419822
DINORNITHIFORMES	Dinornithidae	Dinornis_robustus	Fossile	41,60	177869	5,250100337	1,619093331
DINORNITHIFORMES	Emeidae	Anomalopteryx_didiformis	Fossile	25,7	73000	4,86332286	1,409933123
DINORNITHIFORMES	Emeidae	Emeus_crassus	Fossile	21,3	79000	4,897627091	1,328379603
DINORNITHIFORMES	Emeidae	Euryapteryx_curtus	Fossile	15,6	31000	4,491361694	1,193124598
DINORNITHIFORMES	Emeidae	Euryapteryx_gravis (Nth)	Fossile	23,3	142900	5,155032229	1,367355921
DINORNITHIFORMES	Emeidae	Euryapteryx_gravis (Sth)	Fossile	25,9	109000	5,037426498	1,413299764
DINORNITHIFORMES	Emeidae	Pachyornis_australis	Fossile	30,6	90000	4,954242509	1,485721426
DINORNITHIFORMES	Emeidae	Pachyornis_australis	Fossile	33,8	90000	4,954242509	1,5289167
DINORNITHIFORMES	Emeidae	Pachyornis_elephantopus	Fossile	32,2	96000	4,982271233	1,507855872
EURYPYGIFORMES	Eurypygidae	Eurypyga_helias	Actuel	2,48	210	2,322219295	0,394451681
EURYPYGIFORMES	Rhynochetidae	Rhynochetos_jubatus	Actuel	6,7	860	2,934498451	0,826074803
FALCONIFORMES	Falconidae	Caracara_cheritway	Actuel	9,26	1031	3,013258665	0,966610987
FALCONIFORMES	Falconidae	Caracara_plancus	Actuel	10,06	1348	3,129689892	1,002597981
FALCONIFORMES	Falconidae	Daptius_ater	Actuel	5,28	352	2,546542663	0,722633923
FALCONIFORMES	Falconidae	Falco_berigora	Actuel	6,24	593,5	2,773420723	0,79518459
FALCONIFORMES	Falconidae	Falco_cenchroides	Actuel	3,14	168,75	2,227243782	0,496929648
FALCONIFORMES	Falconidae	Falco_columbarius	Actuel	3,09	157,39	2,196977135	0,489958479
FALCONIFORMES	Falconidae	Falco_eleonorae	Actuel	4,04	385	2,58546073	0,606381365
FALCONIFORMES	Falconidae	Falco_longipennis	Actuel	3,35	253	2,403120521	0,525044807
FALCONIFORMES	Falconidae	Falco_mexicanus	Actuel	6,86	734	2,86569606	0,836324116
FALCONIFORMES	Falconidae	Falco_moluccensis	Actuel	3,49	162	2,209515015	0,542825427
FALCONIFORMES	Falconidae	Falco_naumanni	Actuel	2,71	152,5	2,183269844	0,432969291

FALCONIFORMES	Falconidae	Falco_peregrinus	Actuel	6,19	743,07	2,871029728	0,791690649
FALCONIFORMES	Falconidae	Falco_rufigularis	Actuel	3,18	168	2,225309282	0,50242712
FALCONIFORMES	Falconidae	Falco_rusticolus	Actuel	9,43	1461	3,164650216	0,974511693
FALCONIFORMES	Falconidae	Falco_sparverius	Actuel	2,49	91,98	1,963693405	0,396199347
FALCONIFORMES	Falconidae	Falco_subbuteo	Actuel	3,59	209,5	2,321184027	0,555094449
FALCONIFORMES	Falconidae	Falco_subniger	Actuel	6,5	715,17	2,854409288	0,812913357
FALCONIFORMES	Falconidae	Falco_tinnunculus	Actuel	3,87	184	2,264817823	0,587710965
FALCONIFORMES	Falconidae	Falco_vespertinus	Actuel	2,7	152,5	2,183269844	0,431363764
FALCONIFORMES	Falconidae	Herpetotheres_cachinnans	Actuel	6,55	625	2,795880017	0,8162413
FALCONIFORMES	Falconidae	Micrastur_semitorquatus	Actuel	6	631	2,800029359	0,77815125
FALCONIFORMES	Falconidae	Microhierax_erythrogenys	Actuel	1,4	48,88	1,689131197	0,146128036
FALCONIFORMES	Falconidae	Milvago_chimango	Actuel	4,59	296	2,471291711	0,661812686
FALCONIFORMES	Falconidae	Phalcoboenus_australis	Actuel	10,5	1848,02	3,266706667	1,021189299
FALCONIFORMES	Falconidae	Polihierax_semitorquatus	Actuel	1,47	51,2	1,709269961	0,167317335
FALCONIFORMES	Falconidae	Spizapteryx_circumcincta	Actuel	3,38	168,5	2,226599905	0,5289167
GALLIFORMES	Carcidae	Penelope_pileata	Actuel	4,8259089	1350	3,130333768	0,683579119
GALLIFORMES	Cracidae	Crax_fasciolata	Actuel	6,29	2600	3,414973348	0,798857732
GALLIFORMES	Cracidae	Crax_rubra	Actuel	9,56	4133	3,616265405	0,980457892
GALLIFORMES	Cracidae	Mitu_tuberosum	Actuel	8,2020661	3180	3,50242712	0,913923265
GALLIFORMES	Cracidae	Ortalis_vetula	Actuel	3,23	563	2,750508395	0,509202522
GALLIFORMES	Cracidae	Penelope_purpurascens	Actuel	6,25	2060	3,31386722	0,795880017
GALLIFORMES	Cracidae	Pipile_pipile	Actuel	5,3	1350	3,130333768	0,72427587
GALLIFORMES	Megapodiidae	Alectura_lathamii	Actuel	5,68	2340	3,369215857	0,754348336
GALLIFORMES	Megapodiidae	Leipoa_ocellata	Actuel	4,5	1917,5	3,282735373	0,653212514
GALLIFORMES	Megapodiidae	Megapodius_cumingii	Actuel	2,5396293	700	2,84509804	0,404770329
GALLIFORMES	Megapodiidae	Megapodius_erecita	Actuel	3,21	657,5	2,817895757	0,506505032
GALLIFORMES	Megapodiidae	Megapodius_freycinet	Actuel	3,78	642,5	2,807873132	0,5774918
GALLIFORMES	Numididae	Acryllium_vulturinum	Actuel	4,55	1330	3,123851641	0,658011397
GALLIFORMES	Numididae	Guttera_pucherani	Actuel	4,9	1315	3,118925753	0,69019608
GALLIFORMES	Numididae	Numida_meleagris	Actuel	4,08	1299	3,113609151	0,610660163
GALLIFORMES	Odontophoridae	Callipepla_californica	Actuel	1,33	151	2,178976947	0,123851641
GALLIFORMES	Odontophoridae	Callipepla_gambelii	Actuel	1,32	166	2,220108088	0,120573931
GALLIFORMES	Odontophoridae	Colinus_virginianus	Actuel	1,3	166	2,220108088	0,113943352
GALLIFORMES	Odontophoridae	Cyrtonyx_montezumae	Actuel	1,46	185,5	2,268343914	0,164352856

GALLIFORMES	Odontophoridae	Odontophorus_guttatus	Actuel	2,0366176	304	2,482873584	0,308909493
GALLIFORMES	Odontophoridae	Oreortyx_pictus	Actuel	1,68	239,2	2,378761175	0,225309282
GALLIFORMES	Phasianidae	Alectoris_chukar	Actuel	2,48	503,5	2,701999475	0,394451681
GALLIFORMES	Phasianidae	Argusianus_argus	Actuel	5,68	1994	3,299725154	0,754348336
GALLIFORMES	Phasianidae	Bambusicola_thoracicus	Actuel	1,78	270,25	2,431765703	0,250420002
GALLIFORMES	Phasianidae	Bonasa_umbellus	Actuel	2,46	545,83	2,737057402	0,390935107
GALLIFORMES	Phasianidae	Centrocercus_urophasianus	Actuel	4	2208,75	3,344146563	0,602059991
GALLIFORMES	Phasianidae	Chrysolophus_amherstiae	Actuel	3,76	738,25	2,868203456	0,575187845
GALLIFORMES	Phasianidae	Chrysolophus_pictus	Actuel	3,32	575	2,759667845	0,521138084
GALLIFORMES	Phasianidae	Coturnix_chinensis	Actuel	0,56	44,5	1,648360011	-0,251811973
GALLIFORMES	Phasianidae	Coturnix_coturnix	Actuel	0,94	96,5	1,984527313	-0,026872146
GALLIFORMES	Phasianidae	Coturnix_pectoralis	Actuel	0,96	101,95	2,00838723	-0,017728767
GALLIFORMES	Phasianidae	Crossoptilon_crossoptilon	Actuel	5,88	2137,5	3,329906123	0,769377326
GALLIFORMES	Phasianidae	Dendragapus_canadensis	Actuel	2,44	520,84	2,71670433	0,387389826
GALLIFORMES	Phasianidae	Dendragapus_obscurus	Actuel	3,07	1058,5	3,024690862	0,487138375
GALLIFORMES	Phasianidae	Francolinus_leucoscepus	Actuel	3,2	649	2,812244697	0,505149978
GALLIFORMES	Phasianidae	Francolinus_sephaena	Actuel	2,25	344,25	2,536873949	0,352182518
GALLIFORMES	Phasianidae	Gallus_gallus	Actuel	3,61431	904	2,95616843	0,558025399
GALLIFORMES	Phasianidae	Gallus_varius	Actuel	3,12	1450	3,161368002	0,494015375
GALLIFORMES	Phasianidae	Ithaginis_cruentus	Actuel	3,18	537,5	2,730378469	0,50242712
GALLIFORMES	Phasianidae	Lagopus_lagopus	Actuel	2,38	459,56	2,662342221	0,376576957
GALLIFORMES	Phasianidae	Lagopus_muta	Actuel	2,5	535,5	2,728759475	0,397940009
GALLIFORMES	Phasianidae	Lophophorus_impejanus	Actuel	6,2	2077,5	3,317541032	0,792391689
GALLIFORMES	Phasianidae	Lophura_diardi	Actuel	3,9	875	2,942008053	0,591064607
GALLIFORMES	Phasianidae	Lophura_nycthemera	Actuel	4,74	1490	3,173186268	0,675778342
GALLIFORMES	Phasianidae	Lophura_swinhoii	Actuel	4,25	1100	3,041392685	0,62838893
GALLIFORMES	Phasianidae	Melanoperdix_niger	Actuel	1,91	280	2,447158031	0,281033367
GALLIFORMES	Phasianidae	Meleagris_gallopavo	Actuel	8,21	6050	3,781755375	0,914343157
GALLIFORMES	Phasianidae	Meleagris_ocellata	Actuel	5,84	5525	3,742332282	0,766412847
GALLIFORMES	Phasianidae	Pavo_cristatus	Actuel	6,86	4194	3,622628426	0,836324116
GALLIFORMES	Phasianidae	Phasianus_colchicus	Actuel	3,86	1135	3,054995862	0,586587305
GALLIFORMES	Phasianidae	Phasianus_versicolor	Actuel	4,08	1100	3,041392685	0,610447221
GALLIFORMES	Phasianidae	Rollulus_rouloul	Actuel	1,85	238	2,376576957	0,267171728
GALLIFORMES	Phasianidae	Symaticus_reevesii	Actuel	4,38	1239	3,093071306	0,641474111

GALLIFORMES	Phasianidae	Tetrao_tetrix	Actuel	3,8	1082,5	3,034427905	0,579783597
GALLIFORMES	Phasianidae	Tetrao_urogallus	Actuel	6,14	2950	3,469822016	0,788168371
GALLIFORMES	Phasianidae	Tragopan_temminckii	Actuel	4,68	1184	3,073351702	0,670245853
GALLIFORMES	Phasianidae	Tympanuchus_phasianellus	Actuel	2,88	885	2,946943271	0,459392488
GALLIFORMES	Sylviornithidae	Sylviornis_neocladoniae	Fossile	27,69569	30361,04	4,482316658	1,442412189
GALLIFORMES	Sylviornithidae	Sylviornis_neocladoniae	Fossile	25,82562	30361,04	4,482316658	1,412050756
GASTORNITHIFORMES	Dromornithidae	Dromornis_planei	Fossile	122,86	340387	5,531972965	2,089410511
GASTORNITHIFORMES	Dromornithidae	Dromornis_murrayi	Fossile	95,577	215815	5,334081627	1,980353395
GASTORNITHIFORMES	Dromornithidae	Dromornis_murrayi	Fossile	95,577	266457	5,425627134	1,980353395
GASTORNITHIFORMES	Dromornithidae	Ilbandornis_woodburnei	Fossile	60,289	204245	5,310151434	1,78023808
GAVIIFORMES	Gaviidae	Gavia_immer	Actuel	10,1	3093,78	3,490489428	1,004321374
GAVIIFORMES	Gaviidae	Gavia_pacifica	Actuel	6,09	1830	3,26245109	0,78490245
GAVIIFORMES	Gaviidae	Gavia_stellata	Actuel	5,54	1758,5	3,245142373	0,743509765
GRUIFORMES	Aramidae	Aramus_guarauna	Actuel	6,62	1080	3,033423755	0,820857989
GRUIFORMES	Gruidae	Antigone_antigone	Actuel	20,06	5958,5	3,775136944	1,302330929
GRUIFORMES	Gruidae	Antigone_canadensis	Actuel	14,82	3901,04	3,591180403	1,170848204
GRUIFORMES	Gruidae	Balearica_pavonina	Actuel	12,88	3590	3,555094449	1,109915863
GRUIFORMES	Gruidae	Grus_grus	Actuel	19,96	5500	3,740362689	1,30015575
GRUIFORMES	Gruidae	Grus_rubicunda	Actuel	17,69	6250,5	3,79591476	1,247727833
GRUIFORMES	Gruidae	Grus_virgo	Actuel	10,23	2417	3,38327665	1,009875634
GRUIFORMES	Psophiidae	Psophia_crepitans	Actuel	5,85	1026	3,011147361	0,767155866
GRUIFORMES	Rallidae	Amaurolimnas_concolor	Actuel	1,73	133	2,123851641	0,238046103
GRUIFORMES	Rallidae	Amauornis_flavirostra	Actuel	1,47	89,5	1,951823035	0,167317335
GRUIFORMES	Rallidae	Amauornis_olivacea	Actuel	2,13	292	2,465382851	0,328379603
GRUIFORMES	Rallidae	Amauornis_phoenicurus	Actuel	2,34	212,5	2,327358934	0,369215857
GRUIFORMES	Rallidae	Aramides_cajanea	Actuel	3,99	400,38	2,602472375	0,600972896
GRUIFORMES	Rallidae	Aramides_ypecaha	Actuel	4,9	687,5	2,837272703	0,69019608
GRUIFORMES	Rallidae	Coturnicops_noveboracensis	Actuel	0,74	60,9	1,784617293	-0,13076828
GRUIFORMES	Rallidae	Crex_crex	Actuel	1,38	155,5	2,191730393	0,139879086
GRUIFORMES	Rallidae	Fulica_americana	Actuel	2,93	642	2,807535028	0,46686762
GRUIFORMES	Rallidae	Fulica_atra	Actuel	2,85	531	2,725094521	0,45484486
GRUIFORMES	Rallidae	Gallicrex_cinerea	Actuel	2,56	403	2,605305046	0,408239965
GRUIFORMES	Rallidae	Gallinula_chloropus	Actuel	2,4	351	2,545307116	0,380211242
GRUIFORMES	Rallidae	Gallinula_melanops	Actuel	1,52	154	2,187520721	0,181843588

GRUIFORMES	Rallidae	Gallinula_tenebrosa	Actuel	2,71	531,5	2,725503269	0,432969291
GRUIFORMES	Rallidae	Gallinula_ventralis	Actuel	2,77	387	2,587710965	0,442479769
GRUIFORMES	Rallidae	Gallirallus_australis	Actuel	5,11	899,33	2,953919081	0,7084209
GRUIFORMES	Rallidae	Gallirallus_dieffenbachii	Actuel	3,5	274,6	2,438700533	0,544068044
GRUIFORMES	Rallidae	Gallirallus_owstoni	Actuel	2,15	214,08	2,330576096	0,33243846
GRUIFORMES	Rallidae	Gallirallus_philippensis	Actuel	1,97	218,75	2,339948062	0,294466226
GRUIFORMES	Rallidae	Gallirallus_rovianae	Actuel	3,23	926,86	2,96701414	0,509740016
GRUIFORMES	Rallidae	Gallirallus_sylvestris	Actuel	2,9	496	2,695481676	0,462397998
GRUIFORMES	Rallidae	Laterallus_albigularis	Actuel	1,04	41,79	1,621072371	0,017033339
GRUIFORMES	Rallidae	Lewinia_pectoralis	Actuel	1,34	78,1	1,892651034	0,127104798
GRUIFORMES	Rallidae	Pardirallus_maculatus	Actuel	1,89	171	2,23299611	0,276461804
GRUIFORMES	Rallidae	Porphyrio_hochstetteri	Actuel	8,4	2470,5	3,392784858	0,924279286
GRUIFORMES	Rallidae	Porphyrio_mantelli	Actuel	7,5978724	2550	3,40654018	0,880691996
GRUIFORMES	Rallidae	Porphyrio_martinica	Actuel	2,47	236	2,372912003	0,392696953
GRUIFORMES	Rallidae	Porphyrio_porphyrio	Actuel	4,7	744,13	2,871648814	0,672097858
GRUIFORMES	Rallidae	Porzana_atra	Actuel	1,27	77,45	1,889021422	0,103803721
GRUIFORMES	Rallidae	Porzana_carolina	Actuel	1,16	80,8	1,907411361	0,064457989
GRUIFORMES	Rallidae	Porzana_fluminea	Actuel	1,03	54,03	1,732634968	0,012837225
GRUIFORMES	Rallidae	Porzana_palmeri	Actuel	0,93	46,5	1,667452953	-0,031517051
GRUIFORMES	Rallidae	Porzana_pusilla	Actuel	0,75	35,4	1,549003262	-0,124938737
GRUIFORMES	Rallidae	Rallina_eurizonoides	Actuel	1,71	109	2,037426498	0,23299611
GRUIFORMES	Rallidae	Rallus_aquaticus	Actuel	1,73	95,28	1,979001748	0,238046103
GRUIFORMES	Rallidae	Rallus_longirostris	Actuel	2,39	289,88	2,462218253	0,378397901
GRUIFORMES	Rallidae	Rallus_wakensis	Actuel	1,45	99,2	1,996511672	0,161368002
LEPTOSOMIFORMES	Leptosomidae	Leptosomus_discolor	Actuel	4,11	255	2,40654018	0,613431637
LITHORNITHIFORES	Lithornithidae	Lithornis plebius	Fossile	2,51	773,29	2,888342394	0,398963736
LITHORNITHIFORES	Lithornithidae	Lithornis promiscuus	Fossile	2,83	2067,6	3,315466523	0,451896913
MESITORNITHIFORMES	Mesitornithidae	Monias_benschi	Actuel	2	138	2,139879086	0,301029996
MUSOPHAGIFORMES	Musophagidae	Corythaixoides_concolor	Actuel	3,78	228	2,357934847	0,5774918
MUSOPHAGIFORMES	Musophagidae	Crinifer_piscator	Actuel	4,7	527	2,721810615	0,672097858
MUSOPHAGIFORMES	Musophagidae	Tauraco erythrolophus	Actuel	2,34	267,5	2,427323786	0,369824186
MUSOPHAGIFORMES	Musophagidae	Tauraco_corythaix	Actuel	2,7	318	2,50242712	0,431363764
MUSOPHAGIFORMES	Musophagidae	Tauraco_hartlaubi	Actuel	3,35	224	2,350248018	0,525044807
MUSOPHAGIFORMES	Musophagidae	Tauraco_leucotis	Actuel	3,35	265	2,423245874	0,525044807

MUSOPHAGIFORMES	Musophagidae	Tauraco_livingstonii	Actuel	3,1	249	2,396199347	0,491361694
MUSOPHAGIFORMES	Musophagidae	Tauraco_persa	Actuel	3,25	306	2,485721426	0,511883361
OPISTHOCOMIFORMES	Opisthocomidae	Opisthocomus_hoazin	Actuel	3,7135378	797,5	2,901730692	0,569787849
OTIDIFORMES	Otididae	Ardeotis_australis	Actuel	11,65	4450	3,648360011	1,066325925
OTIDIFORMES	Otididae	Neotis_denhami	Actuel	12,25	4827,75	3,683744773	1,088136089
OTIDIFORMES	Otididae	Otis_tarda	Actuel	8,46	4000	3,602059991	0,92717011
PASSERIFORMES (CLIMACTERIDA)	Climacteridae	Climacteris_erythropros	Actuel	0,88	23,3	1,367355921	-0,055517328
PASSERIFORMES (CLIMACTERIDA)	Climacteridae	Climacteris_melanurus	Actuel	0,86	31,9	1,503790683	-0,065501549
PASSERIFORMES (CLIMACTERIDA)	Climacteridae	Climacteris_picumnus	Actuel	1	34,9	1,542825427	0
PASSERIFORMES (CLIMACTERIDA)	Climacteridae	Climacteris_rufus	Actuel	1,03	33,3	1,522444234	0,012837225
PASSERIFORMES (CLIMACTERIDA)	Climacteridae	Cormobates_leucophaea	Actuel	0,81	22	1,342422681	-0,091514981
PASSERIFORMES (CLIMACTERIDA)	Ptilonorhynchidae	Ailuroedus_crassirostris	Actuel	4,01	205,5	2,312811826	0,603144373
PASSERIFORMES (CLIMACTERIDA)	Ptilonorhynchidae	Ailuroedus_melanotis	Actuel	4,4	165	2,217483944	0,643452676
PASSERIFORMES (CLIMACTERIDA)	Ptilonorhynchidae	Amblyornis_macgregoriae	Actuel	3,58	123,5	2,091666958	0,553883027
PASSERIFORMES (CLIMACTERIDA)	Ptilonorhynchidae	Amblyornis_subalaris	Actuel	3,55	109	2,037426498	0,550228353
PASSERIFORMES (CLIMACTERIDA)	Ptilonorhynchidae	Chlamydera_maculata	Actuel	3,8	140	2,146128036	0,579783597
PASSERIFORMES (CLIMACTERIDA)	Ptilonorhynchidae	Chlamydera_nuchalis	Actuel	5,01	201	2,303196057	0,699837726
PASSERIFORMES (CLIMACTERIDA)	Ptilonorhynchidae	Prionodura_newtoniana	Actuel	2,4	78,5	1,894869657	0,380211242
PASSERIFORMES (CLIMACTERIDA)	Ptilonorhynchidae	Ptilonorhynchus_violaceus	Actuel	4,72	219	2,340444115	0,673941999
PASSERIFORMES (CLIMACTERIDA)	Ptilonorhynchidae	Scenopoeetes_dentirostris	Actuel	3,5	146	2,164352856	0,544068044
PASSERIFORMES (CLIMACTERIDA)	Ptilonorhynchidae	Sericulus_chrysocephalus	Actuel	3,34	100	2	0,523746467
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Aegithinidae	Aegithina_tiphia	Actuel	0,67	12	1,079181246	-0,173925197
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Artamidae	Artamus_cinereus	Actuel	0,92	35,6	1,551449998	-0,036212173
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Artamidae	Artamus_cyanopterus	Actuel	1	35,5	1,550228353	0
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Artamidae	Artamus_leucorhynchus	Actuel	1,08	41,7	1,620136055	0,033423755
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Artamidae	Artamus_maximus	Actuel	1,65	66	1,819543936	0,217483944
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Artamidae	Artamus_minor	Actuel	0,52	15	1,176091259	-0,283996656
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Artamidae	Artamus_personatus	Actuel	1,03	34,6	1,539076099	0,012837225
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Artamidae	Artamus_supercilius	Actuel	1,04	35,5	1,550228353	0,017033339
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Campephagidae	Campephaga_phoenicea	Actuel	1,05	27,1	1,432969291	0,021189299
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Campephagidae	Coracina_caledonica	Actuel	2,99	145,3	2,162265614	0,475671188
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Campephagidae	Coracina_maxima	Actuel	2,2	134,7	2,129367596	0,342422681
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Campephagidae	Coracina_novaehollandiae	Actuel	2,4	118	2,071882007	0,380211242
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Campephagidae	Coracina_papuensis	Actuel	2,03	63,5	1,802773725	0,307496038

PASSERIFORMES (CORVIDA)	Campephagidae	Coracina_tentuirostris	Actuel	1,72	58,75	1,769007871	0,235528447
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Campephagidae	Lalage_sueurii	Actuel	0,87	18,9	1,276461804	-0,060480747
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Campephagidae	Lalage_tricolor	Actuel	0,82	25	1,397940009	-0,086186148
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Campephagidae	Pericrocotus_ethologus	Actuel	0,88	19	1,278753601	-0,055517328
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Campephagidae	Tephrodornis_pondicerianus	Actuel	0,89	19,53	1,290702243	-0,050609993
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Colluricinclidae	Colluricincla_harmonica	Actuel	2	66	1,819543936	0,301029996
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Colluricinclidae	Colluricincla_megarhyncha	Actuel	1,34	35,1	1,545307116	0,127104798
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Colluricinclidae	Oreoica_gutturialis	Actuel	1,67	62,85	1,798305282	0,222716471
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Colluricinclidae	Pitohui_dichrous	Actuel	1,88	71,65	1,855216195	0,274157849
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Colluricinclidae	Pitohui_ferrugineus	Actuel	2,48	94,75	1,976579219	0,394451681
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Colluricinclidae	Pitohui_nigrescens	Actuel	2	75,25	1,876506504	0,301029996
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corcoracidae	Corcorax_melanorhamphos	Actuel	5,2	349,1	2,542949849	0,716003344
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corcoracidae	Struthidea_cinerea	Actuel	2,98	132	2,120573931	0,474216264
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Aphelocoma_coerulescens	Actuel	2,85	77,15	1,88733593	0,45484486
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Aphelocoma_ultramarina	Actuel	3,61	131	2,117271296	0,557507202
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Cissa_chinensis	Actuel	3,45	126,75	2,102947968	0,537819095
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Corvus_albus	Actuel	8,75	524	2,719331287	0,942008053
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Corvus_bennetti	Actuel	6,44	391,75	2,593009005	0,808885867
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Corvus_brachyrhynchos	Actuel	7,17	438,54	2,642009212	0,855519156
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Corvus_caurinus	Actuel	7,43	391,5	2,592731766	0,870988814
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Corvus_corax	Actuel	14,45	1051,85	3,021953811	1,159867847
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Corvus_corone	Actuel	8,51	485,9	2,686546899	0,92992956
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Corvus_coronoides	Actuel	9,83	645	2,809559715	0,992553518
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Corvus_cryptoleucus	Actuel	8,95	534	2,727541257	0,951823035
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Corvus_dauuricus	Actuel	4,75	208	2,318063335	0,67669361
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Corvus_frugilegus	Actuel	7,61	453,5	2,656577291	0,881384657
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Corvus_mellori	Actuel	8,5	541	2,733197265	0,929418926
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Corvus_monedula	Actuel	5,15	246	2,390935107	0,711807229
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Corvus_moneduloides	Actuel	7,23	267,53	2,42737249	0,859138297
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Corvus_orru	Actuel	8,91	433	2,636487896	0,949877704
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Corvus_ossifragus	Actuel	5,99	285	2,45484486	0,777426822
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Cyanocitta_cristata	Actuel	2,92	87	1,939519253	0,465382851
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Cyanocitta_stelleri	Actuel	3,54	128	2,10720997	0,549003262
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Cyanocorax_affinis	Actuel	4,36	212	2,326335861	0,639486489

PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Cyanocorax_morio	Actuel	4,8	204	2,309630167	0,681241237
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Gymnorhinus_cyanocephalus	Actuel	3,51	105	2,021189299	0,545307116
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Perisoreus_canadensis	Actuel	2,53	71,7	1,855519156	0,403120521
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Pica_pica	Actuel	4,67	188,05	2,274273338	0,669316881
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Podoces_hendersoni	Actuel	3,28	120,5	2,080987047	0,515873844
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Corvidae	Pyrrhocorax_pyrrhocorax	Actuel	6,38	277,75	2,443654068	0,804820679
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Cracticidae	Cracticus_nigrogularis	Actuel	3,02	123	2,089905111	0,480006943
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Cracticidae	Cracticus_quoyi	Actuel	3,55	180	2,255272505	0,550228353
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Cracticidae	Cracticus_torquatus	Actuel	2,78	89,82	1,953373051	0,444044796
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Cracticidae	Gymnorhina_tibicen	Actuel	4,65	286,5	2,457124626	0,667452953
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Cracticidae	Strepera_fuliginosa	Actuel	5,7	377	2,57634135	0,755874856
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Cracticidae	Strepera_graculina	Actuel	5,34	299,5	2,476396827	0,727541257
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Cracticidae	Strepera_versicolor	Actuel	5,97	396,5	2,598243192	0,775974331
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Dicruridae	Dicrurus_bracteatus	Actuel	1,8	82,75	1,917768002	0,255272505
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Dicruridae	Dicrurus_hottentottus	Actuel	1,96	66,34	1,821775467	0,292256071
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Falconulidae	Falcunculus_frontatus	Actuel	1,24	28,05	1,447932866	0,093421685
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Laniidae	Eurocephalus_anguitimens	Actuel	1,73	69,05	1,839163683	0,238046103
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Laniidae	Lanius_collurio	Actuel	0,96	28,45	1,454082271	-0,017728767
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Laniidae	Lanius_cristatus	Actuel	1,05	29,74	1,473340964	0,021189299
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Laniidae	Lanius_ludovicianus	Actuel	1,53	51,75	1,713910354	0,184691431
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Laniidae	Lanius_senator	Actuel	1,07	36	1,556302501	0,029383778
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Malaconotidae	Dryoscopus_cubla	Actuel	1,13	26,25	1,419129308	0,053078443
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Malaconotidae	Laniarius_erythrogaster	Actuel	1,56	45,8	1,660865478	0,193124598
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Malaconotidae	Malaconotus_cruentus	Actuel	2,28	76,7	1,884795364	0,357934847
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Malaconotidae	Prionops_plumatus	Actuel	1,16	35,5	1,550228353	0,064457989
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Malaconotidae	Tchagra_australis	Actuel	1,23	32,3	1,509202522	0,089905111
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Malaconotidae	Telophorus_zeilonus	Actuel	1,91	69	1,838849091	0,281033367
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Monarchidae	Arses_telescopthalmus	Actuel	0,62	14	1,146128036	-0,207608311
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Monarchidae	Clytorhynchus_pachycephaloides	Actuel	1,05	24,75	1,393575203	0,021189299
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Monarchidae	Grallina_bruijini	Actuel	1	33,5	1,525044807	0
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Monarchidae	Grallina_cyanoleuca	Actuel	1,68	82,78	1,917925422	0,225309282
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Monarchidae	Hypothymis_azurea	Actuel	0,52	12,95	1,112269768	-0,283996656
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Monarchidae	Monarcha_guttula	Actuel	0,68	16,4	1,214843848	-0,167491087
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Monarchidae	Monarcha_leucotis	Actuel	0,52	13,75	1,138302698	-0,283996656



PASSERIFORMES (CORVIDA)	Monarchidae	Monarcha_melanopsis	Actuel	0,92	24	1,380211242	-0,036212173
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Monarchidae	Monarcha_trivirgatus	Actuel	0,63	13,5	1,130333768	-0,200659451
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Monarchidae	Myiagra_alecto	Actuel	0,73	19,6	1,292256071	-0,13667714
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Monarchidae	Myiagra_caledonica	Actuel	0,59	10,95	1,039414119	-0,229147988
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Monarchidae	Myiagra_cyanoleuca	Actuel	0,63	17,5	1,243038049	-0,200659451
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Monarchidae	Myiagra_inquieta	Actuel	0,76	20,9	1,320146286	-0,119186408
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Monarchidae	Myiagra_rubecula	Actuel	0,54	15	1,176091259	-0,26760624
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Monarchidae	Terpsiphone_atrocaudata	Actuel	0,65	17,7	1,247973266	-0,187086643
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Neosittidae	Daphoenositta_chrysoptera	Actuel	0,61	11,7	1,068185862	-0,214670165
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Oriolidae	Oriolus_flavocinctus	Actuel	2,1	89	1,949390007	0,322219295
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Oriolidae	Oriolus_sagittatus	Actuel	1,96	97,42	1,988648125	0,292256071
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Oriolidae	Sphecotheres_viridis	Actuel	2,24	121,5	2,084576278	0,350248018
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Pachycephalidae	Pachycephala_olivacea	Actuel	1,48	44,25	1,645913275	0,170261715
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Pachycephalidae	Pachycephala_pectoralis	Actuel	1,12	25,4	1,404833717	0,049218023
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Pachycephalidae	Pachycephala_rufiventris	Actuel	1,03	22,55	1,353146546	0,012837225
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Pachycephalidae	Pachycephala_rufogularis	Actuel	1,09	36,05	1,556905269	0,037426498
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Pachycephalidae	Pachycephala_simplex	Actuel	0,83	19	1,278753601	-0,080921908
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Pachycephalidae	Rhagologus_leucostigma	Actuel	1,04	25,6	1,408239965	0,017033339
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Paradisaeidae	Cicinnurus_regius	Actuel	1,74	53	1,72427587	0,240549248
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Paradisaeidae	Lophorina_superba	Actuel	2,6	77,33	1,88834801	0,414973348
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Paradisaeidae	Lycocorax_pyrrhopterus	Actuel	4,79	285,5	2,455606113	0,680335513
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Paradisaeidae	Parotia_lawesii	Actuel	4,01	161,75	2,208844289	0,603144373
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Paradisaeidae	Pteridophora_alberti	Actuel	2,4	82	1,913813852	0,380211242
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Paradisaeidae	Ptiloris_magnificus	Actuel	2,8	163	2,212187604	0,447158031
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Paradisaeidae	Ptiloris_paradiseus	Actuel	2,78	125,5	2,098643726	0,444044796
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Paradisaeidae	Ptiloris_victoriae	Actuel	2,54	95,5	1,980003372	0,404833717
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Paradisaeidae	Seleucidis_melanoleucus	Actuel	3,41	175	2,243038049	0,532754379
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Platysteiridae	Batis_capensis	Actuel	0,68	11,6	1,064457989	-0,167491087
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Platysteiridae	Bias_musicus	Actuel	0,84	21,9	1,340444115	-0,075720714
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Platysteiridae	Platysteira_cyanea	Actuel	0,79	14,6	1,164352856	-0,102372909
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Rhipiduridae	Rhipidura_atra	Actuel	0,57	10,5	1,021189299	-0,244125144
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Rhipiduridae	Rhipidura_fuliginosa	Actuel	0,34	7,1	0,851258349	-0,468521083
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Rhipiduridae	Rhipidura_leucophrys	Actuel	0,58	20,1	1,303196057	-0,236572006
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Rhipiduridae	Rhipidura_rufifrons	Actuel	0,36	9,47	0,976349979	-0,443697499

PASSERIFORMES (CORVIDA)	Rhipiduridae	Rhipidura_rufiventris	Actuel	0,55	15,55	1,191730393	-0,259637311
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Vireonidae	Cyclarhis_gujanensis	Actuel	1,26	28,8	1,459392488	0,100370545
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Vireonidae	Vireo_altiloquus	Actuel	0,75	19,48	1,289588953	-0,124938737
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Vireonidae	Vireo_griseus	Actuel	0,58	11,4	1,056904851	-0,236572006
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Vireonidae	Vireo_magister	Actuel	0,72	15,92	1,201943063	-0,142667504
PASSERIFORMES (CORVIDA)	Vireonidae	Vireo_olivaceus	Actuel	0,61	19,57	1,291590826	-0,214670165
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Acanthiza_chrysorrhoa	Actuel	0,43	9,4	0,973127854	-0,366531544
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Acanthiza_ewingii	Actuel	0,63	4	0,602059991	-0,200659451
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Acanthiza_inornata	Actuel	0,44	8,5	0,929418926	-0,356547324
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Acanthiza_lineata	Actuel	0,51	6,7	0,826074803	-0,292429824
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Acanthiza_nana	Actuel	0,37	7,25	0,860338007	-0,431798276
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Acanthiza_pusilla	Actuel	0,45	8,15	0,911157609	-0,346787486
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Acanthiza_reguloides	Actuel	0,39	7,5	0,875061263	-0,408935393
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Acanthiza_uropygialis	Actuel	0,36	6,4	0,806179974	-0,443697499
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Aphelocephala_leucopsis	Actuel	0,54	12,35	1,091666958	-0,26760624
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Aphelocephala_nigricincta	Actuel	0,47	10,4	1,017033339	-0,327902142
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Calamanthus_campestris	Actuel	0,64	13,95	1,144574208	-0,193820026
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Calamanthus_fuliginosus	Actuel	0,7	13	1,113943352	-0,15490196
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Chthonicola_sagittatus	Actuel	0,6	13,5	1,130333768	-0,22184875
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Crateroscelis_nigrorufa	Actuel	0,8	15,5	1,190331698	-0,096910013
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Crateroscelis_robusta	Actuel	0,94	18,25	1,261262869	-0,026872146
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Gerygone_chloronota	Actuel	0,36	6,6	0,819543936	-0,443697499
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Gerygone_flavolateralis	Actuel	0,34	6,4	0,806179974	-0,468521083
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Gerygone_fusca	Actuel	0,34	8	0,903089987	-0,468521083
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Gerygone_hypoxantha	Actuel	0,415	6,5	0,812913357	-0,381951903
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Gerygone_magnirostris	Actuel	0,415	6,8	0,832508913	-0,381951903
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Hylacola_cauta	Actuel	0,805	14,4	1,158362492	-0,09420412
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Hylacola_pyrrhopygia	Actuel	1,03	19,9	1,298853076	0,012837225
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Origma_solitaria	Actuel	0,85	13	1,113943352	-0,070581074
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Pycnoptilus_floccosus	Actuel	1,18	31,2	1,494154594	0,071882007
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Pyrrholaemus_brunneus	Actuel	0,57	12,5	1,096910013	-0,244125144
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Sericornis_citreogularis	Actuel	0,79	17,63	1,246252312	-0,102372909
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Sericornis_frontalis	Actuel	0,76	11,4	1,056904851	-0,119186408
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Sericornis_magnirostra	Actuel	0,6	8,46	0,927370363	-0,22184875

PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Sericornis_perspicillatus	Actuel	0,55	8,5	0,929418926	-0,259637311
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Acanthizidae	Smicronis_brevirostris	Actuel	0,29	5,3	0,72427587	-0,537602002
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Dasyornithidae	Dasyornis_brachypterus	Actuel	1,45	44	1,643452676	0,161368002
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Dasyornithidae	Dasyornis_broadbenti	Actuel	1,88	83,3	1,920645001	0,274157849
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Maluridae	Amytornis_goyderi	Actuel	0,78	16,7	1,222716471	-0,107905397
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Maluridae	Malurus_alboscapulatus	Actuel	0,47	8	0,903089987	-0,327902142
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Maluridae	Malurus_coronatus	Actuel	0,475	9	0,954242509	-0,32330639
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Maluridae	Malurus_cyaneus	Actuel	0,47	9,3	0,968482949	-0,327902142
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Maluridae	Malurus_elegans	Actuel	0,57	10,08	1,003460532	-0,244125144
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Maluridae	Malurus_lamberti	Actuel	0,46	7,9	0,897627091	-0,337242168
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Maluridae	Malurus_leucopterus	Actuel	0,39	7,4	0,86923172	-0,408935393
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Maluridae	Malurus_melanocephalus	Actuel	0,45	7,9	0,897627091	-0,346787486
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Maluridae	Malurus_pulcherrimus	Actuel	0,42	9,2	0,963787827	-0,37675071
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Maluridae	Malurus_splendens	Actuel	0,45	9,43	0,974511693	-0,346787486
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Maluridae	Stipiturus_malachurus	Actuel	0,4	7,3	0,86332286	-0,397940009
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Acanthagenys_rufogularis	Actuel	1,16	47,8	1,679427897	0,064457989
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Acanthorhynchus_tenuirostris	Actuel	0,48	10,5	1,021189299	-0,318758763
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Anthochaera_carunculata	Actuel	2,2	106,35	2,026737494	0,342422681
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Anthochaera_chrysoptera	Actuel	1,7	68,35	1,834738519	0,230448921
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Ashbyia_lovensis	Actuel	0,67	17,5	1,243038049	-0,173925197
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Certhionyx_niger	Actuel	0,37	9,9	0,995635195	-0,431798276
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Certhionyx_pectoralis	Actuel	0,425	10,1	1,004321374	-0,37161107
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Certhionyx_variegatus	Actuel	0,84	26,3	1,419955748	-0,075720714
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Conopophila_albogularis	Actuel	0,55	10,5	1,021189299	-0,259637311
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Conopophila_rufogularis	Actuel	0,44	10,8	1,033423755	-0,356547324
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Entomyzon_cyanotis	Actuel	2,23	105,6	2,023663918	0,348304863
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Epthianura_albifrons	Actuel	0,53	13,3	1,123851641	-0,27572413
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Epthianura_aurifrons	Actuel	0,43	10,5	1,021189299	-0,366531544
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Epthianura_tricolor	Actuel	0,44	10,7	1,029383778	-0,356547324
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Foulehaio_carunculatus	Actuel	0,98	31	1,491361694	-0,008773924
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Grantiella_picta	Actuel	0,7	23	1,361727836	-0,15490196
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Lichenostomus_chrysops	Actuel	0,72	17,5	1,243038049	-0,142667504
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Lichenostomus_cratitius	Actuel	0,92	20,4	1,309630167	-0,036212173
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Lichenostomus_flavescens	Actuel	0,52	12,83	1,108226656	-0,283996656

PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Lichenostomus_flavus	Actuel	0,71	21,05	1,3232521	-0,148741651
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Lichenostomus_frenatus	Actuel	1,04	30	1,477121255	0,017033339
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Lichenostomus_fuscus	Actuel	0,73	17,75	1,249198357	-0,13667714
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Lichenostomus_hindwoodi	Actuel	0,89	24,67	1,392169149	-0,050609993
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Lichenostomus_keartlandi	Actuel	0,69	15,75	1,197280558	-0,161150909
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Lichenostomus_leucotis	Actuel	0,89	24	1,380211242	-0,050609993
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Lichenostomus_melanops	Actuel	0,92	32,35	1,509874285	-0,036212173
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Lichenostomus_ornatus	Actuel	0,75	17,65	1,24674471	-0,124938737
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Lichenostomus_penicillatus	Actuel	0,83	19,4	1,28780173	-0,080921908
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Lichenostomus_plumulus	Actuel	0,86	16,5	1,217483944	-0,065501549
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Lichenostomus_unicolor	Actuel	0,815	30	1,477121255	-0,088842391
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Lichenostomus_virescens	Actuel	0,92	23,4	1,369215857	-0,036212173
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Lichmera_indistincta	Actuel	0,51	11,2	1,049218023	-0,292429824
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Manorina_flavigula	Actuel	1,37	56,13	1,749195042	0,136720567
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Manorina_melanocephala	Actuel	1,86	60,3	1,780317312	0,269512944
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Manorina_melanophrys	Actuel	1,14	30,45	1,483587297	0,056904851
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Melidectes_torquatus	Actuel	1,45	44,98	1,653019451	0,161368002
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Melilestes_megarhynchus	Actuel	1,27	42,08	1,624075731	0,103803721
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Meliphaga_gracilis	Actuel	0,65	15	1,176091259	-0,187086643
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Meliphaga_lewinii	Actuel	1,17	34,92	1,543074235	0,068185862
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Meliphaga_notata	Actuel	0,87	26,13	1,41713941	-0,060480747
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Melipotes_fumigatus	Actuel	1,55	58,6	1,767897616	0,190331698
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Melithreptus_albogularis	Actuel	0,63	11,05	1,043362278	-0,200659451
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Melithreptus_brevirostris	Actuel	0,68	12,6	1,100370545	-0,167491087
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Melithreptus_lunatus	Actuel	0,6	14,05	1,147676324	-0,22184875
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Melithreptus_validirostris	Actuel	1,28	24,85	1,395326393	0,10720997
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Myzomela_obscura	Actuel	0,51	11,95	1,077367905	-0,292429824
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Myzomela_sanguinolenta	Actuel	0,34	8,35	0,921686475	-0,468521083
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Philemon_argenteiceps	Actuel	1,7	80,5	1,90579588	0,230448921
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Philemon_buceroides	Actuel	2,15	108,18	2,034146977	0,33243846
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Philemon_citreogularis	Actuel	1,58	62,15	1,793441133	0,198657087
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Philemon_corniculatus	Actuel	1,98	121,38	2,084147133	0,29666519
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Philemon_diemenensis	Actuel	1,55	66,95	1,825750581	0,190331698
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Phylidonyris_albifrons	Actuel	0,72	17,5	1,243038049	-0,142667504

PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Phylidonyris_melanops	Actuel	0,62	18,25	1,261262869	-0,207608311
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Phylidonyris_niger	Actuel	0,8	15,4	1,187520721	-0,096910013
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Phylidonyris_novaehollandiae	Actuel	0,9	20,25	1,306425028	-0,045757491
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Plectorhyncha_lanceolata	Actuel	1,09	40,6	1,608526034	0,037426498
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Ptiloprora_guisei	Actuel	0,95	26,18	1,417969642	-0,022276395
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Ramsayornis_modestus	Actuel	0,51	11,25	1,051152522	-0,292429824
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Trichodere_cockerelli	Actuel	0,65	132,5	2,122215878	-0,187086643
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Xanthomyza_phrygia	Actuel	1,03	33,5	1,525044807	0,012837225
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Xanthotis_flaviventer	Actuel	1,05	33,13	1,520221436	0,021189299
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Meliphagidae	Xanthotis_macleayanus	Actuel	0,905	32,5	1,511883361	-0,043351421
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Pardalotidae	Pardalotus_punctatus	Actuel	0,4	8,7	0,939519253	-0,397940009
PASSERIFORMES (MELIPHAGIDA)	Pardalotidae	Pardalotus_striatus	Actuel	0,52	9	0,954242509	-0,283996656
PASSERIFORMES (MENURIDA)	Atrichornithidae	Atrichornis_clamosus	Actuel	1,7	43,05	1,633973156	0,230448921
PASSERIFORMES (MENURIDA)	Menuridae	Menura_novaehollandiae	Actuel	10,71	980	2,991226076	1,029789471
PASSERIFORMES (ORTHONYCHIDA)	Orthonychidae	Ifrita_kowaldi	Actuel	1,25	28	1,447158031	0,096910013
PASSERIFORMES (ORTHONYCHIDA)	Orthonychidae	Melampitta_lugubris	Actuel	2,1	42,7	1,630427875	0,322219295
PASSERIFORMES (ORTHONYCHIDA)	Orthonychidae	Orthonyx_spaldingii	Actuel	2,9	152	2,181843588	0,462397998
PASSERIFORMES (ORTHONYCHIDA)	Orthonychidae	Orthonyx_temminckii	Actuel	1,76	58,63	1,768119894	0,245512668
PASSERIFORMES (ORTHONYCHIDA)	Pomatostomidae	Pomatostomus_halli	Actuel	1,6	37,5	1,574031268	0,204119983
PASSERIFORMES (ORTHONYCHIDA)	Pomatostomidae	Pomatostomus_isidorei	Actuel	2,18	64	1,806179974	0,338456494
PASSERIFORMES (ORTHONYCHIDA)	Pomatostomidae	Pomatostomus_ruficeps	Actuel	2,35	56	1,748188027	0,371067862
PASSERIFORMES (ORTHONYCHIDA)	Pomatostomidae	Pomatostomus_superciliosus	Actuel	1,52	43,2	1,635483747	0,181843588
PASSERIFORMES (ORTHONYCHIDA)	Pomatostomidae	Pomatostomus_temporalis	Actuel	1,9	75	1,875061263	0,278753601
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Aegithalidae	Aegithalos_concinus	Actuel	0,37	6,1	0,785329835	-0,431798276
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Aegithalidae	Psaltriparus_minimus	Actuel	0,35	5,3	0,72427587	-0,455931956
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Alaudidae	Alauda_arvensis	Actuel	0,96	37,48	1,573799582	-0,017728767
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Alaudidae	Calandrella_cinerea	Actuel	0,67	23,7	1,374748346	-0,173925197

PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Alaudidae	Chersomanes_albofasciata	Actuel	0,94	24,82	1,394801777	-0,026872146
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Alaudidae	Eremophila_alpestris	Actuel	0,89	31,2	1,494154594	-0,050609993
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Alaudidae	Galerida_cristata	Actuel	1,17	42	1,62324929	0,068185862
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Alaudidae	Mirafra_javanica	Actuel	0,73	23	1,361727836	-0,13667714
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Bombycillidae	Bombycilla_cedrorum	Actuel	0,89	31,6	1,499687083	-0,050609993
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Bombycillidae	Bombycilla_garrulus	Actuel	1,16	57,65	1,760799312	0,064457989
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Bombycillidae	Phainopepla_nitens	Actuel	0,79	22,1	1,344392274	-0,102372909
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Cardinalidae	Cardinalis_cardinalis	Actuel	1,52	42,65	1,629919036	0,181843588
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Cardinalidae	Caryothraustes_poliogaster	Actuel	1,43	37,5	1,574031268	0,155336037
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Cardinalidae	Chlorothraupis_carmioli	Actuel	1,3	39	1,591064607	0,113943352
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Cardinalidae	Habia_fuscicauda	Actuel	1,34	39,7	1,598790507	0,127104798
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Cardinalidae	Pheucticus_ludovicianus	Actuel	1,32	42	1,62324929	0,120573931
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Cardinalidae	Piranga_ludoviciana	Actuel	0,98	28,1	1,44870632	-0,008773924
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Cardinalidae	Piranga_rubra	Actuel	1,02	28,2	1,450249108	0,008600172
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Cardinalidae	Saltator_maximus	Actuel	1,39	47,65	1,678062905	0,1430148
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Cardinalidae	Spiza_americana	Actuel	0,91	26,28	1,419625361	-0,040958608
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Certhiidae	Certhia_familiaris	Actuel	0,39	9	0,954242509	-0,408935393
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Chloropseidae	Chloropsis_palawanensis	Actuel	1,05	30,35	1,482158695	0,021189299
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Cinclidae	Cinclus_mexicanus	Actuel	1,4	56,75	1,753965866	0,146128036
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Cinclosomatidae	Cinclosoma_cinnamomeum	Actuel	1,47	56,2	1,749736316	0,167317335
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Cinclosomatidae	Cinclosoma_punctatum	Actuel	2,11	113,5	2,054995862	0,324282455
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Cisticolidae	Apalis_binotata	Actuel	0,42	8,2	0,913813852	-0,37675071
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Cisticolidae	Apalis_thoracica	Actuel	0,51	11,75	1,070037867	-0,292429824
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Cisticolidae	Cisticola_cherina	Actuel	0,43	10	1	-0,366531544
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Cisticolidae	Cisticola_exilis	Actuel	0,39	7,05	0,848189117	-0,408935393
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Cisticolidae	Cisticola_fulvicapilla	Actuel	0,51	10,25	1,010723865	-0,292429824
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Cisticolidae	Prinia_leucopogon	Actuel	0,59	11,7	1,068185862	-0,229147988
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Cnemophilidae	Cnemophilus_loriae	Actuel	2,15	82,3	1,915399835	0,33243846
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Coerebidae	Coereba_flaveola	Actuel	0,44	8,54	0,931457871	-0,356547324
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Dicaeidae	Dicaeum_aeruginosum	Actuel	0,5	11,83	1,072984745	-0,301029996
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Dicaeidae	Dicaeum_hirundinaceum	Actuel	0,37	9,05	0,956648579	-0,431798276
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Dicaeidae	Prionochilus_plateni	Actuel	0,4	7,9	0,897627091	-0,397940009
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Dulidae	Dulus_dominicus	Actuel	1,27	48,4	1,684845362	0,103803721
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	Aimophila_cassinii	Actuel	0,78	18,9	1,276461804	-0,107905397

PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Ammodramus_savannarum</i>	Actuel	0,65	17,45	1,241795431	-0,187086643
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Amphispiza_bilineata</i>	Actuel	0,68	13,79	1,139564266	-0,167491087
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Arremon_aurantiiostris</i>	Actuel	1,08	34,5	1,537819095	0,033423755
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Arremon_brunneinucha</i>	Actuel	1,54	41,5	1,618048097	0,187520721
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Arremonops_conirostris</i>	Actuel	1,29	39,75	1,599337133	0,11058971
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Calamospiza_melanocorys</i>	Actuel	1,18	37,6	1,575187845	0,071882007
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Calcarius_lapponicus</i>	Actuel	0,87	27,85	1,4448252	-0,060480747
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Coryphospingus_cucullatus</i>	Actuel	0,67	14,3	1,155336037	-0,173925197
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Diuca_diuca</i>	Actuel	1,28	31	1,491361694	0,10720997
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Emberiza_hortulana</i>	Actuel	0,7	19,9	1,298853076	-0,15490196
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Emberiza_spodiocephala</i>	Actuel	0,93	16,7	1,222716471	-0,031517051
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Euneornis_campestris</i>	Actuel	0,7	16,15	1,208172527	-0,15490196
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Junco_hyemalis</i>	Actuel	0,83	20,1	1,303196057	-0,080921908
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Loxigilla_violacea</i>	Actuel	1,16	26,3	1,419955748	0,064457989
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Loxipasser_anoxanthus</i>	Actuel	0,57	11,3	1,053078443	-0,244125144
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Melopyrrha_nigra</i>	Actuel	0,84	16,5	1,217483944	-0,075720714
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Melospiza_georgiana</i>	Actuel	0,81	17,6	1,245512668	-0,091514981
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Oryzoborus_angolensis</i>	Actuel	0,68	13	1,113943352	-0,167491087
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Paroaria_coronata</i>	Actuel	1,23	37,85	1,578065884	0,089905111
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Passerculus_sandwichensis</i>	Actuel	0,68	26	1,414973348	-0,167491087
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Passerina_cyanea</i>	Actuel	0,65	14,7	1,167317335	-0,187086643
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Phrygilus_patagonicus</i>	Actuel	1,02	22,74	1,35679046	0,008600172
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Pipilo_erythrophthalmus</i>	Actuel	1,36	40,05	1,60260252	0,133538908
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Plectrophenax_nivalis</i>	Actuel	1,02	42,2	1,625312451	0,008600172
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Poocetes_gramineus</i>	Actuel	0,81	25,7	1,409933123	-0,091514981
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Poospiza_nigrorufa</i>	Actuel	0,7	17,4	1,240549248	-0,15490196
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Rhodospingus_cruentus</i>	Actuel	0,52	10,8	1,033423755	-0,283996656
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Sicalis_flaveola</i>	Actuel	0,7	15,4	1,187520721	-0,15490196
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Spizella_arborea</i>	Actuel	0,74	17,85	1,25163822	-0,13076828
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Sporophila_americana</i>	Actuel	0,6	12	1,079181246	-0,22184875
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Tiaris_olivaceus</i>	Actuel	0,48	8,5	0,929418926	-0,318758763
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Volatinia_jacarina</i>	Actuel	0,49	9,7	0,986771734	-0,30980392
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Zonotrichia_albicollis</i>	Actuel	1,05	24,4	1,387389826	0,021189299
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Emberizidae	<i>Zonotrichia_leucophrys</i>	Actuel	0,97	28,12	1,449015316	-0,013228266

PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Amadina_fasciata	Actuel	0,59	15,4	1,187520721	-0,229147988
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Amandava_amandava	Actuel	0,38	9	0,954242509	-0,420216403
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Erythrura_gouldiae	Actuel	0,53	10	1	-0,27572413
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Erythrura_trichroa	Actuel	0,58	14,4	1,158362492	-0,236572006
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Estrilda_caerulescens	Actuel	0,41	8,4	0,924279286	-0,387216143
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Estrilda_melpoda	Actuel	0,38	7,6	0,880813592	-0,420216403
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Lagonosticta_senegala	Actuel	0,39	8,55	0,931966115	-0,408935393
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Lonchura_cucullata	Actuel	0,38	9,2	0,963787827	-0,420216403
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Lonchura_malacca	Actuel	0,6	13,05	1,115610512	-0,22184875
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Neochmia_phaeton	Actuel	0,5	10	1	-0,301029996
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Neochmia_temporalis	Actuel	0,52	10,9	1,037426498	-0,283996656
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Padda_oryzivora	Actuel	0,85	24,8	1,394451681	-0,070581074
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Poephila_acuticauda	Actuel	0,51	14	1,146128036	-0,292429824
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Poephila_cincta	Actuel	0,47	14,9	1,173186268	-0,327902142
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Poephila_personata	Actuel	0,5	11,8	1,071882007	-0,301029996
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Pytilia_melba	Actuel	0,57	15,4	1,187520721	-0,244125144
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Spermophaga_haematina	Actuel	0,88	22,3	1,348304863	-0,055517328
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Stagonopleura_bella	Actuel	0,64	14	1,146128036	-0,193820026
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Taeniopygia_bichenovii	Actuel	0,4	9,6	0,982271233	-0,397940009
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Taeniopygia_guttata	Actuel	0,44	12,05	1,080987047	-0,356547324
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Estrildidae	Uraeginthus_bengalus	Actuel	0,43	9,9	0,995635195	-0,366531544
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Eupetidae	Psophodes_cristatus	Actuel	1,4	40,75	1,610127613	0,146128036
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Eupetidae	Psophodes_occidentalis	Actuel	1,33	39,8	1,599883072	0,123851641
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Eupetidae	Psophodes_olivaceus	Actuel	2,18	62,73	1,797475288	0,338456494
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Eupetidae	Ptilorrhoa_caerulescens	Actuel	1,1	53,9	1,731588765	0,041392685
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Fringillidae	Carduelis_carduelis	Actuel	0,65	16	1,204119983	-0,187086643
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Fringillidae	Carduelis_flammea	Actuel	0,59	12,3	1,089905111	-0,229147988
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Fringillidae	Carduelis_pinus	Actuel	0,57	12,7	1,103803721	-0,244125144
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Fringillidae	Carduelis_tristis	Actuel	0,54	12,8	1,10720997	-0,26760624
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Fringillidae	Carpodacus_mexicanus	Actuel	0,78	21,4	1,330413773	-0,107905397
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Fringillidae	Carpodacus_purpureus	Actuel	0,9	23,3	1,367355921	-0,045757491
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Fringillidae	Coccothraustes_vespertinus	Actuel	1,7	57,19	1,757320097	0,230448921
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Fringillidae	Fringilla_coelebs	Actuel	0,81	23,78	1,37621185	-0,091514981
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Fringillidae	Himatione_sanguinea	Actuel	0,67	14,4	1,158362492	-0,173925197



PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Fringillidae	Leucosticte_arctoa	Actuel	1,31	30,75	1,48784512	0,117271296
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Fringillidae	Loxia_curvirostra	Actuel	1,42	34,3	1,53529412	0,152288344
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Fringillidae	Loxia_leucoptera	Actuel	1,38	28,98	1,462098381	0,139879086
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Fringillidae	Pinicola_enucleator	Actuel	1,58	65,7	1,81756537	0,198657087
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Fringillidae	Serinus_flaviventris	Actuel	0,72	16,3	1,212187604	-0,142667504
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Hirundinidae	Cheramoeca_leucosterna	Actuel	0,41	14,1	1,149219113	-0,387216143
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Hirundinidae	Delichon_urbicum	Actuel	0,48	14,5	1,161368002	-0,318758763
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Hirundinidae	Hirundo_ariel	Actuel	0,36	10,85	1,035429738	-0,443697499
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Hirundinidae	Hirundo_neoxena	Actuel	0,48	13,3	1,123851641	-0,318758763
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Hirundinidae	Hirundo_nigricans	Actuel	0,52	15,4	1,187520721	-0,283996656
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Hirundinidae	Hirundo_rustica	Actuel	0,55	19,3	1,285557309	-0,259637311
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Hirundinidae	Petrochelidon_fulva	Actuel	0,5	15,48	1,189770956	-0,301029996
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Hirundinidae	Progne_subis	Actuel	1,03	53,8	1,730782276	0,012837225
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Hirundinidae	Pygochelidon_cyanoleuca	Actuel	0,43	9,7	0,986771734	-0,366531544
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Hirundinidae	Riparia_riparia	Actuel	0,41	13,45	1,128722284	-0,387216143
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Hirundinidae	Stelgidopteryx_ruficollis	Actuel	0,53	15,2	1,181843588	-0,27572413
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Hirundinidae	Tachycineta_bicolor	Actuel	0,55	21,2	1,326335861	-0,259637311
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Hirundinidae	Tachycineta_thalassina	Actuel	0,46	14,15	1,15075644	-0,337242168
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Agelaioides_badius	Actuel	1,48	45,3	1,656098202	0,170261715
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Agelaius_phoeniceus	Actuel	1,69	65,49	1,81617499	0,227886705
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Amblycercus_holosericeus	Actuel	2,21	66,92	1,825555932	0,344392274
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Amblyramphus_holosericeus	Actuel	2,33	69	1,838849091	0,367355921
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Cacicus_cela	Actuel	2,43	87,45	1,941759814	0,385606274
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Curaeus_curaeus	Actuel	2,47	90	1,954242509	0,392696953
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Dives_dives	Actuel	2,2	91,7	1,962369336	0,342422681
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Dolichonyx_oryzivorus	Actuel	1,07	31,55	1,498999364	0,029383778
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Euphagus_carolinus	Actuel	1,51	55,73	1,746089043	0,178976947
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Euphagus_cyanocephalus	Actuel	1,44	62,65	1,796921075	0,158362492
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Gnorimopsar_chopi	Actuel	1,8	65,9	1,818885415	0,255272505
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Icterus_galbula	Actuel	1,13	33,27	1,522052801	0,053078443
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Icterus_spurius	Actuel	0,86	19,9	1,298853076	-0,065501549
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Molothrus_ater	Actuel	1,15	41,67	1,6198235	0,06069784
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Molothrus_oryzivorus	Actuel	3,14	184	2,264817823	0,496929648
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Psarocolius_montezuma	Actuel	5,89	325	2,511883361	0,770115295

PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Pseudoleistes_virescens	Actuel	2,01	79,95	1,902818468	0,303196057
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Quiscalus_major	Actuel	3,19	158,5	2,200029267	0,503790683
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Quiscalus_mexicanus	Actuel	2,96	169	2,227886705	0,471291711
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Quiscalus_quiscula	Actuel	2,59	110,21	2,042221002	0,413299764
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Sturnella_neglecta	Actuel	1,94	103,49	2,014898387	0,28780173
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Icteridae	Xanthocephalus_xanthocephalus	Actuel	1,65	64,5	1,809559715	0,217483944
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Irenidae	Irena_puella	Actuel	1,36	66,4	1,822168079	0,133538908
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Melanocharitidae	Melanocharis_crassirostris	Actuel	0,56	13,45	1,128722284	-0,251811973
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Melanocharitidae	Melanocharis_nigra	Actuel	0,54	12,83	1,108226656	-0,26760624
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Melanocharitidae	Melanocharis_striativentris	Actuel	0,68	18,3	1,26245109	-0,167491087
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Melanocharitidae	Oreocharis_arfaki	Actuel	0,68	19,7	1,294466226	-0,167491087
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Melanocharitidae	Toxorhamphus_iliolophus	Actuel	0,48	12,9	1,11058971	-0,318758763
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Melanocharitidae	Toxorhamphus_poliopterus	Actuel	0,43	11,4	1,056904851	-0,366531544
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Mimidae	Donacobius_atricapilla	Actuel	1,15	36,8	1,565847819	0,06069784
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Mimidae	Dumetella_carolinensis	Actuel	1,14	37,8	1,5774918	0,056904851
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Mimidae	Margarops_fuscatus	Actuel	2,35	109,4	2,039017322	0,371067862
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Mimidae	Margarops_fuscus	Actuel	1,54	67,23	1,827563111	0,187520721
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Mimidae	Melanoptila_glabrirostris	Actuel	1,2	35,4	1,549003262	0,079181246
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Mimidae	Mimus_polyglottos	Actuel	1,38	48,5	1,685741739	0,139879086
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Mimidae	Toxostoma_curvirostre	Actuel	2,13	85,2	1,930439595	0,328379603
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Mimidae	Toxostoma_rufum	Actuel	2	68,8	1,837588438	0,301029996
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Motacillidae	Anthus_novaeseelandiae	Actuel	0,84	27,87	1,445136969	-0,075720714
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Motacillidae	Anthus_trivialis	Actuel	0,6	23,4	1,369215857	-0,22184875
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Motacillidae	Motacilla_alba	Actuel	0,6	24,8	1,394451681	-0,22184875
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Motacillidae	Motacilla_flava	Actuel	0,55	17,7	1,247973266	-0,259637311
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Muscicapidae	Cinclidium_leucurum	Actuel	0,89	27	1,431363764	-0,050609993
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Muscicapidae	Copsychus_sauularis	Actuel	1,1	36	1,556302501	0,041392685
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Muscicapidae	Cossypha_caffra	Actuel	1,02	28,5	1,45484486	0,008600172
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Muscicapidae	Culicicapa_helianthea	Actuel	0,31	7,51	0,875639937	-0,508638306
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Muscicapidae	Cyornis_rubeculoides	Actuel	0,55	14,2	1,152288344	-0,259637311
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Muscicapidae	Enicurus_scouleri	Actuel	0,76	15,83	1,199480915	-0,119186408
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Muscicapidae	Erithacus_rubecula	Actuel	0,64	17,7	1,247973266	-0,193820026
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Muscicapidae	Erythropygia_coryphaeus	Actuel	0,72	23,05	1,36267093	-0,142667504
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Muscicapidae	Ficedula_albicollis	Actuel	0,45	12,7	1,103803721	-0,346787486

PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Muscicapidae	Luscinia_megarhynchos	Actuel	0,7	19,4	1,28780173	-0,15490196
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Muscicapidae	Monticola_saxatilis	Actuel	1,29	50,3	1,701567985	0,11058971
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Muscicapidae	Muscicapa_striata	Actuel	0,49	15,4	1,187520721	-0,30980392
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Muscicapidae	Oenanthe_oenanthe	Actuel	0,78	30,6	1,485721426	-0,107905397
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Muscicapidae	Phoenicurus_phoenicurus	Actuel	0,51	14,6	1,164352856	-0,292429824
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Muscicapidae	Rhinomyias_gularis	Actuel	1,05	25,1	1,399673721	0,021189299
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Muscicapidae	Rhyacornis_fuliginosa	Actuel	0,62	20,4	1,309630167	-0,207608311
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Muscicapidae	Saxicola_torquatus	Actuel	0,61	12,6	1,100370545	-0,214670165
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Muscicapidae	Sigelus_silens	Actuel	1	25,7	1,409933123	0
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Nectariniidae	Aethopyga_nipalensis	Actuel	0,33	6	0,77815125	-0,48148606
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Nectariniidae	Anthreptes_malacensis	Actuel	0,58	12,43	1,094471129	-0,236572006
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Nectariniidae	Arachnothera_longirostra	Actuel	0,52	12,55	1,098643726	-0,283996656
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Nectariniidae	Nectarinia_calcostetha	Actuel	0,41	8,3	0,919078092	-0,387216143
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Nectariniidae	Nectarinia_jugularis	Actuel	0,4	9,03	0,95568775	-0,397940009
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Nectariniidae	Nectarinia_olivacea	Actuel	0,46	7,9	0,897627091	-0,337242168
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Nectariniidae	Nectarinia_violacea	Actuel	0,43	8,94	0,951337519	-0,366531544
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Paridae	Baeolophus_bicolor	Actuel	1,01	21,6	1,334453751	0,004321374
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Paridae	Parus_atricapillus	Actuel	0,76	12	1,079181246	-0,119186408
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Paridae	Parus_carolinensis	Actuel	0,6	10	1	-0,22184875
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Paridae	Parus_gambeli	Actuel	0,75	11,4	1,056904851	-0,124938737
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Paridae	Parus_hudsonicus	Actuel	0,71	11,02	1,042181595	-0,148741651
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Parulidae	Basileuterus_culicivorus	Actuel	0,58	8,9	0,949390007	-0,236572006
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Parulidae	Cardellina_rubrifrons	Actuel	0,43	9,8	0,991226076	-0,366531544
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Parulidae	Dendroica_caerulescens	Actuel	0,43	10,15	1,006466042	-0,366531544
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Parulidae	Dendroica_coronata	Actuel	0,51	11,95	1,077367905	-0,292429824
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Parulidae	Dendroica_petechia	Actuel	0,52	11,07	1,044147621	-0,283996656
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Parulidae	Geothlypis_trichas	Actuel	0,52	9,43	0,974511693	-0,283996656
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Parulidae	Helmitheros_vermivorum	Actuel	0,59	14,2	1,152288344	-0,229147988
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Parulidae	Icteria_virens	Actuel	0,91	24,9	1,396199347	-0,040958608
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Parulidae	Limnothlypis_swainsonii	Actuel	0,67	18,9	1,276461804	-0,173925197
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Parulidae	Mniotilta_varia	Actuel	0,44	10,9	1,037426498	-0,356547324
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Parulidae	Myioborus_pictus	Actuel	0,39	9,8	0,991226076	-0,408935393
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Parulidae	Parula_americana	Actuel	0,39	8,6	0,934498451	-0,408935393
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Parulidae	Phaeothlypis_fulvicauda	Actuel	0,56	14,9	1,173186268	-0,251811973

PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Parulidae	Protonotaria_citrea	Actuel	0,59	14,3	1,155336037	-0,229147988
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Parulidae	Seiurus_aurocapilla	Actuel	0,7	18,8	1,274157849	-0,15490196
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Parulidae	Setophaga_ruticilla	Actuel	0,36	8,25	0,916453949	-0,443697499
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Parulidae	Vermivora_peregrina	Actuel	0,43	8,9	0,949390007	-0,366531544
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Parulidae	Vermivora_ruficapilla	Actuel	0,4	8,1	0,908485019	-0,397940009
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Parulidae	Wilsonia_citrina	Actuel	0,48	10,55	1,02325246	-0,318758763
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Passeridae	Passer_domesticus	Actuel	0,97	24,3	1,385606274	-0,013228266
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Passeridae	Passer_hispaniolensis	Actuel	0,97	24,2	1,383815366	-0,013228266
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Passeridae	Plocepasser_mahali	Actuel	1,23	43,3	1,636487896	0,089905111
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Amalocichla_incerta	Actuel	1,1	26,5	1,423245874	0,041392685
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Drymodes_brunneopygia	Actuel	0,95	33,15	1,520483533	-0,022276395
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Eopsaltria_australis	Actuel	0,86	20,25	1,306425028	-0,065501549
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Eopsaltria_georgiana	Actuel	0,75	19,77	1,296006669	-0,124938737
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Eopsaltria_griseogularis	Actuel	0,83	21,83	1,339053736	-0,080921908
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Eopsaltria_pulverulenta	Actuel	0,83	19,3	1,285557309	-0,080921908
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Heteromyias_albispecularis	Actuel	1,05	38,5	1,58546073	0,021189299
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Melanodryas_cucullata	Actuel	0,8	21,25	1,327358934	-0,096910013
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Melanodryas_vittata	Actuel	1	20	1,301029996	0
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Microeca_fascinans	Actuel	0,54	14,57	1,163459552	-0,26760624
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Microeca_flavigaster	Actuel	0,51	12,55	1,098643726	-0,292429824
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Microeca_papuana	Actuel	0,58	12,25	1,088136089	-0,236572006
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Monachella_muelleriana	Actuel	0,75	22	1,342422681	-0,124938737
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Pachycephalopsis_poliosoma	Actuel	1,06	38,33	1,583538819	0,025305865
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Peneothello_cyanus	Actuel	0,96	27,05	1,432167269	-0,017728767
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Petroica_goodenovii	Actuel	0,37	8,9	0,949390007	-0,431798276
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Petroica_macrocephala	Actuel	0,645	12,08	1,082066934	-0,190440285
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Petroica_multicolor	Actuel	0,52	12,23	1,087426457	-0,283996656
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Petroica_phoenicea	Actuel	0,49	13,3	1,123851641	-0,30980392
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Petroica_rodinogaster	Actuel	0,49	9,65	0,984527313	-0,30980392
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Petroica_rosea	Actuel	0,43	8,2	0,913813852	-0,366531544
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Poecilodryas_albonotata	Actuel	1,3	38	1,579783597	0,113943352
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Poecilodryas_cerviniventris	Actuel	0,72	17	1,230448921	-0,142667504
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Poecilodryas_placens	Actuel	0,98	26,6	1,424881637	-0,008773924
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Poecilodryas_superciliosa	Actuel	0,92	20	1,301029996	-0,036212173

PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Tregellasia_capito	Actuel	0,77	14,17	1,15136985	-0,113509275
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Petroicidae	Tregellasia_leucops	Actuel	0,59	15,63	1,193958978	-0,229147988
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Ploceidae	Bubalornis_albirostris	Actuel	2,13	61,9	1,791690649	0,328379603
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Ploceidae	Euplectes_orix	Actuel	0,76	23,1	1,36361198	-0,119186408
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Ploceidae	Foudia_madagascariensis	Actuel	0,75	16,63	1,220892249	-0,124938737
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Ploceidae	Ploceus_cucullatus	Actuel	1,37	35,95	1,555698895	0,136720567
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Ploceidae	Ploceus_melanocephalus	Actuel	1,1	23,28	1,366982976	0,041392685
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Polioptilidae	Polioptila_caerulea	Actuel	0,3	6	0,77815125	-0,522878745
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Polioptilidae	Ramphocaenus_melanurus	Actuel	0,51	9,83	0,992553518	-0,292429824
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Prunellidae	Prunella_modularis	Actuel	0,78	19,7	1,294466226	-0,107905397
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Pycnonotidae	Alophoixus_pallidus	Actuel	1,24	47	1,672097858	0,093421685
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Pycnonotidae	Chlorocichla_flavicollis	Actuel	1,48	45,3	1,656098202	0,170261715
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Pycnonotidae	Ixos_philippinus	Actuel	1,12	36,89	1,566908655	0,049218023
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Pycnonotidae	Nicator_chloris	Actuel	1,28	46,2	1,664641976	0,10720997
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Pycnonotidae	Phyllastrephus_terrestris	Actuel	1,03	31,2	1,494154594	0,012837225
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Pycnonotidae	Pycnonotus_barbatus	Actuel	1,16	43	1,633468456	0,064457989
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Pycnonotidae	Pycnonotus_jocosus	Actuel	0,93	27,4	1,437750563	-0,031517051
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Reguliidae	Regulus_calendula	Actuel	0,31	6,2	0,792391689	-0,508638306
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Reguliidae	Regulus_satrapa	Actuel	0,36	6,2	0,792391689	-0,443697499
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Remizidae	Auriparus_flaviceps	Actuel	0,44	6,8	0,832508913	-0,356547324
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sturnidae	Acridotheres_tristis	Actuel	2,48	118,25	2,072801149	0,394451681
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sturnidae	Aplonis_metallica	Actuel	1,58	56,5	1,752048448	0,198657087
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sturnidae	Cinnyricinclus_leucogaster	Actuel	1,18	44	1,643452676	0,071882007
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sturnidae	Gracula_religiosa	Actuel	3,68	192	2,283301229	0,565847819
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sturnidae	Lamprotornis_purpureus	Actuel	2,12	115,5	2,062581984	0,326335861
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sturnidae	Mino_dumontii	Actuel	2,98	190	2,278753601	0,474216264
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sturnidae	Onychognathus_salvadorii	Actuel	2,44	147,75	2,16952749	0,387389826
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sturnidae	Poecoptera_lugubris	Actuel	0,99	39	1,591064607	-0,004364805
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sturnidae	Sarcops_calvus	Actuel	2,8	142	2,152288344	0,447158031
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sturnidae	Scissirostrum_dubium	Actuel	1,3	50	1,698970004	0,113943352
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sturnidae	Sturnus_vulgaris	Actuel	1,97	86	1,934498451	0,294466226
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sylviidae	Abroscopus_albogularis	Actuel	0,32	5	0,698970004	-0,494850022
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sylviidae	Acrocephalus_arundinaceus	Actuel	0,91	26,75	1,427323786	-0,040958608
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sylviidae	Acrocephalus_schoenobaenus	Actuel	0,45	10,8	1,033423755	-0,346787486

PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sylviidae	Cincloramphus_cruralis	Actuel	1,12	53,6	1,72916479	0,049218023
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sylviidae	Cincloramphus_mathewsi	Actuel	0,9	30,25	1,480725379	-0,045757491
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sylviidae	Hippolais_icterina	Actuel	0,47	14,6	1,164352856	-0,327902142
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sylviidae	Locustella_luscinioides	Actuel	0,55	15	1,176091259	-0,259637311
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sylviidae	Megalurus_gramineus	Actuel	0,56	14,1	1,149219113	-0,251811973
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sylviidae	Megalurus_palustris	Actuel	1,14	38,25	1,582631439	0,056904851
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sylviidae	Phylloscopus_bonelli	Actuel	0,34	8,7	0,939519253	-0,468521083
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sylviidae	Phylloscopus_sibilatrix	Actuel	0,36	7,16	0,854913022	-0,443697499
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sylviidae	Sylvia_atricapilla	Actuel	0,65	18,7	1,271841607	-0,187086643
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Sylviidae	Sylvia_borin	Actuel	0,62	17,6	1,245512668	-0,207608311
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Anisognathus_somptuosus	Actuel	1,49	42	1,62324929	0,173186268
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Chlorophonia_cyanea	Actuel	0,61	14	1,146128036	-0,214670165
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Chlorospingus_ophthalmicus	Actuel	0,98	23,25	1,366422957	-0,008773924
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Chlorospingus_pileatus	Actuel	1,11	19,8	1,29666519	0,045322979
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Cissopis_leverianus	Actuel	1,71	76	1,880813592	0,23299611
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Cyanerpes_cyaneus	Actuel	0,55	14	1,146128036	-0,259637311
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Dacnis_cayana	Actuel	0,55	13	1,113943352	-0,259637311
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Euphonia_jamaica	Actuel	0,65	16,1	1,206825876	-0,187086643
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Hemithraupis_guira	Actuel	0,57	12	1,079181246	-0,244125144
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Iridosornis_rufivertex	Actuel	1,33	22,25	1,347330015	0,123851641
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Mitrospingus_cassinii	Actuel	1,31	40,4	1,606381365	0,117271296
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Nesospingus_speculiferus	Actuel	1,43	36,25	1,559308011	0,155336037
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Phaenicophilus_palmarum	Actuel	1,13	30,5	1,484299839	0,053078443
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Ramphocelus_carbo	Actuel	1,13	24,25	1,384711743	0,053078443
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Ramphocelus_flammigerus	Actuel	1,19	33	1,51851394	0,075546961
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Rhodinocichla_rosea	Actuel	1,35	46,7	1,669316881	0,130333768
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Schistochlamys_melanopis	Actuel	1,22	33	1,51851394	0,086359831
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Spindalis_zena	Actuel	1,31	25,8	1,411619706	0,117271296
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Tachyphonus_delatrii	Actuel	0,74	16,8	1,225309282	-0,13076828
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Tangara_cyanicollis	Actuel	0,64	17	1,230448921	-0,193820026
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Tersina_viridis	Actuel	0,93	29	1,462397998	-0,031517051
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Thraupis_episcopus	Actuel	1,11	31,1	1,492760389	0,045322979
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Thraupidae	Trichothraupis_melanops	Actuel	0,9	21,6	1,334453751	-0,045757491
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Timaliidae	Alcippe_nipalensis	Actuel	0,93	15,8	1,198657087	-0,031517051

PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Timaliidae	Babax_lanceolatus	Actuel	2,48	68	1,832508913	0,394451681
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Timaliidae	Chamaea_fasciata	Actuel	0,77	14,75	1,16879202	-0,113509275
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Timaliidae	Garrulax_elliotii	Actuel	1,76	56	1,748188027	0,245512668
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Timaliidae	Heterophasia_melanoleuca	Actuel	1,16	32,6	1,5132176	0,064457989
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Timaliidae	Illadopsis_fulvescens	Actuel	1,19	24,4	1,387389826	0,075546961
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Timaliidae	Leiothrix_lutea	Actuel	0,92	21,4	1,330413773	-0,036212173
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Timaliidae	Macronous_gularis	Actuel	0,65	12	1,079181246	-0,187086643
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Timaliidae	Minla_ignotincta	Actuel	0,71	14,15	1,15075644	-0,148741651
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Timaliidae	Pomatorhinus_ruficollis	Actuel	1,53	28,35	1,452553063	0,184691431
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Timaliidae	Pteruthius_flaviscapis	Actuel	1,5	40	1,602059991	0,176091259
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Timaliidae	Stachyris_whiteheadi	Actuel	0,82	19,06	1,280122896	-0,086186148
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Timaliidae	Turdoides_jardineii	Actuel	2,08	78	1,892094603	0,318063335
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Timaliidae	Yuhina_diademata	Actuel	0,77	18,5	1,267171728	-0,113509275
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Troglodytidae	Campylorhynchus_brunneicapillus	Actuel	1,34	38,9	1,589949601	0,127104798
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Troglodytidae	Campylorhynchus_griseus	Actuel	1,31	42,4	1,627365857	0,117271296
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Troglodytidae	Cistothorus_palustris	Actuel	0,52	10,7	1,029383778	-0,283996656
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Troglodytidae	Cyphorhinus_arada	Actuel	0,91	20,9	1,320146286	-0,040958608
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Troglodytidae	Henicorhina_leucosticta	Actuel	0,78	14,2	1,152288344	-0,107905397
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Troglodytidae	Salpinctes_obsoletus	Actuel	0,75	16,5	1,217483944	-0,124938737
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Troglodytidae	Thryomanes_bewickii	Actuel	0,52	9,9	0,995635195	-0,283996656
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Troglodytidae	Thryothorus_ludovicianus	Actuel	0,85	17,2	1,235528447	-0,070581074
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Troglodytidae	Thryothorus_nigricapillus	Actuel	1,06	27,9	1,445604203	0,025305865
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Troglodytidae	Troglodytes_aedon	Actuel	0,53	10,4	1,017033339	-0,27572413
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Turdidae	Alethe_diademata	Actuel	1,04	31,2	1,494154594	0,017033339
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Turdidae	Brachypteryx_montana	Actuel	0,83	18	1,255272505	-0,080921908
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Turdidae	Catharus_fuscescens	Actuel	0,92	41,5	1,618048097	-0,036212173
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Turdidae	Hylocichla_mustelina	Actuel	1,25	50,15	1,700270937	0,096910013
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Turdidae	Myadestes_genibarbis	Actuel	0,92	29,2	1,465382851	-0,036212173
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Turdidae	Myadestes_townsendi	Actuel	1,01	34,1	1,532754379	0,004321374
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Turdidae	Sialia_mexicana	Actuel	0,84	26,45	1,422425676	-0,075720714
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Turdidae	Sialia_sialis	Actuel	0,99	27,5	1,439332694	-0,004364805
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Turdidae	Turdus_lherminieri	Actuel	2,2	105	2,021189299	0,342422681
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Turdidae	Turdus_merula	Actuel	1,9	103,2	2,013679697	0,278753601
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Turdidae	Turdus_migratorius	Actuel	1,64	78,5	1,894869657	0,214843848

PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Turdidae	Turdus_philomelos	Actuel	1,63	67,75	1,8309093	0,212187604
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Turdidae	Zoothera_heinei	Actuel	1,8	73	1,86332286	0,255272505
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Turdidae	Zoothera_lunulata	Actuel	2,16	104	2,017033339	0,334453751
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Turdidae	Zoothera_naevia	Actuel	1,71	77,55	1,889581802	0,23299611
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Viduidae	Vidua_paradisaea	Actuel	0,64	20,4	1,309630167	-0,193820026
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Zosteropidae	Zosterops_japonicus	Actuel	0,54	10,18	1,007747778	-0,26760624
PASSERIFORMES (PASSERIDA)	Zosteropidae	Zosterops_lateralis	Actuel	0,47	13,7	1,136720567	-0,327902142
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Conopophagidae	Conopophaga_lineata	Actuel	0,7	21,25	1,327358934	-0,15490196
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Cotingidae	Gymnoderus_foetidus	Actuel	3,53	282,5	2,451018452	0,547774705
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Cotingidae	Lipaugus_vociferans	Actuel	1,63	75,7	1,87909588	0,212187604
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Cotingidae	Pachyramphus_cinnamomeus	Actuel	0,88	20,3	1,307496038	-0,055517328
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Cotingidae	Pachyramphus_niger	Actuel	1,3	38,9	1,589949601	0,113943352
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Cotingidae	Pachyramphus_polychopterus	Actuel	0,74	20,8	1,318063335	-0,13076828
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Cotingidae	Perissocephalus_tricolor	Actuel	4,7	339,5	2,530839779	0,672097858
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Cotingidae	Phytotoma_rutila	Actuel	0,73	36	1,556302501	-0,13667714
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Cotingidae	Procnias_nudicollis	Actuel	2,7	174	2,240549248	0,431363764
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Cotingidae	Querula_purpurata	Actuel	2,13	107,68	2,032135047	0,328379603
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Cotingidae	Rupicola_peruvianus	Actuel	3,36	244	2,387389826	0,526339277
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Cotingidae	Schiffornis_turdina	Actuel	1,07	31,7	1,501059262	0,029383778
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Cotingidae	Tityra_cayana	Actuel	1,61	68,1	1,833147112	0,206825876
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Cotingidae	Tityra_semifasciata	Actuel	1,88	79,3	1,899273187	0,274157849
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Dendrocolaptidae	Campylorhamphus_pusillus	Actuel	1,34	43,38	1,637289548	0,127104798
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Dendrocolaptidae	Dendrocincla_fuliginosa	Actuel	1,06	38,7	1,587710965	0,025305865
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Dendrocolaptidae	Dendrocolaptes_certhia	Actuel	1,74	68,7	1,836956737	0,240549248
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Dendrocolaptidae	Dendroplex_picus	Actuel	1,3	38,8	1,588831726	0,113943352
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Dendrocolaptidae	Glyphorhynchus_spirurus	Actuel	0,62	14,75	1,16879202	-0,207608311
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Dendrocolaptidae	Lepidocolaptes_affinis	Actuel	1,13	35	1,544068044	0,053078443
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Dendrocolaptidae	Lepidocolaptes_souleyetii	Actuel	1,04	25,7	1,409933123	0,017033339
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Dendrocolaptidae	Sittasomus_griseicapillus	Actuel	0,55	12,23	1,087426457	-0,259637311
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Dendrocolaptidae	Xiphorhynchus_guttatus	Actuel	1,5	59,7	1,775974331	0,176091259
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Eurylaimidae	Corydon_sumatranus	Actuel	2,4	140	2,146128036	0,380211242
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Eurylaimidae	Smithornis_capensis	Actuel	0,78	23,2	1,365487985	-0,107905397
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Formicariidae	Formicarius_analis	Actuel	1,3	62,2	1,793790385	0,113943352
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Formicariidae	Formicarius_colma	Actuel	1,08	45,25	1,655618584	0,033423755



PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Fornicariidae	Grallaria_quitensis	Actuel	2,05	65,7	1,81756537	0,311753861
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Furnariidae	Anumbius_annumbi	Actuel	1,18	41,5	1,618048097	0,071882007
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Furnariidae	Aphrastura_spinicauda	Actuel	0,81	11,46	1,059184618	-0,091514981
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Furnariidae	Automolus_infuscatus	Actuel	1,13	33,1	1,519827994	0,053078443
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Furnariidae	Automolus_ochrolaemus	Actuel	1,14	40,2	1,604226053	0,056904851
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Furnariidae	Certhiaxis_cinnamomeus	Actuel	0,69	14,79	1,169968174	-0,161150909
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Furnariidae	Cinclodes_fuscus	Actuel	0,88	30	1,477121255	-0,055517328
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Furnariidae	Cinclodes_patagonicus	Actuel	1,24	53,2	1,725911632	0,093421685
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Furnariidae	Coryphistera_alaudina	Actuel	0,94	34,3	1,53529412	-0,026872146
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Furnariidae	Furnarius_rufus	Actuel	1,33	39,9	1,600972896	0,123851641
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Furnariidae	Geositta_cunicularia	Actuel	0,97	30	1,477121255	-0,013228266
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Furnariidae	Phacellodomus_ruber	Actuel	1,11	39,25	1,593839661	0,045322979
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Furnariidae	Phleocryptes_melanops	Actuel	0,69	14,2	1,152288344	-0,161150909
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Furnariidae	Sclerurus_mexicanus	Actuel	0,79	21,13	1,324899497	-0,102372909
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Furnariidae	Synallaxis_brachyura	Actuel	0,86	18,3	1,26245109	-0,065501549
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Furnariidae	Syndactyla_guttulata	Actuel	1,19	34,83	1,541953474	0,075546961
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Furnariidae	Xenops_minutus	Actuel	0,49	11,7	1,068185862	-0,30980392
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Pipridae	Chiroxiphia_caudata	Actuel	0,8	25,6	1,408239965	-0,096910013
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Pipridae	Chiroxiphia_linearis	Actuel	0,68	18,53	1,267875419	-0,167491087
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Pipridae	Manacus_candei	Actuel	0,57	19,85	1,297760511	-0,244125144
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Pipridae	Manacus_manacus	Actuel	0,59	17,65	1,24674471	-0,229147988
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Pipridae	Manacus_vitellinus	Actuel	0,62	18,2	1,260071388	-0,207608311
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Pipridae	Pipra_erythrocephala	Actuel	0,49	13,45	1,128722284	-0,30980392
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Pipridae	Pipra_fasciicauda	Actuel	0,62	15,9	1,201397124	-0,207608311
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Pipridae	Pipra_mentalis	Actuel	0,59	15,18	1,181271772	-0,229147988
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Pipridae	Pipra_pipra	Actuel	0,5	11,15	1,047274867	-0,301029996
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Pittidae	Pitta_brachyura	Actuel	1,39	55,5	1,744292983	0,1430148
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Pittidae	Pitta_maxima	Actuel	2,53	190	2,278753601	0,403120521
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Pittidae	Pitta_sordida	Actuel	1,31	64,5	1,809559715	0,117271296
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Pittidae	Pitta_versicolor	Actuel	1,87	95	1,977723605	0,271841607
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Rhinocryptidae	Rhinocrypta_lanceolata	Actuel	1,4	61,9	1,791690649	0,146128036
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Rhinocryptidae	Scytalopus_unicolor	Actuel	0,9	17,5	1,243038049	-0,045757491
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Sittidae	Sitta_canadensis	Actuel	0,57	9,8	0,991226076	-0,244125144
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Sittidae	Sitta_carolinensis	Actuel	0,86	21	1,322219295	-0,065501549

PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Sittidae	<i>Sitta_pygmaea</i>	Actuel	0,55	10,6	1,025305865	-0,259637311
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Cercomacra_nigrescens</i>	Actuel	0,84	16,5	1,217483944	-0,075720714
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Cercomacra_tyrannina</i>	Actuel	0,74	16,3	1,212187604	-0,13076828
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Cymbilaimus_lineatus</i>	Actuel	1,22	35,8	1,553883027	0,086359831
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Dysithamnus_mentalis</i>	Actuel	0,7	15,1	1,178976947	-0,15490196
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Epinecrophylla_fulviventris</i>	Actuel	0,48	10,22	1,009450896	-0,318758763
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Formicivora_grisea</i>	Actuel	0,45	10,4	1,017033339	-0,346787486
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Gymnocichla_nudiceps</i>	Actuel	1,06	32,75	1,515211304	0,025305865
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Gymnopathys_leucaspis</i>	Actuel	0,76	23,8	1,376576957	-0,119186408
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Hylophylax_naevius</i>	Actuel	0,59	14,2	1,152288344	-0,229147988
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Hypocnemis_cantator</i>	Actuel	0,63	12,3	1,089905111	-0,200659451
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Myrmeciza_exsul</i>	Actuel	1,03	26,07	1,416141031	0,012837225
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Myrmeciza_ferruginea</i>	Actuel	0,82	26,1	1,416640507	-0,086186148
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Myrmeciza_nigricauda</i>	Actuel	1,03	24	1,380211242	0,012837225
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Myrmotherula_axillaris</i>	Actuel	0,39	8,1	0,908485019	-0,408935393
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Phaenostictus_mcleannani</i>	Actuel	1,07	51,1	1,7084209	0,029383778
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Pithys_albifrons</i>	Actuel	0,62	18,6	1,269512944	-0,207608311
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Pyriglena_leuconota</i>	Actuel	0,93	32,8	1,515873844	-0,031517051
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Sakesphorus_luctuosus</i>	Actuel	1,15	31,4	1,496929648	0,06069784
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Schistocichla_leucostigma</i>	Actuel	0,98	23,2	1,365487985	-0,008773924
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Taraba_major</i>	Actuel	1,52	59,2	1,772321707	0,181843588
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Thamnomanes_caesius</i>	Actuel	0,61	15,7	1,195899652	-0,214670165
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Thamnophilus_caerulescens</i>	Actuel	0,98	21	1,322219295	-0,008773924
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Thamnophilus_punctatus</i>	Actuel	0,94	20,5	1,311753861	-0,026872146
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Thamnophilidae	<i>Willisornis_poecilinotus</i>	Actuel	0,64	18,4	1,264817823	-0,193820026
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	<i>Attila_spadiceus</i>	Actuel	1,18	33,2	1,521138084	0,071882007
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	<i>Camptostoma_obsoletum</i>	Actuel	0,36	8,1	0,908485019	-0,443697499
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	<i>Cnemotriccus_fuscatus</i>	Actuel	0,46	13,5	1,130333768	-0,337242168
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	<i>Colonia_colonus</i>	Actuel	0,47	18,3	1,26245109	-0,327902142
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	<i>Contopus_cooperi</i>	Actuel	0,64	32,1	1,506505032	-0,193820026
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	<i>Contopus_latirostris</i>	Actuel	0,38	10,8	1,033423755	-0,420216403
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	<i>Contopus_virens</i>	Actuel	0,45	14,2	1,152288344	-0,346787486
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	<i>Elaenia_frantzii</i>	Actuel	0,61	19,4	1,28780173	-0,214670165
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	<i>Elaenia_martinica</i>	Actuel	0,65	18,57	1,268811904	-0,187086643

PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Empidonax_minimus	Actuel	0,37	10,48	1,020361283	-0,431798276
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Empidonax_virescens	Actuel	0,43	12,9	1,11058971	-0,366531544
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Hemitriccus_margaritaceiventris	Actuel	0,45	7,73	0,888179494	-0,346787486
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Hymenops_perspicillatus	Actuel	0,76	23,13	1,364175633	-0,119186408
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Legatus_leucophaius	Actuel	0,66	22,2	1,346352974	-0,180456064
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Machetornis_rixosa	Actuel	0,96	29,6	1,471291711	-0,017728767
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Mecocerculus_leucophrys	Actuel	0,48	10,4	1,017033339	-0,318758763
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Megarynchus_pitangua	Actuel	1,17	63,4	1,802089258	0,068185862
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Mionectes_oleagineus	Actuel	0,45	11,23	1,050379756	-0,346787486
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Mitrephanes_phaeocercus	Actuel	0,32	8,6	0,934498451	-0,494850022
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Muscisaxicola_alpinus	Actuel	0,78	22,75	1,356981401	-0,107905397
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Myiarchus_cinereus	Actuel	0,77	28,2	1,450249108	-0,113509275
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Myiarchus_stolidus	Actuel	0,65	20,8	1,318063335	-0,187086643
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Myiarchus_tuberculifer	Actuel	0,66	18,2	1,260071388	-0,180456064
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Myiarchus_tyrannulus	Actuel	0,98	36,25	1,559308011	-0,008773924
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Myiarchus_validus	Actuel	1,2	41	1,612783857	0,079181246
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Myiobius_barbatus	Actuel	0,35	10,9	1,037426498	-0,455931956
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Myiodynastes_maculatus	Actuel	1,13	45,9	1,661812686	0,053078443
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Myiopagis_cotta	Actuel	0,42	11,6	1,064457989	-0,37675071
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Myiophobus_fasciatus	Actuel	0,37	9,9	0,995635195	-0,431798276
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Myiozetetes_similis	Actuel	0,82	28	1,447158031	-0,086186148
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Onychorhynchus_coronatus	Actuel	0,47	14	1,146128036	-0,327902142
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Phaeomyias_murina	Actuel	0,37	10	1	-0,431798276
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Pitangus_sulphuratus	Actuel	1,35	63,33	1,801609488	0,130333768
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Platyrinchus_cancrominus	Actuel	0,49	9,73	0,98811284	-0,30980392
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Platyrinchus_mystaceus	Actuel	0,4	9,7	0,986771734	-0,397940009
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Pseudocolopteryx_flaviventris	Actuel	0,34	7,4	0,86923172	-0,468521083
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Pseudotriccus_pelzelni	Actuel	0,64	10,9	1,037426498	-0,193820026
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Pyrocephalus_rubinus	Actuel	0,46	14,4	1,158362492	-0,337242168
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Sayornis_nigricans	Actuel	0,49	18,65	1,270678836	-0,30980392
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Sayornis_phoebé	Actuel	0,59	18,3	1,26245109	-0,229147988
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Sayornis_saya	Actuel	0,61	20,9	1,320146286	-0,214670165
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Stigmatura_budytoides	Actuel	0,53	11,1	1,045322979	-0,27572413
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Todirostrum_cinereum	Actuel	0,31	6,5	0,812913357	-0,508638306

PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Tolmomyias_sulphurescens	Actuel	0,51	14,9	1,173186268	-0,292429824
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Tyrannus_dominicensis	Actuel	1	46,27	1,665299499	0
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Tyrannus_forficatus	Actuel	0,86	39,3	1,59439255	-0,065501549
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Tyrannus_savana	Actuel	0,73	31,9	1,503790683	-0,13667714
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Tyrannus_tyrannus	Actuel	0,95	39,93	1,60129931	-0,022276395
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Tyrannus_verticilis	Actuel	0,98	39,6	1,597695186	-0,008773924
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Xolmis_irupero	Actuel	0,82	29,8	1,474216264	-0,086186148
PASSERIFORMES (SUBOSCINES)	Tyrannidae	Xolmis_pyrope	Actuel	1,28	42,73	1,630732893	0,10720997
PELECANIFORMES	Ardeidae	Ardea_herodias	Actuel	8,88	2543,75	3,405474427	0,948412966
PELECANIFORMES	Ardeidae	Ardea_pacifica	Actuel	5,16	858,3	2,933639113	0,712649702
PELECANIFORMES	Ardeidae	Ardea_sumatrana	Actuel	8,73	2024	3,306210508	0,941014244
PELECANIFORMES	Ardeidae	Botaurus_lentiginosus	Actuel	4,52	706	2,848804701	0,655138435
PELECANIFORMES	Ardeidae	Botaurus_poiciloptilus	Actuel	5,8	1110,5	3,045518563	0,763427994
PELECANIFORMES	Ardeidae	Bubulcus_ibis	Actuel	3,81	366	2,563481085	0,580924976
PELECANIFORMES	Ardeidae	Butorides_striata	Actuel	2,48	184	2,264817823	0,394451681
PELECANIFORMES	Ardeidae	Casmerodius_albus	Actuel	5,04	873,5	2,941262909	0,702430536
PELECANIFORMES	Ardeidae	Cochlearius_cochlearius	Actuel	5,83	645	2,809559715	0,765668555
PELECANIFORMES	Ardeidae	Egrandta_novaeollandiae	Actuel	3,91	560	2,748188027	0,592176757
PELECANIFORMES	Ardeidae	Ixobrychus_exilis	Actuel	1,28	80,4	1,905256049	0,10720997
PELECANIFORMES	Ardeidae	Ixobrychus_flavicollis	Actuel	2,6	321	2,506505032	0,414973348
PELECANIFORMES	Ardeidae	Ixobrychus_minutus	Actuel	1,65	58	1,763427994	0,217483944
PELECANIFORMES	Ardeidae	Mesophoyx_intermedia	Actuel	4,15	462	2,664641976	0,618048097
PELECANIFORMES	Ardeidae	Nyctanassa_violacea	Actuel	5,98	682,5	2,834102656	0,776701184
PELECANIFORMES	Ardeidae	Nycticorax_caledonicus	Actuel	5,55	856	2,932473765	0,744292983
PELECANIFORMES	Ardeidae	Nycticorax_nycticorax	Actuel	6,66	810	2,908485019	0,823474229
PELECANIFORMES	Ardeidae	Syrigma_sibilatrix	Actuel	4,61	463	2,665580991	0,663700925
PELECANIFORMES	Ardeidae	Tigrisoma_lineatum	Actuel	6,86	813	2,910090546	0,836324116
PELECANIFORMES	Ardeidae	Tigrisoma_mexicanum	Actuel	6,8	1160	3,064457989	0,832508913
PELECANIFORMES	Balaenicipitidae	Balaeniceps_rex	Actuel	22,38	5984	3,776991585	1,349860082
PELECANIFORMES	Pelecanidae	Pelecanus_conspicillatus	Actuel	24,88	5850	3,767155866	1,395850376
PELECANIFORMES	Pelecanidae	Pelecanus_erythrorhynchos	Actuel	24,25	5649,5	3,752010013	1,384711743
PELECANIFORMES	Pelecanidae	Pelecanus_occidentalis	Actuel	19,68	3438	3,536305872	1,293958886
PELECANIFORMES	Pelecanidae	Pelecanus_onocrotalus	Actuel	29,23	11450	4,058805487	1,465799099
PELECANIFORMES	Scopidae	Scopus_umbretta	Actuel	4,25	504	2,702430536	0,62838893

PELECANIFORMES	Threskiornithidae	Apteribis_brevis	Fossile	7,87	1248	3,096214585	0,895974732
PELECANIFORMES	Threskiornithidae	Bostrychia_hagedash	Actuel	10,18	1238	3,092720645	1,007747778
PELECANIFORMES	Threskiornithidae	Eudocimus_albus	Actuel	6,36	900	2,954242509	0,803457116
PELECANIFORMES	Threskiornithidae	Mesembrinibis_cayennensis	Actuel	6,34	756	2,878521796	0,802089258
PELECANIFORMES	Threskiornithidae	Nipponia_nippon	Actuel	10,9	1900	3,278753601	1,037426498
PELECANIFORMES	Threskiornithidae	Platalea_flavipes	Actuel	11,12	1747,5	3,242417184	1,046104787
PELECANIFORMES	Threskiornithidae	Platalea_regia	Actuel	11,4	1730,5	3,238171604	1,056904851
PELECANIFORMES	Threskiornithidae	Plegadis_chihi	Actuel	5,04	621,5	2,793441133	0,702430536
PELECANIFORMES	Threskiornithidae	Plegadis_falcinellus	Actuel	5,12	633,75	2,801917972	0,709269961
PELECANIFORMES	Threskiornithidae	Theristicus_caerulescens	Actuel	8,9	1500	3,176091259	0,949390007
PELECANIFORMES	Threskiornithidae	Threskiornis_aethiopicus	Actuel	10,24	1498	3,175511813	1,010299957
PELECANIFORMES	Threskiornithidae	Threskiornis_molucca	Actuel	9,9	1914,38	3,282028148	0,995635195
PELECANIFORMES	Threskiornithidae	Threskiornis_spinicollis	Actuel	8,41	1351,5	3,13081605	0,924795996
PHAETHONTIFORMES	Phaethontidae	Phaethon_lepturus	Actuel	2,80	329,6	2,517987203	0,447712953
PHAETHONTIFORMES	Phaethontidae	Phaethon_rubricauda	Actuel	4,52	672	2,827369273	0,655138435
PHOENICOPTERIFORMES	Phoenicopteridae	Phoenicoparrus_minor	Actuel	6,93	1500	3,176091259	0,8409212
PHOENICOPTERIFORMES	Phoenicopteridae	Phoenicopterus_chilensis	Actuel	9,06	2277	3,357363031	0,956958473
PHOENICOPTERIFORMES	Phoenicopteridae	Phoenicopterus_roseus	Actuel	10,45	2600	3,414973348	1,01911629
PHOENICOPTERIFORMES	Phoenicopteridae	Phoenicopterus_ruber	Actuel	10,8	3065,75	3,486536737	1,033423755
PICIFORMES	Bucconidae	Bucco_capensis	Actuel	1,37	54	1,73239376	0,135291704
PICIFORMES	Bucconidae	Chelidoptera_tenebrosa	Actuel	0,85	35,9	1,555094449	-0,070581074
PICIFORMES	Bucconidae	Malacoptila_panamensis	Actuel	1,15	42,6	1,629409599	0,06069784
PICIFORMES	Bucconidae	Monasa_nigrifrons	Actuel	1,52	80,7	1,906873535	0,181843588
PICIFORMES	Bucconidae	Notharchus_macrorhynchos	Actuel	1,7	98,2	1,992111488	0,230448921
PICIFORMES	Galbulidae	Brachygalba_lugubris	Actuel	0,43	15,9	1,201397124	-0,366531544
PICIFORMES	Galbulidae	Galbula_albirostris	Actuel	0,61	19,66	1,293583513	-0,214670165
PICIFORMES	Galbulidae	Jacamerops_aureus	Actuel	1,11	62,9	1,798650645	0,045322979
PICIFORMES	Indicatoridae	Indicator_minor	Actuel	0,67	28,2	1,450249108	-0,173925197
PICIFORMES	Picidae	Campephilus_guatemalensis	Actuel	5,94	242	2,383815366	0,773786445
PICIFORMES	Picidae	Campethera_nivosa	Actuel	1,58	37,8	1,5774918	0,198657087
PICIFORMES	Picidae	Celeus_castaneus	Actuel	2,11	85,6	1,932473765	0,324282455
PICIFORMES	Picidae	Chrysocolaptes_lucidus	Actuel	4,75	142	2,152288344	0,67669361
PICIFORMES	Picidae	Colaptes_auratus	Actuel	3,06	126,5	2,102090526	0,485721426
PICIFORMES	Picidae	Dendrocopos_major	Actuel	2,38	81,6	1,911690159	0,377124042

PICIFORMES	Picidae	Dinopium_javanense	Actuel	2,67	72,85	1,862429556	0,426511261
PICIFORMES	Picidae	Dryocopus_pileatus	Actuel	6,8	295	2,469822016	0,832508913
PICIFORMES	Picidae	Jynx_torquilla	Actuel	0,94	36,5	1,562292864	-0,026872146
PICIFORMES	Picidae	Melanerpes_aurifrons	Actuel	2,20	85,4	1,931457871	0,342464134
PICIFORMES	Picidae	Melanerpes_carolinus	Actuel	2,16	69,6	1,84260924	0,334453751
PICIFORMES	Picidae	Melanerpes_erythrocephalus	Actuel	1,78	71,6	1,854913022	0,250420002
PICIFORMES	Picidae	Melanerpes_formicivorus	Actuel	1,99	79,65	1,90118578	0,298853076
PICIFORMES	Picidae	Melanerpes_lewis	Actuel	2,22	106	2,025305865	0,346352974
PICIFORMES	Picidae	Melanerpes_striatus	Actuel	2,04	73,5	1,866287339	0,309630167
PICIFORMES	Picidae	Mulleripicus_fulvus	Actuel	4,43	200	2,301029996	0,646403726
PICIFORMES	Picidae	Picoides_arcticus	Actuel	3,15	69,3	1,840733235	0,498310554
PICIFORMES	Picidae	Picoides_borealis	Actuel	1,66	48	1,681241237	0,220108088
PICIFORMES	Picidae	Picoides_pubescens	Actuel	1,21	27,7	1,442479769	0,08278537
PICIFORMES	Picidae	Picoides_scalaris	Actuel	1,38	32,3	1,509202522	0,139879086
PICIFORMES	Picidae	Picoides_tridactylus	Actuel	2,63	65,65	1,81723473	0,419955748
PICIFORMES	Picidae	Picoides_villosus	Actuel	2,95	82,84	1,91824009	0,469822016
PICIFORMES	Picidae	Piculus_flavigula	Actuel	1,63	55	1,740362689	0,212187604
PICIFORMES	Picidae	Picumnus_temminckii	Actuel	0,6	11	1,041392685	-0,22184875
PICIFORMES	Picidae	Picus_awokera	Actuel	3,32	143	2,155336037	0,521138084
PICIFORMES	Picidae	Picus_canus	Actuel	3,68	137	2,136720567	0,565847819
PICIFORMES	Picidae	Sasia_abnormis	Actuel	0,58	8,1	0,908485019	-0,236572006
PICIFORMES	Picidae	Sphyrpicus_nuchalis	Actuel	1,27	45,64	1,659345636	0,103803721
PICIFORMES	Picidae	Sphyrpicus_varius	Actuel	1,3	49,91	1,69818757	0,113943352
PICIFORMES	Picidae	Veniliornis_passerinus	Actuel	1,45	32,1	1,506505032	0,161368002
PICIFORMES	Ramphastidae	Andigena_hypoglauca	Actuel	4,65	314	2,496929648	0,667452953
PICIFORMES	Ramphastidae	Aulacorhynchus_sulcatus	Actuel	2,74	167	2,222716471	0,437750563
PICIFORMES	Ramphastidae	Calorhamphus_fuliginosus	Actuel	1,1	42,6	1,629409599	0,041392685
PICIFORMES	Ramphastidae	Capito_niger	Actuel	1,35	61,7	1,790285164	0,130333768
PICIFORMES	Ramphastidae	Eubucco_bourcierii	Actuel	1,03	37	1,568201724	0,012837225
PICIFORMES	Ramphastidae	Gymnobucco_calvus	Actuel	1,25	54,55	1,736794755	0,096910013
PICIFORMES	Ramphastidae	Lybius_torquatus	Actuel	1,16	51,7	1,713490543	0,064457989
PICIFORMES	Ramphastidae	Megalaima_asiatica	Actuel	1,53	90,5	1,956648579	0,184691431
PICIFORMES	Ramphastidae	Megalaima_lineata	Actuel	2,01	149	2,173186268	0,303196057
PICIFORMES	Ramphastidae	Megalaima_zeilanica	Actuel	1,9	119	2,075546961	0,278753601

PICIFORMES	Ramphastidae	Pogoniulus_scolopaceus	Actuel	0,44	15,5	1,190331698	-0,356547324
PICIFORMES	Ramphastidae	Psilopogon_pyrolophus	Actuel	2,21	129	2,11058971	0,344392274
PICIFORMES	Ramphastidae	Pteroglossus_aracari	Actuel	3,48	261	2,416640507	0,541579244
PICIFORMES	Ramphastidae	Pteroglossus_bailloni	Actuel	2,94	146	2,164352856	0,46834733
PICIFORMES	Ramphastidae	Pteroglossus_castanotis	Actuel	3,77	258,5	2,412460547	0,57634135
PICIFORMES	Ramphastidae	Pteroglossus_inscriptus	Actuel	2,5	131	2,117271296	0,397940009
PICIFORMES	Ramphastidae	Pteroglossus_torquatus	Actuel	3,5	278	2,444044796	0,544068044
PICIFORMES	Ramphastidae	Ramphastos_dicolorus	Actuel	4,53	331	2,519827994	0,655620503
PICIFORMES	Ramphastidae	Ramphastos_sulfuratus	Actuel	4,86	410,25	2,61304859	0,686636269
PICIFORMES	Ramphastidae	Ramphastos_toco	Actuel	6,17	618	2,790988475	0,790285164
PICIFORMES	Ramphastidae	Ramphastos_tucanus	Actuel	5,98	595	2,774516966	0,776701184
PICIFORMES	Ramphastidae	Ramphastos_vitellinus	Actuel	4,81	361,25	2,557807856	0,682145076
PICIFORMES	Ramphastidae	Selenidera_maculirostris	Actuel	2,91	164	2,214843848	0,463892989
PICIFORMES	Ramphastidae	Sennornis_ramphastinus	Actuel	1,91	97,7	1,989894564	0,281033367
PICIFORMES	Ramphastidae	Trachyphonus_vaillantii	Actuel	1,63	69,45	1,84167225	0,212187604
PICIFORMES	Ramphastidae	Tricholaema_leucomelas	Actuel	0,98	32,2	1,507855872	-0,008773924
PODICIPEDIFORMES	Podicipedidae	Aechmophorus_occidentalis	Actuel	3,71	1147,72	3,05983595	0,56937391
PODICIPEDIFORMES	Podicipedidae	Podiceps_auritus	Actuel	2,43	441,7	2,645127399	0,385606274
PODICIPEDIFORMES	Podicipedidae	Podiceps_cristatus	Actuel	3,11	713,28	2,853260047	0,492760389
PODICIPEDIFORMES	Podicipedidae	Podiceps_grisegena	Actuel	4,04	1115,01	3,047278762	0,606381365
PODICIPEDIFORMES	Podicipedidae	Podiceps_nigricollis	Actuel	1,69	414,25	2,617262517	0,227886705
PODICIPEDIFORMES	Podicipedidae	Podilymbus_gigas	Fossile	3,73	650	2,812913357	0,571708832
PODICIPEDIFORMES	Podicipedidae	Podilymbus_podiceps	Actuel	3,16	416	2,619093331	0,499687083
PODICIPEDIFORMES	Podicipedidae	Polioccephalus_polioccephalus	Actuel	1,72	240,5	2,381115081	0,235528447
PODICIPEDIFORMES	Podicipedidae	Rollandia_rolland	Actuel	1,98	336	2,526339277	0,29666519
PODICIPEDIFORMES	Podicipedidae	Tachybaptus_novaeollandiae	Actuel	1,66	152,3	2,182699903	0,220108088
PROCELLARIIFORMES	Diomedidae	Diomedea_exulans	Actuel	28,25	7046,67	3,847983934	1,451018452
PROCELLARIIFORMES	Diomedidae	Phoebastria_immutabilis	Actuel	14,38	3310	3,519827994	1,15784948
PROCELLARIIFORMES	Diomedidae	Phoebastria_nigripes	Actuel	15,8	3195	3,504470862	1,198657087
PROCELLARIIFORMES	Diomedidae	Phoebetria_palpebrata	Actuel	16,94	2785	3,4448252	1,228913406
PROCELLARIIFORMES	Diomedidae	Thalassarche_cauta	Actuel	19,34	3935	3,594944737	1,28645647
PROCELLARIIFORMES	Diomedidae	Thalassarche_chrysostoma	Actuel	19,15	3507,5	3,54499768	1,282168778
PROCELLARIIFORMES	Diomedidae	Thalassarche_melanophrys	Actuel	17,88	3232	3,509471352	1,252367514
PROCELLARIIFORMES	Hydrobatidae	Fregetta_grallaria	Actuel	0,9	45,96	1,66238002	-0,045757491

PROCELLARIIFORMES	Hydrobatidae	Halocyptena_microsoma	Actuel	0,51	19,72	1,294906911	-0,292429824
PROCELLARIIFORMES	Hydrobatidae	Nesofregatta_fuliginosa	Actuel	0,88	64,57	1,810030786	-0,055517328
PROCELLARIIFORMES	Hydrobatidae	Oceanites_oceanicus	Actuel	0,71	33,7	1,527629901	-0,148741651
PROCELLARIIFORMES	Hydrobatidae	Oceanodroma_leucorhoa	Actuel	0,89	36,93	1,567379308	-0,050609993
PROCELLARIIFORMES	Hydrobatidae	Oceanodroma_tethys	Actuel	0,6	26,9	1,42975228	-0,22184875
PROCELLARIIFORMES	Hydrobatidae	Oceanodroma_tristrani	Actuel	1,06	92	1,963787827	0,024485668
PROCELLARIIFORMES	Hydrobatidae	Pelagodroma_marina	Actuel	0,97	35	1,544068044	-0,013228266
PROCELLARIIFORMES	Pelecanoididae	Pelecanoides_georgicus	Actuel	1,47	114,15	2,057475916	0,167317335
PROCELLARIIFORMES	Pelecanoididae	Pelecanoides_urinatrix	Actuel	1,69	134,6	2,12904506	0,227886705
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Bulweria_bulwerii	Actuel	1,34	99	1,995635195	0,127104798
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Calonectris_leucomelus	Actuel	4,32	580	2,763427994	0,635483747
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Calonectris_diomedea	Actuel	4,92	571,83	2,757266936	0,691965103
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Daption_capense	Actuel	5,02	430	2,633468456	0,700703717
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Fulmarus_glacialis	Actuel	6,33	613	2,787460475	0,80140371
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Fulmarus_glacialoides	Actuel	7,46	790,75	2,898039201	0,872738827
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Halobaena_caerulea	Actuel	2,77	173,38	2,238998999	0,442479769
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Lugensa_brevirostris	Actuel	4,26	297,51	2,473501568	0,629409599
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Macronectes_giganteus	Actuel	17,94	3697,5	3,567908183	1,253822439
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Pachyptila_belcheri	Actuel	2	92,6	1,966610987	0,301029996
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Pachyptila_desolata	Actuel	2,1	151,5	2,180412633	0,322219295
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Pachyptila_salvini	Actuel	2,06	159	2,201397124	0,31386722
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Pachyptila_turtur	Actuel	2	80,6	1,906335042	0,301029996
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Pagodroma_nivea	Actuel	4,39	314	2,496929648	0,64246452
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Procellaria_aequinoctialis	Actuel	8,99	1271,67	3,104374426	0,953759692
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Procellaria_cinerea	Actuel	8,49	1131	3,053462605	0,92890769
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Pterodroma_lessonii	Actuel	5,87	698	2,843855423	0,768638101
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Pterodroma_leucoptera	Actuel	2,48	136	2,133538908	0,394451681
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Pterodroma_macroptera	Actuel	4,88	532,5	2,726319612	0,688419822
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Puffinus_gavia	Actuel	2,92	229	2,359835482	0,465382851
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Puffinus_griseus	Actuel	5,31	770	2,886490725	0,725094521
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Puffinus_pacificus	Actuel	3,97	383,4	2,583652109	0,598790507
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Puffinus_tenuirostris	Actuel	4,5	556,7	2,745621221	0,653212514
PROCELLARIIFORMES	Procellariidae	Thalassoica_antarctica	Actuel	6,68	688	2,837588438	0,824776462
PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Cacatua_alba	Actuel	14,16	631	2,800029359	1,151063253



PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Cacatua_ducorpsii	Actuel	8,7	394	2,595496222	0,939519253
PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Cacatua_galerita	Actuel	14,24	723,5	2,859438535	1,153509989
PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Cacatua_haematuropygia	Actuel	8,5	288	2,459392488	0,929418926
PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Cacatua_leadbeateri	Actuel	8,47	376	2,575187845	0,92788341
PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Cacatua_moluccensis	Actuel	15,63	850	2,929418926	1,193958978
PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Cacatua_ophthalmica	Actuel	15	492	2,691965103	1,176091259
PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Cacatua_pastinator	Actuel	10,99	643,13	2,808298769	1,040997692
PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Cacatua_roseicapilla	Actuel	6,43	343	2,53529412	0,808210973
PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Cacatua_sanguinea	Actuel	8,91	437,54	2,641017762	0,949877704
PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Cacatua_sulphurea	Actuel	9,62	304	2,482873584	0,983175072
PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Cacatua_tenuirostris	Actuel	10,64	567	2,753583059	1,026941628
PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Callocephalon_fimbriatum	Actuel	7,48	256	2,408239965	0,873901598
PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Calyptorhynchus_banksii	Actuel	11,95	723,67	2,859540569	1,077367905
PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Calyptorhynchus_baudinii	Actuel	14,63	683,33	2,834630488	1,165244326
PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Calyptorhynchus_funereus	Actuel	15,08	678,5	2,831549852	1,178401342
PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Calyptorhynchus_lathamii	Actuel	9,78	437	2,640481437	0,990338855
PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Calyptorhynchus_latirostris	Actuel	14,25	612	2,786751422	1,153814864
PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Nymphicus_hollandicus	Actuel	2,39	94,65	1,976120618	0,378397901
PSITTACIFORMES	Cacatuidae	Probosciger_aterrimus	Actuel	20,5	841	2,924795996	1,311753861
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Agapornis_canus	Actuel	1,15	26,5	1,423245874	0,06069784
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Agapornis_fischeri	Actuel	1,95	48,3	1,683947131	0,290034611
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Agapornis_lilianae	Actuel	1,53	37,3	1,571708832	0,184691431
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Agapornis_nigrigenis	Actuel	1,9	40,5	1,607455023	0,278753601
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Agapornis_personatus	Actuel	1,87	52,5	1,720159303	0,271841607
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Agapornis_pullarius	Actuel	1,44	39,3	1,59439255	0,158362492
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Agapornis_roseicollis	Actuel	1,86	54,5	1,736396502	0,269512944
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Agapornis_swindernianus	Actuel	1,53	40	1,602059991	0,184691431
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Agapornis_taranta	Actuel	1,98	57,5	1,759667845	0,29666519
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Alisterus_scapularis	Actuel	4,48	232,5	2,366422957	0,651278014
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Amazona_aestiva	Actuel	8,24	400	2,602059991	0,915927212
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Amazona_albifrons	Actuel	5,28	206	2,31386722	0,722633923
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Amazona_amazonica	Actuel	8,29	370	2,568201724	0,918554531
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Amazona_auropalliata	Actuel	9,57	433	2,636487896	0,980911938
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Amazona_autumnalis	Actuel	8,13	416	2,619093331	0,910090546

PSITTACIFORMES	Psittacidae	Amazona_farinosa	Actuel	10,14	626	2,796574333	1,006037955
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Amazona_leucocephala	Actuel	5,63	235,5	2,371990911	0,750508395
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Amazona_ochrocephala	Actuel	8,64	440	2,643452676	0,936513742
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Amazona_oratrix	Actuel	8,62	517	2,713490543	0,935507266
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Amazona_ventralis	Actuel	5,97	214	2,330413773	0,775974331
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Amazona_versicolor	Actuel	9,6	676	2,829946696	0,982271233
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Amazona_vinacea	Actuel	7,46	315,53	2,499040657	0,872738827
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Amazona_viridigenalis	Actuel	6,89	316	2,499687083	0,838219222
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Amazona_vittata	Actuel	5,73	275	2,439332694	0,758154622
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Anodorhynchus_hyacinthinus	Actuel	24,73	1500	3,176091259	1,393224116
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Aprosmictus_erythropterus	Actuel	3,85	136	2,133538908	0,58546073
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Ara_ambiguus	Actuel	17,5	1347,5	3,129528774	1,243038049
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Ara_ararauna	Actuel	18,08	1125	3,051152522	1,257198426
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Ara_chloropterus	Actuel	20,88	1185	3,07371835	1,319730494
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Ara_macao	Actuel	17,93	1015	3,006466042	1,25358029
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Ara_militaris	Actuel	18,83	1134	3,054613055	1,27485032
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Ara_severus	Actuel	10,05	343	2,53529412	1,002166062
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Aratinga_acuticaudata	Actuel	5,25	173	2,238046103	0,720159303
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Aratinga_aurea	Actuel	3,23	84,65	1,927626962	0,509202522
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Aratinga_canicularis	Actuel	3,26	85	1,929418926	0,5132176
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Aratinga_chloroptera	Actuel	5,45	146	2,164352856	0,736396502
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Aratinga_finschi	Actuel	5,28	236	2,372912003	0,722633923
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Aratinga_holochlora	Actuel	5,23	173	2,238046103	0,718501689
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Aratinga_jandaya	Actuel	3,8	89,4	1,951337519	0,579783597
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Aratinga_leucophthalma	Actuel	5,58	158	2,198657087	0,746634199
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Aratinga_nana	Actuel	4,01	76,9	1,88592634	0,603144373
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Aratinga_pertinax	Actuel	3,49	84	1,924279286	0,542825427
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Aratinga_solstitialis	Actuel	4,55	120,5	2,080987047	0,658011397
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Aratinga_weddellii	Actuel	4,01	108	2,033423755	0,603144373
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Barnardius_zonarius	Actuel	3,91	139,3	2,143951116	0,592176757
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Bolbopsittacus_humulatus	Actuel	2,65	67	1,826074803	0,423245874
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Bolborhynchus_lineola	Actuel	2,08	56,2	1,749736316	0,318063335
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Brotogeris_chrysoptera	Actuel	2,08	54,5	1,736396502	0,318063335
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Brotogeris_jugularis	Actuel	2,12	63,25	1,80106053	0,326335861

PSITTACIFORMES	Psittacidae	Brotogeris_tirica	Actuel	2,7	63	1,799340549	0,431363764
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Brotogeris_versicolorus	Actuel	2,39	71,6	1,854913022	0,378397901
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Chalcopsitta_atra	Actuel	5,4	260	2,414973348	0,73239376
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Chalcopsitta_cardinalis	Actuel	5,25	183	2,26245109	0,720159303
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Charmosyna_papou	Actuel	3,45	83	1,919078092	0,537819095
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Charmosyna_pulchella	Actuel	1,39	29,13	1,464340485	0,1430148
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Coracopsis_nigra	Actuel	5,55	265	2,423245874	0,744292983
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Coracopsis_vasa	Actuel	8,68	525	2,720159303	0,938519725
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Cyanoliseus_patagonus	Actuel	8,23	278	2,444044796	0,915399835
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Cyanopsitta_spixii	Actuel	7,25	348	2,541579244	0,860338007
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Cyanoramphus_auriceps	Actuel	2,78	45,95	1,662285516	0,444044796
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Cyanoramphus_novaezelandiae	Actuel	2,25	59	1,770852012	0,352182518
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Cyanoramphus_unicolor	Actuel	4,03	87,23	1,940665872	0,605305046
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Cyclopsitta_diopthalma	Actuel	1,7	33	1,51851394	0,230448921
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Cyclopsitta_guilielmitii	Actuel	1,53	29,5	1,469822016	0,184691431
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Deroptylus_accipitrinus	Actuel	7,74	246	2,390935107	0,888740961
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Diopsittaca_nobilis	Actuel	5,84	151	2,178976947	0,766412847
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Eclectus_roratus	Actuel	7,36	561	2,748962861	0,866877814
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Enicognathus_ferrugineus	Actuel	5,32	160	2,204119983	0,725911632
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Enicognathus_leptorhynchus	Actuel	7,6	193	2,285557309	0,880813592
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Eos_bornea	Actuel	4,78	120	2,079181246	0,679427897
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Eos_cyanogenia	Actuel	4,85	167	2,222716471	0,685741739
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Eos_squamata	Actuel	3,83	100	2	0,583198774
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Eumymphicus_uvaeensis	Actuel	3,33	130	2,113943352	0,522444234
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Forpus_coelestis	Actuel	1,34	26,2	1,418301291	0,127104798
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Forpus_conspicillatus	Actuel	1,2	26	1,414973348	0,079181246
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Forpus_cyanopygius	Actuel	1,28	33,5	1,525044807	0,10720997
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Forpus_passerinus	Actuel	1,1	23	1,361727836	0,041392685
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Geoffroyus_geoffroyi	Actuel	4,26	164	2,214843848	0,629409599
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Glossopsitta_concinna	Actuel	2,87	70,75	1,849726444	0,457881897
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Glossopsitta_porphyrocephala	Actuel	1,89	44,7	1,650307523	0,276461804
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Glossopsitta_pusilla	Actuel	1,59	39,4	1,595496222	0,201397124
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Graydidascalus_brachyurus	Actuel	5,3	159	2,201397124	0,72427587
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Guaruba_guarouba	Actuel	7,48	194,3	2,288472801	0,873901598

PSITTACIFORMES	Psittacidae	Lathanus_discolor	Actuel	2,37	64,7	1,810904281	0,374748346
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Loriculus_amabilis	Actuel	1,14	20	1,301029996	0,056904851
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Loriculus_galgulus	Actuel	1,49	28,5	1,45484486	0,173186268
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Loriculus_philippensis	Actuel	1,48	34,9	1,542825427	0,170261715
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Loriculus_vernalis	Actuel	1,43	35,7	1,552668216	0,155336037
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Lorius_garrulus	Actuel	5,17	143	2,155336037	0,713490543
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Lorius_lory	Actuel	5,12	177	2,247973266	0,709269961
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Melopsittacus_undulatus	Actuel	1,5	29	1,462397998	0,176091259
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Micropsitta_pusio	Actuel	0,98	14,5	1,161368002	-0,008773924
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Myiopsitta_monachus	Actuel	4,08	120	2,079181246	0,610660163
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Nandayus_nenday	Actuel	4,55	128	2,10720997	0,658011397
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Nannopsittaca_panychlora	Actuel	1,45	38,75	1,588271707	0,161368002
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Neophema_chrysostoma	Actuel	1,54	46,1	1,663700925	0,187520721
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Neophema_elegans	Actuel	1,28	43,4	1,63748973	0,10720997
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Neophema_petrophila	Actuel	1,7	53,2	1,725911632	0,230448921
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Neophema_pulchella	Actuel	1,29	41,4	1,617000341	0,11058971
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Neophema_splendida	Actuel	1,28	38,6	1,586587305	0,10720997
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Neopsephotus_bourkii	Actuel	1,25	44,4	1,64738297	0,096910013
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Neopsittacus_musschenbroekii	Actuel	2,45	57	1,755874856	0,389166084
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Neopsittacus_pullicauda	Actuel	1,95	33,2	1,521138084	0,290034611
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Nestor_meridionalis	Actuel	13	429	2,632457292	1,113943352
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Nestor_notabilis	Actuel	14,4	867,5	2,938269483	1,158362492
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Northiella_haematogaster	Actuel	2,4	85,5	1,931966115	0,380211242
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Ognorhynchus_icterotis	Actuel	8,85	285	2,45484486	0,946943271
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Oreopsittacus_arfaki	Actuel	1,15	19,5	1,290034611	0,06069784
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Orthopsittaca_manilata	Actuel	7,83	372	2,57054294	0,893761762
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Pezoporus_wallicus	Actuel	2,66	71,35	1,853393977	0,424881637
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Phigys_solitarius	Actuel	2,75	83,6	1,922206277	0,439332694
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Pionites_leucogaster	Actuel	5,2	155	2,190331698	0,716003344
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Pionites_melanocephalus	Actuel	5,18	149	2,173186268	0,71432976
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Pionopsitta_pileata	Actuel	2,77	119	2,075546961	0,442322956
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Pionus_maximiliani	Actuel	5,6	293	2,46686762	0,748188027
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Pionus_menstruus	Actuel	5,7	251	2,399673721	0,755874856
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Pionus_senilis	Actuel	6	210	2,322219295	0,77815125

PSITTACIFORMES	Psittacidae	Platycercus_adscitus	Actuel	3,06	89,75	1,953034457	0,485721426
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Platycercus_caledonicus	Actuel	3,63	133,5	2,125481266	0,559906625
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Platycercus_elegans	Actuel	3,78	124,5	2,095169351	0,5774918
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Platycercus_eximius	Actuel	3,01	104	2,017033339	0,478566496
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Platycercus_icterotis	Actuel	2,38	63,3	1,80140371	0,376576957
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Platycercus_venustus	Actuel	2,56	89,5	1,951823035	0,408239965
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Poicephalus_cryptoxanthus	Actuel	4,65	140	2,146128036	0,667452953
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Poicephalus_guilielmi	Actuel	7,15	210,9	2,32407658	0,854306042
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Poicephalus_meyeri	Actuel	4,41	117,5	2,070037867	0,644438589
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Poicephalus_robustus	Actuel	8,21	324	2,51054501	0,914343157
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Poicephalus_senegalus	Actuel	4,71	147	2,167317335	0,673020907
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Polytelis_alexandrae	Actuel	2,58	104	2,017033339	0,411619706
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Polytelis_anthopeplus	Actuel	3,85	170	2,230448921	0,58546073
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Polytelis_swainsonii	Actuel	3,35	153	2,184691431	0,525044807
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Primolius_auricollis	Actuel	7,53	250	2,397940009	0,876794976
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Primolius_maracana	Actuel	7,23	256	2,408239965	0,859138297
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Prioniturus_montanus	Actuel	3,7	118,5	2,07371835	0,568201724
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Prioniturus_platurus	Actuel	4,76	66,3	1,821513528	0,677606953
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Prosopeia_splendens	Actuel	5,93	237,25	2,375206221	0,773054693
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Prosopeia_tabuensis	Actuel	5,3	280	2,447158031	0,72427587
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Psephotus_chrysopterygius	Actuel	1,4	46,8	1,670245853	0,146128036
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Psephotus_dissimilis	Actuel	1,74	45,8	1,660865478	0,240549248
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Psephotus_haematonotus	Actuel	1,97	61,4	1,788168371	0,294466226
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Psephotus_varius	Actuel	1,79	61,5	1,788875116	0,252853031
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Pseudeos_fuscata	Actuel	4,2	154,5	2,188928484	0,62324929
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Psilopsiagon_aymara	Actuel	1,4	53,5	1,728353782	0,146128036
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Psittacella_brehmii	Actuel	3,05	107	2,029383778	0,484299839
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Psittacella_madaraszi	Actuel	2	38,95	1,590507462	0,301029996
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Psittacella_picta	Actuel	2,38	58	1,763427994	0,376576957
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Psittacula_alexandri	Actuel	4,2	147	2,167317335	0,62324929
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Psittacula_columboides	Actuel	3,43	90	1,954242509	0,53529412
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Psittacula_cyanocephala	Actuel	2,68	65	1,812913357	0,428134794
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Psittacula_derbiana	Actuel	6,1	251	2,399673721	0,785329835
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Psittacula_eupatria	Actuel	5,54	214	2,330413773	0,743509765

PSITTACIFORMES	Psittacidae	Psittacula_krameri	Actuel	3,9	116,5	2,066325925	0,591064607
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Psittacula_longicauda	Actuel	3,75	107	2,0293883778	0,574031268
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Psittaculirostris_edwardsii	Actuel	3,25	90,7	1,957607287	0,511883361
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Psittacus_erithacus	Actuel	9,18	405,5	2,607990859	0,962842681
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Psitteuteles_versicolor	Actuel	2	53,5	1,728353782	0,301029996
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Psittrichas_fulgidus	Actuel	7,8	745	2,872156273	0,892094603
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Purpureicephalus_spurius	Actuel	3,49	116	2,064457989	0,542825427
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Pyralia_barrabandi	Actuel	4	140	2,146128036	0,602059991
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Pyralia_caica	Actuel	3,35	135,8	2,13289977	0,525044807
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Pyralia_haematotis	Actuel	3,93	149	2,173186268	0,59439255
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Pyrrhura_frontalis	Actuel	2,81	80,13	1,903795143	0,44870632
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Pyrrhura_hoffmanni	Actuel	3,5	82,2	1,914871818	0,544068044
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Pyrrhura_melanura	Actuel	3,28	83	1,919078092	0,515873844
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Pyrrhura_perlata	Actuel	2,9	75	1,875061263	0,462397998
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Pyrrhura_picta	Actuel	2,45	62,1	1,7930916	0,389166084
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Rhynchopsitta_pachyrhyncha	Actuel	11,2	325	2,511883361	1,049218023
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Strigops_habroptila	Actuel	16,5	1750	3,243038049	1,217483944
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Tanygnathus_lucionensis	Actuel	5,71	215	2,33243846	0,756636108
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Tanygnathus_megalorynchos	Actuel	6,98	325	2,511883361	0,843855423
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Touit_dilectissimus	Actuel	2,6	63	1,799340549	0,414973348
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Touit_purpuratus	Actuel	2,4	68,35	1,834738519	0,380211242
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Trichoglossus_chlorolepidotus	Actuel	3,05	87,1	1,940018155	0,484299839
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Trichoglossus_haematodus	Actuel	3,66	126,5	2,102090526	0,563481085
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Trichoglossus_ornatus	Actuel	3,51	120	2,079181246	0,545307116
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Trichoglossus_rubiginosus	Actuel	3,35	125	2,096910013	0,525044807
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Triclaria_malachitacea	Actuel	4,28	132,5	2,122215878	0,631443769
PSITTACIFORMES	Psittacidae	Vimi_stepheni	Actuel	2,08	49,1	1,691081492	0,318063335
PTEROCLIDIFORMES	Pteroclididae	Pterocles_bicinctus	Actuel	1,51	233,5	2,368286885	0,178976947
PTEROCLIDIFORMES	Pteroclididae	Pterocles_decoratus	Actuel	1,31	183,75	2,264227348	0,117271296
RHEIFORMES	Rheidae	Rhea_americana	Actuel	18,88	23000	4,361727836	1,27600199
RHEIFORMES	Rheidae	Rhea_penmata	Actuel	11	23900	4,378397901	1,041392685
SPHENISCIFORMES	Spheniscidae	Aptenodytes_forsteri	Actuel	46,19	33850	4,529558673	1,664547962
SPHENISCIFORMES	Spheniscidae	Aptenodytes_patagonicus	Actuel	27,9	11751	4,070074826	1,445604203
SPHENISCIFORMES	Spheniscidae	Eudyptes_chrysocome	Actuel	12,42	2330	3,367355921	1,094121596

SPHENISCIFORMES	Spheniscidae	Eudyptes_schlegeli	Actuel	18,5	4250	3,62838893	1,267171728
SPHENISCIFORMES	Spheniscidae	Eudyptula_minor	Actuel	7,36	1120,5	3,049411861	0,866877814
SPHENISCIFORMES	Spheniscidae	Madrynorni_mirandus	Fossile	20,8788	4097,3	3,612497764	1,319705534
SPHENISCIFORMES	Spheniscidae	Pygoscelis_adeliae	Actuel	19,66	4850	3,685741739	1,293583513
SPHENISCIFORMES	Spheniscidae	Pygoscelis_antarcticus	Actuel	15,18	4435	3,646893624	1,181357592
SPHENISCIFORMES	Spheniscidae	Pygoscelis_papua	Actuel	20,15	6400	3,806179974	1,304167272
SPHENISCIFORMES	Spheniscidae	Spheniscus_humboldti	Actuel	15,98	4379	3,641374945	1,203576775
SPHENISCIFORMES	Spheniscidae	Spheniscus_magellanicus	Actuel	13,85	4129	3,615844883	1,141543834
SPHENISCIFORMES		Paraptenodytes_antarcticus	Fossile	29,36	10352,1	4,015028459	1,467682085
STRIGIFORMES	Strigidae	Aegolius_acadicus	Actuel	3,36	73,12	1,864036183	0,526339277
STRIGIFORMES	Strigidae	Aegolius_fumereus	Actuel	4,02	91,17	1,959851955	0,604226053
STRIGIFORMES	Strigidae	Asio_capensis	Actuel	5,98	310	2,491361694	0,776701184
STRIGIFORMES	Strigidae	Asio_flammeus	Actuel	5,3	338,25	2,529237805	0,72427587
STRIGIFORMES	Strigidae	Asio_otus	Actuel	5,31	209,68	2,321557008	0,725094521
STRIGIFORMES	Strigidae	Athene_cunicularia	Actuel	3,78	150	2,176091259	0,5774918
STRIGIFORMES	Strigidae	Athene_noctua	Actuel	3,7	169	2,227886705	0,568201724
STRIGIFORMES	Strigidae	Bubo_africanus	Actuel	8,6	645	2,809559715	0,934498451
STRIGIFORMES	Strigidae	Bubo_bubo	Actuel	17,09	2686	3,429106008	1,232742063
STRIGIFORMES	Strigidae	Bubo_scandiac	Actuel	15,87	2042,5	3,310162065	1,200576927
STRIGIFORMES	Strigidae	Bubo_virginianus	Actuel	14,73	1198,63	3,078685143	1,168202747
STRIGIFORMES	Strigidae	Glaucidium_brasilianum	Actuel	2,51	74,33	1,871164133	0,399673721
STRIGIFORMES	Strigidae	Glaucidium_gnoma	Actuel	3,6	47	1,672097858	0,556302501
STRIGIFORMES	Strigidae	Glaucidium_passerinum	Actuel	2,59	58,5	1,767155866	0,413299764
STRIGIFORMES	Strigidae	Ketupa_ketupu	Actuel	12,75	770	2,886490725	1,105510185
STRIGIFORMES	Strigidae	Megascops_asio	Actuel	4,91	180,5	2,256477206	0,691081492
STRIGIFORMES	Strigidae	Megascops_choliba	Actuel	3,41	107,63	2,03193334	0,532754379
STRIGIFORMES	Strigidae	Megascops_nudipes	Actuel	3,71	142,51	2,15384534	0,56937391
STRIGIFORMES	Strigidae	Micrathene_whitneyi	Actuel	1,4	33,2	1,521138084	0,146128036
STRIGIFORMES	Strigidae	Ninox_boobook	Actuel	5,53	284	2,45331834	0,742725131
STRIGIFORMES	Strigidae	Ninox_connivens	Actuel	6,4	700	2,84509804	0,806179974
STRIGIFORMES	Strigidae	Ninox_jacquiloti	Actuel	4,38	175,73	2,244845909	0,641474111
STRIGIFORMES	Strigidae	Ninox_rufa	Actuel	8,43	953,75	2,979434551	0,925827575
STRIGIFORMES	Strigidae	Ninox_squamipila	Actuel	4,4	130	2,113943352	0,643452676
STRIGIFORMES	Strigidae	Ninox_strenua	Actuel	11,44	1349,5	3,130172889	1,058426024

STRIGIFORMES	Strigidae	Otus_bakkamoena	Actuel	4,04	127	2,103803721	0,606381365
STRIGIFORMES	Strigidae	Otus_magicus	Actuel	3,76	165	2,217483944	0,575187845
STRIGIFORMES	Strigidae	Otus_scops	Actuel	2,49	77,1	1,887054378	0,396199347
STRIGIFORMES	Strigidae	Pulsatrix_perspicillata	Actuel	10,6	1000	3	1,025305865
STRIGIFORMES	Strigidae	Strix_aluco	Actuel	9,08	475	2,67669361	0,958085849
STRIGIFORMES	Strigidae	Strix_leptogrammica	Actuel	9,51	970	2,986771734	0,97799781
STRIGIFORMES	Strigidae	Strix_nebulosa	Actuel	14,66	1037,59	3,016025777	1,16613397
STRIGIFORMES	Strigidae	Strix_nigrolineata	Actuel	7,4	458,5	2,66133934	0,86923172
STRIGIFORMES	Strigidae	Strix_uralensis	Actuel	11,21	784,5	2,894592948	1,049605613
STRIGIFORMES	Strigidae	Strix_varia	Actuel	12,55	716,5	2,855216195	1,098643726
STRIGIFORMES	Strigidae	Strix_virgata	Actuel	6,1	329,5	2,517855419	0,785329835
STRIGIFORMES	Strigidae	Strix_woodfordii	Actuel	5,5	286,25	2,456745495	0,740362689
STRIGIFORMES	Strigidae	Surnia_ulula	Actuel	7,48	320,5	2,505828034	0,873901598
STRIGIFORMES	Tytonidae	Tyto_alba	Actuel	6,51	355	2,550228353	0,813580989
STRIGIFORMES	Tytonidae	Tyto_capensis	Actuel	5,23	419	2,622214023	0,718501689
STRIGIFORMES	Tytonidae	Tyto_longimembris	Actuel	5,25	478	2,679427897	0,720159303
STRIGIFORMES	Tytonidae	Tyto_novaehollandiae	Actuel	8,47	675,33	2,829516043	0,92788341
STRIGIFORMES	Tytonidae	Tyto_tenebricosa	Actuel	12,7	620,33	2,792622785	1,103803721
STRUTHIONIFORMES	Struthionidae	Struthio camelus	Actuel	41,4	104250	5,018076064	1,617000341
SULIFORMES	Anhingidae	Anhinga_melanogaster	Actuel	4,56	1523,25	3,182771187	0,658964843
SULIFORMES	Fregatidae	Fregata_magnificens	Actuel	9,11	1499,5	3,17594647	0,959348154
SULIFORMES	Fregatidae	Fregata_minor	Actuel	9,23	1296	3,112605002	0,965201701
SULIFORMES	Phalacrocoracidae	Phalacrocorax_africanus	Actuel	4,53	545	2,736396502	0,656098202
SULIFORMES	Phalacrocoracidae	Phalacrocorax_atriceps	Actuel	14,13	3050	3,484299839	1,150142162
SULIFORMES	Phalacrocoracidae	Phalacrocorax_capillatus	Actuel	11,46	3140	3,496929648	1,059222513
SULIFORMES	Phalacrocoracidae	Phalacrocorax_carbo	Actuel	10,45	2571,17	3,410130792	1,01911629
SULIFORMES	Phalacrocoracidae	Phalacrocorax_fuscescens	Actuel	8,89	1515	3,180412633	0,948901761
SULIFORMES	Phalacrocoracidae	Phalacrocorax_harrisi	Actuel	13,58	3050	3,484299839	1,13289977
SULIFORMES	Phalacrocoracidae	Phalacrocorax_melanoleucos	Actuel	5,34	733,5	2,865400118	0,727541257
SULIFORMES	Phalacrocoracidae	Phalacrocorax_pelagicus	Actuel	5,62	2072	3,316389751	0,749890841
SULIFORMES	Phalacrocoracidae	Phalacrocorax_penicillatus	Actuel	10,83	2570	3,409933123	1,034588354
SULIFORMES	Phalacrocoracidae	Phalacrocorax_sulcirostris	Actuel	5,64	1030,5	3,013047996	0,751279104
SULIFORMES	Phalacrocoracidae	Phalacrocorax_urile	Actuel	8,22	2137,5	3,329906123	0,914871818
SULIFORMES	Phalacrocoracidae	Phalacrocorax_varius	Actuel	9,21	1955,5	3,29125782	0,96425963



SULIFORMES	Sulidae	Morus_serrator	Actuel	15,7	1003,9	3,001690454	1,195899652
SULIFORMES	Sulidae	Sula_leucogaster	Actuel	9,04	1298,5	3,113441954	0,95616843
SULIFORMES	Sulidae	Sula_variegata	Actuel	9,83	1520	3,181843588	0,992686039
TINAMIFORMES	Tinamidae	Crypturellus_soui	Actuel	1,49	217	2,336459734	0,173186268
TINAMIFORMES	Tinamidae	Crypturellus_tataupa	Actuel	1,226	219,5	2,341434525	0,08849047
TINAMIFORMES	Tinamidae	Eudromia_elegans	Actuel	2,49	703,5	2,847264102	0,396199347
TINAMIFORMES	Tinamidae	Nothoprocta_ornata	Actuel	2,85	596,25	2,775428392	0,45484486
TINAMIFORMES	Tinamidae	Nothura_maculosa	Actuel	1,58	258,25	2,41204033	0,198657087
TINAMIFORMES	Tinamidae	Rhynchotus_rufescens	Actuel	3,66	844,5	2,926599654	0,563481085
TINAMIFORMES	Tinamidae	Tinamus_major	Actuel	2,89	1028,5	3,012204296	0,460897843
TROGONIFORMES	Trogonidae	Apaloderma_narina	Actuel	1,52	67,75	1,8309093	0,181843588
TROGONIFORMES	Trogonidae	Harpactes_ardens	Actuel	1,77	96,3	1,983626287	0,247973266
TROGONIFORMES	Trogonidae	Harpactes_erythrocephalus	Actuel	1,92	92,5	1,966141733	0,283301229
TROGONIFORMES	Trogonidae	Pharomachrus_mocinno	Actuel	2,34	202,5	2,306425028	0,369215857
TROGONIFORMES	Trogonidae	Priotelus_roseigaster	Actuel	1,31	74	1,86923172	0,117271296
TROGONIFORMES	Trogonidae	Priotelus_temnurus	Actuel	1,16	58	1,763427994	0,064457989
TROGONIFORMES	Trogonidae	Trogon_citreolus	Actuel	1,48	79	1,897627091	0,170261715
TROGONIFORMES	Trogonidae	Trogon_curucui	Actuel	0,89	54	1,73239376	-0,050258796
TROGONIFORMES	Trogonidae	Trogon_massena	Actuel	2,13	141	2,149219113	0,328379603
TROGONIFORMES	Trogonidae	Trogon_melanurus	Actuel	1,86	114	2,056904851	0,269512944
TROGONIFORMES	Trogonidae	Trogon_violaceus	Actuel	1,41	51,5	1,711807229	0,149219113
TROGONIFORMES	Trogonidae	Trogon_viridis	Actuel	1,79	89,7	1,952792443	0,252853031