

Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse



2019
T. 155



ORGANISATION DE LA SOCIÉTÉ

POUR 2020

<i>Président</i>	M.M. BILOTTE
<i>Vice-Président</i>	M.H. CAP
<i>Rédacteur du bulletin</i>	M.L. PASSERA
<i>Secrétaire</i>	M.A. THOMAS
<i>Secrétaire chargé des relations avec la B.U. Sciences</i>	MME R. HA-MIHN-TU
<i>Secrétaire chargé des relations avec le Muséum</i>	M.B. PRESSEQ
<i>Trésorier</i>	M.S. AULAGNIER
<i>Membres du Conseil d'Administration</i>	MM. S. AULAGNIER, MME F. BESSON, M. BILOTTE, C. BOUTIN, H. CAP, MME N. COINEAU, MME R. HA-MIHN-TU, R. MATHIEU, L. PASSERA, B. PRESSEQ, MME N. SEJALON-DELMAS, A. THOMAS
<i>Membres permanents du Comité de Lecture</i>	M. BILOTTE (Toulouse), N. COINEAU (Banyuls), Y. COINEAU (Paris), N. GIANI (Toulouse), M. MOLLES (Albuquerque, USA), L. PASSERA (Toulouse), P. TASSY (Paris), A. THOMAS (Toulouse), MME L. ZANINETTI (Genève, Suisse)
<i>Responsable du Site web</i>	R. MATHIEU
<i>Correspondant à la BU Sciences / UPS</i>	R. HA-MIHN-TU

Site web : www.shnt.fr

MEMBRES BIENFAITEURS

M. Louis BONNET (7 chemin de Narrade, 31400 Toulouse)
M. Jean-Paul MAURIÈS (58 rue Jean-Baptiste Baudin, 94800 Villejuif)

*Le Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse est indexé dans
CLARIVATE ANALYTICS / BIOSIS / Biological Abstracts / Zoological Record.*

*The Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse is indexed in
CLARIVATE ANALYTICS / BIOSIS / Biological Abstracts / Zoological Record.*

*La Société d'Histoire Naturelle de Toulouse remercie les membres permanents ou consultants
du comité de lecture qui ont eu la tâche de juger les articles de ce bulletin avant leur publication.*

bulletin de la société
d'HISTOIRE
NATURELLE
de TOULOUSE

2019

T.155

Editorial

2019, Un bilan mitigé

2019 s'est achevé en laissant d'une part un sentiment de réussite et d'autre part un sentiment d'inquiétude.

La réussite nous l'avons vécue dans notre cycle de conférences dont les sujets proposés rejoignaient, pour certains d'entre-eux, les thématiques de notre partenaire, le Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse, où l'Amazonie était à l'honneur. La mission en Guyane de l'un de nos membres, également botaniste au Muséum, nous a valu en octobre, une belle conférence ; elle fut suivie par celles remarquables, de notre rédacteur en chef sur les fourmis du monde tropical, en novembre, et d'un enseignant de l'université sur les poissons d'Amazonie, en décembre. La région toulousaine et les Pyrénées avaient ouvert le cycle de nos manifestations, pour la première fois au nombre de cinq, avec une nouvelle Nuit de la Chauve-souris fin août, à l'occasion de la 23^e Nuit internationale du petit mammifère, et une conférence sur le Desman des Pyrénées, en septembre. Toutes ces manifestations ont eu en commun une très forte participation que l'auditorium Picot de Lapeyrouse, n'a pas pu absorber lors de la conférence du mois d'octobre. Il semble donc que notre statut de société naturaliste a trouvé un écho favorable auprès du public toulousain ; l'action de certains de nos membres qui incitent un public de jeunes étudiants à suivre notre cycle de conférences est aussi pour beaucoup dans ce succès.

Les inquiétudes concernent, comme c'est le cas généralement, le bulletin. Jusqu'à une date récente, la question se posait de savoir si nous aurions assez de matière pour qu'il dépasse la taille critique. Nous y sommes parvenus grâce aux auteurs qui n'ont pas hésité à nous proposer des textes conséquents qui gardent malgré tout une haute qualité scientifique, comme vous pourrez en juger. Comme nous en avons pris l'habitude, ce nouveau bulletin fait encore preuve d'éclectisme : sujets de botanique, de zoologie, de géologie, d'histoire des sciences, analyses d'ouvrages, textes de synthèse des conférences de l'année 2019. Hélas, vous y trouverez encore une notice nécrologique.

Si pour l'année 2019, un bulletin a pu être finalisé, le problème reste posé pour les années à venir. Il faut convaincre les naturalistes de publier dans notre revue. L'ouverture vers les associations naturalistes pourrait être une possibilité, bien qu'en général elles possèdent leur propre vecteur de diffusion. Essayons d'en convaincre certaines de venir vers nous. C'est le souhait que je formule pour 2020.

Michel Bilotte

Isidore Guitard (1821-1878) portrait d'un fondateur de la S.H.N.T.

par le docteur Jean-François Gourdou¹ avec la collaboration de Michel Bilotte²

*1. Domaine de la Cassagnère, 5 allée du Château de la Cassagnère, 31270 Cugnaux. E-mail : jf.gourdou@orange.fr
2. Président de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse, 2 rue Lamarck, 31400 Toulouse. E-mail : geoloc.meb@gmail.com*

RÉSUMÉ

Disciple d'ÉDOUARD FILHOL, le fondateur de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse, PIERRE ISIDORE CATHERINE GUITARD, joua un rôle fondamental lors de la création de cette société le 24 juillet 1866, rôle dont GASTON ASTRE a relaté, dans le volume du Centenaire, les différentes étapes. Mais si le parcours d'ISIDORE GUITARD au sein de la toute nouvelle Société d'Histoire naturelle de Toulouse est assez bien cerné, la carrière médicale du Professeur ISIDORE GUITARD, l'était beaucoup moins. C'est l'objet de cet article que d'éclairer le parcours professionnel du « bon docteur GUITARD » et, pour la première fois, d'en présenter le portrait.

Mots-clés : SHNT fondateur, biographie, portrait.

Isidore Guitard (1821-1878)

ABSTRACT

A disciple of ÉDOUARD FILHOL, the founder of the Natural History Society of Toulouse, PIERRE ISIDORE CATHERINE GUITARD, played a fundamental role in the creation of this company on July 24, 1866, a role that GASTON ASTRE recounted, in the volume of the Centenary, different stages. But if ISIDORE GUITARD's career with the new Natural History Society of Toulouse is fairly well-defined, the medical career of Professor ISIDORE GUITARD was much less so. It is the purpose of this article to shed light on the career path of the «good doctor GUITARD» and, for the first time, to present the portrait.

Keywords: SHNT founder, biography, portrait.

ISIDORE GUITARD professeur de l'École de Médecine de Toulouse

PIERRE-ISIDORE-CATHERINE GUITARD est né le 3 juin 1821 à Toulouse (Fig. 1). Il est issu d'une famille de notables, les seigneurs de Belberaud, village du sud de Toulouse. Il débuta ses études de Médecine à l'École préparatoire de Médecine et de Pharmacie de Toulouse, puis les termina à Paris par la thèse, car à l'époque Toulouse, après la Révolution, n'était pourvu que d'une École de Médecine. Il obtint ainsi en 1848 à la Faculté de Médecine de



Fig. 1 : Portrait en robe du Professeur
Isidore Guitard.

Paris le Doctorat en Médecine après une brillante thèse (GUITARD 1845). Il préféra alors revenir à Toulouse dans sa ville natale et dans sa famille.

Il présenta et réussit le Concours de l'Internat des Hôpitaux de Toulouse et devient Chef Interne de l'hôtel-Dieu. Ce poste était prestigieux mais très prenant car son titulaire devait être présent de jour et de nuit et demander pour s'absenter une autorisation à l'administration des hôpitaux. Il remplaçait les chefs de services absents et il assurait la contrevisite des malades ; le soir il surveillait la prise des médicaments, attribuait les bulletins

d'entrée et de sortie, contrôlait les présents à la salle à manger et assurait les soins d'urgence jour et nuit et enfin, il s'occupait des étudiants. Aussi, très apprécié, devint-il par la suite Chirurgien Chef de l'hôtel-Dieu.

Il accéda rapidement au grade de Professeur agrégé à l'École préparatoire de Médecine et de Pharmacie de Toulouse ; celle-ci était à l'époque séparée des Hôpitaux et située alors rue des Lois en face du collège-de-Foix ; en 1891 elle fut détruite et transférée sur les allées Jules Guesde. En 1873 il fut nommé Professeur titulaire de la chaire de Pathologie interne de l'École de Médecine de Toulouse. Enfin, il eut à la fois une grande carrière de Médecin auprès de ses malades dont il s'occupait avec beaucoup de dévouement, et aussi une grande carrière de savant médecin sur plusieurs plans avec la publication de nombreux livres et articles (voir la liste des publications).

Citons principalement, dès 1854, son célèbre livre « l'Histoire de l'Électricité Médicale », édité à l'origine par la bien connue maison d'édition MASSON de Paris et chez FEILLES & CHAUVIN à Toulouse. On le trouve, de nos jours encore, sur le site en ligne Amazon.fr. Ce livre sera complété en 1860 par la publication des « Applications Electro-Médicales » et en 1861 par le « Précis d'Electrothérapie Médico-Chirurgicale », toujours à Paris chez MASSON.

Le Professeur ISIDORE GUITARD y faisait le point sur l'électrothérapie médicale, très en vogue depuis 1800 et qui le sera encore longtemps. Il précisait l'existence d'une électricité notable de notre corps en particulier pour la peau, développée aussi de façon plus importante chez les animaux au niveau de leurs poils, qui se hérissent ! Il notait aussi que le flux nerveux allant du cerveau aux nerfs est de nature électrique. Il présentait également les pionniers historiques de l'électricité médicale : en 1745 KATSENSTEIN à Bâle et en 1746 l'Abbé NOLLET.

L'électrothérapie peut être de contact, « galvanisme » ou d'induction, « faradisme ». Elle peut être diffusée par un globe électrique ou une électrisation par souffle, aigrettes, étincelles ou enfin bains : les patients étaient placés sous la machine électrique, car à l'époque le

matériel était mobile et transportable chez le malade. Le Professeur ISIDORE GUITARD rapporte plusieurs cas de soulagements voire de guérisons de malades atteints par la goutte, les rhumatismes, les sciatiques, les névralgies, les douleurs et malaises divers. Le livre présente aussi plusieurs démonstrations de l'usage de l'électricité : la pile volta-faradique de DUCHENNE, la chaine hydro-électrique de PULVERMACHER, la chaine de GOLDBERGER, les armatures électriques du docteur BURQ avec leurs modèles en baignoires, et des appareillages d'usage électrique, dont le globe de L'Abbé NOLLET, les trois modèles de la bouteille de Leyde et l'appareil de CLARC. Pour ses travaux sur l'électrothérapie le Pr. ISIDORE GUITARD a reçu de nombreux prix dont le grand prix

de l'Institut de Valence en Espagne et la Médaille de Vermeil de l'Académie des Sciences de Paris pour le traitement de l'hydrocèle par galvano-puncture.

Le Professeur ISIDORE GUITARD a encore été l'auteur de nombreuses publications scientifiques médicales (voir la liste des publications) dont entre autres, en 1854, la vérité sur le Valérianate de zinc, en 1856 la Glycosurie, en 1862, une note sur le ténia fenêtré publié à la Société de Médecine de Toulouse, en 1870 la variole à l'hôtel-Dieu de Toulouse, enfin en 1873 un sujet d'histoire locale : monographie du canton de Montgiscard en Haute-Garonne.

Le Professeur ISIDORE GUITARD a été aussi célèbre pour ses travaux sur le thermalisme très en vogue à l'époque ;

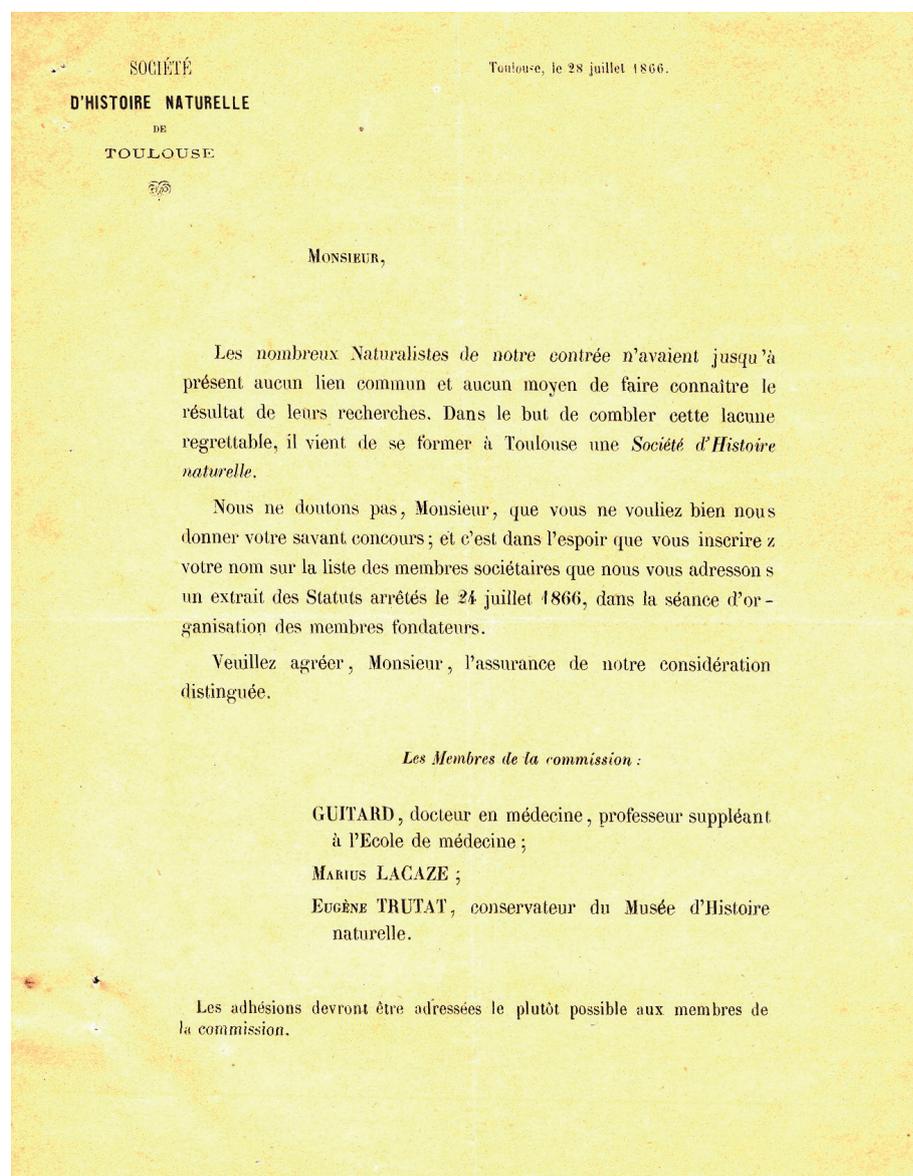


Fig. 2 : Lettre d'appel adressée le 28 juillet 1866 aux futurs sociétaires de la SHNT par les membres d'une commission issue des membres fondateurs.

il créa la première Société de Médecine appliquée à l'Hydrothérapie et publia en 1863 le Guide d'Ussat-les-Bains et en 1865 « Souvenirs d'Ussat-les-Bains », station thermale célèbre à l'époque en Ariège, qu'il devait fréquenter.

Isidore Guitard et la Société d'Histoire naturelle de Toulouse

Sur l'initiative apparente du « bon docteur GUITARD », mais en réalité grâce à l'impulsion de FILHOL et de ses collègues CLOS, NOULET, JOLY et autres, des jeunes gens et quelques vieux amateurs fondaient la Société d'Histoire naturelle de Toulouse (CARTAILHAC 1911). Ainsi, ISIDORE GUITARD, disciple et collaborateur de FILHOL, apparut officiellement comme l'initiateur des contacts qui allaient déboucher le 24 juillet 1866 sur la création de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse (Fig. 2).

GASTON ASTRE (1966), dans le volume du Centenaire a très précisément retracé la chronologie des événements qui allaient conduire à cette création. Si EDOUARD FILHOL allait devenir le premier président de la jeune société des années 1866 à 1869, son successeur ne fut autre que le docteur ISIDORE GUITARD, président en 1869-70.

Conclusion

Ces quelques lignes sur la carrière du professeur ISIDORE GUITARD et sur son implication dans la naissance de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse, ne présentent que les aspects les plus visibles de cet homme que CARTAILHAC qualifie de « bon docteur GUITARD » (op. cité). Il était aussi mélomane et la musique fut son violon d'Ingres ; son patronyme fut à l'origine d'un jeu de mots et de dessins dont le gratifièrent les internes des hôpitaux de son époque (Fig. 3).

Il s'impliqua dans d'autres associations (Bureau de bienfaisance...), était membre correspondant et lauréat de la société de Médecine, Chirurgie et Pharmacie de Toulouse, membre de la Société Médicale d'Émulation, Associé de mérite de l'Institut médical de Valence (Espagne), membre correspondant de la Société Médico-Chirurgicale de Bruxelles, Officier d'Académie.

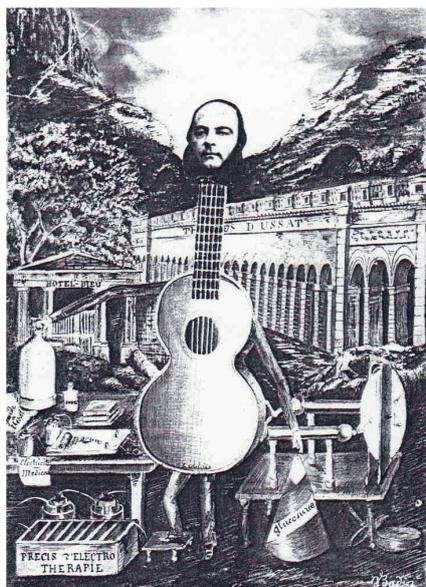


Fig. 3 : Composition humoristique en l'honneur d'Isidore Guitard réalisée par les étudiants de l'internat des hôpitaux toulousains, où sont résumés résultats des recherches et passions de ce dernier.

Le Professeur ISIDORE GUITARD décéda le 25 avril 1878. La Faculté de Médecine de Toulouse fera peindre en sa mémoire son portrait en robe. En 1954, au 14^e Congrès d'Histoire de la Médecine à Rome, PAUL DELAUNAY avec son descendant EUGÈNE HUMBERT GUITARD (libraire, éditeur, éditions Occitania de Toulouse, historien et membre créateur de la Société de l'Histoire de la Pharmacie et de la Fondation GUITARD) présentèrent : une vie de professeur de Médecine au siècle dernier : le Docteur ISIDORE GUITARD, publiée dans la revue d'Histoire de la Pharmacie. La famille d'ISIDORE GUITARD est toujours présente et nombreuse à Toulouse, dont son arrière-petit-fils BERNARD GUITARD DE BELBERAUD qui a fait don du portrait (Fig. 1) de son ancêtre à l'Académie des Sciences Inscriptions et Belles Lettres de Toulouse.

RÉFÉRENCES

- ASTRE, G. 1966. – Volume du Centenaire. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 101, 1–192.
- CARTAILHAC, E. 1911. – Notice sur Eugène Trutat, membre libre. *Bulletin de la Société d'archéologie du Midi de la France*, nouvelle Série, 40, 173–178. (Cf. 175–176).

REMERCIEMENTS

Nos pensées vont à M^{me} EL ZAHRA AROUA †, Gestionnaire Documentation numérique et patrimoniale de l'Université Toulouse III - Paul Sabatier SCD - BU Santé, qui nous a apporté son aide efficace dans la recherche de la documentation biographique et bibliographique du professeur ISIDORE GUITARD.

PUBLICATIONS DU PROFESSEUR PIERRE ISIDORE CATHERINE GUITARD

- GUITARD, P.I.C. 1848. – *Six mois d'internat à l'hôtel-Dieu de Toulouse (service médical des hommes)*, Thèse, Imprimerie RIGNOUX, Paris.
- GUITARD, P.I.C. & A. GISCARO. 1851. – *Gazette médicale de Toulouse*. Imprimerie BONNAL & GIBRAC, Toulouse.
- GUITARD, P.I.C. 1854. – *Histoire de l'électricité médicale comprenant l'étude des instruments et appareils, le résumé des auteurs, un choix d'observations*. MASSON éd. Paris, xii+396, 6.
- GUITARD, P.I.C. 1854. – *La vérité sur le valériane de zinc*. Imprimerie BONNAL & GIBRAC, Toulouse, 12 pp.
- GUITARD, P.I.C. 1856.*– *De la glucosurie : de son siège, de sa nature, de ses causes, et de son traitement*. MASSON éd. Paris, xxiii+190 pp.
- GUITARD, P.I.C. 1860. – *Applications électro-médicales*, Toulouse.
- GUITARD, P.I.C. 1861.**– *Précis d'électrothérapie médico-chirurgicale*. MASSON et fils éd. Paris, 324 pp.
- GUITARD, P.I.C. 1865. – *Souvenirs d'Ussat*. C. LACOUR éd., Nîmes, 2001, 170 pp.
- GUITARD, P.I.C. 1869. – *Clinique médicale du semestre d'hiver 1867-1868*. Imprimerie DOULADOURE, Toulouse, 15 pp.
- GUITARD, P.I.C. 1870. – *La variole à l'hôtel-Dieu de Toulouse en 1870*. 12 pp.
- GUITARD, P.I.C. 1870. – *Observations d'injections hypodermiques*. Imprimerie ROUGET frères & DELAHAUT, Toulouse, 16 pp.
- GUITARD, P.I.C. 1872. – *Clinique médicale. Leçon d'introduction (9 avril 1872)*. Imprimerie BONNAL & GIBRAC, Toulouse 12 pp.
- JOLY, N. & P.I.C. GUITARD. 1850. – *Mémoire sur un enfant nosencéphale adhérent à son placenta, et né vivant à Toulouse le 26 juillet 1850*. Imprimerie. J.M. DOULADOURE Toulouse, 28, 2.
- La B.U. SANTE des allées JULES GUESDE possède les titres * et ** cotes respectives : 205 195 et 203 727.

La carrière du Jadet, site d'un faciès particulier du Calcaire nankin (Maastrichtien des Petites Pyrénées de la Haute-Garonne), dégradée par une exploitation mécanisée.

par **Michel Bilotte**

Faculté des Sciences et Ingénierie, Université de Toulouse 3, France. Courriel : Michel.Bilotte@get.omp.eu

RÉSUMÉ

C'est à la carrière du Jadet qu'a été défini un faciès particulier du Calcaire nankin, le « faciès Jadet ». Une exploitation intensive de ce site a fait disparaître l'essentiel des informations lithologiques, sédimentologiques et paléontologiques qui en faisaient l'originalité. Ce travail a pour raison, grâce aux photographies prises lors de son étude dans les années 1980, d'en rappeler les particularités.

Mots-clés : Maastrichtien, faciès, sédimentologie, paléontologie, carrière, perte d'information, Petites Pyrénées, France.

The quarry of the Jadet, site of a particular facies of the Calcaire nankin (Maastrichtian of the Petites Pyrenees of Haute-Garonne), degraded by a mechanized exploitation.

ABSTRACT

It was at the Jadet quarry that a particular facies of the Nankin Calcaire, the «Jadet Facies» were defined. Intensive exploitation of this site has eliminated most of the lithological, sedimentological and paleontological information that made it original. This work has the reason, thanks to the photographs taken during its study in the 1980, to recall its peculiarities.

Key-words: Maastrichtian, facies, sedimentology, paleontology, quarry, loss of information, Petites Pyrenees, France.

Introduction

Le terme de « calcaire nankin » a été proposé par LEYMERIE (1881) pour caractériser une formation calcaire du Maastrichtien qui se développe dans les Petites Pyrénées de la Haute-Garonne. Les travaux plus récents ont démontré que cette formation participait avec les « Marnes de Plagne – Marnes de Saint Martory », sous-jacentes, et les « Marnes d'Auzas », sus-jacentes, au comblement par progradation vers l'ouest, du sillon sous-pyrénéen (RICATEAU & VILLEMIN 1973, BILOTTE 1978, 1985, 1991, 1994, MARTINET ET AL. 1990). Au sein même du « calcaire nankin » de nombreuses variations de faciès ont été remarquées et étudiées (SÉGURA 1979, LEPICARD 1985). L'une de ces variations, particulièrement remarquable, a même motivé la distinction d'un « faciès Jadet » (BRETON ET AL. 1995, BILOTTE & ANDREU 2006) pour une entité lithologique qui apparaissait dans la carrière du Jadet proche du village d'Auzas, sur le flanc sud de l'anticlinal de Saint-Martory – Saint-Marcet.

Les excellentes conditions d'affleurements de ce site, permettait alors l'étude sédimentologique des milieux de dépôts qui accompagnaient la régression fini-crétacé et, exceptionnellement, d'y recueillir quelques restes paléontologiques remarquables.

Longtemps exploitée de manière manuelle artisanale, cette carrière a connu dans les années 2000 des changements importants dans le mode d'exploitation qui, devenu mécanisé, a fait perdre cette zone d'observation privilégiée. Afin de témoigner de ce qu'elle fut, ce sont les résultats des études menées dans les années 1983–85 qui sont présentés ici afin que soit conservée une trace du site qui a conduit à la définition du « faciès Jadet », élément constitutif du « calcaire nankin » en rive gauche de la Garonne.

Situation géographique et géologique ; raison de l'étude

En rive gauche de la Garonne, l'anticlinal de Saint-Martory – Saint-Marcet s'étire de la vallée de la Garonne, à l'est, à la vallée de la Louge, à l'ouest (Fig. 1A). Dans le flanc sud de cette vaste structure, à environ 1,5 km au sud d'Auzas, s'ouvre au lieu-dit « le Jadet » (X = 482,30 ; Y = 96,60) une carrière qui exploitait, pour leur intérêt ornemental, les calcarénites sableuses, ocre jaune à ocre rouge, qui se développent, ici, dans la partie supérieure du calcaire nankin et qui ont été individualisées sous le vocable de « faciès Jadet ». Le présent travail a pour but de présenter les principales particularités lithologiques et biologiques de ce faciès qui ont maintenant pratiquement disparu suite à un mode d'exploitation mécanisé.

Caractéristiques du « faciès Jadet »

1. Lithofaciès (Fig. 1B, 2A)

Ses caractéristiques s'expriment au-dessus du plancher de l'exploitation qui correspond à une surface subhorizontale où s'observent quelques rares sections de bivalves (*Alectryonia sp.*, *Exogyra pyrenaica*, ...) et de grands foraminifères benthiques (orbitoidés).

Le premier niveau d'exploitation des calcarénites (environ 8 m) se partage entre deux ensembles d'environ 4 m chacun, séparés par un niveau d'argiles versicolores vertes à rouges pluridécimétriques (30 cm à 50 cm). Les calcarénites sableuses peuvent admettre de minces lentilles argileuses, mais plus généralement ce sont des alignements de galets mous qui sont conservés à la base des nombreuses structures internes qui s'observaient dans chacun des deux niveaux exploités. LEPICARD 1985 y a reconnu : des stratifications obliques planes entrecroisées ; des stratifications obliques en auge ; des laminations obliques d'angle faible ; de rares laminations planes parallèles. Les microfaciès caractérisent des biomicrosparites gréseuses à ciment calcaréo-ferrugineux ; les éléments détritiques, surtout quartzueux, sont de granulométrie fine et homogène.

Les argiles qui séparent les deux ensembles du premier niveau sont compactes et finement stratifiées ; elles annoncent les Marnes d'Auzas qui succéderont au Calcaire nankin sensu lato.

Le second niveau d'exploitation apparaît au-dessus d'une lacune d'observation d'un mètre environ ; il correspond à des calcarénites ocre jaune visibles sur 3 m environ ; elles présentent des stratifications variées, planes parallèles, obliques entrecroisées, plus rarement soulignées par des alignements de galets mous. Ces calcarénites sont non sableuses et d'aspect tuffoïde, et de granulométrie supérieure à celle de l'ensemble inférieur.

Dans l'évolution progradante et diachrone d'est en ouest qui provoque le comblement du sillon sous-pyrénéen du Campanien au Maastrichtien, le système deltaïque des Grès de Labarre – Calcaire nankin, joue un rôle fondamental en répandant sur le littoral un matériel terrigène évolué constitué en grande partie

de sables fins. On peut imaginer que l'estran sableux qui se forme est affecté par des courants de dérive qui redistribuent son matériel, mais aussi par des épisodes de plus forte intensité tel des tempêtes. Le faciès Jadet se forme dans une zone soumise à une dynamique littorale d'énergie variable dont témoignent les stratifications et les laminations observées. L'abondance des galets mous à la base de ces stratifications témoigne de l'érosion et de la remobilisation de dépôts argileux d'une plaine côtière proche, dont l'intervalle conservé entre les deux ensembles du premier niveau d'exploitation, est un témoin.

2. Biofaciès

L'exploitation manuelle de la carrière du Jadet jusque dans les années 2000, a permis à son exploitant (D. Sigro), quelques belles trouvailles qu'il a communiquées à des spécialistes reconnus.

C'est en 1973, que la première découverte d'intérêt régional y a été signalée par PARIS & TAQUET 1973 ; il s'agissait d'un fragment de dentaire d'Hadrosaurien, le premier de ce groupe de dinosaurien dans les Petites Pyrénées de la Haute-Garonne. Dans ce travail, essentiellement paléontologique, la carrière du Jadet est correctement positionnée dans la partie supérieure du Calcaire nankin, considéré comme une seule entité lithologique.

Plus de 20 ans plus tard, deux nouvelles publications paraissent faisant état de nouvelles découvertes. C'est la publication par BUFFETAUT & CAVIN 1995 d'un dentaire d'un poisson actinoptérygien attribué à *Enchodus cf. faujasi* et d'une vertèbre caudale d'un crocodylien eusuchien ; dans une autre publication (BRETON ET AL. 1995), une nouvelle espèce d'Astropectinidés (*Dipsacaster jadeti* Breton) est décrite et la présence d'un ichnofossile (*Asteriacites sp.*) signalée, ainsi que celle de dents de squales (Fig. 3).

Si dans son ensemble la faune des Calcarénites du Jadet n'est pas numériquement abondante, elle donne une idée de la macrofaune qui fréquentait les environnements littoraux du Maastrichtien des Petites Pyrénées. La présence d'un reste d'Hadrosaurien dans ce type d'environnement margino-littoral n'est pas unique (BILOTTE ET AL. 2010), mais rend bien compte de la proximité d'environnements marins et littoraux reliés par des systèmes de chenaux de marée permettant les incursions de faunes marines vers la plaine côtière et le transit en sens inverse de cadavres d'animaux strictement continentaux, aidé vraisemblablement par l'action de crocodiles qui fréquentaient les deux milieux.

Conclusion

Ce rappel des caractéristiques du « faciès Jadet », n'a eu d'autre but que de sauvegarder la mémoire d'un site remarquable que l'exploitation manuelle avait préservé. Son exploitation mécanisée et intensive en a fait disparaître les particularités (Fig. 2, J à O). L'abandon des carrières et leur remise en état afin de ne pas présenter un danger potentiel (Arrêté ministériel du 22 septembre 1994, art. 12, modifié par l'Arrêté du 12 mars 2012 art. 1), fait disparaître des affleurements d'intérêt scientifique et la possibilité de

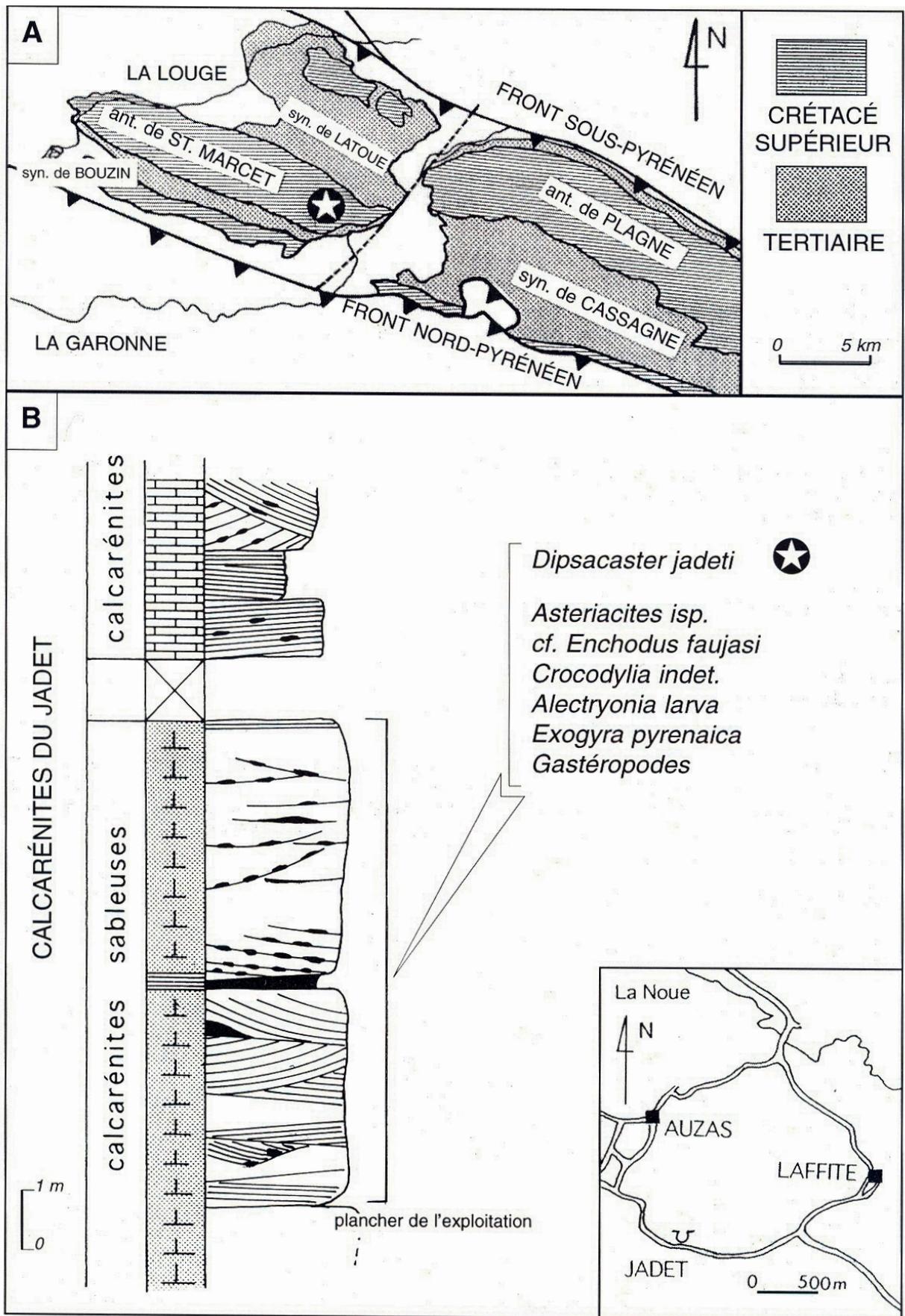


Fig. 1. – A : Localisation géographique et géologique de la carrière du Jadet ; B : Coupe lithologique indiquant les structures sédimentaires et les macrofaunes récoltées.



Fig. 2 : A à I, la carrière du Jadet en 1984. – A : calcarénites sableuses, niveau inférieur ; B : calcarénites sableuses, niveau supérieur ; C : niveau argilo-marneux rubéfié séparant les deux niveaux A & B de calcarénites sableuses ; D, E, F : structures sédimentaires observées dans les calcarénites sableuses (laminations obliques planes, surfaces de réactivation, vides laissés par la disparition de galets mous, ...) ; G, H : galets mous conservés à la base d'un banc de calcarénites sableuses ; I : vides laissés après la désagrégation des galets mous ; certains de ces vides ont été remplis de dépôts quaternaires.
 J à O, la carrière du Jadet en 2019 – J : vue d'ensemble ; K, L, M : les résidus de l'exploitation recouvrent les différents paliers de l'exploitation rendant invisible leurs caractéristiques sédimentologiques ; N, O : stratifications entrecroisées encore visibles dans les calcarénites du sommet de la carrière (Fig. 1).

les étudier ultérieurement avec des moyens d'investigations nouveaux. Rien que pour les deux rives de la Garonne au niveau de la cluse de Boussens, ce sont : 1/ en rive droite, les anciennes carrières des Ciments Lafarge, où s'observait la complexité du chevauchement sous-pyrénéen de l'anticlinal de Plagne vers le nord, qui est définitivement perdu ; 2/ en rive gauche, sur le dôme d'Aurignac, lieu-dit « Cassagnau », c'est le passage Crétacé – Tertiaire, dans des environnements de sebkas (LEPICARD 1985, LEPICARD ET AL. 1984, BILOTTE 1991) qui est aujourd'hui enfoui sous des déblais et donc inaccessible. Si la sécurité de l'usager s'en trouve confortée, c'est autant de sites scientifiquement et potentiellement remarquables qui ont disparu et les meilleures photos ne pourront pas remplacer leur vision directe.



Fig. 3 : Dent de squale (hauteur réelle 2 cm).

RÉFÉRENCES

- BILOTTE, M. 1978. – Évolution sédimentaire et tectonique du bassin sous-pyrénéen à la fin du Crétacé, à l'est de la Garonne. *Bulletin de la Société géologique de France*, 7, XX, 5 : 649–655.
- BILOTTE, M. 1985. – Le Crétacé supérieur des plates-formes est-pyrénéennes. *Strata, Toulouse*, 2, 5, 438 pp., 121 fig., 53 tab.
- BILOTTE, M. 1991. – Séquences de dépôt et limites de blocs dans le Crétacé terminal et le Paléocène basal du bassin d'avant-pays sous-pyrénéen (Petites Pyrénées – Dômes annexes, France). *Bulletin des centres de recherches exploration-production Elf-Aquitaine*, 15, 2 : 411–437, 6 pl.
- BILOTTE, M. 1994. – Faunes d'ammonites et interprétation des successions sédimentaires du Campanien-Maastrichtien sous-pyrénéen (Ariège, Haute-Garonne). Réfutation d'un modèle fondé sur des âges numériques hypothétiques. *Géologie de la France*, 3 : 71–80.
- BILOTTE, M. & F. SÉGURA. 1991. – Stratigraphie séquentielle des séries du Sénonien supérieur dans la zone sous-pyrénéenne (Petites Pyrénées et Dômes annexes, SW France). *Comptes Rendus de l'Académie des sciences Paris*, 312, S II : 393–398.
- BILOTTE, M. & B. ANDREU. 2006. – Les Marnes d'Auzas (Maastrichtien supérieur sous-pyrénéen). Stratigraphie et paléoenvironnements, associations d'ostracodes. *Revista Espanola de Micropaleontologia*, 38 (2-3) : 309–320.
- BILOTTE, M., Y. LAURENT & D. TEODORI. 2010. – Restes d'hadrosaure dans le Crétacé terminal marin de Larcan (Petites Pyrénées, Haute-Garonne, France). *Carnets de Géologie*, 2 (publication électronique).
- BRETON, G., M. BILOTTE & G. SIGRO. 1995. – *Dipsacaster jadeti* sp. nov., Asteropectinidae (Asteroidea, Echinodermata) du Maastrichtien des Petites Pyrénées (France). *Bulletin de la Société géologique de Normandie*, Le Havre, 82, 4 : 35–42.
- BUFFETAUT, E. & L. CAVIN. 1995. – Nouveaux restes de vertébrés du Maastrichtien supérieur de la carrière du Jadet (Saint-Martory, Haute-Garonne, France). *Bulletin de la Société géologique de Normandie*, Le Havre, 82, 4 : 31–34.
- LEPICARD, I. 1985. – Le Crétacé terminal et le Paléocène basal dans les Petites Pyrénées et les Dômes annexes. *Biostratigraphie, Sédimentologie. Strata, Toulouse*, 2, 4 : 1–276.
- LEPICARD, B., M. BILOTTE & J. REY. 1984. – Environnements confinés et évaporitiques du Paléocène basal dans les Petites Pyrénées. *5^e Congrès Européen de Sédimentologie, Marseille*, 257–258.
- LEYMERIE, A. 1881. – Description géologique et paléontologique des Pyrénées de la Haute-Garonne, *Privat Éditeur, Toulouse*, 1–1010.
- MARTINET, I., J.-P. BELLIER, M. BILOTTE & B. LAMBERT. 1990. – Le comblement diachrone du sillon sous-pyrénéen au Crétacé sommital : un cadre chronostratigraphique tiré de l'étude micropaléontologique (Plantaurel, Petites Pyrénées, France). *Comptes Rendus de l'Académie des sciences Paris*, 310, S II : 1315–1320.
- PARIS, J.-P. & PH. TAQUET. 1973. – Découverte d'un fragment de dentaire d'Hadrosaurien (Reptile Dinosaurien) dans le Crétacé supérieur des Petites Pyrénées (Haute-Garonne). *Bulletin du Muséum d'histoire naturelle*, 3, 130, *Sciences de la Terre*, 22 : 17–27.
- RICATEAU, R. & VILLEMEN J. 1973. – Évolution au Crétacé supérieur de la pente séparant le domaine de la plate-forme du sillon sous-pyrénéen en Aquitaine méridionale. *Bulletin de la Société géologique de France*, 7, 15 : 30–39.
- SÉGURA, F. 1979. – Étude géologique de la partie orientale des Petites-Pyrénées. Zones sous-pyrénéennes (Ariège, Haute-Garonne). *Thèse de Doctorat de 3^e cycle, Université Paul-Sabatier, Toulouse* : 1–143.

Des Fossiles et des Hommes

par Michel Bilotte

Service Commun d'Études et de Conservation des Collections Patrimoniales. E-mail : geoloc.meb@gmail.com

RÉSUMÉ

De l'amateur au professionnel, l'attrait des restes fossiles est bien connu. Les motivations qui conduisent à les rechercher sont diverses et variées, allant de l'esthétisme à la connaissance scientifique. Cette passion transparaît dans les portraits de quelques personnalités qui ont eu un rôle important dans l'étude paléontologique des faunes régionales pyrénéo-languedociennes.

Mots-clés : fossiles, paléontologie, passion

Fossils and Men

ABSTRACT

From amateur to professional, the attraction of fossil remains is well known. The motivations that lead to their search are diverse and varied, ranging from aestheticism to scientific knowledge. This passion is reflected in the portraits of some personalities who played an important role in the paleontological study of the regional Pyrenean-Languedoc fauna.

Keywords: fossil, paleontology, passion

Introduction

Une carrière de géologue stratigraphe et paléontologue ne peut se dérouler sans que ne survienne, au travers des écrits, à la consultation de collections, par la nécessité même de la recherche, des rencontres marquantes avec des personnalités hors du commun. Certaines n'ont eu que des destins discrets, d'autres au contraire, ont connu les honneurs. Toutes étaient animées d'une même passion pour les fossiles et ce qu'ils représentent. C'est au travers de quelques exemples représentatifs que cette passion, raisonnée ou pas, qui « frappe » à tous les âges de la vie (la passion des enfants pour les dinosaures), et toutes les classes sociales – membres du clergé qui se passionnaient pour la recherche des « archives de la vie », agriculteur qui constitua une collection fabuleuse des mollusques que ses charrues déterraient, instituteur qui rêva d'une reconnaissance scientifique, ou encore ce militaire haut gradé dont la vocation a été contrariée – que cette passion pour les « fossiles » sera abordée.

La notion de « fossiles »

L'origine même des fossiles est restée longtemps énigmatique. Entre produits de forces surnaturelles et restes d'être fabuleux, la nature organique des fossiles resta longtemps un objet de débat et de controverses avant que l'unanimité sur le sujet ne se fit. La science qui traite des fossiles est la paléontologie ; le terme fut créé par BLAINVILLE en 1822 à partir des racines grecques *palaios*, *ontos* et *logos* (« discours sur les êtres anciens »). HENRI FILHOL (1894) donnait de la paléontologie la définition suivante « ... science permettant d'arriver à la connaissance des êtres disparus, végétaux ou animaux, par l'examen des restes qu'on en retrouve au sein des diverses couches terrestres. » Le Petit Larousse (édition 1972) donnait du terme fossile la définition suivante : « *reste ou empreinte conservé dans une roche, d'un être ayant vécu avant l'époque actuelle* » qui, sous une forme simplifiée s'inspire de la pensée de FILHOL.

Le répertoire des restes fossiles est immense et couvre toutes les formes de vie (bactérienne, végétale, animale) qui ont, à un moment donné, proliféré sur notre planète depuis

près de 2,5 milliards d'années, qu'ils soient microscopiques ou gigantesques.

L'homme s'est intéressé aux fossiles dès la préhistoire comme en attestent de nombreuses découvertes. Ainsi, à Tercis-les-Bains (40), il a été récemment cité (ODIN & AL., 2006), la découverte d'un nucléus paléolithique (Moustérien) comportant un fossile d'oursin mis en valeur par la taille du silex dont il est solidaire. Le site dont provient la pièce a été fréquenté pendant près de 200 000 ans, comme le montrent les restes d'industries récoltés. Le néanderthalien qui a taillé le silex a pris la précaution de ne pas détruire le fossile d'oursin qui l'embellissait. Si la nature de l'objet lui était inconnue, son aspect esthétique ne lui a pas échappé. Cet usage ornemental se retrouve dans des habitats préhistoriques plus récents ; par exemple en Ariège, la grotte du Tuc d'Audoubert, a livré dans les niveaux aurignaciens (-43 000 à -30 000 ans), des dents de requin, perforées pour servir de pendentifs, dont il a été démontré qu'elles provenaient des couches du Miocène aquitain distant de près de 150 km. Les fossiles d'oursins paraissent avoir eu un puissant attrait sur les hommes de la préhistoire. Dans leur étude très documentée, DEMNARD & NÉRAUDEAU 2001 recensent, en France, 117 sites entre le Paléolithique et le Gallo-Romain, qui ont livré des fossiles d'oursins ; en Angleterre, le site de Dunstable Downs, présente une sépulture remarquable renfermant les squelettes d'une femme et d'un enfant entourés par un cercle constitué par les fossiles de 200 oursins. Même si l'on ignore la valeur symbolique de tels usages, les exemples ne manquent pas dans les périodes plus récentes. Parfois, le caractère esthétique laisse la place à une utilisation fonctionnelle, comme ce fut le cas pour un percuteur constitué par le test siliceux d'un oursin crétacé du genre *Echinocorys* (DEMNARD & NÉRAUDEAU 2001). Caractère esthétique et fonctionnel se retrouvent dans ce biface acheuléen des Swanscombe (Grande-Bretagne). De telles pratiques ne se sont pas perdues puisque même de nos jours de nombreux fossiles sont souvent montés en pendentifs en raison de leur caractère esthétique.

Des cabinets de curiosités du XVI^e siècle à l'avènement des musées

Dès le XVI^e siècle, apparaissent les premiers « cabinets de curiosités » ; BERNARD PALISSY en posséda un qu'il avait constitué afin de réunir des preuves des faits qu'il défendait au sujet notamment des fossiles, qui étaient, selon lui, des débris d'animaux.

Ces « cabinets de curiosités » se propagèrent en Europe dans les milieux aristocratiques ; généralement « bric-à-brac » d'objets étranges et hétéroclites, quelques-uns renfermaient des fossiles. À Toulouse, PICOT DE LAPEYROUSE (1744-1818) en avait constitué un, réputé par la richesse de ses collections minéralogiques, mais aussi paléontologiques dont les pièces récoltées à la Montagne des Cornes (PICOT DE LAPEYROUSE 1781) seront matière à la première étude de ce qui deviendra « Les Rudistes » (LAMARCK 1801). Les « cabinets de curiosités » furent les ancêtres des muséums et disparurent pour l'essentiel au cours du XIX^e siècle.

Au XIX^e siècle la paléontologie scientifique acquiert un statut incontestable et suscite un intérêt considérable pour les fossiles et leur signification, de la part d'un public plus instruit et cultivé, avide d'ouvrages spécialisés. Portée par des noms comme CUVIER, D'ORBIGNY, GAUDRY... en France, OWEN (l'inventeur des « dinosaures »), BUCKLAND, MANTELL... en Angleterre, AGASSIZ, COPE, MARSH... aux États-Unis, se créent d'énormes collections privées ou publiques qui enrichissent les grands musées des capitales : British Museum de Londres (1753), Muséum de Paris (1793), American Museum of Natural History de New York (1894)... La recherche des fossiles rentre dans les mœurs ; instituteurs, curés de campagne, médecins, agriculteurs, deviennent les principaux fournisseurs de nombre de scientifiques de renom. Mais cette activité devient aussi lucrative car les plus belles pièces sont recherchées par les collectionneurs fortunés. Quelques noms sont restés célèbres dans cette traque des fossiles. Citons, en Angleterre, MARY ANNING (1799-1847) qui découvrit à l'âge de 12 ans le premier fossile connu d'un Ichtyosaure long de neuf mètres sur la côte de Lyme Regis dans le sud de l'Angleterre. Cette pionnière de la paléontologie découvrit également le premier squelette d'un Plésiosaure, ainsi que du premier Ptérosaure anglais (DURANTHON 2004, BARADUC 2017). Plus spectaculaire et haute en couleur est la lutte sans concession que se livrèrent EDWARD DRINKER COPE (1840-1897) et OTHNIEL CHARLES MARSH (1831-1899), dans leur course aux dinosaures pendant la conquête de l'Ouest américain (DURANTHON 2004) ; dans des conditions périlleuses, sous la menace de tribus indiennes, protégés par l'armée, ces deux scientifiques aventuriers se livrèrent sur le terrain, souvent par l'intermédiaire d'un chasseur de fossiles professionnel, CHARLES HAZELIUS STERNBERG, une guerre sans merci où tous les coups étaient permis pour contrecarrer les recherches de l'autre, considéré comme un adversaire (espionnage, dynamitage des fossiles extraits et des gisements découverts, vol de fossiles...), puis dans la presse ou chacun accusait l'autre d'incompétence. La « Guerre des os » ne prit fin qu'à la mort de l'un des protagonistes, E. D. COPE en l'occurrence. Malgré ces outrances, dont au final aucun ne tirera un grand profit personnel, près de 130 espèces nouvelles furent découvertes (*Stegosaurus*, *Diplodocus*, *Apatosaurus*, *Atlantosaurus*... et décrites (plus ou moins bien). Les fabuleuses collections constituées ont rejoint, celle de Cope, le muséum d'histoire naturelle de New York et celle de Marsh, le muséum d'histoire naturelle de Peabody, à l'université de Yale.

Au XX^e siècle émerge une paléontologie institutionnelle

Au cours du XX^e siècle, la paléontologie devient l'apanage de chercheurs institutionnels, qu'ils relèvent d'un muséum ou d'une université. L'engouement pour la recherche et la collection des fossiles s'étant démocratisé, les amateurs contribuent dès lors, de manière parfois non négligeable, aux progrès des connaissances paléontologiques en mettant leurs découvertes à la disposition des scientifiques. Très peu auront eu la chance d'acquiescer un statut qui les sorte de l'anonymat. Quelques-uns tireront cette reconnaissance, soit

de leur collaboration avec des chercheurs institutionnels, soit en devenant eux même des spécialistes incontournables d'un groupe paléontologique.

Cette « passion des fossiles » je l'ai perçue, lors de mes recherches dans le domaine pyrénéen, en découvrant des collections inestimables déposées dans nos réserves universitaires ou dans des institutions publiques ou privées, en réalisant des recherches bibliographiques et en côtoyant quelques-uns des acteurs de la paléontologie régionale, tous animés par cette passion. À quelques-uns de ces personnages hors du commun, qu'ils aient été des prédécesseurs ou des contemporains, qui m'ont apporté leur aide scientifique ou accordé leur amicale confiance, je rends hommage. Puisse ces quelques lignes les faire sortir pour un temps de l'anonymat qui nous attend tous.

Le Chanoine Jean-Jacques POUECH (1814-1892)

En 1992, se tint à Pamiers, à l'instigation d'un petit groupe de personnes (MICHEL DETRAZ, RAYMOND FABRE, le Dr GUY LECLERC, BOULBES) un colloque en l'honneur du Chanoine JEAN-JACQUES POUECH, à l'occasion du 100^e anniversaire de sa mort (Actes du Colloque JEAN-JACQUES POUECH 1992). Invité à travailler sur l'œuvre cartographique de ce personnage qui m'était inconnu, j'ai découvert un naturaliste et un géologue d'exception. M. DÉTRAZ, dans sa présentation dépeint les nombreuses facettes de cet ecclésiastique convaincu « qui voyait Dieu en toute chose » mais dont les écrits démontrent en toute chose aussi une remarquable rigueur scientifique. JEAN-JACQUES POUECH est né le 27 mars 1814 à Sabarat (Ariège), dans une famille modeste ; enfant doué, ses parents confièrent son éducation conjointement au Curé et au Pasteur de ce village. À 19 ans il entre au grand séminaire de Pamiers ; ordonné prêtre en 1839, il parfait ses connaissances scientifiques pendant deux ans à la Faculté de Toulouse. Revenu à Pamiers, au grand séminaire, il y enseigne la physique, la chimie et la géologie, puis, ultérieurement (1853), la théologie morale dont on lui confia la chaire. C'est après avoir été nommé Chanoine titulaire du chapitre de la Cathédrale (1866), qu'il peut enfin se consacrer à sa passion, la géologie et plus précisément la géologie de son département de naissance, l'Ariège ; il le fit sans jamais délaissier les autres disciplines scientifiques qu'il pratiqua avec compétence : botanique, zoologie, astronomie, archéologie, préhistoire, sociologie. Ses notes manuscrites couvrent, d'une écriture appliquée, car souvent remises au propre ultérieurement à leur écriture initiale, 92 carnets de format 10 x 16 cm, soit environ 14000 pages de textes. Son œuvre géologique, cartographique et structurale est colossale, bien en avance de tout ce qui se faisait alors dans le domaine académique (BILOTTE 1992, REY 2014). Mais c'est sur les collections paléontologiques du Chanoine POUECH que je vais centrer mon propos ; ces collections, déposées pour l'instant au Collège Jean XXIII de Pamiers, sont conservées dans 154 boîtes en bois, disposées dans un grand meuble et classées par commune (REY 2014, fig. 5). Sur les 17 publications de J.J. POUECH parues entre 1859 et 1887, six seulement traitent de paléontologie et toutes de restes de Vertébrés.

De 1850 à 1879, POUECH confia ses découvertes de Vertébrés à des spécialistes parisiens, en les accompagnant de ses observations et de ses tentatives de détermination. Une réflexion acerbe du paléontologiste du Muséum de Paris, ALBERT GAUDRY, irrita vraisemblablement POUECH qui dès 1880 étudia et déterminait lui-même les pièces qu'il récoltait. Mais ses déterminations, faute de documentation furent souvent entachées d'erreur (LE LOEUFF 1992) et le terme « dinosaurien » qui aurait dû être appliqué aux nombreux ossements provenant du Crétacé terminal du Mas-d'Azil, n'a été formulé qu'une fois, accompagné d'un point d'interrogation. Par contre la description et l'attribution à un reptile ichthyosaurien d'un fragment de rostre a bien été confirmée (ASTRE 1931, BARDET 1992). À la date du cinq juillet 1879, son carnet de terrain porte la mention de la découverte d'un fragment centimétrique attribué à une coquille d'œuf ; les mesures qu'il en fit, lui permirent d'estimer la dimension et la courbure de cet œuf « de très grande dimension » et d'un volume « quatre fois au moins supérieur à celui des œufs d'Autruche » ; sans le savoir il venait de découvrir pour la première fois, les restes d'un œuf de dinosaure ! De la collection de mammifères fossiles récoltés par J.J. POUECH, seule une mâchoire de *Lophiodon* est citée ; elle fut rapportée par FILHOL (1888) à une nouvelle espèce, *Lophiodon subpyrenaicum*. Le reste du matériel est resté inédit (DURANTHON 1992). À l'inverse des Vertébrés, les Invertébrés n'ont pas eu la faveur de POUECH alors qu'il en a recueillis des centaines comme on peut le constater à l'examen de sa collection. Nombre des gisements fossilifères qui ont fait l'objet des prélèvements de J.J. POUECH, sont aujourd'hui, soit introuvables, soit inexploitable malgré que ses notes nous en donnent avec précision la position. Par trois fois j'ai pu exploiter ce matériel paléontologique, des ammonites du Crétacé en l'occurrence, et apporter de nouvelles précisions stratigraphiques, poursuivant ainsi l'œuvre de POUECH (KENNEDY & BILOTTE 1995, KENNEDY ET AL. 1997, REY ET AL. 2013). Parmi les Mollusques, très présents dans la collection, un groupe relève de la classe des Rudistes dont POUECH fit une « ample moisson » ; une espèce nouvelle provenant du Crétacé supérieur lui fut dédiée par MUNIER-CHALMAS (1873) sous le nom de *Bayleia pouechi*. L'œuvre du Chanoine J.J. POUECH, est loin d'avoir été explorée et exploitée comme elle le mériterait. Ses carnets et ses collections, heureusement sauvés par M. RAYMOND FABRE, n'ont pas encore acquis avec certitude un statut de conservation suffisant qui leur assurerait la pérennité qu'ils méritent. Depuis 1992, date du Colloque en l'honneur du Chanoine J.J. POUECH, le silence est retombé sur ce que je qualifierai **d'inestimable patrimoine scientifique ariégeois**.

Guillaume BORIES (1850-1936)

La seule relation que l'on connaisse sur la vie et l'œuvre de Guillaume Bories nous a été livrée par R. COURTESOLE (1976). C'est donc à partir de ces données que je vais tenter de décrire ce personnage.

GUILLAUME BORIES est né le 17 avril 1850 à Fabrezan, localité des Corbières septentrionales, dans le département de l'Aude. Il est, comme ses parents, cultivateur et plus précisément vigneron. Très tôt l'abondance des restes fossiles qui tapissent le sol ou remontent des labours, l'interroge. Il faut dire que les dépôts de l'Eocène sur lesquels sont plantées les vignes sont d'une richesse extraordinaire ; après la campagne fabrezanaise, il étend ses recherches à toutes les Corbières : Alaric, Coustouges, Jonquières, Tournissan, Albas ... partout il découvre de nouveaux gisements. D'abord, il collecte et classe les coquillages, s'interroge sur leur signification ! Pour avancer dans leur connaissance, il consulte les ouvrages disponibles ; mais cela ne suffisant pas, il entre en relation avec le monde universitaire scientifique ; à cette époque cette démarche est relativement aisée ; ces « Messieurs » de l'université et autres spécialistes renommés s'appuient sur des réseaux de collecteurs : instituteurs, agriculteurs, ecclésiastiques, qui leur fournissent un abondant matériel. Les contacts de GUILLAUME BORIES ont pour nom : CHARLES DEPÈRET (Lyon), LOUIS DONCIEUX (Lyon), JULES LAMBERT (Troyes), MAURICE LERICHE (Lille)... ; il les approvisionne en fossiles que ceux-ci décrivent et publient. LOUIS DONCIEUX y tirera la matière de sa thèse et d'un important « Catalogue descriptif des fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault ». Cinq-cent-quarante-sept espèces y sont décrites dont 238 nouvelles provenant de 142 gisements. Dans la préface de cet ouvrage, L. DONCIEUX (Fig.2) écrit : «... il ne m'aurait jamais été possible de réunir des matériaux aussi considérables sans le concours précieux de géologues et de collectionneurs de la région... en première ligne M. BORIES de Fabrezan qui depuis 12 ans poursuit avec une ardeur inlassable et une persévérance infatigable ses recherches... je lui dois une mention spéciale, car je tiens de lui la plus grosse partie des matériaux... ». Les collections de GUILLAUME BORIES ont été remises par ses héritiers à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse, et ont rejoint les collections du laboratoire de Géologie dont elles sont un « fleuron ». Les doubles de nombreuses pièces ont été déposés dans les collections du Muséum de Paris (et sont consultables en ligne), mais aussi de Berlin ou de New York.

Incontestablement GUILLAUME BORIES s'est « consumé au feu de la passion que provoquent les découvertes et la recherche des fossiles » ; selon R. COURTESOLE ce sont des « milliers d'hectares parcourus et des milliers d'heures de travail » que représente la réalisation d'une telle collection. Ne s'est-elle pas réalisée au détriment de son patrimoine agricole ? Personne n'a posé ou répondu à cette question...

Pierre SÉNESSE (1882-1970)

PIERRE DENIS MESMIN SÉNESSE est né le 9 octobre 1882, près de Signalens, petit village du Razès aux confins de l'Aude et de l'Ariège. Issu d'une famille de cultivateurs modestes, il n'en suit pas moins des études qui le conduiront à l'admission à l'École Normale d'Instituteurs dont il sortira diplômé en 1903. Pendant sa vie de collégien, vers l'âge de 15 ans, il découvre la paléontologie dans les livres de la bibliothèque. Prêtant ses sentiments au personnage de l'un des romans autobiographiques qu'il écrira plus tard, il lui fait dire : « *cette lecture fit naître dans sa jeune tête des projets fantastiques. Il rêva d'une vie consacrée à la recherche, à la découverte d'animaux fossiles inconnus. Il les décrirait et leurs figures étonneraient les écoliers de l'avenir* ». La suite de sa carrière professionnelle va lui permettre de concrétiser ce souhait. En effet, entre sa nomination en 1904 à Fabrezan, et sa mise à la retraite en 1933, à la Redorte, l'instituteur P. SÉNESSE va parcourir le département de l'Aude ; après Chalabre à ses débuts, ce sera successivement, dans le Pays de Sault, Camurac puis Belcaire ; dans les Corbières, Ferrals, puis Bugarach d'où est originaire son épouse et où il résidera 12 ans ; il y prendra pleinement conscience de la fabuleuse richesse paléontologique des Corbières méridionales et constituera les impressionnantes collections qui alimenteront les recherches en devenir. De 1925 à 1933, c'est dans le Minervois, à la Redorte, qu'il occupe la fonction de directeur d'école. Admis à la retraite, il s'installe à Pia, dans les Pyrénées-Orientales, et concrétise son rêve « *d'une vie consacrée à la recherche* ». Il étudie les fossiles récoltés ; il a jeté son dévolu sur les Hippuritidés, bivalves prolifiques du Crétacé supérieur, dont il a fait une ample moisson dans les Corbières méridionales ; il les scie, les prépare, lit les ouvrages sur la Paléontologie et l'Évolution, entre en contact avec de nombreux paléontologistes français et étrangers, les approvisionne de ses collectes ; s'il n'est qu'exceptionnellement associé à leurs travaux, il n'en n'est pas moins honoré, car c'est tout de même 20 espèces nouvelles qui lui ont été dédiées (BILOTTE & CAPERA, 1994). Il se lance lui-même dans l'aventure scientifique. La première publication paraît en 1936 ; la dernière en 1966 ; il a alors 84 ans. Vingt articles sont parus pendant cette période dont 12 ont trait à l'évolution et la classification des Hippurites ; l'obsession de cette quête transparaît dans le titre de l'une de ces communications : « Sur la forme ancestrale des Hippurites... : la quête du Graal » ! Au début des années 1950, il dépose ses collections de fossiles au Laboratoire de Géologie de l'Université de Montpellier, où elles se trouvent toujours. C'est aussi la période où il se rapproche de son fils et s'installe à Villeneuve-sur-Lot. Loin de ses fossiles, PIERRE SÉNESSE ne peut se résoudre à l'inactivité intellectuelle ; il publie à compte d'auteur quatre ouvrages littéraires dans lesquels la rigueur de l'enseignant ne tempère pas toujours la violence des sentiments, exprimés parfois en langue occitane. Pendant cette période il reste toujours disponible aux sollicitations extérieures, surtout quand elles concernent les rudistes et/ou les Corbières. Le 30 septembre 1968, jeune doctorant engagé dans une thèse sur la géologie des Corbières et la paléontologie des rudistes,

je le sollicitais afin d'obtenir quelques-uns de ses articles ; je reçus le trois octobre suivant les documents encore en sa possession, accompagnés d'une lettre d'encouragement teintée de regrets : « *je voudrais bien vous suivre dans les Corbières où j'ai vu beaucoup de choses mais où il reste beaucoup à voir* » ; dans un dernier courrier (11-01-70), il me faisait part de la dégradation rapide de sa santé physique. PIERRE SÉNESSE s'est éteint en décembre 1970 ; sa passion pour les fossiles et la paléontologie l'aura animé jusqu'à la fin.

Maurice COLLIGNON (1893-1978)

MAURICE JULES MARIE COLLIGNON est né à Saint-Malo le 9 juin 1893, dans une famille de militaires (son père était officier de carrière). Ses études, débutées en province, se poursuivent à Paris ; là, il fréquente le Muséum d'Histoire naturelle et fait la connaissance de MARCELLIN BOULE, titulaire de la Chaire de Paléontologie. Après le baccalauréat, obtenu à 17 ans, il envisage une carrière géologique. La difficulté de pouvoir y accéder étant donné le nombre de places très réduit susceptibles de l'accueillir et la nécessité d'obtenir une thèse de doctorat pour pouvoir postuler, font qu'il suivra les conseils de son père et intégrera Saint-Cyr en 1913. A partir de ce moment, MAURICE COLLIGNON va mener en parallèle une brillante carrière militaire et une toute aussi brillante carrière scientifique (RUGET ET AL 1981, THIERRY 2013). La carrière militaire, il la terminera avec le grade de général de division ; il fut blessé et fait prisonnier pendant le conflit de 1914-1918 ; là, il se liera d'amitié au Général de Gaulle, (alors capitaine) ; tous les ans jusqu'à la fin de la vie de ce dernier, ils se retrouvaient à La Boisserie. Pendant le conflit de 1939-1945, bien que Chef d'État-Major d'une division de Chasseurs, il s'implique personnellement dans des actions de combat. Il reviendra au service actif pendant la période de la libération de la France, et y gagnera ses étoiles. En 1950, il met fin à sa carrière militaire et accède à la retraite. Sa carrière scientifique, le Général Collignon ne l'a jamais interrompue ; on la retrouve toujours en filigrane de sa carrière militaire, puisque dès la fin du premier conflit mondial, il est assidu au Muséum de Paris et se spécialise d'abord sur les Echinides. Sa première publication date de 1924. Rapidement, il fixe son intérêt sur un groupe de mollusques fossiles, les ammonites, dont il étudie de riches collections ramenées de Madagascar. De 1929 à 1939, puis de 1948 à 1949, ce ne sont pas moins de 23 mémoires consacrés à différentes faunes de l'île qui vont paraître, le temps de se forger une réputation et une reconnaissance (lauréat du Prix Roux de l'Académie des Sciences, 1933). Dès 1952 et jusqu'en 1957, son ami H. BESAIRES l'attire à Madagascar ; il y effectue quatre missions de six mois chacune, en tant que Directeur de l'exploration géologique et paléontologique de la grande île ; il en ramènera un matériel énorme estimé à plus de 500 caisses de fossiles et dès son retour en métropole se met en devoir de rédiger un monumental « Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar », composé de 18 volumes. Au final ce ne sont pas moins de 144 communications qui portent le nom du Général MAURICE COLLIGNON. Cette œuvre scientifique lui valut, d'être admis membre correspondant de l'Académie des Sciences de Paris (1954) ; au prix Roux obtenu en 1933, il ajouta en 1955, le prix Fontanes de la Société géologique de France.

J'ai fait connaissance du Général COLLIGNON dans les années 70 à l'occasion de différentes réunions du Groupe Français du Crétacé dont nous étions membres. Chapeau mou sur la tête et « boyard » papier maïs aux lèvres, le personnage imposait le respect. Le Général COLLIGNON mettait volontiers son savoir au service des autres ; jeune doctorant j'ai pu bénéficier de cette manne puisqu'il avait accepté d'étudier les faunes d'ammonites que j'avais récoltées lors de la réalisation de ma thèse de 3^e cycle. Je lui avais envoyé mon matériel à Moirans où il résidait ; il m'en transmit les déterminations détaillées, dactylographiées par lui-même ; puis vint le moment où je dus aller récupérer le matériel. M^{me} COLLIGNON et lui m'accueillirent chez eux et je vécus à leur rythme pendant deux jours ; levers tôt et discipline militaire ; il me montra son jardin, son « atelier » où burin (parfois un simple gros clou appointé) et marteau à la main il préparait les fossiles, les dégageant de la gangue qui masquait leurs caractéristiques morphologiques ; je me souviens avoir été impressionné par sa dextérité dans cet exercice et par la hauteur du tas de déblais qui étaient accumulés à ses pieds et dont il ne se souciait guère. J'ai soutenu mon diplôme en 1970 en utilisant ses déterminations – il m'avait dédié une nouvelle espèce –. Nous avions le projet de publier ensemble les résultats, mais cela ne se fit pas. Après son décès le 21 octobre 1978, un mémoire renfermant ses travaux posthumes fut publié en 1981. Il renferme l'étude paléontologique qu'avait réalisé à mon intention le Général COLLIGNON (BILOTTE & † COLLIGNON, 1981). Le Général avait coutume de nous dire : « *je voulais être paléontologue, j'ai fait général* » ; je conclurai en disant que dans ces deux exercices l'excellence fut au rendez-vous.

Abbé Robert COURTESSOLE (1904-1990)

N'ayant pas eu la chance de fréquenter assidument l'abbé COURTESSOLE, c'est de la nécrologie écrite par JEAN-CLAUDE CAPERA (1990) et publiée à la Société d'Études Scientifiques de l'Aude, que je tire ces quelques lignes. ROBERT COURTESSOLE est né le 20 décembre 1904 à Carcassonne. De sa jeunesse entre Villepinte et Pexiora il gardera le goût de la nature. Après ses études au Petit Séminaire de Castelnaudary puis au Grand Séminaire de Carcassonne, il est ordonné prêtre ; il poursuit des études supérieures à l'Institut Catholique et à la Faculté des Sciences de Toulouse, dont il sort avec une Licence ès Sciences. Il est nommé Professeur de Sciences Naturelles au Lycée Saint-Stanislas de Carcassonne, poste qu'il occupera pendant 44 ans. La déclaration de guerre le trouve engagé dans les combats qui précèdent l'armistice. De 1942 à 1944, il joue un rôle actif dans la résistance, au sein des maquis de la Montagne Noire (réseau de renseignement Akak) et enfin, il participe aux campagnes d'Alsace et d'Allemagne au titre d'aumônier de la 1^{re} Armée française. Les années noires passées, il parcourt à nouveau cette Montagne Noire qu'il connaît si bien, le marteau à la main, et fait surgir les « archives de la vie » dans les terrains de l'ère primaire qui en forment l'essentiel : trilobites, graptolites, mollusques, échinodermes, brachiopodes, provenant de gîtes connus ou nouveaux constitueront au final une collection de plus de 7000 pièces qui sera acquise par le Muséum National d'Histoire naturelle de Paris. Mais ces restes n'ont pas été collectés dans le seul but de constituer une collection ; prélevés niveau par niveau,

ils vont contribuer à édifier une biostratigraphie de référence pour les séries du Cambrien et de l'Ordovicien inférieur. En 1973 paraît la première contribution remarquable : « *Le Cambrien moyen de la Montagne Noire–Biostratigraphie* » qui assoit son statut de spécialiste du Cambrien ; la reconnaissance internationale viendra en 1974 quand il devient membre correspondant pour le Cambrien moyen de « *l'International Stratigraphic Commission* » et en 1982, quand l'Université de Wurtsbourg (Allemagne) le nomme Docteur Honoris Causa. Cette passion pour la recherche des fossiles dans un but scientifique, l'abbé COURTESSOLE la transmettra autour de lui, faisant de nombreux émules dont certains ont atteint un niveau scientifique remarquable, digne de leur maître.

L'ouvrage sur le Cambrien moyen de la Montagne Noire qu'il m'offrit porte cette merveilleuse dédicace «... *en hommage amical et au nom d'un commun amour de la Terre des Hommes* ». L'abbé COURTESSOLE est décédé le 26 mars 1990. Sa vie toute entière fut consacrée au service de la foi et de la spiritualité, d'un humanisme chaleureux et d'un goût prononcé pour les sciences de la nature, la paléontologie et la stratigraphie y tenant une place de choix.

Conclusion

De tous temps, l'attrait des hommes pour les fossiles a existé ; à partir du XVIII^e siècle et tout au long des XIX^e et XX^e siècles, la paléontologie a acquis ses lettres de noblesse devenant une science à part entière. La recherche et l'étude des fossiles s'est propagée dans tous les milieux de la société ; si les chercheurs institutionnels y ont gagné en notoriété et reconnaissance officielle, nombre de prospecteurs passionnés y ont grandement contribué ; les quelques personnages présentés ici sont bien sûr exemplaires. Tous n'ont pas eu droit à un tel traitement, soit qu'ils se méfiaient du monde scientifique, soit qu'ils ne souhaitent pas mettre à disposition leurs trouvailles ; combien de découvertes n'ont pas eu lieu de ce fait ? Combien de collections ont été irrémédiablement perdues ? Dans le milieu institutionnel, la paléontologie descriptive, la systématique, ont perdu de leur attrait au cours du XX^e siècle ; seuls quelques groupes emblématiques, les dinosaures, les primates, ... paraissent encore dignes d'intérêt. Il est actuellement difficile de faire une carrière de paléontologue si à la composante naturaliste ne s'ajoute pas une spécialisation en biologie moléculaire. Comme au XIX^e siècle les amateurs éclairés réinvestissent la science paléontologique. Quant à l'attrait pour les fossiles il suffit de se promener dans les allées d'une bourse aux minéraux et fossiles ou d'être membre d'un club qui affiche ces spécialités pour se rendre compte que la passion pour les fossiles n'est pas près de s'éteindre.

REMERCIEMENTS

J'ai emprunté le portrait du Général MAURICE COLLIGNON à la notice qui lui a été consacrée par JACQUES THIERRY † en 2013 ; la belle photo de l'abbé ROBERT COURTESSOLE m'a été communiquée par MARCEL DELPOUX ; je les en remercie.

RÉFÉRENCES

- Actes du colloque JEAN-JACQUES POUÉCH, 1992. – Pamiers, 91 pp.
- ASTRE, G. 1931. – Sur l'Ichthyosaure de Bédeille. *Compte rendu sommaire des séances de la Société géologique de France*, 12 : 164–166.
- BARADUC, P. 2017. – http://en.wikipedia.org/wiki/mary_Anning.
- BARDET, N. 1992. – L'Ichthyosaure de Bédeille – La contribution de l'abbé POUÉCH à l'étude des reptiles marins. *Actes du colloque JEAN-JACQUES POUÉCH*, Pamiers, 31–38.
- BILOTTE, M. 1992. – Notice des travaux géologiques et paléontologiques de l'abbé J.J. POUÉCH. *Actes du colloque JEAN-JACQUES POUÉCH*, Pamiers, 83–86.
- BILOTTE, M. & J.C. CAPERA. 1994. – PIERRE DENIS SÉNESSE (1882–1970) Géologue, paléontologue et écrivain audois, *Bulletin de la Société des Études Scientifiques de l'Aude*, XCIV : 11–17.
- BILOTTE, M. & M. COLLIGNON. 1981. – Biostratigraphie et paléontologie des ammonites du sénonien inférieur de Rennes-Bains – Sougraigne (Aude) [Zone sous-pyrénéenne orientale]. *Documents du laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, H.S. 6 : 7 pl., 175–223.
- CAPERA, J.C. 1990. – Abbé ROBERT COURTESSOLE, *Bulletin de la Société des Études Scientifiques de l'Aude*, LXXX : 135–136.
- BLAINVILLE, H.-M. de. 1822. – *De l'Organisation des animaux, ou Principes d'anatomie comparée*. Ed. Levrault, Paris, 680 pp.
- COURTESSOLE, R. 1976. – A propos du transfert de la collection BORIES de Fabrezan à la Faculté des Sciences de Toulouse, Allées Jules-Guesde. *Bulletin de la Société des Études Scientifiques de l'Aude*, LXXVI : 73–77.
- DEMNARD, F. & D. NÉRAUDEAU. 2001. – L'utilisation des oursins fossiles de la Préhistoire à l'époque gallo-romaine. *Bulletin de la Société Préhistorique française*, 98, 4 : 693–715.
- DURANTHON, F. 1992. – Les mammifères fossiles recueillis par l'abbé POUÉCH. *Actes du colloque JEAN-JACQUES POUÉCH*, Pamiers, 49–54.
- DURANTHON, F. 2004. – *Histoire de Dinosaures*. Collection Paléo, Ed. Bréal, 192 pp.
- FILHOL, H. 1888. – Étude sur les vertébrés fossiles d'Issel. *Mémoires de la Société géologique de France*, 3, V : 1–188.
- FILHOL, H. 1894. – In E. BUFFETAUT 1998. – *Histoire de la Paléontologie*. Que sais-je, PUF, Paris, n° 2190.
- KENNEDY, W.J. & M. BILOTTE. 1995. – A new ammonite fauna from the sub-pyrenean Campanian (Upper Cretaceous). *Géobios*, Lyon, 28, 3 : 3 pl., 359–370.
- KENNEDY, W.J., M. BILOTTE & M. HANSOTTE. 1997. – Albien ammonite faunas from Pech de Foix (Ariège, France). *Bulletin des centres de recherches exploration-production, Elf-Aquitaine*, 21, 2 : 13 pl., 457–499.
- LAMARCK J.B. 1801. – *Système des animaux sans vertèbres ou Tableau général des classes, des ordres et des genres des animaux*. Paris.
- LE LOEUFF, J. 1992. – L'abbé POUÉCH et les dinosaures du Plantaurel. In *Actes du colloque JEAN-JACQUES POUÉCH*, Pamiers, 23–30.
- MUNIER-CHALMAS, E. 1873. – Prodrome d'une classification des Rudistes. *Journal de Conchyliologie*, 3, 13 : 71–75.
- ODIN, G.S., J. PELEGRIN & D. NÉRAUDEAU. 2006. – Un fossile d'oursin préservé sur un nucléus paléolithique (site de plein air de Tercis, Landes, France). *Comptes Rendus Palevol*, 5 : 743–748.
- PICOT DE LAPEYROUSE, P. 1781. – *Description de plusieurs nouvelles espèces d'Orthoceratides et d'Ostracites*. W. Walther Ed. Erlangen, 13 pl., 78 pp.

REY, J. 2014. – JEAN-JACQUES POUECH (1814-1892) : un grand géologue de terrain. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 150 : 111–118.

REY, J., J.A. MORENO-BEDMAR, M. BILOTTE & R. MARTINEZ-RIBAS. 2013. – Nouvelles données stratigraphiques et paléontologiques au passage Aptien-Albien dans les Pyrénées ariégeoises (France). *Carnets de Géologie*, 213, 01 : 76–81.

RUGET, C., H. TINTANT & R. MOUTERDE. 1981. – MAURICE COLLIGNON 1893-1978, *Documents du laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, H.S., 6 : 6–8.

THIERRY, J. 2013. – MAURICE COLLIGNON (1893-1978) un général paléontologiste. *La Revue scientifique Bourgogne-Nature*, 18 : 49–61.



Fig. 1 : GUILLAUME BORIES

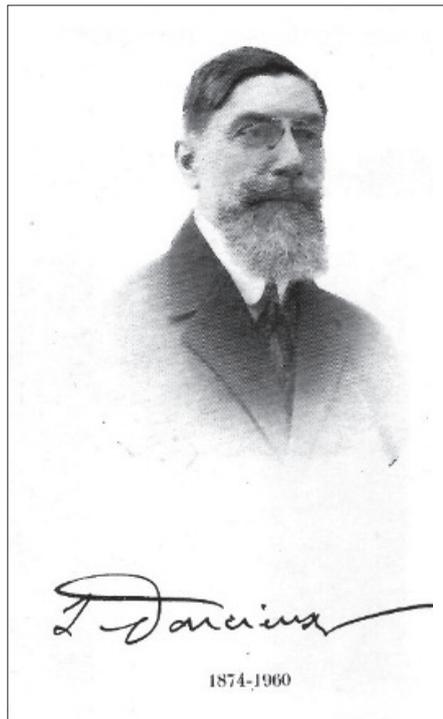


Fig. 2 : LOUIS DONCIEUX

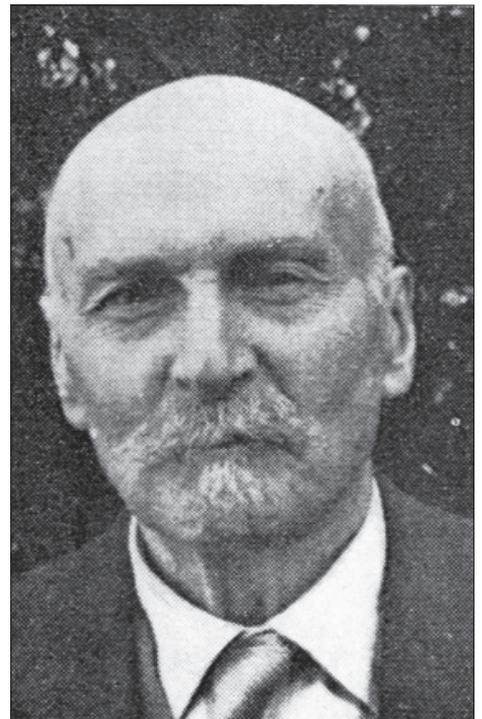


Fig. 3 : PIERRE SÉNESSE



Fig. 4 : Général MAURICE COLLIGNON

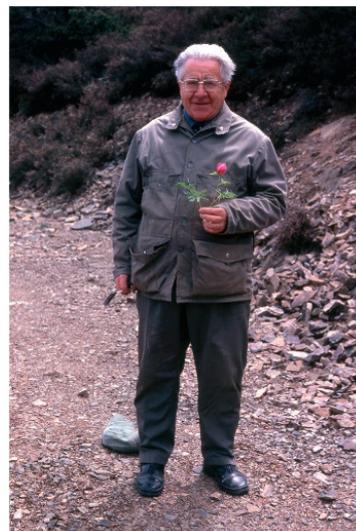


Fig. 5 : Abbé ROBERT COURTESOLE

L'ambre cénomanien de Cuquel (Aude – France)

par Gérard Breton^{1,2}, Michel Bilotte³ & Daniel Vizcaïno⁴

1. 6 rue des Réservoirs, 76600 Le Havre, France. Courriel : gerard-breton@orange.fr

2. UMR, CNRS 6118, Géosciences, Université de Rennes I, F-35042 Rennes Cedex, France

3. Faculté des Sciences et Ingénierie, Université de Toulouse 3, France. Courriel : Michel.Bilotte@get.omp.eu

4. 7 rue Jean-Baptiste Chardin, Maquens, 11000 Carcassonne, France. Courriel : daniel.vizcaino@wanadoo.fr

RÉSUMÉ

Un petit assemblage de morceaux d'ambre du Cénomaniens de l'Aude de la collection ASTRE, étiqueté « Cuquel » a fourni des microinclusions comprenant : des pseudoprotistes, des cocci indéterminés, des actinobactéries de type A, des actinobactéries morphologiquement comparables à des *Streptomyces*, des bactéries (?) indéterminées, des *Leptotrichites resinatus* SCHMIDT in SCHMIDT & SCHÄFER 2005, un filament mycélien et un possible protozoaire (amibe nue ?). Les *L. resinatus* sont abondants et bien conservés. Le gisement de Cuquel, qui a pu être localisé sur une carte d'état-major à 1/80000 (1820-1866) s'inscrit dans la continuité des gisements d'ambre de la base du Cénomaniens moyen de Roquerouge et de Fourtou (Aude, France).

Mots-clés : Ambre, microinclusion, microorganismes filamenteux, Cénomaniens, Aude.

Cenomanian amber from Cuquel (Aude – France)

ABSTRACT

A small set of amber fragments from the Cenomanian of the Aude department, in the Gaston Astre's collection, provided micro-inclusions including: pseudo-protists, unidentified cocci, A-type actinobacteria, actinobacteria morphologically close to *Streptomyces*, unidentified bacteria (?), *Leptotrichites resinatus* SCHMIDT in SCHMIDT & SCHÄFER 2005, a mycelial filament, and a possible protozoan (naked amoeba?). The abundant filaments of *L. resinatus* are well-preserved. The site of Cuquel was located on an old 1:80000 survey map (1820 -1866): it is in the continuation of the amber-bearing deposits of the lowermost Middle Cenomanian of Roquerouge and Fourtou (Aude, France).

Keywords: Amber, micro-inclusions, filamentous micro-organisms, Cenomanian, Aude.

Introduction

En janvier 2019, l'un de nous (M. B.), en classant les collections du laboratoire de géologie de l'Université de Toulouse 3, a trouvé une boîte contenant quelques dizaines de grammes d'ambre, ainsi étiquetés : « Ambre jaune ou rouge (succin). Couche argileuse à lignite entre les grès de base et les assises à *Orbitolines* – Cénomaniens inférieur – Localité Cuquel (Aude). Coll. Gaston Astre ». (Fig. 1). On trouvera des éléments biographiques sur GASTON ASTRE dans CASTERAS 1975, BILOTTE 2010 et BILOTTE & ARAGONÈS 2010.

Les recherches de l'un de nous (D.V.) ont permis, en consultant la Carte d'état-major à 1/80000 (1820-1866), feuille de Quillan n° 254, de retrouver le lieu-dit Cuquel, localisé sur le territoire de la commune de Fourtou (Aude), 1,8 km au S.

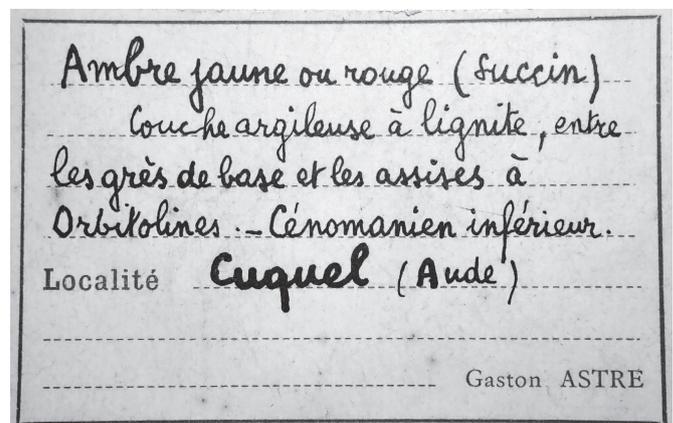


Fig. 1. Étiquette originale des morceaux d'ambre étudiés. Collection ASTRE.

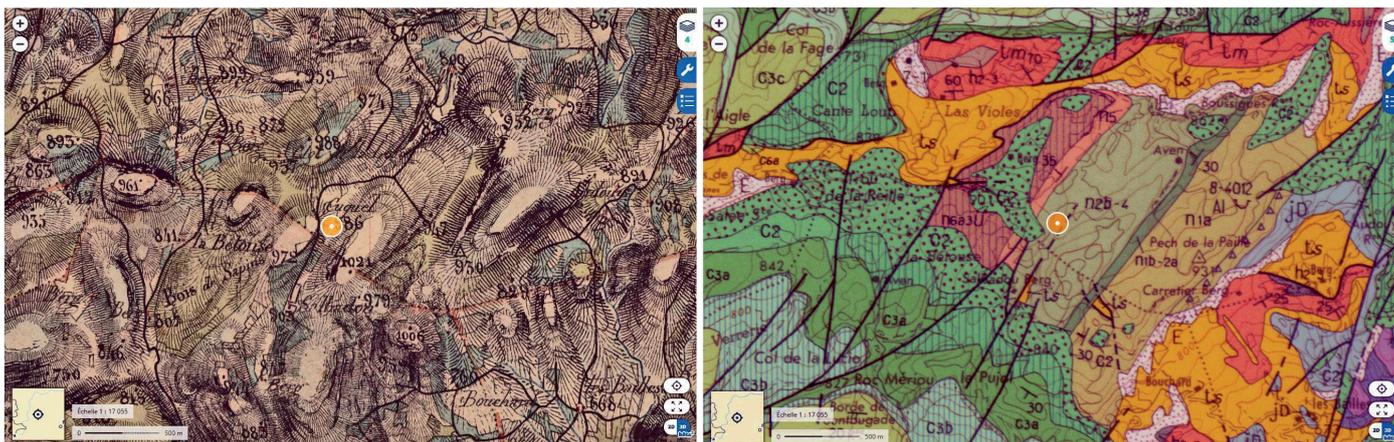


Fig. 2. À gauche, extrait de la Carte d'état-major à 1/80 000 (1820-1866), feuille de Quillan n°254. À droite, extrait de la carte géologique à 1:50 000 Quillan, 1077 (CROCHET, B. ET AL. 1989). La cible jaune désigne Cuquel.

du bourg et 500 m à l'E.S.E. de l'affleurement de Roquerouge (BRETON 2012 : 68, fig. 125). Ses coordonnées (*vide* Google Earth®) sont : 42° 53' 31" N x 2° 25' 52" E. Ce lieu-dit étant situé sur des affleurements de Crétacé inférieur (CROCHET ET AL. 1989), le site où a été collecté l'ambre est donc situé dans les environs de Cuquel (Fig. 2). L'attribution stratigraphique des argiles ligniteuses dans lesquelles l'ambre a été recueilli a été précisée par BILOTTE 1973, 1985 : elles datent de la base du Cénomaniens moyen, et non pas du Cénomaniens inférieur.

Résultats

1. Matériel et méthodes

Une vingtaine de morceaux représentent environ 20 g. Les morceaux sont de petite taille (< 1,5 cm maximum), de couleur variée, souvent brun-rougeâtre, transparent foncé ou très foncé, parfois opaque. Le cortex n'est pas toujours préservé. L'ambre est fendillé en surface selon un réseau hexagonal régulier (Fig. 3A).

Sept morceaux d'ambre de cette collection ASTRE ont été sélectionnés parce qu'ils possédaient encore leur cortex. De très fines esquilles d'ambre détachées de la périphérie de chaque morceau à l'aide d'un microscalpel sont montées dans du baume du Canada entre lame et lamelle. Le baume est séché pendant trois semaines sur un convecteur électrique. Nos premiers essais avaient montré que la rétraction du baume au séchage entraîne une forte pression sur les esquilles les plus épaisses qui éclatent en une poussière de fragments inutilisables. C'est ainsi que quelques préparations ont été perdues jadis (BRETON ET AL. 1999). C'est pourquoi nous montons aujourd'hui les esquilles d'ambre entre lame et lamelle en calant latéralement la lamelle à l'aide de deux lamelles cassées : la plus grande épaisseur de milieu de montage limite les risques d'éclatement. Mais en même temps, une telle préparation, plus épaisse, empêche parfois l'examen des plans les plus profonds à l'aide des objectifs forts. Chaque préparation contient de 10 à 15 esquilles.

Les préparations sont examinées à l'aide d'un Nacet NS 400® en fond clair (FC) ou en contraste interférentiel, frange

noire (CIFN) ; le microscope est pourvu d'une sortie photo. Les photos sont réalisées avec un boîtier numérique Lumix G5®. La faible profondeur de champ, en particulier lors de l'examen à l'aide des objectifs forts, permet rarement d'avoir une vue nette de l'ensemble de la structure étudiée. Plusieurs vues sont alors prises avec des mises au point sur différents plans puis combinées en une zétographie grâce au logiciel de stacking ZERENE STACKER®. Ces zétographies sont notées « ZS » dans les légendes des illustrations. Cette technique remplace en partie les techniques de microscopie confocale auxquelles l'auteur n'a pas eu accès.

Les neuf préparations, numérotées Cuquel 1A, 1B, 2, 3, etc. sont déposées avec les morceaux d'ambre ayant servi à faire ces préparations dans les collections de l'université de Montpellier sous le numéro d'accession UM DLC 02. Les morceaux d'ambre restants sont réintégrés dans leur collection d'origine, à l'université Paul-Sabatier (Toulouse).

2. Microinclusions de l'ambre de Cuquel

2.1. Pseudoprotistes (Fig. 3 A-C)

L'ambre de Cuquel contient en abondance des pseudoprotistes ou « *protist-like inclusions* » (GIRARD 2010, GIRARD ET AL. 2011, 2013). Ce sont des inclusions de forme subsphérique ou ovale à très allongée, pouvant être étirées dans le sens de l'écoulement de la résine, de taille variant dans le même morceau d'ambre dans un facteur de 1 à 100, très sombres à claires, dont le contenu est homogène à très hétérogène, granuleux ou spumeux. Ce contenu réagit positivement à la réaction du biuret et contient donc des protides (résultat non publié, G.B. 2017). Bien qu'ils aient pu être confondus avec des protistes, il s'agit dans la quasi-totalité des cas de pseudofossiles. Leur origine n'est pas démontrée. À titre d'hypothèse, nous suggérons qu'une substance non miscible à la résine ait été secrétée en même temps qu'elle.

Dans certains morceaux de l'ambre examiné, aux pseudoprotistes se superposent d'autres pseudofossiles sous la forme de courtes cassures rayonnant autour du pseudoprotiste et mimant des épines (Fig. 3 C).

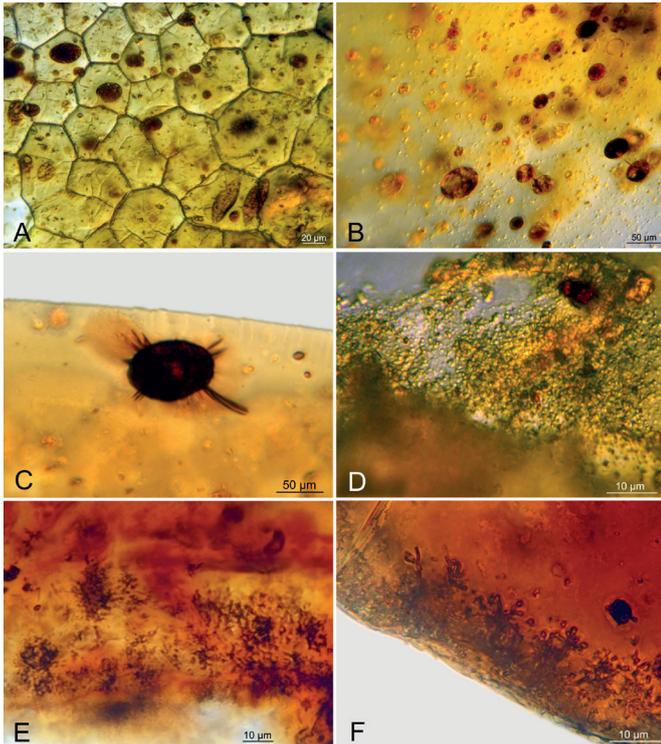


Fig. 3. Ambre cénonanien de Cuquel (Fourtou, Aude, France).
 A. Fendillement de la surface de l'ambre et pseudoprotistes.
 Préparation 1A. FC, ZS. Barre d'échelle : 20 μm .
 B. Pseudoprotistes. Préparation 7. CIFN, ZS. Barre d'échelle : 50 μm .
 C. Pseudoprotistes avec craquelures formant des pseudo-épines.
 Préparation 7. CIFN, ZS. Barre d'échelle : 50 μm .
 D. Cocci. Préparation 6. CIFN, ZS. Barre d'échelle : 10 μm .
 E. Actinobactéries de type A, vue d'ensemble de la population.
 Préparation 4. FC, ZS. Barre d'échelle : 10 μm .
 F. Actinobactéries. Préparation 6. FC, ZS. Barre d'échelle : 10 μm .

2.2. Bactéries

COCCI INDÉTERMINÉS (FIG. 3D).

Des bactéries – bacilles ou cocci – sont fréquemment observées dans presque tous les ambres étudiés. Ils sont cependant difficiles à distinguer des spores d'actinobactéries par exemple, ou encore parfois de poussières inorganiques. Dans une des préparations d'ambre de Cuquel, nous observons de très abondants cocci de taille homogène (0,5 μm), en groupes denses. Leur répartition dans la plage observée laisse à penser qu'il peut s'agir de lambeaux d'un biofilm formé par ces cocci, entraînés et dispersés par le flux de résine.

ACTINOBACTÉRIES (FIG. 3 E, F)

Quelques colonies d'actinobactéries de type A (Fig. 3^F) présentent des affinités morphologiques avec les Actinomycètes de type A de GIRARD 2010 ; voir aussi GIRARD ET AL. 2009 et SAINT-MARTIN ET AL. 2013. Les rameaux mesurent 0,3 à 0,5 μm de diamètre, sont courts et leurs ramifications dichotomiques abondantes donnent une apparence crépe à l'ensemble.

Un second morphotype d'actinobactéries a été retrouvé dans trois préparations. La croissance est centripète, à partir de la surface du morceau d'ambre (Fig. 3F). Les filaments, mesurant 0,6 μm de diamètre, sont courts, ramifiés dichotomiquement

une ou deux fois, leur apex est renflé en massue. Ce renflement distal mesure 1 à 1,2 μm de diamètre. Ces actinobactéries sont morphologiquement comparables à certains *Streptomyces* ou aux « *microcolonies of actinomycetes with dichotomous branching* » de GIRARD ET AL. 2009. L'absence de structures reproductrices, de multiplication ou de dissémination interdit toute identification précise.

BACTÉRIES (?) INDÉTERMINÉES (FIG. 4A)

Dans plusieurs préparations, des boudins cylindriques, hyalins, colorés comme les couches superficielles dont ils semblent issus, d'un diamètre d'environ 12 μm , courts (jusqu'à une centaine de μm de longueur), non ramifiés, représentent peut-être une gaine ou bien une zone réactionnelle dans la résine autour d'un micro-organisme filamenteux qui n'a pas été préservé.

BURCKHOLDERIALES : LEPTOTRICHITES RESINATUS SCHMIDT IN SCHMIDT & SCHÄFER 2005 (FIG. 4B-E)

Les filaments (trichomes), noirs, mesurant 0,8 à 1 μm de diamètre, sont parfois tronçonnés. Leurs ramifications sont peu abondantes à profuses, à 30-120°, souvent 60°. Les trajets sont rectilignes à très sinueux. Ils sont souvent entourés d'une gaine hyaline, discrètement colorée, mise en évidence en contraste interférentiel. Il existe de nombreuses gaines vides mais aussi des filaments sans gaine (voir aussi SAINT-MARTIN & SAINT-MARTIN 2017). Les cellules sont très rarement visibles, et alors apparaissent 1 à 2,5 fois plus longues que larges. La gaine de nos bactéries est hyaline, tandis qu'elle est rugueuse, voire granuleuse dans la description originale (SCHMIDT & SCHÄFER 2005). Cette différence n'est pas significative car d'autres observations montrent le passage d'une gaine granuleuse à une gaine hyaline dans le même filament.

Ces organismes ont colonisé des coulées de résine fraîche encore plus ou moins fluide : leur croissance, à partir de la surface, est centripète. Des filaments plus ou moins parallèles peuvent être perpendiculaires à l'étirement des pseudoprotistes. Il a même été observé que, au cours de sa croissance, un trichome a traversé un pseudoprotiste ; au passage, la gaine prend une couleur plus foncée (Fig. 4D, flèche). Cette observation démontre en outre la précocité des pseudoprotistes, formés dans la résine avant que les organismes filamenteux résinicoles n'y croissent.

Plusieurs observations ont montré une couche subsuperficielle très densément peuplée de *Leptotrichites resinatus*, tandis que la couche superficielle, d'une épaisseur de 80 à 100 μm , en est quasiment dépourvue (Fig. 4B).

Les trichomes portent çà et là des alignements de bulles, considérées par WAGGONER 1994 comme des « *hyphal buds* » ou des « *budding filaments* » [filaments bourgeonnants], mais que SAINT-MARTIN & SAINT-MARTIN 2017 ont démontré être des bulles (Fig. 4E).

2.3. Champignon

Un seul très court fragment d'hyphe a été observé (non figuré). Son mode de préservation correspond aux FAB

(= filaments à bulles) décrits par BRETON 2012 : « hyphes ou chaînes de conidies dont les éléments sont emplis d'un fluide donnant au microscope l'aspect noir et brillant d'une bulle [ou d'un chapelet de bulles] ». L'absence de structures de reproduction interdit une identification plus précise.

2.4. Protozoaire (?) (Fig. 4F)

Une cellule allongée, repliée en forme de J, présente à une extrémité dilatée une structure spumeuse, bulleuse. Il pourrait s'agir d'une amibe nue, mais sans certitude. Cette inclusion tranche, par sa forme, sur les pseudoprotistes environnants ovales, courts, non étirés dans le flux de résine. Les bulles observées à une extrémité de cette cellule, dans une zone où la membrane semble très mal conservée, pourraient correspondre à une réponse agonique de la cellule à l'inclusion dans la résine et non pas à la fossilisation de vacuoles, compte tenu de la fragilité de la membrane vacuolaire.

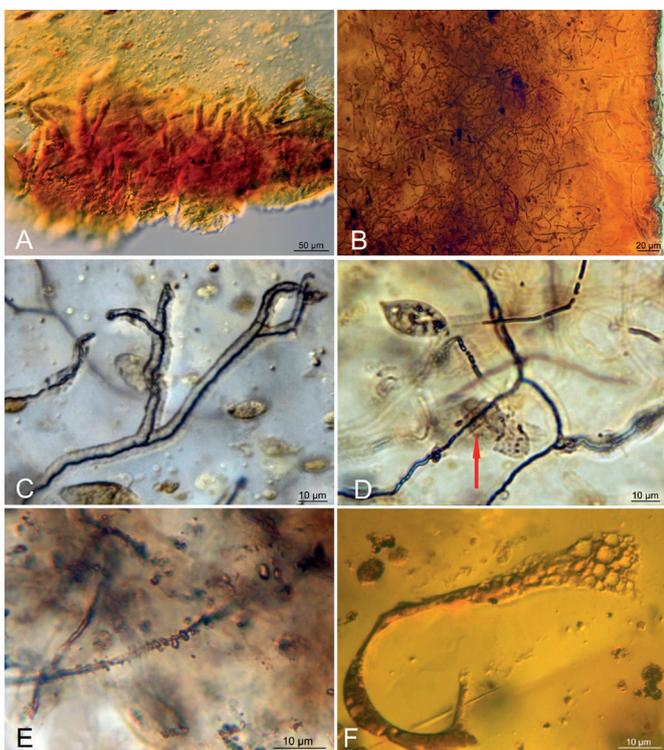


Fig. 4. Ambre Cénomaniens de Cuquel (Fourtou, Aude, France).

- A. « Boudins » colorés issus de la surface. Préparation 4. CIFN. Barre d'échelle : 50 µm.
 B. Population dense développée dans une couche subsuperficielle, 80 à 100 µm sous la surface. Préparation 5. FC, ZS. Barre d'échelle : 20 µm.
 B. – *Leptotrichites resinatus* SCHMIDT in SCHMIDT & SCHÄFER. – 2005.
 C. Trichome noir, ramifié, gaines. Préparation 1A. CIFN, ZS. Barre d'échelle : 10 µm.
 D. Trichome traversant un pseudoprotiste, et expression de sa gaine. Préparation 1A. FC, ZS. Barre d'échelle : 10 µm.
 E. Actinobactéries de type A, vue d'ensemble de la population. Préparation 4.FC, ZS. Barre d'échelle : 10 µm.
 F. Actinobactéries. Préparation 6. FC, ZS. Barre d'échelle : 10 µm.

Conclusions

L'étiquette accompagnant nos échantillons d'ambre audois mentionnait simplement une origine géographique peu explicite aujourd'hui (Cuquel), et une position stratigraphique. L'aspect macroscopique de cet ambre et son contenu micropaléontologique sont en tous points comparables à l'ambre de Fourtou ou de Roquerouge (GIRARD 2010, BRETON 2012, GIRARD ET AL. 2013). Notons cependant l'absence ici des bactéries *Sphaerotilus* sp. abondants dans l'ambre de Fourtou. La localisation de Cuquel sur une carte d'état-major ancienne confirme la continuité des trois gisements très riches en ambre : mines de Fourtou, coupe de Roquerouge et Cuquel, datant de la base du Cénomaniens moyen, base de la formation transgressive du Calcaire des Escudiés (BILOTTE 1973, 1985).

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient M^{me} NATHALIE SÉJALON-DELMAS, responsable du Service Commun d'Étude et de Conservation des Collections Patrimoniales de l'Université Paul-Sabatier (SCECCP) qui nous a permis d'utiliser ce matériel de la collection ASTRE afin de mener à bien cette étude.

RÉFÉRENCES

- BILOTTE, M. 1973. – Le Cénomaniens des Corbières méridionales (Pyrénées). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 109 : 7–22.
 BILOTTE, M. 1985. – Le Crétacé supérieur des plates-formes est-pyrénéennes. *Strata, Toulouse*, 2, 5 : 1–438.
 BILOTTE, M. 2010. – L'aventure pyrénéenne de CHARLES JACOB. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 146 : 63–70.
 BILOTTE, M. & E. ARAGONÈS. – 2010. GASTON ASTRE et la géologie de la région Cadé – Pedraforca. Histoire d'une cartographie inédite réalisée de 1922 à 1927 ? *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 17 : 27–43.
 BRETON, G. 2012. – *L'ambre des Corbières (Aude – France)*. SESA, Carcassonne, 96 pp. [ISBN 978–2–9531120–3].
 BRETON, G., C. GAUTHIER & D. VIZCAÏNO. 1999. – Land and freshwater microflora in a Sparnacian amber from the Corbières (South France): first observations. *Estudios del Museo de Ciencias naturales de Álava*, 14 (núm. espec. 2) : 161–166.
 Carte d'état-major à 1/80000 [1820-1866]. – Feuille de Quillan n°254, levé topographique 1845-1855.
 CASTERAS, M. 1975. – GASTON ASTRE, 1896–1975. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 111 : 17–38.
 CROCHET, B., J. VILATTE, Y. TAMBAREAU, M. BILOTTE, J.-P. BOUSQUET, B. PEYBERNÈS, A. KUHFUSS, J.-P. BOUILLIN, J.-P. GÉLARD, G. BESSIÈRE & J.-P. PARIS. 1989. – *Carte géologique de la France à 1/50000*, Feuille Quillan (1077), BRGM, Orléans.
 GIRARD, V. 2010. – Microcénoses des ambres médio-crétacés français. Taphonomie, Systématique, Paléoécologie et Reconstitution du paléoenvironnement. *Mémoires Géosciences Rennes*, 134 : 1–294.
 GIRARD, V., G. BRETON, V. PERRICHOT, M. BILOTTE, J. LE LOEUFF, A. NEL, M. PHILIPPE & F. THEVENARD. 2013. – The Cenomanian

- amber of Fourtou (Aude, Southern France) : taphonomy and palaeoecological implications. *Annales de Paléontologie*, 99: 301–315.
- GIRARD, V., D. NÉRAUDEAU, S.M. ADL, & G. BRETON. 2011. – Protist-like inclusions in amber, as evidenced by Charentes amber. *European Journal of Protistology*, 47, 2: 59–66.
- GIRARD, V., A.R. SCHMIDT, S. STRUWE, V. PERRICHOT, G. BRETON & D. NÉRAUDEAU. 2009. – Taphonomy and palaeoecology of mid-Cretaceous French amber-preserved microorganisms from South-western France. *In* : D. NÉRAUDEAU & V. PERRICHOT, (eds), Studies on middle Cretaceous deposits from southwestern France. *Geodiversitas* 3: 153–162.
- SAINT-MARTIN, J.-P. & S. SAINT-MARTIN. 2017. – Exquisite preservation of widespread filamentous microorganisms in French Cretaceous ambers: Crucial for revising a controversial fossil. *C. R. Palevol* (2017), <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2017.05.003>.
- SAINT-MARTIN, J.-P., & S. SAINT-MARTIN, V. GIRARD, & D. NÉRAUDEAU. 2013. – Organismes filamenteux de l'ambre du Santonien de Belcodène (Bouches-du-Rhône, France). *Annales de Paléontologie*, 99 : 339–360.
- SCHMIDT, A.R. & U. SCHÄFER. 2005. – *Leptotrichites resinatus* new genus and species: a fossil sheathed bacterium in alpine Cretaceous amber. *Journal of Paleontology*, 79: 175–184.
- WAGGONER, B.M. 1994. – An aquatic microassemblage from Cenomanian amber of France. *LETHAIA*, 27: 77–84.

Conséquences dynamiques et biosystématiques de la fructification chez le Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ramond) dans les Pyrénées

par Renaud Cantegrel

Ingénieur divisionnaire des travaux des Eaux & Forêts (e.r.) renaudcantegrel@orange.fr

RÉSUMÉ

Le Pin à crochets connaît depuis un siècle une dynamique conquérante aux Pyrénées, moins fulgurante cependant dans les estives de l'ouest de la chaîne qu'à l'orient pyrénéen. Les facteurs favorables et antagonistes à l'expansion des systèmes à *Pinus uncinata* se trouvent ici synthétisés en leur diversité et leurs particularités locales, dans un contexte de déprise contrastée des activités liées aux anciennes sociétés agro-pastorales et de réchauffement climatique. L'attention est portée sur le rôle de la fructification du conifère, aussi bien comme productrice de graines anémochores, qu'en tant que marqueur biosystématique à valeur diagnostique et taxonomique. La prospection de nombreux massifs pyrénéens et extra-pyrénéens dans l'aire de *Pinus uncinata* permet, par la biométrie des cônes et le décryptage de la diversité génétique neutre, d'élucider la mise en place du peuplement postglaciaire des Pyrénées.

Mots-clés : *Pinus uncinata*, dynamique colonisatrice, système arboré, prélèvement de graines, biométrie du cône, distances génétiques, tourbières.

Dynamic and biosystematic consequences of mountain Pine (*Pinus uncinata* Ramond) fructification in the Pyrenees

ABSTRACT

For a century now, mountain pine *Pinus uncinata* has been experiencing dynamic expansion in the Pyrenees; yet it is less rapid in the mountain pastures of the west of the range than in the Pyrenean East. The factors that are favorable and antagonistic to the expansion of *Pinus uncinata* systems are here synthesized in their diversity and their local characteristics, in an environment undergoing the contrasting abandonment of activities pertaining to the agro-pastoral societies of old together with the effects of global warming. The focus here is on the role of the conifer fructification, as a producer of anemochorous seeds, and also as a biosystematic marker with a diagnostic and taxonomic value. The prospection of many Pyrenean and extra-Pyrenean massifs in the *Pinus uncinata* area allows, thanks to cone biometry and neutral genetic diversity decoding, to highlight the different stages of postglacial settlement in the Pyrenees.

Keywords: *Pinus uncinata*, colonization dynamics, tree-based ecosystem, seed sampling, cone biometry, genetic distances, peatbogs.

Bien des études montrent que la dynamique colonisatrice du Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ramond) se révèle spectaculaire, spécialement dans la moitié orientale des Pyrénées. Ces résultats se fondent sur le dépouillement d'archives diverses, dont les fonds photographiques (e.g. RTM¹) et la datation des charbonnières. Ainsi les fluctuations des pineraies au cours du temps sont-elles corrélées aux changements climatiques à long terme (appréhendés grâce aux disciplines paléoenvironnementales²) ainsi qu'aux pressions historiques exercées par les sociétés agro-pastorales montagnardes sur les espaces forestiers d'altitude (GALOP 2013).

La présente synthèse se propose d'élucider les aptitudes du Pin à crochets à produire des graines capables de donner naissance à de nouvelles générations de conifères, et ainsi à renouveler et étendre les peuplements d'aujourd'hui sur divers substrats des étages montagnard et subalpin.

Au-delà, le choix des caractères du cône chez *Pinus uncinata*, éléments diagnostiques traditionnels de détermination taxonomique, sera discuté à des fins biosystématiques, dans un contexte scientifique où les recherches récentes font la part belle aux marqueurs génétiques.

[1] RTM : restauration des terrains en montagne.

[2] Disciplines du paléoenvironnement : elles permettent à partir de témoignages fossiles (décryptés au moyen de la palynologie et l'anthracologie) de reconstituer l'évolution des conditions environnementales (paléoécologie) depuis le Tardiglaciaire.

D'est en ouest, une reconquête contrastée du Pin à crochets

Les travaux des géographes toulousains montrent clairement depuis une vingtaine d'années l'opposition entre l'orient et l'occident des Pyrénées, à la fois dans le différentiel d'exploitation des pineraies sauvages, que dans la vitesse de reconquête des espaces défrichés en montagne. En effet si les destructions de l'espace boisé d'altitude s'effectuent partout sur la chaîne pyrénéenne dès le Néolithique pour l'ouverture de pâturages d'altitude, la moitié orientale des Pyrénées, subit de surcroît à partir du Moyen Âge, l'impact du charbonnage destiné à satisfaire les besoins en combustible de la métallurgie (MÉTAILIÉ 1999, GALOP 2013). Une illustration des plus flagrantes de la colonisation contemporaine affectant les estives pyrénéennes sous-pâturées est probablement le boisement spontané du plateau de l'Aston en Haute Ariège (photo 1).



Photo 1 : Colonisation du plateau de l'Aston à Falgarousse (1900 m) au cours du XX^e siècle. En haut le site en 1910 (© DE ROCHEBRUNE, service RTM de l'Ariège). En bas le même site en 1984 (© J.P. MÉTAILIÉ).

On observe sur ces clichés diachroniques qu'au cours du XX^e siècle on passe en moins de 75 ans d'un peuplement pionnier plus ou moins rabougri à un jeune perchis élancé et bienvenant. La clémence des conditions environnantes n'est pourtant pas de mise là-haut, puisqu'on se situe à 1900 m d'altitude au rebord du plateau ariégeois de Beille. Aux altitudes plus modestes, le phénomène se révèle bien entendu

encore plus spectaculaire. Ainsi l'expansion du Pin à crochets dans la haute vallée de Bassiès (GALOP 2013) peut-elle nettement s'illustrer par photo-comparaison en 1/3 de siècle seulement (photo 2) !

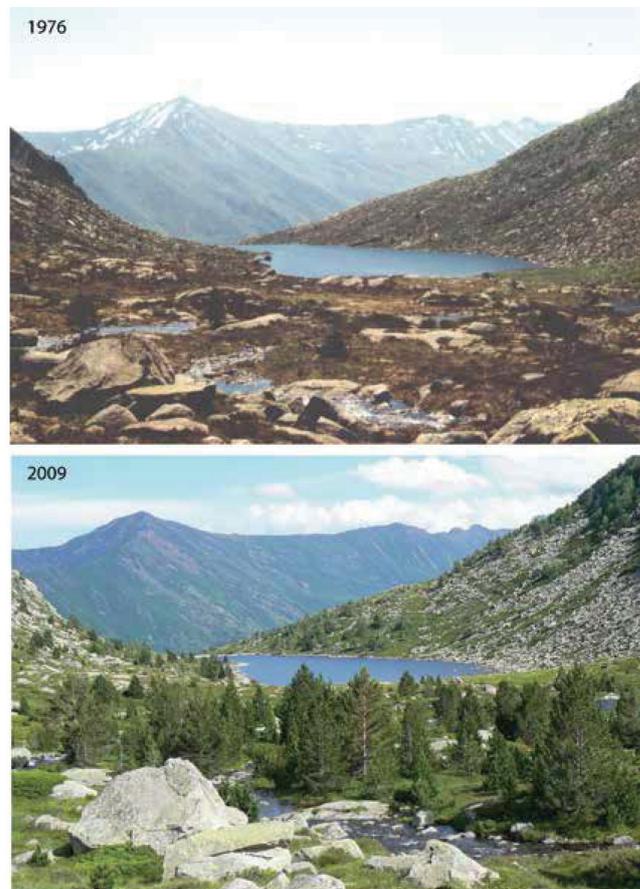


Photo 2 : Extension de la pineraie oncinée en haute vallée de Bassiès (Haute-Ariège). Les rives de l'étang d'Escalés (1600 m). En haut en 1976 (© F. TAILLEFER). En bas trente-cinq ans plus tard (2009) le peuplement du pin à crochets au même endroit (© D. GALOP CNRS).

Selon la dynamique climacique ce peuplement pionnier d'altitude modérée (vers 1600 mètres) reste transitoire et, une fois parvenu à maturité, devrait permettre l'implantation d'essences mieux adaptées au bioclimat régnant dans la ceinture supérieure de l'étage montagnard. Cette succession des formations végétales arborées demeurera ici très lente vu l'éloignement des semenciers présents dans la région du Haut Vicdessos : absence du Pin sylvestre, rareté du Sapin, et taillis furetés de Hêtre cantonnés aux élévations plus basses (DAVASSE & GALOP 1989). En ce qui concerne la densification de cette pineraie conquérante, les techniques de comparaison des images aériennes de cette vallée suspendue dévoilent qu'en près de « 40 ans, le nombre de pins à crochets autour du cirque de Bassiès est passé de moins d'une centaine à plus de 4000 en 2012. » (WADDLE 2013).

La célérité de reconquête des montagnes en déprise pastorale est en revanche bien moindre en Pyrénées occidentales. Tout en constatant la longévité de *Pinus uncinata* au massif d'Anie où les plus vieux conifères atteignent 500 ans, DENDALETCHÉ s'étonne dès le début des années 1970 de l'absence de régénération sur certains sites à forte mortalité : « Il est

curieux de noter que, au niveau des “grands cimetières” de Barlagne et d’Anielarra, il n’y a pratiquement pas d’individus jeunes qui pourraient assurer la relève. » (DENDALETCHÉ 1973). À la suite de ce constat, et à l’issue de plusieurs campagnes de prospection en ces lieux comme ailleurs dans les Pyrénées (notamment en Cerdagne et Néouvielle), diverses observations prouvent l’impact du pastoralisme sur l’occurrence des régénérations au sein des peuplements subalpins (PUIG 1982) ou à leur périphérie.

À Barlagne, le mystérieux cimetière de Pin à crochets concentre sur quelques ares de vieux squelettes ligneux comme pétrifiés face au Pas de l’Osque (photos 3a et 3b). Ce site, jugé sans génération il y a 40 ans présentait une décennie plus tard de rares semis âgés de 10 à 20 ans, indétectables jusqu’alors (CANTEGREL 1989), et on peut considérer aujourd’hui que la dynamique du renouvellement, certes très lente, se trouve enclenchée. On constate cependant en 2019 que l’aspect “sépulcral” du peuplement s’atténue davantage par l’effondrement des bois secs sur pied que par l’occurrence du recrû arboré.



Photos 3a et 3b : Lenteur du renouvellement de la pineraie subalpine d’Anie (Haut Barétous) vers 1 700 m d’altitude. En haut : le « cimetière » de Barlagne en 1979. Cliché R. CANTEGREL.
En bas : aspect du site en 2019. Cliché M.F. CANTEGREL.

Une production séminale surabondante

Pour expliquer les aléas de la régénération constatés au sein des pineraies oncinées³, on s’est dès le début des années 1980 intéressé à la fructification du Pin à crochets et à la production de graines dans divers types de peuplements. L’échantillonnage concerne surtout aux Pyrénées la forêt d’Osséja (Cerdagne) pour les forêts aménagées catalanes, et le massif de Néouvielle (Bigorre) pour les pineraies sauvages de l’ouest de la chaîne. Bien que certaines années se soldent par des fructifications déficitaires, toutes les pineraies connaissent régulièrement une abondante production de cônes et de semences.

En forêt d’Osséja, LESCOURRET & GÉNARD estiment ainsi que, selon les années et les types de peuplement, le Pin à crochets produit annuellement 260 000 à trois millions de graines pleines à l’hectare de pineraie (LESCOURRET & GÉNARD 1984). Sur cette énorme quantité disponible, l’impact de l’entomofaune demeure faible, de l’ordre de 5 %, alors que dans le Briançonnais il peut atteindre 24 à 30 % (ROQUES ET AL. 1983). À noter que le principal insecte ravageur des cônes, dans les Alpes comme dans les Pyrénées, est le Curculionide *Pissodes validirostris*. La succession des prélèvements de graines, schématisée sur la Fig. 1, distingue la “prédation” dans l’arbre, de la consommation au sol, couvert de neige ou déneigé :

- Prélèvements sur le cône : deux vertébrés exploitent dans le houppier les cônes avant leur déhiscence, le Pic épeiche (*Dendrocopos major*) et l’Écureuil commun (*Sciurus vulgaris*). Quant au Bec-croisé des sapins (*Loxia curvirostra*), il cueille les cônes sur l’arbre durant l’été et l’automne pour en extraire les graines grâce à ses mandibules croisées qu’il introduit entre les écailles (CLOUET & JOACHIM 2008). Ensuite, dès l’ouverture hivernale des cônes, l’oiseau prélève les graines sans cueillette préalable. À lui seul, le Bec-croisé (photo 4), oiseau ultra-spécialiste, consomme près du tiers des graines aptes à germer (voir aussi photo 5).

- Consommation des graines tombées au sol : après la déhiscence des cônes, ce sont les petits mammifères qui opèrent la plus grande part des prélèvements à terre. Il s’agit essentiellement du Mulot (*Apodemus sp.*), du Campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*), et à un degré moindre du Campagnol des champs (*Microtus arvalis*), du Campagnol agreste (*Microtus agrestis*) et de la Musaraigne (*Sorex araneus*). Interviennent enfin des passereaux peu ou non spécialisés (MÉNONI & HARLÉ 2013) comme le Pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) et le Venturon montagnard (*Serinus citrinella*), ainsi que les Mésanges noires et huppées (*Parus ater* et *P. cristatus*).

Des contraintes drastiques de régénération

Finalement à partir du stock initial de graines viables seulement entre 2,5 % (Fig. 1) et 0,74 %, selon la densité de la futaie considérée, se révèlent capables de produire des plantules d’un an indemnes de mortalité post-germinative et

[3] Onciné : du latin *uncinatus* = “terminé par une courte pointe”, en référence à l’écusson réfléchi en crochet à l’extrémité des écailles du cône de *Pinus uncinata*.

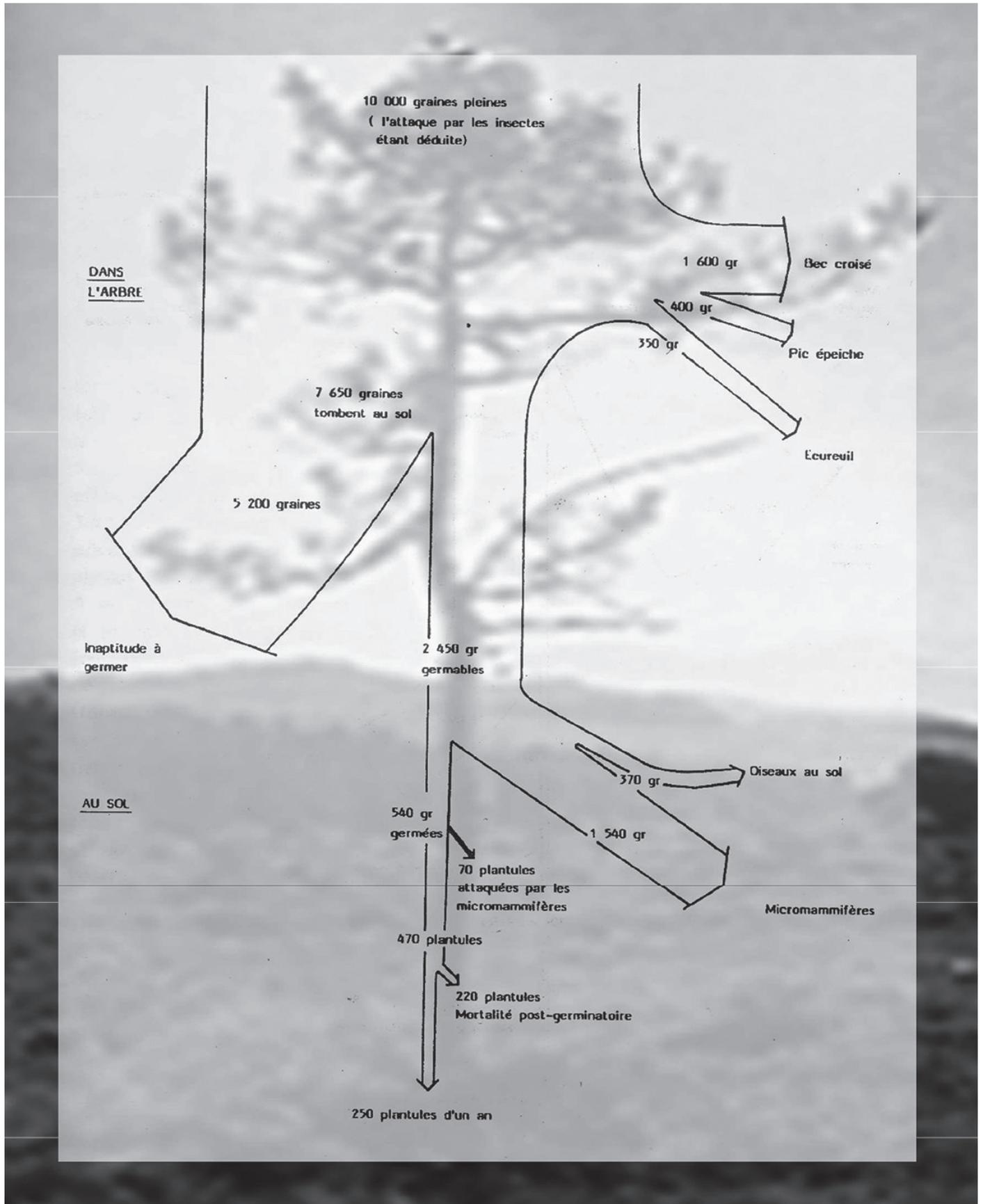


Fig. 1 : Les prélèvements successifs de graines par les oiseaux et les petits mammifères opèrent une réduction drastique du stock initial produit dans la pineraie subalpine (source : LESCOURRET & GÉNARD 1983, modifié).



Photo 4 : À lui seul, le Bec-croisé peut exploiter jusqu'à 40 % des cônes et consommer 1/3 de la production séminale de *Pinus uncinata* à l'étage subalpin des Pyrénées. (sources : LESCOURRET & GÉNARD 1986, MÉNONI & HARLÉ 2013) Cliché J. CANTEGREL

de nouvelles attaques dues aux petits mammifères. Ce bilan régénératif, qui paraît minime dans les forêts cerdanes, se trouve encore réduit en pineraie sauvage d'altitude. En effet les recherches conduites par la même équipe (LESCOURRET & GÉNARD 1986) montrent qu'en pineraie ouverte le total des graines disponibles pour la régénération de *Pinus uncinata* au vallon d'Estibère (Néouvielle) représente moins de 2 % du stock initial produit par les semenciers (CANTEGREL 1986). En effet, le problème crucial de devenir des graines libérées (à partir de la contrainte n° 7 au cours du processus schématisé Fig. 2) se situe d'abord au niveau de la consommation au sol par les petits vertébrés, puis de la germination *in situ* et enfin de la survie des plantules en milieu hostile, puisque l'occurrence moyenne des juvéniles se limite sur le terrain à six ou sept sujets/ha/an (CANTEGREL 1991, inédit).

Au Néouvielle, l'observation du devenir des graines disséminées en pineraie ouverte revêt une importance cardinale. En effet, elle met en évidence le différentiel spatial des prélèvements lié à la structure agrégative du peuplement arboré. Car on sait que la pineraie d'altitude se fragmente en petits boqueteaux épousant les discontinuités géomorphologiques des versants, aussi bien en massif granitique que karstique (CANTEGREL 1986, 2010), ce qui induit une interruption du couvert boisé et une mosaïque de landines⁴ et de pelouses. D'abord, l'Écureuil y exploite des cônes tombés au sol lorsque cette espèce, loin d'une activité strictement arboricole, passe de longues périodes à terre en hiver à la recherche de nourriture ou pour ses déplacements (LESCOURRET & GÉNARD 1984). Ensuite ces auteurs mettent

[4] Landine : lande basse ouverte, typique de l'étage subalpin.



Photo 5 : Cône mature exploité par l'avifaune du massif d'Anie en début d'hiver. Cliché M.F. CANTEGREL

en évidence l'impact considérable du Venturon en fin d'hiver glanant les graines disséminées sur les névés. Enfin les petits rongeurs granivores sont responsables de la disparition d'une grande partie du stock séminal restant disponible après la fonte des neiges. En particulier le Campagnol roussâtre, inféodé aux agrégats de Pin à crochets comme aux plages de Rhododendron, opère les plus gros prélèvements à la lisière des boqueteaux ou landines (Fig. 3). De sorte que les chercheurs observent une hausse du taux de survie des graines avec la distance croissante depuis ces écotones (LESCOURRET & GÉNARD 1984).

En outre les mêmes auteurs soulignent que les petits rongeurs, gros consommateurs de semences forestières, ingèrent également de nombreuses fructifications fongiques. Ils favorisent ainsi à l'issue du transit intestinal la germination et la dissémination des spores de champignons ectomycorhiziens dont on connaît l'importance pour la survie des conifères végétant en milieu minéral oligotrophe. C'est pourquoi le processus génératif de *Pinus uncinata*, sous dépendance extrême du milieu extérieur, intègre en altitude l'action régulatrice de nombreuses boucles rétroactives, les petits mammifères générant aussi, en tant que vecteurs de spores, une rétroaction négative contribuant au renouvellement de la pineraie (Fig. 2).

La ventilation des graines dans le paysage

Selon un constat commun aux peuplements sempervirents d'altitude des montagnes alpines et altiméditerranéennes, *Pinus uncinata* déserte les secteurs longtemps enneigés, les

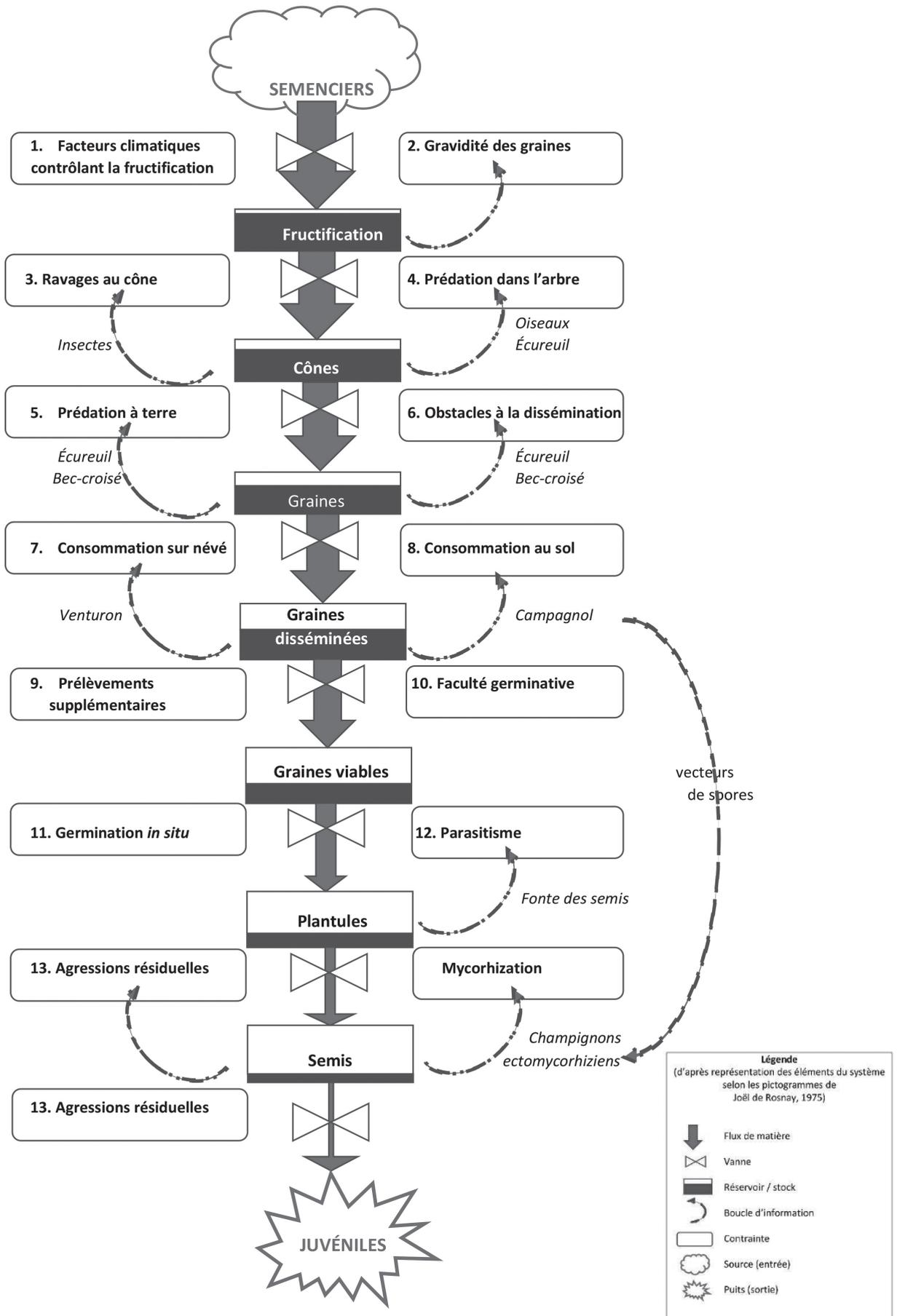


Fig. 2 : Procès régénératif d'un système alticole à *Pinus uncinata* (source : CANTEGREL 1991, inédit).

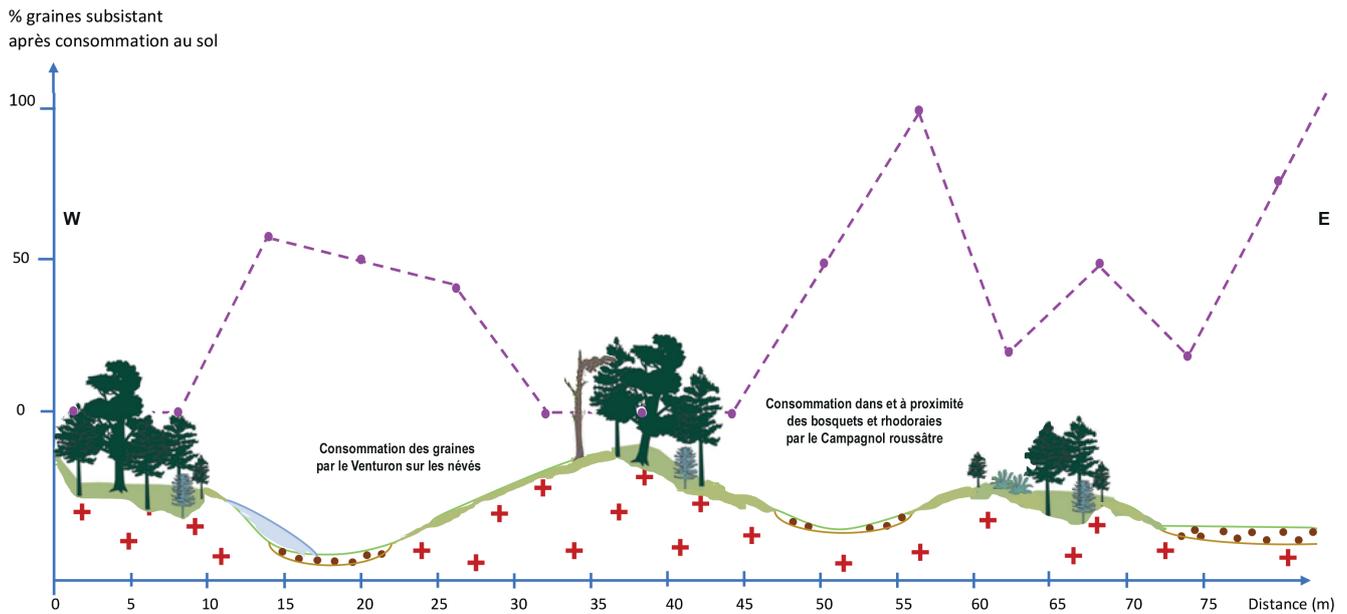


Fig. 3 : Le taux de graines indemnes de consommation au sol croît en fonction de la distance aux lisières des îlots de *Pinus uncinata* et des landines de *Rhododendron* vers 2300 m d'altitude au massif de Néouvielle. (d'après les travaux de LESCOURRET & GÉNARD 1984).



combes, les cirques d'ombrée, pour se « réfugier » sur les croupes, les horsts, les soulanes rocailleuses, où la neige disparaît plus rapidement (CANTEGREL 1986). Le cantonnement du Pin à crochets aux éminences souvent rocheuses émergeant du tapis nival se révèle particulièrement frappant au printemps, quelle que soit la nature du substrat (photo 6).

De telle sorte que l'implantation de notre Pin semble demeurer interdite dans les zones concaves où pourtant les stations sont les plus fertiles. Sans reprendre ici l'ensemble des facteurs explicatifs de ce comportement, la phénologie reproductive de *Pinus uncinata* permet de l'élucider en partie. En effet, contrairement à une opinion largement répandue, le cône n'attend pas le printemps suivant sa maturation pour s'ouvrir, mais dans le cas général il entre en déhiscence dès l'hiver. Si bien que la plupart des graines tombent sur la couverture nivale et non sur le sol proprement dit. Cette précocité s'explique par la maturité effective des graines à l'automne suivant la transformation du cônelet⁵ en cône (photo 5). Il suffit alors d'une période bien ensoleillée avec des conditions de température et de sécheresse atmosphériques favorables pour que s'opère la déhiscence du cône avec libération partielle du stock séminal sur la neige, parfois dès la mi-novembre dans les Pyrénées occidentales (observation personnelle 1979). De son côté également, MICHEL CLOUET note en Pyrénées centrales une déhiscence débutant dès la dernière décade de novembre et, selon les sites et les années, l'ouverture de ¾ des cônes au cours de la 1^{re} décade de décembre (CLOUET & JOACHIM 2008).



Photo 6 : Aspect printanier de la rupisylve karstique de Larra au versant navarrais du massif d'Anie. Noter la localisation de *Pinus uncinata* sur les croupes rocheuses précocement déneigées à l'étage subalpin. (CANTEGREL 2013) Cliché J.A. CHARLES.

[5] Cônelet : inflorescence femelle des Pins lignifiée après pollinisation. Le développement du cônelet et sa transformation en cône s'effectuent après la fécondation qui intervient un an après la pollinisation.



Photo 7 : Dans la pineraie clairière subalpine, la plupart des cônes de Pin à crochets s'ouvrent en hiver. La dispersion des graines s'effectue ainsi sur le tapis de neige, ce qui favorise leur germination à la belle saison.

Dès lors, la destinée des graines dépend de l'état du tapis nival :

- Si la neige est molle, humide, les graines possèdent de bonnes chances de s'enfoncer superficiellement sur place, et par là de minimiser les forts prélèvements des vertébrés granivores.

- Si la couche est dure, gelée, les graines vont glisser dans les pentes enneigées et par déflation éolienne se redistribuer dans le paysage jusqu'à se trouver piégées par une cassure du manteau nival, les rochers affleurants ou la végétation émergente. La plupart du temps, ces pièges à graines se rencontrent sur les zones convexes, là où précisément végètent les semenciers et leur couronne d'arbrisseaux landinicoles. Ou bien à l'inverse les graines peuvent se concentrer dans les dépressions, particulièrement abondantes en milieu karstique. Mais ces sites en creux n'autorisent pas l'installation du Pin à crochets, et les semences retenues là sont alors vouées à la consommation par les granivores ou à une descendance sans avenir...

Quoi qu'il en soit, le fonctionnement d'un système régénératif à *Pinus uncinata* repose largement sur ce mode

hivernal de dissémination des graines. Nos aînés l'avaient très tôt compris, comme en témoigne l'importance des semis sur neige pratiqués dans certains périmètres RTM dès la fin du XIX^e siècle. L'action du froid procurée par le manteau nival (photo 7) permet la vernalisation⁶ séminale et l'humidité des couches successives de neige provoque une certaine stratification⁷ des semences, l'ensemble conditionnant une meilleure levée des semis une fois la neige fondue et les conditions de germination devenues favorables.

La technique du semis sur neige, quelque peu oubliée aujourd'hui, concernait jadis diverses essences forestières, dont le Pin à crochets et le Mélèze d'Europe.

Le pin à crochets : systématiquement réfractaire ?

Au cours des développements précédents on s'est intéressé au cône en tant que producteur de biomasse séminale, elle-même vectrice de génotypes aptes à renouveler les populations naturelles de *Pinus uncinata*, ou à conquérir de nouveaux espaces. Ou bien encore, par l'abondance des semences disséminées, en apparence « gaspillées » dans la nature, la fructification contribue à alimenter un écosystème où les

[6] Vernalisation : traitement par le froid qui accélère la levée de dormance des semences.

[7] Stratification : disposition des semences en lits séparés par un substrat humide permettant de hâter la germination des graines.

petits vertébrés jouent un rôle de premier plan. En effet selon MÉNONI & HARLÉ (2013) « la production conséquente d'une source de nourriture énergétique peut être le support d'une vie animale plus riche que ce à quoi l'on aurait pu s'attendre dans des milieux à faible productivité (saison de végétation très courte, sols souvent très oligotrophes, que ce soient des lapias, des gneiss ou des granites) ».

Mais le cône demeure aussi depuis des siècles l'organe privilégié par de nombreux dendrologues dans les investigations taxonomiques afférant aux conifères.

Le premier à avoir effectué la diagnose botanique de notre Pin est le suisse DE CANDOLLE en 1805 après la découverte du Pin à crochets par le célèbre pyrénéiste LOUIS RAMOND DE CARBONNIÈRES (Fig. 4) à la fin du XVIII^e siècle. Le Genevois nomme logiquement *Pinus uncinata* Ramond ce taxon inédit dont les écailles du cône « forment une espèce de crochet dirigé en arrière » (Fig. 5). Il précise qu'aux Pyrénées on le rencontre en altitude mêlé avec le Pin rouge (= sylvestre), dont il égale la taille, bien plus considérable que celle du Pin mugho. Il rectifie enfin les errements des auteurs anciens : « Probablement une partie des synonymes rapportés jusqu'ici au pin mugho, appartient à cette nouvelle espèce ».

C'est que le pin mugho, décrit pour la première fois par Turra en Vénétie au Monte Baldo quelque 40 ans auparavant, en dépit de liens étroits de parenté avec le Pin à crochets, s'en distingue nettement par son port rampant caractéristique et sa taille n'excédant pas six mètres selon HICKEL (1932a), et surtout par sa frutescence (plusieurs tiges dès la souche) et son cône symétrique. Malgré moult plaidoyers successifs au début du XX^e siècle, initiés autant par des dendrologues reconnus

(tel HICKEL 1932b) que des forestiers patentés (GUINIER & POURTET 1950), en faveur de l'existence d'espèces séparées – certes capables d'échanger des gènes entre elles – bien des auteurs continuent malheureusement encore aujourd'hui à les considérer comme simples sous-espèces de *Pinus mugho* s.l. (CANTEGREL 2017). Selon ces derniers, cette super-espèce subalpine des montagnes européennes présenterait alors deux formes principales ainsi réparties : la forme arborescente dans la portion occidentale, et la forme frutescente à l'est de son aire, la zone commune se caractérisant par de nombreux types intermédiaires.

Mais quid du fameux crochet qui vaut son appellation à *Pinus uncinata* ? Dès 1807, soit deux ans seulement après la publication des *Additions et corrections de la Flore française*, DE CANDOLLE semble douter de sa valeur diagnostique : « arrivés près du sommet de la montagne nous sommes entrés dans un bois de Pins petits et rabougris dont les cônes sont tantôt à écailles oncinées tantôt non-crochues de sorte que je ne sais si le caractère du *Pinus uncinata* de Ramond sera suffisant » (in AMIGO 1984).

La prospection de nombreuses populations de Pin à crochets, aussi bien dans les Pyrénées (figure 6) qu'ailleurs en Europe, confirme la large variabilité de l'écusson ornant l'extrémité des écailles du cône. Et cette inconstance se vérifie non seulement entre provenances, mais surtout à l'intérieur du même peuplement (CANTEGREL 1980). Ainsi la belle pineraie du massif des Encantats, sise dans les Pyrénées centrales au cœur du parc national d'Aigues Tortes, présente-t-elle selon les individus des cônes à crochets hypertrophiés (type *rostrata*) et d'autres à écussons peu proéminents (type *rotundata*). Ce



726 ADDITIONS ET CORRECTIONS.

2055*. Pin à crochets. *Pinus uncinata*.

Pinus uncinata. Ram. Pyr. ined.

Cette espèce est intermédiaire entre le pin rouge et le pin mugho ; elle se distingue du premier par son bois grisâtre et non pas rouge ; par ses feuilles plus droites, plus longues, moins glauques ; par ses cônes bruns et non pas glauques, ovales-oblongs et non coniques ; par ses écailles, dont l'ombilic est placé, non dans le centre, mais à l'extrémité inférieure, et qui, lorsqu'elles se séparent à la maturité, forment une espèce de crochet dirigé en arrière ; enfin par ses graines, dont l'embryon est communément à 7 lobes, tandis que celui du pin rouge est ordinairement à 5. Ce pin diffère du pin mugho par sa grandeur plus considérable, et par la forme de ses écailles. *♫*. Il croît dans les hautes Pyrénées entre 1800 et 2200 mètres, mélangé avec le pin rouge, dont il atteint et dépasse peut-être la grandeur ; ses caractères ont été observés par M. Ramond. Probablement une partie des synonymes rapportés jusqu'ici au pin mugho, appartient à cette nouvelle espèce.

Ci-contre : Fig. 4 : LOUIS RAMOND DE CARBONNIÈRE (1755- 1827), précurseur du pyrénéisme et « inventeur » du Pin à crochets
© société RAMOND à Bagnères-de-Bigorre.

Ci-dessus : Fig. 5 : La diagnose du Pin à crochets dans les Additions et corrections de la flore de Lamarck et De Candolle, en 1805
© collection Conservatoire botanique des Pyrénées.

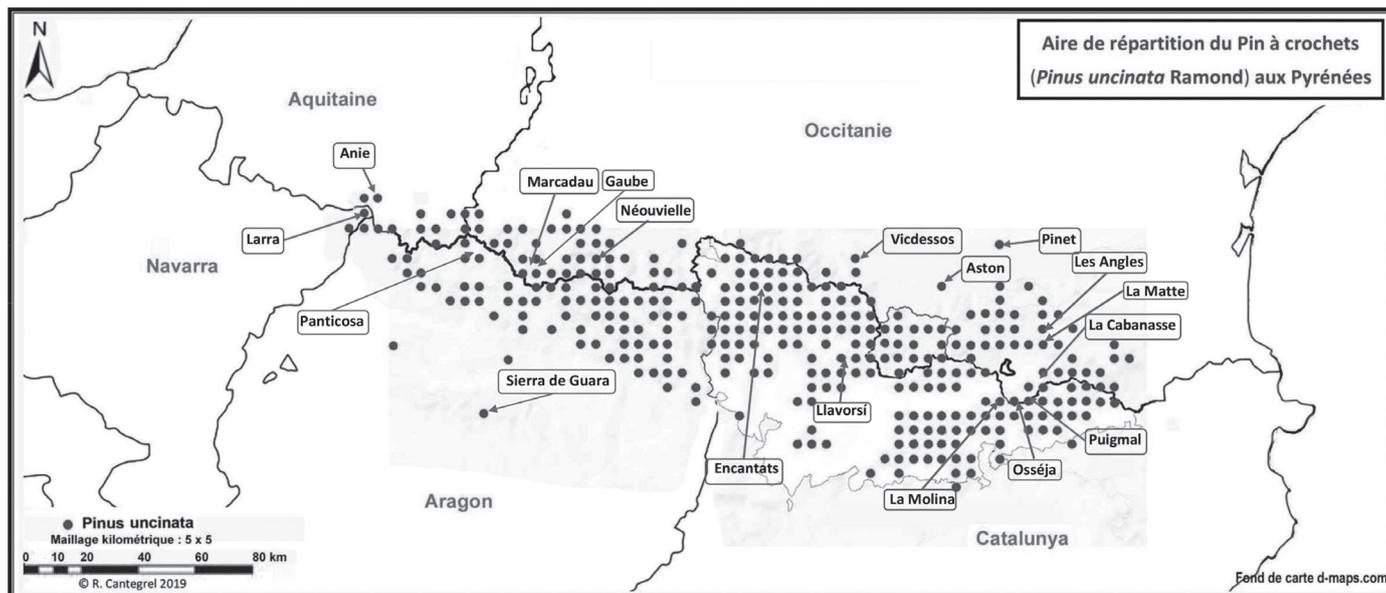


Fig. 6 : Localisation des populations de *Pinus uncinata* dans les principaux massifs prospectés aux Pyrénées.

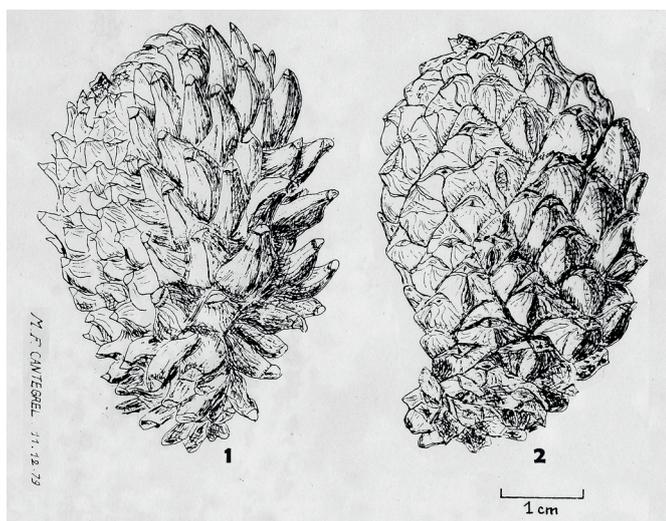


Fig. 7 : Variation extrême de l'habitus du cône chez *Pinus uncinata* aux Encantats : types *rostrata* (1) et *rotundata* (2) (source : CANTEGREL 1980) Dessin M.F. CANTEGREL.



Photo 8 : Le port frutescent érigé du Pin mugho en site xérique au sommet de l'Agnelino (Alpes préligures) à 2201 m d'altitude. Avec, au premier plan, les capitules jaunes de *Hieracium lanatum* (= *H. tomentosum*) Cliché M.F. CANTEGREL.

constat de forte intravariation⁸ (figure 7) décourage parfois certains auteurs de toute approche biométrique des attributs du cône (par exemple SANDOZ 1987).

D'autres en revanche semblent, eux, ne pas hésiter à distinguer chez *Pinus uncinata* nombre de variantes sur la base des caractéristiques du cône. HARTIG va ainsi jusqu'à décrire 62 variétés de Pin à crochets (in HICKEL 1932b) ! Pour notre part depuis l'origine nous nous rangeons à l'avis exprimé par HENRI GAUSSEN : « Les apophyses⁹ sont toujours en partie proéminentes. Leur forme, très variable, oscille entre un type « *rostrata* » où elles sont très saillantes et un type « *rotundata* » où elles le sont peu. » (GAUSSEN 1923).

Quelles affinités avec le Pin mugho ?

À l'opposé le Pin mugho *Pinus mughus*, aux cônes symétriques et aux écussons réputés très peu saillants voire pratiquement plats, réserve de belles surprises à y regarder de près. Ainsi le Pin de montagne d'Agnelino peuplant le bassin de la Haute Roya dans les Alpes préligures présente-t-il les caractéristiques suivantes relevées à l'été 2018 :

- Conifère à port frutescent plutôt érigé que prostré (photo 8) formant une brousse de 1 à 3 m de hauteur, très polymorphe, certains sujets présentant des aiguilles de couleur glauque (type Pin sylvestre, à l'adret du Mont Chajol), la

[8] Intravariation : variation de la mesure d'un caractère quantitatif au sein d'un ensemble biologique (ici un même peuplement ou une même population).

[9] Apophyse : synonyme ici d'écusson, partie terminale de l'écaille du cône.



Photo 9 : À en juger par l'habitus des cônes aux monts Agnelino-Chajol, on jurerait qu'il s'agit de Pins à crochets ! Ils appartiennent pourtant bien au Pin mugo. Cliché M.F. CANTEGREL.

majorité cependant arborant des aiguilles vert foncé, comme celles du Pin à crochets.

- Cône plus proche généralement du type *uncinata* que du type *mughus* : ovoïde à oblong, asymétrique, aux écailles pourvues de pyramides plus ou moins recourbées en crochets peu mucronés (photo 9).
- La grosseur du cône est également remarquable, avec une longueur moyenne de $4,85 \pm 0,15$ cm, ce qui paraît représenter un record pour le Pin mugo des Alpes et des Balkans !
- Enfin le nombre de cônes par verticille, qui peut atteindre 5 (voire 6) caractérise plutôt le type mugo.

À observer de près les pourtours de la chaîne des monts Chajol, Ourne et Agnelino dominant le vallon de Costerino, on remarque la présence de *Pinus sylvestris* et de *P. uncinata* dans les ravins ou versants d'alentour. Mais l'origine allochtone desdits conifères n'est peut-être pas à exclure vu les boisements artificiels effectués localement avec ces essences jusqu'à la fin du XX^e siècle par le service RTM.

En conséquence, sans remettre en cause la présence du Pin mugo sur ce site de la haute vallée de la Roya, on a manifestement affaire à un Pin de montagne possédant à la fois des caractéristiques de *Pinus mughus* et d'autres se rapportant plutôt à *Pinus uncinata*. Plus précisément, comment chez *Pinus mughus* du Mont Agnelino expliquer la convergence de la forme du cône avec celle de *Pinus uncinata* ? On sait que les deux conifères appartiennent au même complexe d'espèces et l'élucidation de la colonisation postglaciaire de ce territoire en limite chorologique du Mugo au sein des aires du Pin à crochets et du Sylvestre pourrait apporter des éléments de réponse. Ou plus simplement pourquoi ne pas invoquer un

transfert de gènes de *Pinus uncinata* ou de *P. sylvestris* chez *P. mughus* sur des sites où se produit l'introgression¹⁰ via les flux de pollens ?

Toujours est-il que le "Pin mugo à crochets" du Mont Agnelino ne laisse pas de surprendre le dendrologue...

Biométrie du cône de *Pinus uncinata*

On sait de longue date que *Pinus uncinata* est la seule espèce du complexe des Pins de montagne naturellement présente dans la chaîne pyrénéenne, et qu'elle se distingue clairement de *Pinus sylvestris*, même si parfois la détermination morphologique de certains individus reste difficile. En ce qui concerne la série hybride *Pinus uncinata* x *Pinus sylvestris*, nommée Pin de Bouget aux Pyrénées, on parvient maintenant à la discriminer sur la base de marqueurs génétiques, notamment de microsatellites présentant des allèles spécifiques (BODIN 2002, CANTEGREL 2013).

Lorsqu'on examine l'habitus du cône, on observe que la forte variabilité de la saillie de l'apophyse des écailles au sein d'une même population interdit l'utilisation de ce caractère dans une optique biosystématique¹¹. En revanche la grosseur du cône constitue un critère fiable permettant chez le genre *Pinus* la distinction de populations au sein d'une même espèce (CANTEGREL 1983). Dans cette perspective on regroupe au tableau 1 la plupart des caractéristiques dendrologiques relatives à *Pinus uncinata* s.l. de divers sites répartis dans son aire naturelle.

L'expression de la grosseur du cône se réduit ici à la mesure de sa longueur, elle-même corrélée positivement à ses autres critères biométriques, mais beaucoup plus stable que son diamètre, sensible pour sa part aux variations d'hygrométrie (CANTEGREL 1980).

Caractérisé par la grosseur de ses cônes, réfléchis sur le rameau, et à la saillie bien développée de leurs écussons, le Pin à crochets alticole des Pyrénées se démarque nettement de celui des Alpes centrales et orientales où ces caractères se révèlent moins affirmés (photos 10).

Surtout dans les populations des confins orientaux où *Pinus uncinata* devient montagnard, abandonnant à *Pinus mughus* la colonisation des hauts versants subalpins jusqu'à la timberline¹². Là-bas, les cônes présentent des affinités avec l'un et l'autre de ces deux taxons qui d'ailleurs, appartenant au même complexe spécifique, sont d'autant plus capables de s'hybrider. Les strobiles¹³ du Pin à crochets y deviennent moins asymétriques, leurs dimensions plus modestes, les apophyses demeurent arrondies et peu saillantes, et leur insertion tend à s'effectuer en verticilles perpendiculaires au rameau (tableau 1).

[10] Introgression ou hybridation introgressive : incorporation de gènes d'une espèce dans le génome d'une autre espèce proche par hybridation interspécifique accompagnée de croisements en retour.

[11] Biosystématique : au niveau d'une espèce, discipline visant à classer ses divers ensembles de populations sur la base d'investigations biologiques, e.g. des caractères biométriques.

[12] Timberline : limite supérieure du bois ou de la végétation arborée grégaire, i.e. des arbres de l'espèce considérée groupés en petits îlots.

[13] Strobile : utilisé ici comme synonyme de macrostrobile (= cône), fructification des conifères à maturité.

Caractéristiques morphologiques de *Pinus uncinata* s.l. dans le contexte des montagnes européennes.

LOCALISATION			COORDONNÉES			MORPHOLOGIE DES PINS DE MONTAGNE						
Site	Massif	Milieu	latitude	longitude	altitude a.s.l	Port (hauteur)	forme	nombre / verticille	insertion rameau	persist. (ans)	longueur moyenne (cm)	apophyse
Anie	Pyrénées occidentales	Subalpin karstique	42°57' N	0°45' W	1 600 – 2 000 m	arborescent	asymétrique	1 à 3	⊥ à <	2	4.29 ± 0.08	crochets mucronés
Marcadau	Pyrénées occidentales	Subalpin granitique	42°50' N	0°10' W	1 900 m	arborescent	asymétrique	<i>Pin de Bouge</i> selon Tanasescu (1939)			4.50	crochets mucronés
Néouvielle	Pyrénées bigourdanes	Subalpin granitique	42°48' N	0°06' E	1 800 – 2 400 m	arborescent	asymétrique	1 à 3	<	2	4.73 ± 0.09	crochets mucronés
Encantats	Pyrénées centrales	Subalpin granitique	42°34' N	1°01' E	1 800 – 2 000 m	arborescent	asymétrique	1 à 3	<	2	4.98 ± 0.08	crochets mucronés
Pinet	Pyrénées audoises	tourbière	42°52' N	1°58' E	880 m	arborescent	très asymétrique		<		4.01 ± 0.06	pyramides peu saillantes
Puigmal	Pyrénées orientales	Subalpin schisteux	42°23' N	2°07' E	1 700 – 2 000 m	arborescent (20 m)	très asymétrique				5.08 ± 0.04	crochets très développés
La Barthe	Massif Central	tourbière	45°29' N	2°49' E	1 200 m	arborescent	asymétrique	biométrie Tanasescu (1939)			4.19	crochets peu saillants
Ventoux	Préalpes méridionales	Subalpin karstique	44°10' N	5°17' E	1 400 – 1 800 m	arborescent	asymétrique				4.52	crochets bien développés
Crêt de la Neige	Jura	Subalpin karstique	46°17' N	5°57' E	1 500 – 1 720 m	arborescent (12 m)	asymétrique	1 à 3	⊥ à <	2	4.16* ± 0.18	crochets mucronés, arrondis
Frasne	Jura	tourbière	46°50' N	6°10' E	835 m	arborescent (12 m)	asymétrique				3.44	= en crochets
Briançon	Alpes occidentales	Subalpin sur terr. sédimentaires	44°54' N	6°38' E	1 350 – 1 700 m	arborescent	asymétrique	biométrie Tanasescu (1939)			4.51	crochets très développés
Haute Maurienne	Alpes occidentales	Subalpin sur sols calcaires	45°12' N	6°40' E	1 550 m	arborescent	asymétrique				4.40	crochets peu saillants
Bois des Lattes	Franches Montagnes	tourbière	47°00' N	6°44' E	1 000 m	arborescent (12 m)	asymétrique	1 à 3	<	2	3.51 ± 0.10	crochets et pyramides
Chaberton	Alpes occidentales	Subalpin dolomitique	44°56' N	6°45' E	1 880 – 2 100 m	arborescent (12 à 14 m)	asymétrique	1 à 3 (4)	< (L)	1	4.38 ± 0.06	crochets pyramidal ou arrondis
Le Beillard	Vosges	tourbière	48°05' N	6°48' E	610 m	arborescent (14 m)	peu asymétrique	1 ou 2	<	2	3.74 ± 0.15	crochets mucronés
Upega / Lagarè	Alpes ligures	Altimontain, calcaires lapiazés	44°08' N	7°43' E	1 750 m	arborescent (6 à 8 m)	asymétrique	1 à 3	< (L)	1 (2)	4.39 ± 0.11	crochets ± arrondis, peu mucronés
Monte Nero / Ragola	Apennin ligure	formations ophiolitiques	44°35' N	9°32' E	1 700 m	arborescent (2 à 6 m)	asymétrique	1 à 3 (5)	<	1	4.77 ± 0.11	crochets arrondis, peu mucronés
Maloja	Grisons	roches cristallines, cristallophylliennes	46°24' N	9°41' E	1 800 – 1 900 m	arborescent (12 à 14 m)	asymétrique	1 à 3	⊥ à <	1 (2)	4.03 ± 0.09	arrondis peu saillantes
Wolfgang	Grisons	colluvions de versant, Serpentinite	46°50' N	9°51' E	1 600 – 1 800 m	arborescent (15 à 20 m)	asymétrique	1 ou 2	⊥ à <	3	3.63 ± 0.08	arrondies peu saillantes
Plansee	Alpes d'Ammergau	colluvions de bas de pente	47°28' N	10°48' E	980 – 1 100 m	arborescent	asymétrique	<i>Pinus rotundata</i> selon Businský (2006)			3.16* ± 0.27	arrondies peu saillantes
Isar	Karwendel	couloirs, rives de talweg	47°23' N	11°20' E	1 000 – 1 200 m	prostré et érigé	asymétrique	1 ou 2	⊥	2	3.48* ± 0.41	arrondies peu saillantes
Wimbachtal	Watzmann	Mont. et Subalpin calcaires et dolomites	47°32' N	12°53' E	950 – 1 750 m	arbor. ou frutescent	sub-symétrique	1 ou 2	⊥	1	3.55* ± 0.23	peu saillantes, mucronées

- Légende :
- Populations subalpines et altimontaines (Pyrénées, Alpes occidentales et centrorientales)
 - Populations montagnardes (Préalpes orientales)
 - Populations de tourbière (Pyrénées, Massif Central, Jura, Vosges)
 - <, ⊥ Insertion du cône sur le rameau (< : réfléchi, ⊥ : perpendiculaire)

Nota :

- Aux Pyrénées, la provenance Puigmal regroupe plusieurs sites de récolte en forêts cerdanes de Saint Pierre, Planès, Eyne et Barrès, et se singularise par la mesure de cônes autrefois traités à la sécherie de La Cabanasse (Tanasescu 1939).
- La moyenne de longueur des cônes est indiquée suivie de son écart-type. Concernant la grosseur des cônes provenant du massif de Puigmal, on a pu calculer l'écart-type de leur valeur moyenne d'après la courbe de fréquence des longueurs donnée par Tanasescu (1939), *in* Cantegrel (1983).
- Les moyennes marquées d'un astérisque ne sont statistiquement que peu robustes à cause d'un échantillonnage trop sommaire.
- Le classement longitudinal des sites échantillonnés s'effectue d'ouest en est.



Photo 10 a. Anie (Pyrénées)



Photo 10 b. Gaube (Pyrénées)



Photo 10 c. Crêt de la Neige (Jura)



Photo 10 d. Monte Nero (Apennin ligure)



Photo 10 e. Lagarè (Alpes ligures)



Photo 10 f. Wimbachtal (Préalpes de Berchtesgaden)

Éventail des principaux aspects du cône chez *Pinus uncinata* s.l. :

- Crochets saillants a, b (Pyrénées, Alpes W) • Crochets arrondis c, d, e (Jura, Alpes et Apennin ligures) • Apophyses bombées, cône subsymétrique f (Préalpes orientales).

NB : la couleur des cônes varie considérablement selon leur maturité. Afin d'établir des comparaisons fiables, il conviendrait d'examiner l'ensemble des cônes en fin d'automne. Crédit photographique : M.F. CANTEGREL.

Une constante parmi les peuplements des tourbières : ils arborent eux aussi des cônes de faibles dimensions, et présentent également des crochets peu développés.

Concernant les cônes du Pin à crochets couvrant les versants montagnards et subalpins, on remarque une grande similitude de leur forme : ovoïdes-coniques à oblongs, le plus couramment asymétriques. Seul chez *Pinus uncinata* peuplant les Préalpes calcaires en limite chorologique orientale, le cône, tout en conservant la même silhouette, se différencie de ses homologues occidentaux par une insertion orthogonale (Photo 10 f), une asymétrie moins marquée et par des apophyses peu développées. Le caractère singulier de ses fructifications, joint à la faible taille du conifère adulte (10-15 m) et à sa prédilection pour les habitats montagnards, conduisent le dendrologue ROMAN BUSINSKÝ (2008) à le considérer comme une variété archaïque de Pin de montagne nommée *Pinus uncinata* var. *ancestralis* (in CANTEGREL 2017).

La figure 8 illustre en synthèse, grâce au classement longitudinal des populations réparties tout au long de l'aire du Pin à crochets, l'agencement de la grosseur moyenne du cône selon les massifs montagneux explorés.

La distribution géographique de la grosseur du cône s'effectue grosso modo suivant un arc parabolique depuis la population extrême-occidentale d'Anie jusqu'au site de Wimbachtal dans les Préalpes orientales. Le maximum¹⁴ est atteint dans les Pyrénées catalanes (moyenne # cinq cm), et les Alpes occidentales connaissent une longueur moyenne comprise entre les bornes dimensionnelles des fructifications pyrénéennes (quatre à cinq cm). À l'inverse dans les Alpes centrales, et davantage encore orientales où le Pin à crochets se cantonne préférentiellement à l'étage montagnard, on rencontre les cônes les plus réduits, avec une taille comparable à celle des populations de tourbières (trois à quatre cm). Les Vosges et le Jura, riches en pineraies tourbeuses, jouissent en effet d'une réduction du format des cônes par rapport aux montagnes équimériennes mais d'altitude supérieure (Alpes occidentales et méridionales).

À noter dans ce contexte la bonne taille des cônes de l'unique population isolée dans l'Apennin ligure (Monte Nero) qui, avec des dimensions semblables à celles des populations pyrénéennes, occupe une place à part dans l'aire du Pin à crochets.

[14] Longueur du cône : la moyenne de 51 mm donnée par K. MARCYSIAK (2004) comme caractéristique du Pin à crochets pyrénéen peut s'expliquer par son échantillonnage provenant exclusivement de la moitié orientale des Pyrénées (de Benasque au col de Jau).

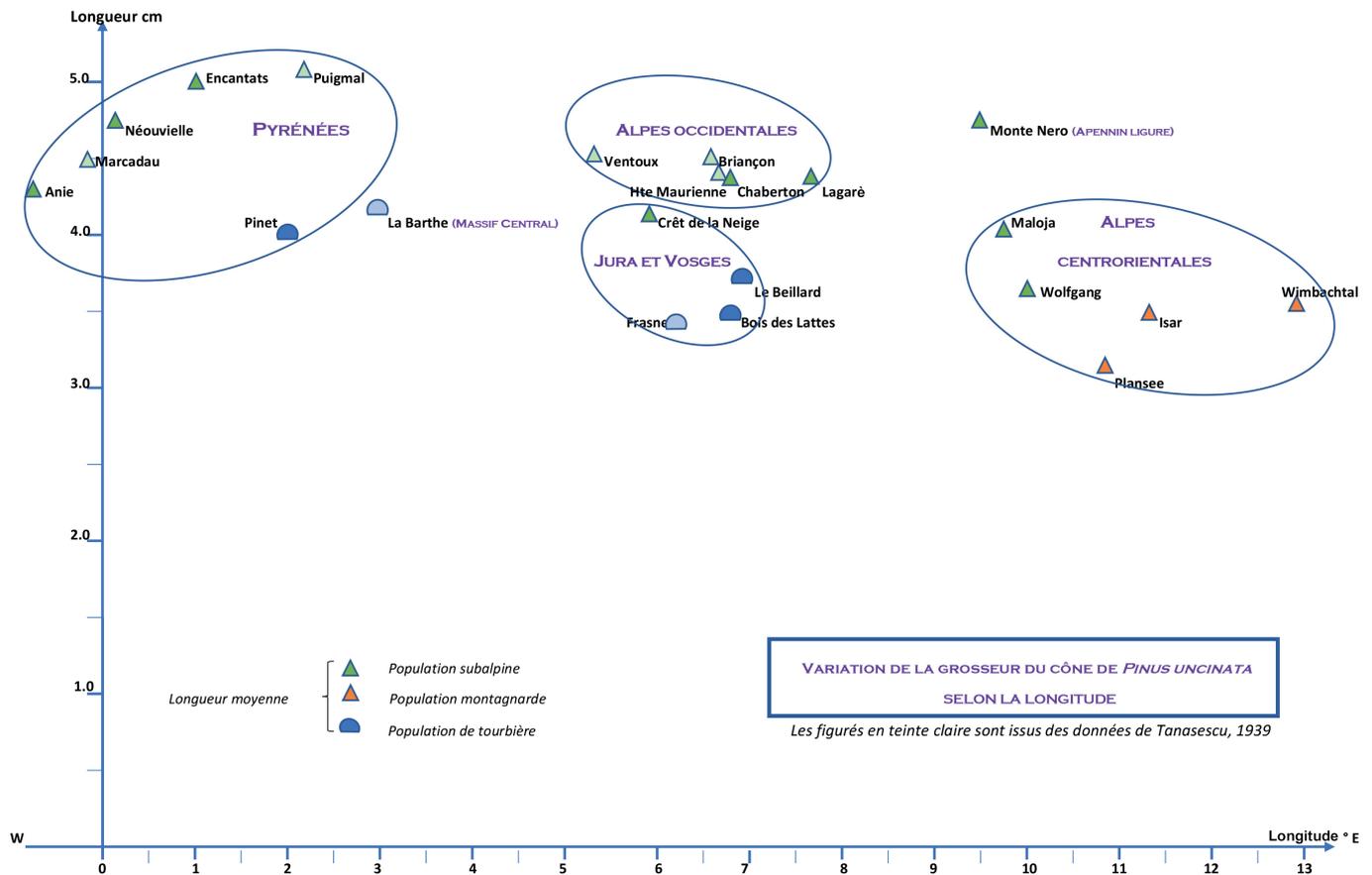


Fig. 8 : La grosseur du cône atteint son maximum dans les Pyrénées catalanes pour ensuite décroître dans les massifs montagneux plus orientaux.

En ce qui concerne la chaîne des Pyrénées, *Pinus uncinata* semble suivre une variation clinale¹⁵ de la grosseur de ses cônes selon un gradient positif ouest-est, la tourbière du Pinet mise à part (CANTEGREL 1983).

On remarque par ailleurs sur la figure 8 la proximité apparaissant entre la tourbière de La Barthe (Massif Central) et celle du Pinet (Pyrénées), toutes deux peuplées de pins à cônes longs de quatre cm environ. On peut se demander pour quelles raisons les peuplements de tourbières, pourtant tous ici rattachés à l'espèce *Pinus uncinata*, ou à *P. rotundata* – binôme considéré comme synonyme (BUSINSKÝ & KIRSCHNER 2006) – portent des cônes plus petits que les populations subalpines des mêmes montagnes. Sans prétendre généraliser les analyses faites dans les Pyrénées, l'exemple de la tourbière du Pinet permet d'apporter des éléments de réponse liés à la migration postglaciaire du Pin à crochets.

Le Pin sauvage de la tourbière du Pinet, un Pin à crochets tardiglaciaire relictuel ?

Au Pays de Sault, célèbre pour ses magnifiques sapinières, subsiste à 880 mètres d'altitude la belle tourbière du Pinet (photo 11) couvrant 35 ha sur le plateau calcaire. En ce site singulier CHARLES FLAHAUT « découvre » au début des années



Photo 11 : La tourbière de Pinet, à Linaigrette et Pin à crochets, au début du XX^e siècle, en limite de la sapinière de Bélesta (source CNRS : photo n° 390, BD GAUSSEN 1925).

1920 le Pin à crochets à l'altitude la plus basse de son aire pyrénéenne actuelle (BODIN 2002). Et dès cette époque HENRI GAUSSEN considère qu'il s'agit bien là d'une « survivance glaciaire ». Pourtant à partir des années 1990, certains auteurs révisent cette position communément admise, au prétexte d'anomalies constatées dans la répartition des pollens sur le profil de la tourbe, et en déduisent que le Pin à crochets y est d'introduction récente, probablement datant du XIX^e siècle.

[15] Variation clinale : variation progressive et continue de caractères adaptatifs d'une espèce selon un gradient écologique.

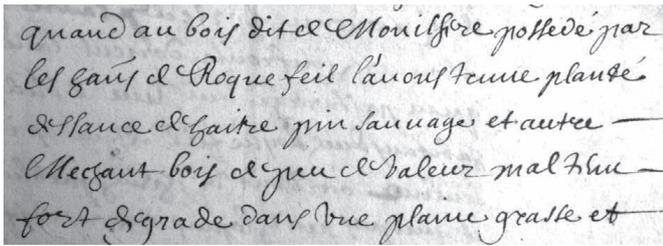


Fig. 9 : Extrait du procès-verbal établi à l'automne 1668 par FRANÇOIS REY, arpenteur dépêché en pays de Sault par LOUIS DE FROIDOUR, alors commissaire pour la réformation des Eaux & Forêts à la grande maîtrise de Toulouse. (source : Archives départementales de la Haute-Garonne, in BARTOLI 2011).

Heureusement, BARTOLI ET AL. (2011) rappellent à la suite de FRUHAUF (1980), archives à l'appui, que l'arpenteur FRANÇOIS REY, à l'occasion d'une visite de la forêt de Roquefeuil en 1668, décrit le bois dit de Mouillière alors déjà composé au XVII^e siècle « d'essence de hêtre, pin sauvage et autre méchant bois de peu de valeur... » (figure 9).

Et le Pin sauvage du Pinet relève sans ambiguïté de l'espèce *Pinus uncinata*, confirmant le diagnostic de nos aînés. En effet l'étude de génotypage conduite par l'INRA au début des années 2000, malgré l'observation *in situ* de rares caractères morphologiques évoquant chez certains sujets une probable hybridation avec *Pinus sylvestris*, démontre à l'aide de marqueurs discriminant les deux espèces qu'on a bien affaire à *Pinus uncinata* (BODIN 2002). On détecte seulement sur le site deux hybrides et trois pins sylvestres pour l'ensemble de la population échantillonnée. Pour autant le risque de pollution génétique demeure bien réel aux dépens du Pin à crochets relictuel de la tourbière.

Le dendrogramme construit à partir du calcul des distances génétiques de NEI (1975) illustre l'homogénéité génétique de la population du Pinet et sa proximité avec le peuplement des Angles en Capcir (figure 10).

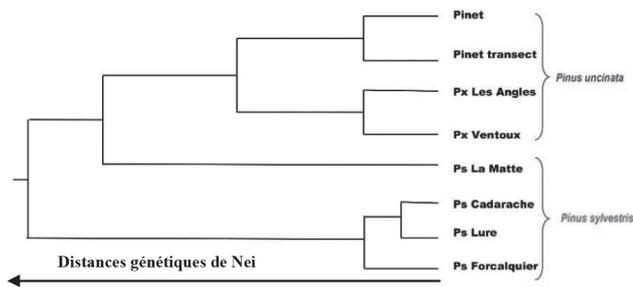


Fig. 10 : Distances génétiques entre diverses provenances de Pin à crochets et de Pin sylvestre : noter la proximité de la population du Pinet avec celles des Pyrénées orientales et du Ventoux. (source : BODIN 2002, modifié) Px = Pin à crochets Ps = Pin sylvestre.

Ce dernier, étonnamment, se situe génotypiquement très proche des provenances du Ventoux, pourtant géographiquement fort éloignées. Ces résultats de première importance se trouvent plus tard confirmés par l'analyse du regroupement géographique des profils haplotypiques¹⁶

des Pins de montagne européens (HEUERTZ & AL. 2010) dont on reproduit ici un extrait (figure 11). La coïncidence génotypique qui se manifeste ainsi entre les provenances Ventoux avec celles de la zone axiale des Pyrénées peut s'expliquer par les transferts de gènes d'origine anthropiques. BARTOLI & MÜSCH (2003) montrent en effet que les graines de Pin à crochets récoltées à la sècherie de la Cabanasse, dans les Pyrénées orientales, au cœur des zones d'approvisionnement de la Cerdagne, du Capcir et du Haut Conflent, alimentaient massivement, dès la fin du XIX^e siècle, les grands chantiers de boisement RTM dans les massifs français, dont le Ventoux.

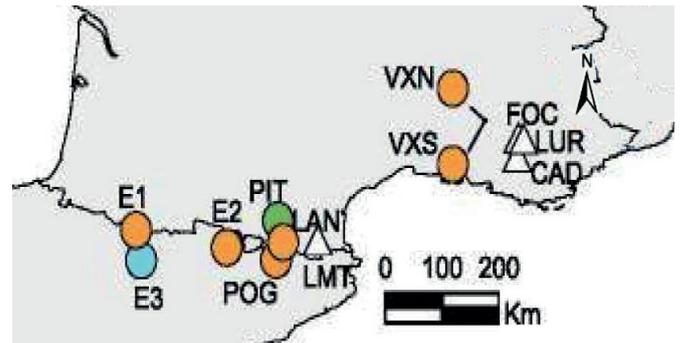


Fig. 11 : Les profils haplotypiques différencient les populations marginales de *Pinus uncinata* par rapport à celles de la haute chaîne pyrénéenne. Noter la similarité génotypique des provenances Ventoux avec celles des Pyrénées. (source : HEUERTZ ET AL. 2009, modifié). Provenances de *Pinus uncinata* : VXN = Ventoux nord POG = La Molina VXS = Ventoux sud E1 = Panticosa LAN = Les Angles E2 = Llavorsí PIT = Pinet E3 = Sierra de Guara. Provenances de *Pinus sylvestris* : LMT = La Matte FOC = Forcalquier CAD = Cadarache LUR = Lure

En revanche la pineraie relictuelle du Pinet, évoluant sur le même site tourbeux depuis des millénaires et ne bénéficiant que d'apports polliniques lointains vu son éloignement géographique des pineraies oncinées pyrénéennes, se distancie génétiquement du Ventoux comme en témoignent le dendrogramme correspondant et son profil haplotypique singulier (figures 10 et 11).

Le modèle génotypique 'Pinet' pourrait de la sorte expliquer pourquoi *Pinus uncinata* peuplant les tourbières montagnardes, au moins dans les reliefs d'Europe occidentale, présente des cônes au morphotype sensiblement distinct de celui de ses homologues subalpins.

En définitive les fructifications de *Pinus uncinata* jouent un rôle considérable, outre celui d'assurer le renouvellement de ses peuplements, dans les processus de migration, perpétuation et évolution de l'espèce et des systèmes arborés d'altitude. En vertu de ses caractères diagnostiques, l'examen du cône autorise de surcroît la détection de singularités intraspécifiques et conserve donc un certain intérêt taxonomique.

Couplé aux méthodes de la génétique des marqueurs moléculaires qui se développe intensément aujourd'hui, le cône du Pin à crochets constitue un attribut de premier choix pour les investigations biosystématiques. Il permet

[16] Haplotype : génotype haploïde, ici des marqueurs microsatellites des chloroplastes.

en particulier d'affiner les études biogéographiques et chorologiques. Malgré la forte amplitude de variation ouest-est qu'accuse la grosseur du cône aux Pyrénées, son habitus affiche une certaine stabilité entre populations au vu des observations relevées dans les autres massifs européens. En conséquence, ces résultats confortent la théorie, avancée par la dendrologue polonaise MARCYSIAK (2004), d'un même refuge pléistocène à l'origine des diverses populations pyrénéennes de *Pinus uncinata*.

L'ensemble de ces données conduit à considérer les Pyrénées Orientales comme le principal centre de dispersion de *Pinus uncinata* après le retrait des glaciers quaternaires. La structuration génétique subséquente, ici mise en évidence par la stratification des divers profils haplotypiques suivant les reliefs pyrénéens, illustre également le risque que font courir les transferts génétiques lointains. Or cette pratique, massive en montagne jusqu'au début du XX^e siècle, redevient en vogue chez certains de nos contemporains sous la pression des changements climatiques. Le danger provoqué par de telles migrations d'origine anthropique se manifeste non seulement par le bruit introduit dans l'interprétation des études phylogéographiques¹⁷, mais également au niveau du potentiel d'érosion génétique, irrémédiablement mobilisé dès la maturité sexuelle des conifères introduits.

RÉFÉRENCES

- AMIGO, J.J. 1984. – *Le journal de voyage botanique de A.P. De Candolle dans les Pyrénées Catalanes (1807)*. Prades, Terra Nostra, 51 : 96 pp.
- BARTOLI, M. & B. DÉMESURE-MÜSCH. 2003. – Plus d'un siècle d'intervention humaine dans les flux des gènes des Pins à crochets et Sapins français. *Revue forestière française*, LV, 6 : 543–556.
- BARTOLI, M. 2011. – *Louis de Froidour (1626 ?- 1685). Notre héritage forestier*. ONF, collection dossiers forestiers, 23, 220 pp.
- BARTOLI, M., J. BODIN, B. FADY. 2011. – Nouvelles données sur la taxonomie des pins de la tourbière du Pinet (Aude). *Actes del IX colloqui internacional de botànica pirenaico-cantabrica*, CENMA : 55–60.
- BODIN, J. 2002. – *Les Pins de la Tourbière du Pinet ; des Hybrides datant de la dernière glaciation, ou des Pins à Crochets plantés par l'Homme au siècle dernier ?* MST Chimie et Biologie Végétales, Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes, INRA Avignon, 34 pp. + ann.
- BUSINSKÝ, R., & J. KIRSCHNER. 2006. – Nomenclatural notes on the *Pinus mugo* complex in Central Europe. *Phyton* (Horn, Austria), *Annales Rei Botanicae*, 46, 1 : 129–139.
- BUSINSKÝ, R., 2008. – *The genus Pinus L., Pines: contribution to knowledge. A monograph with cone drawings of all species of the world by LUDMILA BUSINSKÁ*. Průhonice, Acta Pruhoniana, 88, 127 pp.
- CANTEGREL, R. 1980. – *Étude biosystématique de deux populations pyrénéennes de pin à crochets (Pinus uncinata Ramond) : Anie et Néouvielle*. Mémoire ENITEF - UPPA, 62 pp.
- CANTEGREL, R. 1983. – Le Pin à crochets pyrénéen : biologie, biochimie, sylviculture. In *Biocénoses d'altitude (1) : La forêt subalpine (Pyrénées)*. *Act. biol. mont.* 2–3 : 87–330.
- CANTEGREL, R. 1986. – Seuils écologiques et organisation biologique des pineraies alticoles de *Pinus uncinata* Ram. : nouvelles perspectives en Néouvielle (Pyrénées occidentales). *Bulletin de la société botanique de France. Actualités Botaniques*, 133, sup. 1 : 193–208.
- CANTEGREL, R. 1987. – Productivité ligneuse et organisation des marges forestières à *Pinus uncinata* Ram. en Pyrénées occidentales. *Pirineos*, 130 : 3–27.
- CANTEGREL, R. 1989. – La régénération du Pin à crochets à sa limite occidentale : première approche cartographique (Massif d'Anie ; Pyrénées). In *Biocénoses d'altitude (3) : La forêt subalpine (Pyrénées)*. *Acta biologica montana*, 9 : 169–178.
- CANTEGREL, R. 1991. – *Comment décrypter le message régénératif d'un système d'altitude à Pinus uncinata ?* Document inédit CBEA, Université de Pau & Pays de l'Adour, 12 pp.
- CANTEGREL, R. 2010. – La rupisylve karstique du massif d'Anie : un peuplement original de Pin à crochets dans les Pyrénées occidentales, in *Le karst, indicateur performant des environnements passés et actuels. Journées de l'Association française de Karstologie, Actes du colloque Arette - La Pierre-St Martin, 6-9 septembre 2007, Karstologia Mémoires n° 17* : 140-145.
- CANTEGREL, R. 2013. – Les ressources génétiques forestières du Pin à crochets pyrénéen. In *Évaluation patrimoniale des populations autochtones de Pin à crochets (Pinus uncinata Ramond) aux Pyrénées*. ONF, collection dossiers forestiers, 25 : 53–78.
- CANTEGREL, R. 2017. – Les Pins de montagne (*Pinus uncinata* Ram., *P. mugus* Scop., et consorts) du Jura aux Préalpes orientales en passant par la Lorraine et la Bohême. *Revue forestière française*, LXIX, 6 : 587–632.
- CLOUET, M. & J. JOACHIM. 2008. – Sélection des cônes de Pins à crochets *Pinus uncinata* par les becs-croisés des Sapins *Loxia curvirostra*. *Alauda*, 76, 3 : 223–230.
- DAVASSE, B. & D. GALOP. 1989. – Le charbon de bois et le pollen : éléments pour une approche de l'évolution historique du paysage forestier des Pyrénées ariégeoises. In *Biocénoses d'altitude (3) : La forêt subalpine (Pyrénées)*. *Acta biologica montana*, 9 : 333–340.
- DE CANDOLLE, A.P. 1999. – *Voyage de Tarbes 1807. Première grande traversée des Pyrénées. Un voyage dans le Midi de la France*. 1^{re} éd., Portet-sur-Garonne, Loubatières éd., 328 pp.
- DENDALETCHÉ, C. 1973. – *Écologie et peuplement végétal des Pyrénées Occidentales. Essai d'écologie montagnarde*. Thèse, Université de Nantes, 661 pp.
- FRUHAUF, CH. 1980. – *Forêt et société. De la forêt paysanne à la forêt capitaliste en pays de Sault sous l'Ancien Régime (vers 1690-1791)*. Toulouse, CNRS, 302 pp.
- GALOP, D. 2013. – Jalons pour une histoire du Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ramond ex DC) dans les Pyrénées. In *Évaluation patrimoniale des populations autochtones de Pin à crochets (Pinus uncinata Ramond) aux Pyrénées*, ONF, collection dossiers forestiers, 25 : 30–36.
- GAUSSEN, H. 1923. – Le Pin à crochets dans les Pyrénées, 1^{er} art. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, LI : 581–600.
- GUINIER, PH. & J. POURTET. 1950. – Les variations du *Pinus montana* Miller du Tyrol au Briançonnais (Réflexions de forestiers). *Bulletin de la société botanique de France*, extrait de la 78^e Session extraordinaire 1950, 98 : 123–127 + pl. XV à XVII.
- HEUERTZ, M., J. TEUFEL, S.C. GONZALEZ-MARTINEZ, A. SOTO, B. FADY, R. ALIA, & G.G. VENDRAMIN. 2010. – Geography determines

[17] Phylogéographie : étude les processus de structuration géographique de la diversité génétique spécifique ou infraspécifique.

- genetic relationships between species of mountain pine (*Pinus mugo* complex) in western Europe. *Journal of Biogeography*, 37 : 541–556.
- HICKEL, R. 1932a. – *Dendrologie forestière. Encyclopédie économique de sylviculture*. Paris, Lechevalier & Fils éd., vol. V, 256 pp. + 25 pl.
- HICKEL, R. 1932b. – Le Pin de montagne de Miller. *Bulletin de la société dendrologique de France*, 82 : 21–33.
- LESCOURRET, F. & M. GÉNARD. 1983. – Les graines de Pins à crochets : approche quantitative du rôle consommateur des petits vertébrés. In *Biocénoses d'altitude (1) : La forêt subalpine (Pyrénées)*. *Acta biologica montana*, 2–3 : 43–76.
- GÉNARD, M. & F. LESCOURRET. 1984. – Les petits vertébrés de la pineraie à crochets, fonction descriptive et rôle dans la régénération forestière. L'exemple du massif d'Osséja (Pyrénées-Orientales). *Thèse de Docteur-ingénieur*, Institut National Agronomique, Paris.
- LESCOURRET, F. & M. GÉNARD. 1986. – Consommation des graines de Pin à crochets (*Pinus uncinata*) par les petits vertébrés en Néouvielle (Hautes-Pyrénées) : approche quantitative et variation spatiale. *Bulletin d'Écologie*, 17,1 : 11–19.
- MARCYSIAK, K. 2004. – Interpopulational variability of *Pinus uncinata* Ramond ex DC. in Lam. & DC. cone characters. *Dendrobiology*, 51 : 43–51.
- MÉNONI, E. & P. HARLÉ. 2013. – L'avifaune et les petits mammifères inféodés au Pin à crochets. In *Évaluation patrimoniale des populations autochtones de Pin à crochets (Pinus uncinata Ramond) aux Pyrénées*. ONF, collection dossiers forestiers, 25 : 135–141.
- MÉTAILLÉ, J.P. 1999. – Le conquérant des estives. In *Le Pin à crochets*. Pau, éd. du Pin à crochets, *Les feuilles du pin à crochets*, 1 : 26–37.
- NEI, M. 1975. – *Molecular population genetics and evolution*. Frontiers of biology. Holland Press, Amsterdam, 40, 288 pp.
- PUIG, J.N. 1982. – *Recherche sur la dynamique des peuplements forestiers en milieu de montagne : contribution à l'étude de la régénération en forêt d'Osséja*. Thèse, Université de Toulouse, 188 pp.
- ROSNAY, J. DE. 1975. – *Le macroscopie. Vers une vision globale*. Le Seuil éd., collection Points, 352 pp.
- ROQUES, A., J.P. RAIMBAUD, & F. GOUSSARD. 1983. – Impact des insectes ravageurs des cônes et graines sur la régénération naturelle du Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ram.) dans quelques forêts de montagne des Alpes du sud et des Pyrénées-Orientales. In *Biocénoses d'altitude (1) : La forêt subalpine (Pyrénées)*. *Acta biologica montana*, 2–3 : 331–347.
- SANDOZ, H. 1987. – *Recherches taxonomiques, biogéographiques et phytoécologiques sur les principaux conifères subalpins des Alpes : Mélèze d'Europe, Pin cembro, Pin à crochets et Pin mugho*. Thèse Aix-Marseille III, 650 pp.
- WADDLE, J. 2013. – *Analyse des dynamiques spatio-temporelles du pin à crochets (Pinus uncinata) dans le cirque de Bassiès (Ariège)*. Rapport de stage Master 2, GEODE, Université de Toulouse, 94 pp.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie vivement M^{mes} MARIE-CHRISTINE NOAILLES-PIZZOLATO et FRANÇOISE BESSON, qui ont pris en charge la rédaction de l'abstract, LUC PASSERA, rédacteur en chef de la revue, pour son aide dans la préparation du document.

Les premiers *Glomeridesmida* découverts dans le département français de Guyane : nouvelles données sur leur ontogenèse et descriptions de nouveaux taxa : *Glomeridesmoides* n. g., et trois espèces nouvelles, dont une termitophile (Diplopoda, Glomeridesmida).

par Jean-Paul Mauriès

Attaché honoraire au Muséum National d'Histoire Naturelle, Dpt. Systématique & Evolution, CP. 53, 61 rue Buffon, F-75231 Paris Cedex 05, France. E-mail : mauries.jean-paul@wanadoo.fr

RÉSUMÉ

Quatre espèces, dont trois nouvelles, et un nouveau genre de *Glomeridesmida* LATZEL 1884, le second plus petit des ordres de Diplopes Chilognathes, sont découvertes dans le département français de Guyane :

- 1) *Glomeridesmoides* n.g. *termitophilus* n.sp., petite espèce termitophile dépourvue de striation tergale, de pigmentation, de sacs coxaux apparents, avec des lames linguales au gnathochilarium, et dont les vulves des femelles n'ont pas d'ovipositeur, est de ce fait séparée dans un nouveau genre.
- 2) *Glomeridesmus arcostriatatus* n.sp., la plus grande espèce du genre *Glomeridesmus* GERVAIS 1844, atteint 21 mm de long, et se distingue par ses stries tergaux arquées en ogive.
- 3) *Glomeridesmus kawmontis* n.sp., de taille moyenne, présente une striation tergale banale, non arquée.
- 4) La présence de *Glomeridesmus marmoreus* (POCOCK 1894a) en Guyane est suspectée, mais reste à confirmer.

Chez les deux premières espèces, où les deux sexes sont représentés, il y a, seulement chez les adultes, une dernière paire de pattes modifiée, non-locomotrice, dont la fonction reste inconnue, mais dont la présence indique l'apparition de la maturité sexuelle. Parmi la vingtaine de spécimens microscopiques, immatures non identifiables provenant majoritairement de la parcelle expérimentale Arbocel de Sinnamary, se trouvent une seule larve hexapode et cinq décapodes, premiers stades de développement signalés pour la première fois chez les *Glomeridesmida*.

Mots-clés : Diplopoda, taxa nouveaux, ontogenèse, Guyane française.

The first *Glomeridesmida* gathered in the french department of Guyane: new data on their ontogenesis and descriptions of new taxa : *Glomeridesmoides* n. g. and three new species , among which one termitophile (Diplopoda, Glomeridesmida).

ABSTRACT

Four species (among which three are new) and a new genus of the *Glomeridesmida* LATZEL 1884 (the second minor group in the orders of the Diplopoda Chilognatha) are gathered from the french department of Guyana:

- 1) *Glomeridesmoides* n.g. *termitophilus* n.sp., a small commensal species with no tergal striation, no pigmentation, no coxal bags, gnathochilarium with lingual plates, and whose vulves of females do not have ovipositors, is thus separated into a new genus *Glomeridesmoides*.
- 2) *Glomeridesmus arcostriatatus* n.sp., the largest species of the genus *Glomeridesmus* GERVAIS 1844, reaches 21 mm in length and is distinguished by its arched tergal streaks.
- 3) *Glomeridesmu kawmontis* n.sp., medium size, has a banal, non-arcuate tergal striation.
- 4) The presence of *Glomeridesmu marmoreus* POCOCK 1894a in french Guyane seems possible, but remains to be confirmed.

In the two species where both sexes are present, the existence of a last pair of non-ambulatory modified legs is observed only in the adults. Its function remains unknown but the presence of it seems to be related with the appearance of sexual maturity. Among the twenty microscopically sized specimens, unidentified, mostly from the Arbocel experimental plot of Sinnamary, there is a single hexapod larva and five decapods, first stages of development reported for the first time in *Glomeridesmida*.

Keywords: Diplopoda, new taxa, ontogenesis, french Guyana.

1. Introduction

Les Glomeridesmidae, famille unique du sous-ordre Glomeridesmida LATZEL 1884, possèdent sur le globe pas loin d'une quarantaine d'espèces réparties sur deux aires tropicales, l'une indo-pacifique, l'autre américaine. La famille n'était représentée jusqu'à ce jour dans cette dernière aire que par le seul genre *Glomeridesmus* GERVAIS 1844, avec plus d'une trentaine d'espèces signalées, dont 25 décrites. Ces espèces sont disséminées tout autour de la Mer des Antilles (voir carte dans MAURIÈS 1988), dans la plupart des îles antillaises (à l'exception des petites îles « sèches ») ainsi que dans plusieurs pays de l'Amérique latine (Mexique, Guatemala, Panama, Ecuador, Colombie, Venezuela, Tobago, Guiana et Brésil). Le lecteur pourra consulter : GERVAIS & GOUDOT 1844 (*Porcellus*, type du genre), GERVAIS 1844, BRÖLEMANN 1898, BROLEMANN 1920, LOOMIS 1934, 1936, 1941, 1948, 1961, 1964, 1975, MORETTI-INIESTA & AL. 2012, MAURIÈS 1981 et 1988, POCOCK 1894a et 1894b, SHEAR 1974, SILVESTRI 1898, VÉLEZ 1965 et 1967. Le genre a été récemment signalé au Canada (SHELLEY & AL. 2007), par erreur selon MORETTI-INIESTA & AL. 2012.

Côté Indo-pacifique, la littérature est plus succincte (ATTEMS 1907 et 1938, CARL 1942, HIRST 1911 et 1913, POCOCK 1894a et 1894b, RAJULU 1970, SILVESTRI 1911a et 1911b). On notera l'existence, signalée par HOFFMAN 1980, d'espèces inédites de Nouvelle-Guinée et de Nouvelle-Irlande, ce qui est confirmé et notablement enrichi pour toute la zone Indo-pacifique par SHELLEY, 2011.

Touchant à des domaines plus généralistes, SILVESTRI 1903 pour la morphologie, SHELLEY & GOLOVATCH 2015 pour la biogéographie, ENGHOFF 1990, SIERWALD & AL. 2003, SIERWALD & BOND 2007 pour la phylogénie, SIERWALD & AL. 2005 pour la muséologie, HOFFMAN 1999, GOLOVATCH & WESENER 2016 (dans leur check-list) mentionnent nos Glomeridesmides, à l'instar de JEEKEL 1971, de SHELLEY & AL. 2000 et de SHELLEY & GOLOVATCH 2015 dans leurs « Nomenclators ». Sans oublier la très importante mise au point bibliographique de JEEKEL 2003.

L'espèce type du genre ayant été décrite par GERVAIS & GOUDOT en 1844, elle ne cessa d'être unique que 50 ans plus tard, lors des publications par POCOCK 1894a et 1894b, notes bientôt suivies par celles de SILVESTRI 1911b et de BRÖLEMANN, séparément, en 1898. Malencontreusement, aussi bien POCOCK 1894a que BRÖLEMANN 1898 prirent la paire des longs ovipositeurs émergeant des deuxièmes paires de pattes pour des pénis. Cette bévue, à laquelle semble avoir échappé SILVESTRI, fit son chemin parmi les auteurs suivants et persista encore pendant une trentaine d'années. LOOMIS 1936, apporta un peu de lumière en décrivant, pour la première fois, la structure en télopode forcipulé du mâle adulte, mais c'est surtout CARL 1941 et 1942 qui, dans une remarquable étude du statut et de la morphologie des Glomeridesmida, reconnut les soi-disant pénis comme des organes amovibles porteurs des vulves des femelles.

Le présent travail apporte, outre la description de taxa nouveaux pour la Guyane et pour la Science, quelques

compléments à la connaissance des premiers stades de l'ontogénèse du sous-ordre (hexapode et décapodes), et il propose quelques idées nouvelles sur les pattes terminales non-locomotrices dont la fonction reste inconnue et dont la signification semble être passée inaperçue dans le passé tant par nos collègues que par l'auteur du présent travail.

2. Les Glomeridesmides de Guyane

Parmi les nombreux Diplopodes collectés en Guyane française qui se trouvent en dépôt au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, les plus anciens datant de 1898, seules les plus récentes collectes ont fourni des Glomeridesmida, et toutes sont inédites. Il s'agit :

1) de récoltes effectuées dans le cadre de la parcelle expérimentale Arbocel par J.M. BETSCH de 1977 à 1981,

2) d'une mission de prospection dans tout le nord du département par J.M. BETSCH & J.P. MAURIÈS, en 1992 et,

3) en 1997, d'un séjour du 1^{er} au 9 avril autour de l'Inselberg Dachine, situé au cœur du département, auquel ont participé l'auteur dans une équipe animée par J.P. GASC du Laboratoire d'Anatomie comparée du MNHN de Paris. Ce site a également été visité par R. GARROUSTE le 10 avril. L'Inselberg Dachine se trouve à 17 km au sud de Saül (3°28'N – 53°13'O).

4) En 1997 également, le Mont-Chauve, situé à 55 km à l'E.N.E. de Saül (3°50'N – 52°45'O) a été prospecté par R. GARROUSTE du 12 au 28 avril.

5) Un chercheur isolé, RENAUD BOISTEL a effectué une récolte en 1998, en amont du barrage de Petit-Saut.

6) J.M. BETSCH a récolté en 1999 aux alentours de plusieurs villages, un lot de Myriapodes et d'autres Arthropodes (Arachnides surtout) qui recèle quelques Glomeridesmida microscopiques.

Les récoltes effectuées dans le cadre d'Arbocel, comme celles de J.M. BETSCH de 1999, ont fourni de nombreux exemplaires mais, du fait de la méthode de piégeage (Berlese-Tulgren), ils sont de très petite taille et donc quasiment tous immatures, trop jeunes pour être identifiés spécifiquement ; mais en contrepartie, on y a reconnu des représentants de divers stades de développement, et pour la première fois chez les Glomeridesmida, un hexapode et des décapodes.

Plus chanceuses, les autres missions ont permis la découverte de trois espèces inédites, dont une, termitophile, est le type d'un nouveau genre. En outre, le nombre relativement important de spécimens adultes (10 ♂, 25 ♀ sur 78 exemplaires) a permis de mettre en évidence l'existence, *dans les deux sexes*, d'une dernière paire dont les pattes, plus robustes que les autres, aux télopodites réduits à trois podomères au lieu de cinq, n'ont pas de fonction locomotrice. Cette paire, dont la fonction reste inconnue, et qui a été autrefois considérée comme copulatrice (ATTEMS 1907) est la dernière chez les femelles et précède les télopodes chez les mâles.

3. Liste des stations de récolte

3a. Parcelle expérimentale Arbocel

Cette parcelle est située à Sinnamary, au pK 15 de la piste de Saint-Elie. Presque tous les prélèvements, piégés au Berlese-Tulgren (Collecteur JEAN-MARIE BETSCH (JMB), n'ont fourni que des juvéniles ; aucun n'a été identifié au niveau espèce (*Glomeridesmus* sp.).

Chacun des prélèvements ayant fourni des *Glomeridesmus* a été ici nommé et listé entre Arbocel 1 et Arbocel 15. L'auteur n'a pas pu obtenir la signification du lettrage des étiquettes rédigées par le collecteur.

- Arbocel 1 : BV2 / L1, 26-03-1977, (1 juv.), JMB.
 Arbocel 2 : BV3 / L2, 26-03-1977, (1 décapode), JMB.
 Arbocel 3 : BV2(2B) / L3, 26-03-1977, (1 ♀j.), JMB.
 Arbocel 4 : ET 1+ 50NB / L, 30-03-1977, (1 ♀j. et 1 juv.), JMB.
 Arbocel 5 : ET 1-50 / L, 22-04-1978, (1 décapode), JMB.
 Arbocel 6 : BVC / H1, 30-04-1978, (1 ♀j.), JMB.
 Arbocel 7 : BVBhaut / H2, 27-04-1980, (1 juv.), JMB.
 Arbocel 8 : BVBhaut / L1, 27-04-1980, (1 hexapode et 3 décapodes), JMB.
 Arbocel 8bis : BVDhaut / L.3, 27-04-1980, 3 juv. et un hexapode, JMB.
 Arbocel 9 : BVFbas / H1, 01-05-1980, (1 juv. étêté), JMB.
 Arbocel 10 : BVFbas / L1, 01-05-1980, (1 juv.), JMB.
 Arbocel 11 : T2-50 / H3, 09-04-1981, (1 ♀j.), JMB.
 Arbocel 12 : T1 + 50NB / H3, 05-06-1981, (1 juv.), JMB.
 Arbocel 13 : T1 + 20NB / Litière, 05-06-1981, (1 ♀j.), JMB.
 Arbocel 14 : T1 + 20NB / Litière, 05-06-1981, non *Glomeridesmida*, JMB.
 Arbocel 15 : T1 + 50, B4 / L1, 21-02-1992, 2 juv. en mauvais état), JMB.

3b. Autres stations

Collecteurs : JEAN-MARIE BETSCH (JMB) – JEAN-PAUL MAURIÈS (JPM) – ROMAIN GARROUSTE (RG) – RENAUD BOISTEL (RB).

- GUY 01A, Régina, 6 km vers l'ouest, côté sud de la D.20 ; forêt primaire, thalweg à sol hygromorphe, 30-01-1992, JPM & JMB :
Glomeridesmus arcostratus n.sp., 1♀
- GUY 02C, Roura-Cacao, Montagne Tortue, au terminus de la route forestière de Bélizon (pK 50) ; litière ; troncs et bois morts sur sentier, 01-02-1992, JPM & JMB :
Glomeridesmus arcostratus n.sp., 1♂, 1 juv.
- GUY 02D, Roura-Cacao, Montagne Tortue, 1 km après terminus (pK 51) de la route forestière de Bélizon ; troncs pourris près d'une crique, 01-02-1992, JPM :
Glomeridesmus aff. *marmoreus* Pocock 1894a, 1♀j.
- GUY 02E, Roura-Cacao, Montagne Tortue, à 300 m du départ d'une belle piste quittant la route de Bélizon au pK 18 ; litière et bois pourri, 01-02-1992, JPM : *Glomeridesmus arcostratus* n.sp., 2♀.
- GUY 03, Régina, route D.20 au pK 4 ; forêt primaire près d'un marigot et d'un abattis sur sable blanc, 02-02-1992, JPM :
Glomeridesmus aff. *marmoreus* Pocock 1894a, 1♀, 1♀j.
- GUY 04A, Régina, pK 96,5 sur R.N. 2 ; forêt primaire au nord de la route ; litière près d'une ex-tranchée d'orpaillers (?), 03-02-1992, JPM :
Glomeridesmus arcostratus n.sp., 1♂, 1♀.
- GUY 04B, Régina, pK 96,1 sur R.N. 2, forêt primaire au nord de la route ; litière humide sur sol sec près d'une ex-tranchée d'orpaillers 03-02-1992, JPM :
Glomeridesmus arcostratus n.sp., 2♀, 1j.
- GUY 06B, Roura-Cacao, Montagne « Patagäi », piste de Cacao à 1,2 km à l'est de Bellevue ; forêt secondaire, énorme tronc violet couché à 100 m au nord de la piste, alt. 240 m, 05-02-1992, JPM :
Glomeridesmus arcostratus n.sp., 1♀.
- GUY 06C, Roura-Cacao, Montagne « Patagäi », piste de Cacao à 1,2 km à l'est de Bellevue ; forêt secondaire, sous écorces tronc couché à 300 m au nord de la piste, alt. 240 m, 05-02-1992, JPM :
Glomeridesmoides n.g. *termitophilus* n.sp. 4♂, 2♀.
- GUY 09A, Roura-Cacao, piste de Sainte-Marie-Coralie, Montagne « Guadeloupe » ; humus maigre et écorces sur tronc couché, 08-02-1992, JPM :
Glomeridesmus aff. *marmoreus* Pocock 1894a, 1♀j.
- GUY 12A, Régina, Montagne de Kaw, près Camp Caïman, à 500 m au sud de la piste, 11-02-1992, JPM :
Glomeridesmus kawmontis n.sp. 1♀j. holotype, 1♀j. paratype.
- GUY 13A, Roura, montagne de Roura, rivière Orapu à 1,5 km au nord de Fourgassié, à l'ouest de la route ; litière et troncs couchés, alt. 140-150 m, 12-02-1992, JPM :
Glomeridesmus aff. *marmoreus* Pocock 1894a, 1♀j.
- GUY 14B, Régina, Montagne de Kaw, piste de Kaw, côté nord au pK 50, à 1 km avant débarcadère de Kaw ; forêt primaire, litière et bois mort, alt. 40 m, 13-02-1992, JPM :
Glomeridesmus arcostratus n.sp. 1♂.
- GUY 18A, Sinnamary, parcelle témoin Arbocel, au pK 14 et près de la piste de Saint-Elie, zone non brûlée, 19-02-1992, JPM :
Glomeridesmus arcostratus n.sp., 1♂ holotype, 1♀ allotype, 1♂, 1♀ paratypes.
- GUY 21B, Sinnamary, piste de Saint-Elie au pK 11,5 ; écorces à terre sur sol nu, près d'un grand abattis, 24-02-1992, JPM :
Glomeridesmus arcostratus n.sp., 1♂.
- GUY 28A, Mana, bout de la piste Crique Valentin au pK 12,5 ; litière et écorces de troncs couchés, 02-03-1992, JPM :
Glomeridesmus aff. *marmoreus* Pocock 1894a, 4♀j.
- GUY 97008, Inselberg Dachine, près du camp de la mission ; sous nombreuses écorces tombées au pied d'un arbre, 05-04-1997, JPM :
Glomeridesmus aff. *marmoreus* Pocock 1894a, 1♀j.
- GUY 97011, Inselberg Dachine, bouquet somital à *Clusia*, litière humide abondante, 7 et 8-04-1997, JPM :
Glomeridesmus aff. *marmoreus* Pocock 1894a, 3 juv.
- GUY 9705A, Mont-Chauve, 17-04-1997, RG :
Glomeridesmus aff. *kawmontis* n.sp., ♀ holotype.
- GUY 9706A, Mont-Chauve, 17-04-1997, RG :
Glomeridesmus aff. *kawmontis* n.sp., 1♀j.
- GUY 9706B, Mont-Chauve, 17-04-1997, RG :
Glomeridesmus aff. *kawmontis* n.sp., 2♀j.
- GUY 9702S, Savane Dachine, 10-04-199, RG :
Glomeridesmus sp., 1 juv.
- GUY 9704L, Savane Dachine, 10-04-199, RG :
Glomeridesmus sp., 1 juv.
- GUY 98000, Saint-Eugène, sud du barrage de Petit-Saut, alt. 145 m ; bois mort, 00-04-1998, RB :
Glomeridesmus arcostratus n.sp., 1♀.

GUY MARIPA 99 P, 03-03-99, Diplopoda (1), environs de Maripasoula,

JMB :

Glomeridesmus sp., 8 juv.

GUY MARIPA 99 P, 03-03-99, Diplopoda (26), environs de Maripasoula,

JMB :

Glomeridesmus sp., 1 juv.

GUY MARIPA 99 P, 03-03-99, Diplopoda (6), environs de Maripasoula,

JMB :

Glomeridesmus sp., 1 juv.

GUY SAUL 99 P, 17, 00-00-99, Diplopoda (17) environs de Saül, JMB :

Glomeridesmus sp., 1 juv.

GUY SAUL 99 P, 17, 00-00-99, Diplopoda (9) environs de Saül, JMB :

Glomeridesmus sp., 1 juv.

GUY SAUL 99 P, 17, 00-00-99, Diplopoda (7) environs de Saül, JMB :

Glomeridesmus sp., 2 juv.

4. Descriptions du genre et des espèces

Abréviations utilisées dans le texte, les tableaux et les figures.

VII et VIII : 7^e et 8^e antennomères.

ap : valve sous-anale.

b : bourgeons pédifères.

f : fémur. - fi : annexe du fémur.

h : hanche (ou coxa). – hd : diverticule de la hanche.

k : coxosternite.

L : longueur du corps.

λ : largeurs : du corps, de la tête, du collum.

mt : métatarse.

N : nombre d'anneaux.

op : opercule.

ov : ovipositeurs.

p. 1, p. 2, p. 3, etc. : 1^{re}, 2^e, 3^e paires de pattes.

pf : préfémur.

pl. : pleurite (pl. 1, pl. 2, etc.).

pp. : nombre de paires de pattes locomotrices ; l'ajout de « +1 » indique dans les tableaux la présence d'une dernière paire de pattes non-locomotrices.

s : sternite.

T : telson.

t : télopes en forcipules (♂).

ta ; tarse.

te : tergite (te. 1, te. 2, etc., te. 21).

tí : tibia. - tír & tíd : annexes du tibia.

to : annexe du tibiotarse.

tt : tibiotarse.

V : vulves – ve : valve externe – vi : valve interne.

vp : valves périanales.

MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris).

Collecteurs : JMB (JEAN-MARIE BETSCH) – RB (RENAUD BOISTEL) – RG (ROMAIN GARROUSTE) – JPM (JEAN-PAUL MAURIÈS).

4a. *Glomeridesmoides* n. g.

Diagnose : *Glomeridesmidae* de petite taille (atteignant sept mm de long), se distinguant du genre *Glomeridesmus* par les femelles chez qui les deux vulves ne sont pas à l'extrémité d'ovipositeurs tubulaires, mais accolées directement sur la face caudale du coxosternite de la 2^e paire de pattes. Les mâles

sont pourvus d'hémipénis et les télopodites de leurs télopes en forcipules n'ont que trois articles simples au lieu de quatre. Des lames linguales sont distinctes au gnathochilarium.

La dernière paire de pattes des adultes est non-locomotrice. Corps dépigmenté, à section en arc de cercle, dépourvu de sillons ou stries tergaux. Organes de Tömösvary parfaitement circulaires et plus grands que les fosses antennaires.

Espèce type (monotypie) : *Glomeridesmoides termitophilus* n. sp.

4b. *Glomeridesmoides* n. g. *termitophilus* n. sp.

Loc. type : GUY 06C, Roura-Cacao, 05-02-92, 1 ♂ holotype, 1 ♀ allotype, 3 ♂, 1 ♀ paratypes.

Muséologie : les six exemplaires sont déposés dans la collection Myriapodes-Onychophores du MNHN de Paris, sous le code CA 004.

Caractères externes

Petite taille, corps totalement dépigmenté et à tergites glabres. Le nombre d'anneaux est égal à 21 ou 20. Ce nombre ne prend pas en compte le telson (T), qui n'est qu'une simple plaque semi-circulaire.

Antennes (Figs 1, 2 et 4) non coudées : antennomères courts, légèrement comprimés dorso-ventralement et faiblement claviformes ; les quatre quilles sensorielles apicales sont en forme de soies robustes tronquées à leur toute extrémité. Ecartement des deux fosses antennaires égal à un peu plus de deux fois leur diamètre (Fig.1).

Organes de Tömösvary (Fig. 1) arrondis, plus grands que les fosses antennaires (environ 1,15 fois), paraissant ovales en vue latérale (Fig. 2).

Gnathochilarium (Fig. 3) se distinguant des cinq taxa chez qui cette pièce buccale a été figurée (*javanicus* ATTEMS 1907, *ceylonicus* et *ortonedae* SILVESTRI 1903 et 1911, *porcellus* de CARL 1942, et le *spelaeus* de MORETTI-INIESTA & AL. 2012), par la présence de lames linguales :

- ces dernières sont bien visibles, constituées de deux petits carrés porteurs chacun de trois soies, et qui sont séparés à leur base par une ligne qui les distingue nettement du reste de la grande pièce centrale (le mentum) ;

- les stipes latéraux sont un peu plus grands que les lames linguales, ils se présentent sous la forme de rectangles deux fois plus longs que larges et dont la limite latérale est rectiligne.

Tergites glabres, à striation tergaux réduite, de chaque côté, à une très courte trace latérale ; leur surface n'est marquée que par quelques faibles ponctuations éparses ; leurs angles postérieurs ne développent aucune dent.

Pleurites de forme sub-trapézoïdale, aux angles émoussés, et légèrement plus longs que larges (0,42/0,36 mm chez le ♂ holotype). Le dernier (pl. 19 chez le ♂ holotype) a son bord postérieur nettement hémi-circulaire (Fig. 6).

Pattes locomotrices (32 à 34 paires) dépourvues de sacs coxaux, à télopodites de cinq articles, y compris aux P.1 et

P.2 . L'uncus, très simple, est flanqué d'un appendice grêle nettement plus long que lui (Fig. 5).

Pattes non-locomotrices : les pattes de la dernière paire, aux trois podomères très courts et épais (Figs 6 et 8), ne semblent pas avoir une fonction locomotrice, elles sont très écartées l'une de l'autre et relevées dorsalement ; elles sont, dans le tableau 1 (2^e colonne), distinguées pour chaque exemplaire, des autres pattes (locomotrices) par « +1 ». Elles existent dans les deux sexes. Contrairement à *G. arcostratus*, leur base n'est pas constituée d'une pièce sternale impaire, mais par une paire de coxosternites (k, Fig. 8) non soudés sagittalement.

Caractères sexuels ♂

La paire d'**hémipénis** des P.2 se présente comme une paire de cônes plantés sur la face caudale de chaque coxosternite, chacun paraissant en forme de triangle isocèle en vue ventrale.

Télopodes (Fig. 7) apparaissant à la lettre (t) dans le tableau 1, se distinguant de ceux figurés correctement chez *Glomeridesmus* (voir LOOMIS 1936, CARL 1942, SHEAR 1974, MAURIÈS 1982 et MORETTI-INIESTA & AL. 2012) par le fait qu'ils n'ont que trois articles (hanche, fémur, tibiotarse) dépourvus de toute ornementation, au lieu de quatre (hanche, fémur, tibia, tarse) plus ou moins ornés. Le tibiotarse, d'une seule pièce, n'est pas constitué de deux articles distincts disposés en pince biramée mais possède sur sa face orale une très labile ébauche de division en oblique (Fig. 7^{bis}) non visible sur la face caudale, qui détermine une zone oblongue (to), possible témoin d'un tibia résiduel.

Le **syncoxite (ou syncoxosternite)** (Fig. 8) n'est pas fondamentalement différent de celui des *Glomeridesmus*. Les deux digitations de la face caudale ont ici une forme de cornes de caprinidés.

Caractères sexuels ♀

À la grande surprise de l'auteur, les deux femelles ne présentent aucune formation en ovipositeur typique du genre *Glomeridesmus*. Les deux vulves présentent au contraire une apparence de structure similaire à celle de la plupart des diplopodes, et, encore plus étonnant, apparemment plus proche de celle observée chez les Helminthomorpha que de celle des Oniscomorpha !

Chacune des deux vulves (Fig. 5) est appliquée sur la face caudale de chaque coxosternite (k) des P.2. Ces derniers, en forme de demi-croissant ne sont pas soudés sagittalement, mais appliqués imparfaitement l'un contre l'autre sur la ligne médiane. Les vulves ont une forme vaguement subtrapézoïdale arrondie ; chacune est parcourue de bas en haut par la ligne courbe d'une étroite rainure, qui sépare la face caudale en deux zones comparables aux deux valves interne (vi) et externe (ve) des diplopodes. Des diverticules apodématiques en forme de double vésicule, sont visibles par transparence derrière chaque valve externe. La face orale, intimement appliquée au syncoxite, n'a pas pu être observée.

Une dizaine d'œufs ou ovules parfaitement sphériques, de 0,29 mm de diamètre ont pu être observés par transparence

dans la moitié antérieure du corps de la ♀ paratype. Ils ont le même diamètre que la partie basale des vésicules apodématiques.

Tableau 1 : *Glomeridesmoides* n. g. *termitophilus* n. sp. : quelques mensurations en mm ; L : longueur - λ : largeurs - N : nombre d'anneaux pré-telsoniens et + T (telson) - pp : nombre de paires de pattes ; +1 : paire non locomotrice ; + t : présence de télopodes en forcipules chez les mâles.

	pp	N	L	λ corps	λ tête	λ collum
♂ holotype	33+1+t	20+T	6 ?	1,58	0,70	0,86
♂ paratype	32+1+t	20+T	5,2	1,21	0,80	1,03
♂ -	32+1+t	19+T	4,6	1,30	0,76	1,04
♂ -	32+1+t	19+T	4,4	1,14	0,66	0,92
♀ allotype	34+1	20+T	6	1,30	0,78	1,07
♀ paratype	34+1	20+T	6,2	1,40	0,76	1,04

4c. *Glomeridesmus arcostratus* n. sp.

(Figs 10 – 22 & 25)

Loc. type : GUY 18A, Saint-Elie, 19-02-92, coll. JPM, ♂ holotype, ♀ allotype, 1 ♂ et 1 ♀ paratypes.

Autres loc. :

Guy 01A, Régina, 30-01-92, coll. JMB & JPM, 1 ♀.

Guy 02C, Bélizon, 01-02-92, coll. JMB & JPM, 1 ♂, 1 juv.

Guy 02E, Bélizon, 01-02-92, coll. JPM, 2 ♀, 1 juv.

Guy 04A, Régina, 03-02-92, coll. JPM, 1 ♂, 1 ♀.

Guy 04B, Régina, 03-02-92, coll. JPM, 2 ♀, 1 juv.

Guy 06B, Roura-Cacao, 05-02-92, coll. JPM, 1 ♀.

Guy 14B, Kaw, 13-02-92, coll. JPM, 1 ♂.

Guy 21B, Sinnamary, 24-02-92, coll. JMB, 1 ♂.

Guy 98000, Petit-Saut, 00-04-98, coll. RB, 1 ♀.

Muséologie : ce matériel est déposé dans la collection Myriapodes-Onychophores du MNHN de Paris, sous le code CA 005.

Caractères externes

Nombre d'anneaux égal à 20 chez les mâles, à 21 chez les femelles, pour 34 paires de pattes locomotrices (+1 paire non-locomotrice et des télopodes (t), chez les mâles, et 35 paires locomotrices (+1 paire non-locomotrice) chez les femelles adultes.

Grande taille, atteignant 21 mm de long (ce qui semble constituer le record de longueur de tous les *Glomeridesmida*) et 4,8 mm de large chez la femelle de Petit-Saut.

Coloration uniforme grisâtre dorsalement, plus claire ventralement, avec le collum plus foncé et marqué de quelques marbrures brunâtres ; la tête (sauf parfois le vertex brun clair) et les antennes sont blanches.

Tête d'une largeur légèrement supérieure aux 2/3 de la largeur d'un anneau moyen : 2,4 pour 4,2 mm chez le ♂ holotype, et 2,5 pour 4,5 mm chez la ♀ GUY 06B.

Gnathochilarium : comme chez les six taxa cités plus haut, les lames linguales, fondues au mentum, ne sont pas visibles.

Antennes non coudées : antennomères très courts, et beaucoup plus larges distalement que basalement, surtout les 2^e et 4^e qui le sont deux fois plus, leur largeur distale étant 1,5 fois leur longueur. Les quatre quilles sensorielles apicales sont presque identiques à celles de *G. spelaus*, mais sont plus courtes ; elles sont aussi portées chacune sur une embase discoïdale, tronquées à leur apex (et les quatre disposées en carré sur le très aplati antennomère VIII (Fig. 18).

Fosses antennaires écartées d'un peu moins de deux fois leur propre diamètre : 0,72 / 0,45 mm chez la ♀ GUY 06B.

Organes de Tömösvary parfaitement circulaires, d'un diamètre légèrement inférieur à celui des fosses antennaires dont elles ne sont éloignées que de moins du tiers de leur propre diamètre.

Collum 4,5 fois plus large que long, aux côtés régulièrement arrondis ; sa largeur est sensiblement égale aux 4/5 de la largeur d'un anneau moyen (3,45 pour 4,2 mm chez le ♂ holotype) et donc aux 4/3 de la largeur de la tête (2,6 pour 3,45 mm).

Tergites moyens parcourus de chaque côté par une quinzaine de fins et nets sillons obliques dont les cinq ou six plus dorsaux s'incurvent pour rejoindre leurs homologues de l'autre côté sur une ligne médio-dorsale imaginaire et former médialement une demi-douzaine d'arcs presque hémicirculaires à concavité caudale (Fig. 9). Une striation comparable a été figurée par ATTEMS 1907, CHAMBERLIN 1922 et MORETTI-INESTA & AL. 2012. Les angles postérieurs des bords latéro-ventraux des tergites sont en angle droit émoussé au T. 2, puis en angle obtus jusqu'au T. 9, sans trace de dent caudale (Fig. 9). Aux angles du T.10 apparait de chaque côté une minuscule dent pointée vers l'arrière, accompagnée d'une petite échancrure située au-dessus d'elle. La dent et son échancrure grandissent progressivement sur les anneaux postérieurs, atteignant leur taille maximale à l'avant-dernier tergite. Le bord caudal de ce dernier, outre les échancrures et les dents, est parfois légèrement échancré médialement. On observe, surtout aux anneaux postérieurs, un rang de 6-7+6-7 très petites soies parallèle au bord caudal et faiblement écarté de ce dernier.

Pleurites (Figs 9, 10, 12, 13, 25) : les antérieurs sont petits, de forme vaguement carrée et aux angles émoussés, à bord caudal rectiligne et lisse, le premier (pl.1) est le plus petit et les suivants vont grandissant jusqu'à la mi-longueur où ils atteignent leur taille maximale et où leur bord caudal apparait parfois imperceptiblement denticulé, du fait d'un alignement de soies microscopiques. A partir des pl. 12 ou 13, leur angle post-interne pousse une petite dent qui va progressivement s'accroître tandis que la forme du pleurite change, car il devient un peu plus long et plus étroit jusqu'au dernier (pl. 19, Fig. 10). Celui-ci, 18e chez le mâle (Fig. 13), 19e chez la femelle (Fig. 10), à un bord caudal nettement échancré et une

dent latérale angulaire postérieure nette, qui n'existe pas chez le jeune (Fig. 25).

Pattes locomotrices (Figs 12, 13, 19 et 25) : toutes (y compris les P.1 et P.2), ont un coxosternite (k) très grand (Figs 15 et 16), un télopodite de cinq articles (préfémur, fémur, tibia, tarse, métatarse) et un uncus court (seulement deux à trois fois plus long que son embase) accompagné d'une très courte dent dorsale arquée et d'une tigelle grêle parfois torsadée deux à trois fois plus longue que lui (Fig. 14).

Sacs coxaux présents et bien visibles sur les hanches des pattes non extraites, sur toutes les pattes impaires à partir des P. 5 et jusqu'aux P. 29 chez les mâles et aux P. 3, et même P. 33 chez les femelles à 35+1 paires de pattes. Malencontreusement, ils semblent être très rétractables, car ils n'apparaissent pas sur les pattes disséquées et étudiées sur préparation microscopique (Fig. 15).

Pattes non-locomotrices : on distingue ici aussi, comme chez *G. termitophilus*, par « +1 », la paire postérieure de pattes plus courtes et épaisses (Figs 11 et 22) qui doivent avoir une fonction non-locomotrice, car leur apex apparait parfois comme non seulement relevé dorsalement mais aussi inséré dans l'échancrure post-latérale de l'avant-dernier tergite. Cette structure n'a été bien observée que par SHEAR (1974 Fig. 4) chez la femelle de son espèce *Glomeridesmus sbordonii*. Si cette position relevée dorsalement et insérée n'apparait que rarement dans notre matériel, sans doute du fait de leur fixation, il reste que cette dernière paire de pattes courtes et épaisses s'observe chez les adultes des deux sexes, aussi bien chez les femelles (Fig. 22) que chez les mâles (Fig. 11) ; leur sternite et leur coxite présentent de nettes disparités liées au sexe, mais leurs télopodites sont dans les deux cas réduits à trois podomères moins robustes que chez *G. termitophilus*. Au contraire de *G. termitophilus*, leur base est constituée d'une pièce sternale impaire, et non d'une paire de coxosternites.

Tableau 2 : *Glomeridesmus arcostratus* n. sp. : les colonnes sont titrées comme le Tableau 1.

Loc.	sexe	pp	N.	L. / λ
GUY 01A	♀	33+1	19+T	12,7 / 3,6
GUY 02C	♂	33+1+t	19+T	12,8 / 3,9
GUY 02C	j.	35*	20+T	6,6 / 1,4
GUY 02E	♀	35+1	20+T	18,5 / 4,4
GUY 02E	♀	35+1	20+T	15 / 3,6
GUY 04A	♂	33+1+t	19+T	14,2 / 4
GUY 04A	♀	35+1	20+T	11,4 / 3,5
GUY 04B	♀	35+1	20+T	13,2 / 4
GUY 04B	♀	36+1	20+T	15 / 3,9
GUY 04B	j.	30*	19+T	9,4 / 2,4
GUY 06B	♀	35+1	20+T	18 / 4,5
GUY 14B	♂	33+1+t	19+T	15 / 4,1
GUY 18A	♂paratype	33+1+t	19+T	13,7 / 3,8
GUY 18A	♀paratype	35+1	20+T	14,5 / 3,9
GUY 18A	♀allotype	35+1	20+T	16,5 / 4,5
GUY 18A	♂holotype	33+1+t	19+T	15 / 4,2
GUY 21B	♂	33+1+t	19+T	13,5 / 3,8
98000	♀	35+1	20+T	**21 / 4,8

*Exemplaires non encore pourvus de pattes non-locomotrices, non encore adultes, futur ♂ (pour GUY 04B) et future ♀ (pour GUY 02C).

** Le plus grand *Glomeridesmida* connu à ce jour.

Caractères sexuels ♂ :

Hémipénis : depuis CARL 1942, on sait que les *Glomeridesmida* sont dépourvus d'hémipénis comme les *Glomerida* et les *Sphaerotherida*. Ce qui est le cas de la présente espèce, sauf si l'on considère que les diverticules membraneux (hd) qui apparaissent sur la partie distale-interne de la face caudale des coxosternites (Fig. 14) sont des ébauches d'hémipénis.

Télopodes (Figs 12 et 13) : très semblables à ceux de leurs congénères, leur base est constituée par un sternite (s) large qui se prolonge sagittalement par un pilier robuste et fusiforme qui rétrécit distalement et se divise à l'apex en deux très courts et épais rameaux divergents. De chaque côté de ce pilier central et le dépassant nettement en longueur, se trouvent les télopodites, constitués chacun de quatre articles. L'article basal, le plus long et le plus large, la hanche ou coxa (h), occupe en longueur plus de la moitié du télopodite ; il est marqué, sur sa face orale, par un sillon longitudinal qui se termine distalement par un pore situé près de son bord distal. Le fémur (f), qui le surmonte, est moins large, aussi long que large, à bords renflés et le tiers de la zone interne (fi), déterminée et limitée sur sa face orale par la racine du tibia (tr) qui empiète sur lui, est concave et d'une texture moins épaisse (mais non membraneuse). Le tibia, par sa racine, non seulement masque oralement une partie du fémur, mais, face caudale, il se prolonge le long de l'article terminal, le tarse (ta), auquel il s'applique étroitement, par une lame digitiforme allongée (td), plus courte que lui. Le tarse est digitiforme, arqué vers l'intérieur et pourvu d'une soie apicale. Les deux pièces parallèles (ta et td) montrent ainsi une conformation en fausse pince qui n'a été clairement figurée que chez *G. indus* CARL 1919 1942, *G. sbordonii* SHEAR 1974 et *G. spelaeus* MORETTI-INIESTA & AL., 2012.

Caractères sexuels ♀ :

Les **ovipositeurs** (Figs 19 - 21) ne se distinguent guère de ceux figurés par BRÖLEMANN 1898, CARL 1942 OU MORETTI-INIESTA & AL. 2012. Leur base (Fig. 19) est protégée par une courte gaine, leur corps (ou pédoncule) est parcouru par quatre sillons longitudinaux qui déterminent tout le long du corps et jusqu'aux vulves, en interrompant chacune des nombreuses annelures, quatre zones sétifères dont l'orale et la caudale sont les plus étroites tandis que les deux latérales sont les plus larges. Les annelures (au nombre de 37 et 46 chez la ♀ allotype) sont très régulièrement disposées et alignées d'une zone à l'autre, malgré les interruptions des sillons longitudinaux. Chaque annelure porte un seul rang de courtes soies alignées dont le nombre, qui va diminuant de la base à l'apex, diffère selon la zone : quatre à deux sur les deux petites, huit à six sur les deux grandes. Chez la femelle allotype, les ovipositeurs sont bien turgescents et mesurent 1,9 mm, soit environ les 2/5 de la largeur du corps.

Les **vulves** (Figs 20 & 21) montrent sur leur face orale (Fig. 20) une pièce apparemment amovible, en spatule allongée de forme oblongue (op. comparable à l'opercule selon CARL 1942), située dans le prolongement de la petite zone sétifère orale du

pédoncule ; elle est encadrée par des « valves », larges plaques latérales qui sont chacune dans le prolongement d'une zone sétifère latérale. La face caudale (Fig. 21) ne rappelle en rien celle figurée par CARL 1942 : la pièce rectangulaire médiane encadrée par les « valves » latérales ne paraît pas amovible.

4d. *Glomeridesmus* aff. *marmoreus* POCOCK 1894a.

Sont regroupés ici 15 exemplaires qui se signalent par leur coloration dorsale de type *marmoreus*, (marbrures en W au collum) plus ou moins foncée, mais surtout par la forme des deux organes de Tömösvary, qui ne sont pas circulaires, mais en triangle aux angles très fortement émoussés, comme ceux de Guadeloupe (voir MAURIÈS 1981). Collum presque aussi large que les anneaux moyens. Les angles tergaux post-latéraux sont identiques. Les stries tergaux sont peu nombreuses (6-7+6-7), non arquées et parallèles au bord caudal.

Dix exemplaires (sur 15) ont atteint leur maturité sexuelle, comme l'indique sur le Tableau 3 ci-après, la présence d'une paire de pattes non-locomotrice (+1 dans la colonne pp).

Quant aux ovipositeurs, soit ils ne font que très faiblement saillie (oc), soit, si on examine la zone ventrale des P.2, on observe par transparence une paire de volumineuses masses réfringentes qui sont probablement des ovipositeurs rétractés ou en gestation (or). Il est impossible, en l'absence d'ovipositeurs, d'hémipénis et de télopodes, de déterminer le sexe des deux spécimens (GUY 13A et GUY 97008) qui appartiennent peut-être à un taxon inédit.

Muséologie : ce matériel est déposé dans la collection Myriapodes-Onychophores du MNHN de Paris sous le code CA 003.

Tableau 3 : *Glomeridesmus* aff. *marmoreus* POCOCK 1894a : sont indiqués pour chaque exemplaire le code de sa localité et sa date de récolte. Les autres colonnes sont titrées comme aux tableaux précédents.

Loc.	date	sexe	pp	N.	L / λ
GUY 02D	01-02-92	♀ ^(oc)	35+1	20+T	7,1/1,6
		Juv.	30 ?	19+T	4,4/1,1
GUY 03	02-02-92	♀ ^(oc)	35+1	20+T	6,1/1,3
		Juv.	35	20+T	5,7/1,2
GUY 09A	08-02-92	♂	33+1+t	19+T	5,5/1,2
GUY 13A	12-02-92	♂♀ ? ⁽¹⁾	36+1	20+T	6,2/1,6
GUY 28A	02-03-92	♂ ⁽²⁾	35+1	20+T	7,0/1,0
		♀ ^(or)	35+1	20+T	6,3/0,9
		♀ ^(or)	35+1	20+T	6,0/1,0
		♀ ^(or)	35+1	20+T	5,6/0,8
		♂	33+1+t	19+T	5,0/0,9
GUY 97008	05-04-97	♂♀ ? ⁽³⁾	35+1	20+T	4,6/0,7
GUY 97011	7/8-04-97	Juv.	26	18+T	2,4/0,60
		Juv. ⁽⁴⁾	20 ?	14?+T	2,2/0,55
		Juv.	20	16+T	2,0/0,58

(1) Grand spécimen sans ovipositeurs ni hémipénis, ni télopodes.

(2) Hémipénis rudimentaires, télopodes cachés.

(3) Spécimen sans ovipositeurs ni hémipénis, ni télopodes.

(4) Exemple abimé.

(ov) Femelles pourvues de courts ovipositeurs.

(or) Femelles à ovipositeurs rétractés ou en gestation.

4e. *Glomeridesmus kawmontis* n. sp.

Loc. : GUY 012A, Montagne de Kaw, 11-02-92, 1 ♀j. holotype, 1 ♀j. paratype, coll. JPM.

Ces exemplaires, femelles jeunes, se distinguent surtout par une coloration dorsale brune plus foncée que chez *arcostriatius*, le collum et les autres tergites parfois ornés comme chez *marmoreus*. Le plus souvent chaque tergite est marqué de chaque côté par un spot rond clair latéral. Les antennomères, l'angle post-latéral des tergites, les organes de Tömösvary sont comme chez *arcostriatius*. Mais la striation tergale est bien différente, les stries, peu nombreuses (sept à huit) étant parallèles au bord caudal. Parmi les 18 pleurites, les moyens sont un peu plus larges que les autres et le bord caudal du dernier est inerme, sans dent externe.

Ces femelles, possèdent, contrairement aux exemplaires du Mont-Chauve (ci-après), une paire de pattes postérieures non-locomotrices, ce qui indique qu'elles ont atteint la maturité sexuelle, mais ne possèdent pas encore les organes vulvaires des adultes, comme c'est le cas chez *G. arcostriatius*.

4f. *Glomeridesmus* aff. *kawmontis* ?

Loc. : GUY97 5A, Mont-Chauve, 17-04-97, 1 ♀j. - GUY97 6A, même date, ♀j., et GUY97 6B, même date, 2 ♀j., coll. R. GARROUSTE.

Ces jeunes femelles, qui présentent les mêmes caractères structuraux et de coloration que celles de la Montagne de Kaw, sont de plus forte taille et pourtant ne possèdent pas de pattes postérieures non-locomotrices ; elles sont à un stade moins avancé et pourraient donc appartenir à un taxon inédit.

Muséologie : les matériaux de la Montagne de Kaw et du Mont-Chauve sont déposés dans la collection Onychophores-Myriapodes du MNHN de Paris, sous le code CA 006.

Tableau 4 : *Glomeridesmus kawmontis* n. sp. et *G. aff. kawmontis* : Les colonnes sont titrées comme au tableau 3.

Loc.	date	statut	sexe	pp	N	L/λ
<i>Montagne de Kaw</i>						
GUY 12A	11-02-92	holotype	♀j.	35+1	20+T	7,2/1,1
		paratype	♀j.	35+1	19+T	5,7/0,8
<i>Mont-Chauve</i>						
GUY97 5A	17-04-97		♀j.	30	18+T	8,3/2,0
GUY97 6A			Juv.	20	16+T	6,0/1,6
GUY97 6B			♀j.	25	16+T	8,3/2,0
			♀j.	30 ?	20+T	9,2/2,1

5. Ontogenèse des *Glomeridesmida* : *Glomeridesmus* sp.

Sont regroupées ici, dans la perspective de compléter nos connaissances sur les premiers stades de développement dans le genre *Glomeridesmus*, les 19 exemplaires des collectes de la parcelle Arbocel, les deux de l'Inselberg Dachine, et les 14 des environs de Maripasoula (10) et de Saül (4). Ces exemplaires sont quasiment tous de petite taille, immatures

et non identifiables au niveau de l'espèce. Sur les 35, 33 figurent dans le tableau ci-après, à l'exception des Arbocel 14 (non *Glomeridesmus*) et Arbocel 15 (très mauvais état de conservation).

La larve hexapode (Figs 23 & 24) qui montre, par transparence, l'abondance, surtout dans la zone péri-anale, de réserves lipidiques, est pourvue, en arrière des P.3, de deux paires de bourgeons (b.1 et b.2) qui annoncent bien le nombre de pattes (10) du stade suivant.

Muséologie : ces matériaux sont déposés dans la collection Onychophores-Myriapodes du MNHN de Paris, sous le code CA007.

Le tableau ci-après se distingue des précédents en ce qu'il classe les chiffres de la colonne du nombre de paires de pattes (**pp**), en ordre croissant, ce qui a l'avantage de mettre en évidence l'ontogenèse des tout premiers stades de développement, ce qui était encore inconnu jusqu'à ce jour et vient compléter le tableau présenté par ENGHOF & AL. 1993. La deuxième phase de l'ontogenèse (après le stade 6) paraît moins évidente, en raison du faible nombre d'exemplaires plus âgés.

Tableau 5 : *Glomeridesmus* sp. : un exemplaire par ligne, quelques chiffres et mensurations (mm) : S : stade anamorphe présumé ou sexe pour les stades épimorphiques – L : Longueur totale – λ : largeur maximale – N : nombre d'anneaux pré-telsoniens – T : telson – pp : nombre de paires de pattes – ØT : diamètre des organes de Tömösvary – Øant : diamètre des fosses antennaires – Eant : écartement des fosses antennaires.

	pp	S	N	L/λ	ØT	Øant	Eant
Arbocel 8	3	1 ^{er}	6+T	0,57/0,24	2 paires de bourgeons		
Arbocel 2	5	2	7+T	0,50/			
Arbocel 5	5	2	7+T	0,88/			
Arbocel 8	5	2	7+T	0,78/0,24	0,05	0,05	
Arbocel 8	5	2	7+T	0,86/	0,05	0,06	
Arbocel 8	5	2	7+T	0,74/			
Arbocel 9	8 ?	3 ?	?	? / 0,28	Manquent tête et 1 ^{ers} anneaux		
GUYMARI (1)	8	3	8+T	0,73/			
GUYSAUL (7)	8	3	8+T	0,77/0,27			
Arbocel 1	12	4	10+T	1,10/			
Arbocel 12	12	4	10+T	1,10/0,32			
GUYSAUL (17)	12	4	10+T	1,08/0,32			
GUYSAUL (9)	12	4	10+T	1,18/0,37			
GUYSAUL (7)	12	4	10+T	1,03/0,36			
GUYMARI (1)	12	4	10+T	1,03/			
GUYMARI (1)	12	4	10+T	0,90/			
GUYMARI (1)	16	5	12+T	1,20/0,36			
GUYMARI (1)	16	5	12+T	1,22/0,32			
GUYMARI (26)	16	5	12+T	1,26/0,33			
GUYMARI (6)	16	5	12+T	1,08/0,30			
GUYMARI (1)	?			? / 0,37	Manque moitié post. du corps		
GUYMARI (1)	20	6	15+T	1,36/0,34			
GUYMARI (1)	20	6	15+T	1,54/ ?			

Arbocel 4	20	6	15+T	2,5/			
Arbocel 7	20	6	15+T	1,9/			
Arbocel 10	20	6	15+T	1,7/			
G9702S	20	6	15+T	1,6/			
Stades épimorphiques							
Arbocel 6 *	35+1	♀	19+T	7,0/1,45	0,20	0,12	0,25
Arbocel 13 **	?	♀j.	18+T ?	2,8/0,58			
Arbocel 11	30	j.	20+T	2,9/0,66	Rien à signaler aux P.2		
G9704L	30	j.	20+T	2,65/0,76	RAS aux P.2 ni après les P.30		
Arbocel 4	35+1	♀	20+T	4,3/0,98	Ovipositeurs turgescents.		
Arbocel 3	34+1	♀	20+T	5,1/1,15	Ovipositeurs turgescents		

* : Femelle à ovipositeurs en simples cylindres robustes (quatre fois plus longs que larges), à stries tergaux (8 à 10) ultrafines et parallèles, à pattes non-locomotrices allongées.

** : exemplaire abimé, sans dernière paire non-locomotrice.

Ces données, concentrées dans le Tableau 6, ci-après, viennent compléter le tableau présenté par ENGHOFF & AL. 1993.

Tableau 6 : Nombre de paires de pattes (pp) et de tergites (N) aux premiers stades (anamorphiques) de l'ontogenèse dans le genre *Glomeridesmus*, d'après les données de MAURIÈS 1981 sur *G. marmoreus*, de ENGHOFF & AL. 1993 (*) et de la présente note (**) sur des espèces non identifiées. Les chiffres de la ligne N excluent le tergite terminal (telson).

Stades anamorphiques	1	2	3	4	5	6
pp.	3**	5**	8*	12	16	20
N	6**	8**	8*	10	12	15
Nombre de spécimens	1**	5**	1*, 2**	1	2	2

6. Conclusion

Avec les nouveaux éléments à la connaissance de l'ontogenèse des *Glomeridesmida* (ci-dessus), l'autre fait remarquable mis en évidence dans la présente note est la singularité de la dernière paire de pattes dans ce groupe, celle qui est la dernière chez les femelles et qui précède les télopoies chez les mâles.

La position relevée de cette dernière paire de pattes, qui exclut pour elle, selon l'auteur, une fonction locomotrice, observée ici sur les quatre espèces décrites plus haut, n'a été dans le passé apparemment observée et correctement figurée que par SHEAR 1974. Parmi les autres figurations de cette dernière paire (par exemple « les petites pattes atrophiées » de CARL 1942, celle de LOOMIS 1948, de MAURIÈS 1980 et plusieurs autres) aucune ne montre de position relevée, ce qui est sans doute dû au mode de fixation et de préparation microscopique.

Cette paire, qui se manifeste dans les deux sexes, comme l'avait noté, sans commentaire, MAURIÈS 1981, ne se trouve que chez trois des 33 exemplaires les plus âgés des

Glomeridesmus sp., qui sont presque tous immatures. Au contraire, leur présence est nettement majoritaire chez les quatre espèces identifiées (10 mâles et 24 femelles adultes sur 44 exemplaires). S'il est évident qu'il ne s'agit pas là d'un caractère sexuel secondaire, il apparaît clairement que leur apparition a un rapport avec la manifestation de la maturité sexuelle ; celle-ci semble concomitante, et dans les deux sexes et, après les six stades anamorphiques, avec le stade sept, premier stade de la partie épimorphique de l'ontogenèse.

À noter que si ces pattes présentent généralement des podomères plus courts et robustes que sur les pattes locomotrices (Figs 11 et 22), il semblerait qu'elles pourraient aussi être nettement plus allongées, comme les « Kopulationsfüsse » figurées par ATTEMS 1907. C'est aussi le cas de l'un des 33 exemplaires non identifiés (♀ à 35+1 paire de pattes d'Arbocel 6), qui appartient probablement à un taxon inconnu, et différent des autres *Glomeridesmus* sp., ce qui confirme que beaucoup reste à faire dans la connaissance de ces petits diplopoies.

HOMMAGE ET REMERCIEMENTS

L'auteur dédie le présent travail à la mémoire de l'entomologiste et écologiste JEAN-MARIE BETSCH, décédé récemment, qui fut le compagnon et mentor de ses missions en Guyane.

Il rend hommage à M^{me} MICHÈLE BERTONCINI, dessinatrice et agent CNRS au Muséum de Paris, qui a remarquablement su mettre en valeur et clarifier plusieurs de ses dessins originaux notamment les figures 1, 3, 5, 12, 16 et 25 de la présente note.

Il exprime encore une fois toute la gratitude qu'un auteur doit aux toujours actifs et ci-devant Rédacteurs du Bulletin, LUC PASSERA et ALAIN THOMAS, pour leur accueil toujours aussi bienveillant et leurs remarques pertinentes.

RÉFÉRENCES

- ATTEMS, C., 1907. – Javanische Myriopoden, gesammelt von Direktor Dr. K. KRAEPELIN in Jahre 1903. *Mitteilungen aus dem Naturhistorischen Museums*, Hamburg, 24, 2 : 77-142.
- ATTEMS, C., 1936. – Diplopoda of India. *Memoirs of the Indian Museum*, 11, 4 : 133-323.
- ATTEMS, C., 1938. – Die von Dr. C. DAWYDOFF in Französisch Indochina gesammelten. Myriopoden. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, N.S., 6, 2 : 187-353.
- BRÖLEMANN, H.W. 1898. – Voyage de M. E. SIMON au Venezuela. Myriopodes. *Annales de la Société Entomologique de France*, 67, 3^e trim. : 241-313.
- BRÖLEMANN, H.W. 1920. – Mission du service géographique de l'Armée pour la mesure d'un arc de méridien équatorial en Amérique du Sud, sous contrôle de l'Académie des Sciences (1899-1906), 10, 1919 : 235-275.
- CARL, J. 1941. – La différenciation sexuelle des *Glomeridesmida*. Une mise au point. *Compte rendu des séances de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève*, 58 : 250-254.
- CARL, J. 1942. – Contribution à la connaissance des *Limacomorpha*. Essai de morphologie comparée. *Revue suisse de Zoologie*, 49 : 133-167.

- ENGHOFF, H. 1990. – The ground-plan of Chilognathan Millipedes (External Morphologie). In : *Proceedings of the 7th International Congress of Myriapodologie*. Brill, Leiden : 1–21.
- ENGHOFF, H., W. DOHLE & J.G. BLOWER 1993. – Anamorphosis in millipedes (Diplopoda) – present state of knowledge with some developmental and phylogenetics considerations. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 109 : 103–234.
- GERVAIS, P. 1844. – Etudes pour servir à l’histoire des Myriapodes. *Thèse de Zoologie, Faculté des Sciences de Paris* : 1–36.
- GERVAIS, P. & J.M. GOUDOT 1844. – Études sur les Myriapodes. *Annales des Sciences naturelles*, sér. 3, 2 : 51–80.
- GOLOVATCH, I. E. & T. WESENER. 2016. – A species checklist of the millipedes (Myriapoda, Diplopoda) of India. *Zootaxa (Monograph)*, 4129, 1 : 1–75.
- HIRST, S. 1911. – A new termitophilous millipede from Bengal. *Annals and Magazine of Natural History*, Series 8, 8 : 256–257.
- HIRST, S. 1913. – On a second Indian species of the genus *Termitodesmus* (*T. fletcheri*, sp. n.). *Annals and Magazine of Natural History*, Series 8, 11 : 481–482.
- HOFFMAN, R.L. 1999. – Checklist of the Millipeds of North and Middle America. *Virginia Museum of Natural History*. Special publ. n°8 : 1–584.
- HOFFMAN, R.L. 1980. – Classification of the Diplopoda. *Museum d’Histoire Naturelle*, Genève, 1979 : 1–237.
- JEEKEL, C.A.W., 1971. – Nomenclator generum et familiarum Diplopodorum. A list from 1758 to the end of 1957. *Monografieën van de Nederlandse Entomologische Vereniging*, n°5, 1970, Amsterdam, : I–XII, 1–412.
- JEEKEL, C.A.W. 2003. – A Bibliographic Catalogue of the Order Glomeridesmida (Diplopoda). *Myriapod Memoranda*, 6 : 102–109.
- LOOMIS, H.F. 1934. – Millipeds of the West Indies and Guiana collected by the Allison V. Armour expedition in 1932. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 89, 14 : 1–69.
- LOOMIS, H.F. 1936. – The Millipeds of Hispaniola, with descriptions of a new family, new genera and new species. *Bulletin of the Museum of comparative Zoologie at Harvard College*, 80 : 1–191.
- LOOMIS, H.F. 1941. – N°2.– Millipeds collected in Puerto-Rico and the Dominican Republic by Dr. P. J. DARLINGTON in 1938. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy* : 17–80.
- LOOMIS, H.F. 1948. – Two new millipeds of Jamaica. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 38, 5 : 185–188.
- LOOMIS, H. F. 1961. – New and previously known Millipeds of Panama. *Proceedings of the United States National Museum*, Washington, n° 3454, 113 : 77–124.
- LOOMIS, H.F. 1964. – Millipeds of Panama. *Fieldiana, Zoology*, 4, 1 : 1–136.
- LOOMIS, H.F. 1975. – New Millipeds on a noteworthy collection from Jamaica. *The Florida Entomologist*, 58 : 167–185.
- MAURIÈS, J.-P. 1981. – Diplopodes Chilognathes de la Guadeloupe et ses dépendances. *Bulletin du Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris*, 4^e série, 2, 1980, A, 4 : 1059–1111.
- MAURIÈS, J.-P. 1988. – Les modes de peuplement des îles océaniques par les Diplopodes : le cas des Antilles françaises. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 1987, 112, 3/4 : 343–353.
- MORETTI-INIESTA, L.F., R. LOPES FERREIRA & T. WESENER. 2012. – The first troglobitic *Glomeridesmus* from Brazil, and a template for a modern taxonomic description of Glomeridesmida (Diplopoda). *Zootaxa* , 3550 : 26–42.
- POCOCK, R.I. 1894a. – Contributions to our knowledge of the Arthropod fauna of the West Indies. Part III. Diplopoda and Malacopoda, with a supplement on the Arachnida of the class Pedipalpi. *The Journal of the Linnean Society of London. Zoology*, 24 : 473–543.
- POCOCK, R.I. 1894b. – Chilopoda, Symphyla and Diplopoda from the Malay Archipelago. In.: *Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch Ost-Indien*. Max Weber (ed.), E.J. BRILL, Leiden : 307–404.
- RAJULU, S.G. 1970. – A catalogue of Myriapoda of India. (Part I). *Journal of the Madras University*, Series B, 1, 111–149.
- SHEAR, W.1974. – Millipedes (Diplopoda) from Mexican and Guatemalan Caves. In : *Subterranean fauna of Mexico, part II. Accademia Nazionale dei Lincei*, Roma, 1973, n°171 : 239–305.
- SHELLEY, R.M. 2011. – The milliped order Glomeridesmida (Diplopoda : Pentazonia : Limacomorpha) in Oceania, the East Indies, and southeastern Asia; first records from Palau, the Philippines, Vanuatu, New Britain, the Island of New Guinea, Cambodia, Thailand, and Borneo and Sulawesi, Indonesia. *Insecta Mundi*, 0196 : 1–11.
- SHELLEY, R., R.A. CANNINGS, P.T. LEPAGE & K.J. WHITE. 2007. – A glomeridesmid millipede in Canada (Diplopoda : Glomeridesmida). *Entomological News*, 118, 2 : 199–202.
- SHELLEY, R.M. & S.I. GOLOVATCH, 2015. – Nomenclator generum et familiarum Diplopodorum III. Les groupes Genre, Famille et Ordre proposés de Janvier 2000 à Décembre 2014. *Arthropoda Selecta*, 24,1 : 1–26.
- SHELLEY, R.M., P. SIERWALD, S.B. KISER & S.I. GOLOVATCH. 2000. – Nomenclator generum et familiarum Diplopodorum II. A list from 1958 through 1999. Pensoft (Ed.), Sofia – Moscou : 3–167.
- SIERWALD, P. & J.E. BOND. 2007. – Current status of the myriapod class Diplopoda (millipedes): taxonomic diversity and phylogeny. *Annual Review of Entomology*, 57 : 401–420.
- SIERWALD, P., J.E. BOND & G.T. GURDA. 2005. – The millipede type specimens Escherich, *Termitenleben auf Ceylon* in the collections of the Field Museum of natural History (Arthropoda: Diplopoda). *Zootaxa 1005, Magnolia Press*, Auckland : 3–64.
- SIERWALD, P., W.A. SHEAR, R.M. SHELLEY & J.E. BOND. 2003. – Millipede phylogeny revisited in the light of the enigmatic order Siphoniulida. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 41 : 87–99.
- SILVESTRI, F. 1898. – Diagnosticos de nuevos Diplópodos Sudamericanos. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 6 : 53–79.
- SILVESTRI, F. 1903. – Classis Diplopoda, vol.1, pars 1^a - *Anatome. Acari Myriopoda et Scorpioles hucusque in Italia reperta*, Portici : 1–272.
- SILVESTRI, F. 1911a. – Beschreibung der von K. ESCHERICH auf Ceylon gesammelten termitophilen Thysanouren, Myriapoden, sowie eine unbekanntenen mimetischen, termitophilen Coleopterenlarve. In : K. ESCHERICH, *Termitenleben auf Ceylon* : 239–247.
- SILVESTRI, F. 1911b. – Termitofili raccolti dal Prof. ESCHERICH a Ceylon. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere*, Iena, 30 : 401–418.
- VÉLEZ JR., M.J. 1965. – The taxonomy, distribution and certain ecological aspects of the Diplopoda of Puerto Rico. *Dissert. Doctorat University of Michigan*. I–XVII, 1–246.
- VÉLEZ JR., M.J. 1967. – New records of Puerto Rican Diplopoda with notes on their geographic distribution. *Stahlia, Miscellaneous Papers of the Museum of Biology, University of Puerto Rico*, n° 8 : 1–11.

=====

Annexe. – Clé des espèces des Glomeridesmidae de Guyane française.

1. – Absence de striation tergale (sauf parfois une très courte strie très latérale des deux côtés de chaque tergite) ; organes de Tömösvary parfaitement circulaires et nettement plus grands que les fosses antennaires ; une paire de lames linguales au gnathochilarium ; longueur du corps ne dépassant pas 7 mm ; ♀ : vulves sans ovipositeurs *Glomeridesmoides* n. g., *termitophilus* n. sp.

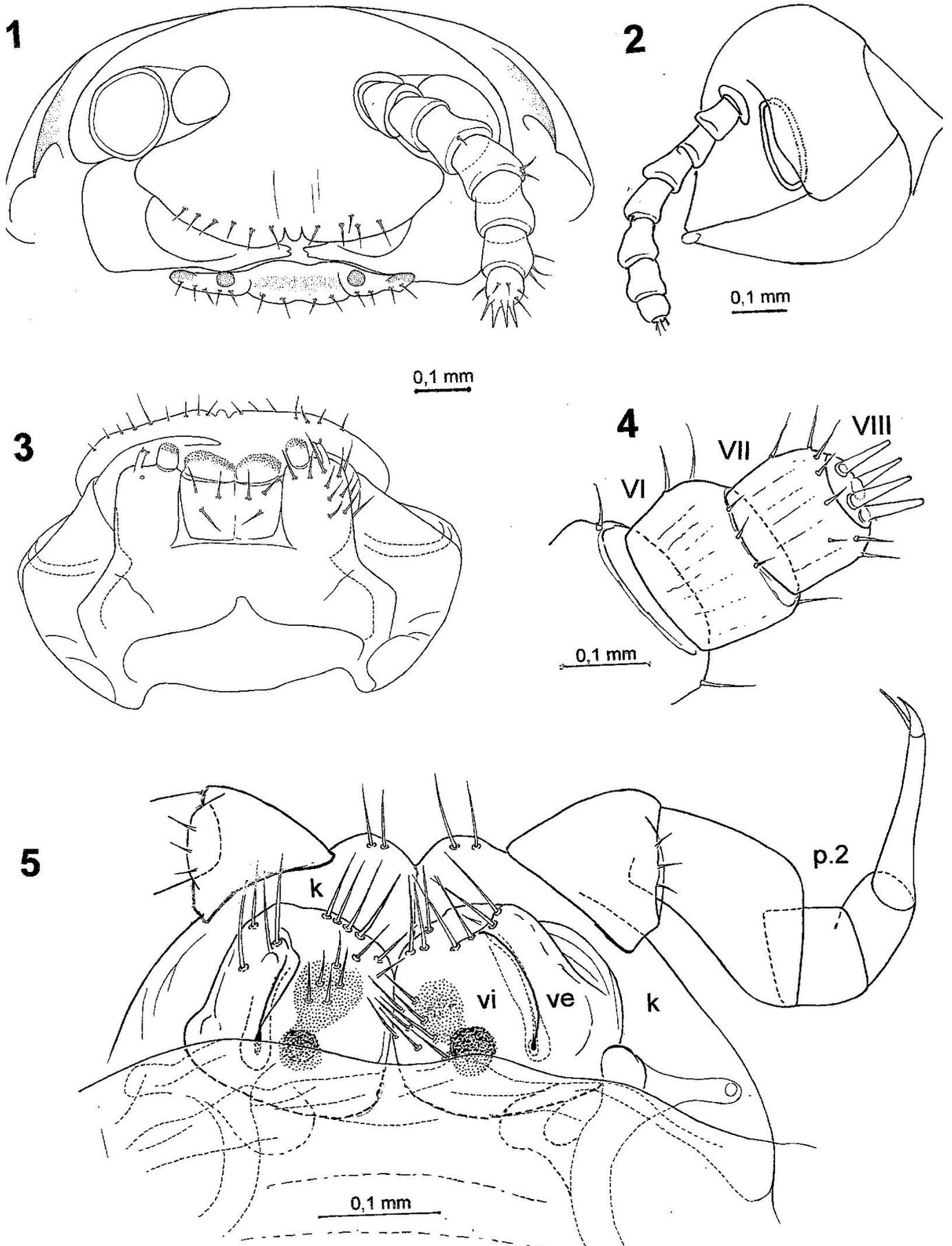
– – Présence de plusieurs stries tergaes ; organes de Tömösvary de forme variable mais sensiblement de même diamètre que les fosses antennaires ; pas de lames linguales au gnathochilarium ; ♀ : vulves avec ovipositeurs
Genre *Glomeridesmus* ... 2

2.– Stries tergaes nombreuses, arquées médialement en demi-cercle ; organes de Tömösvary parfaitement circulaires, de même taille que les fosses antennaires ; longueur du corps pouvant dépasser 10 mm.*G. arcostratus* n. sp.

– – Stries tergaes peu nombreuses (entre 5 et 10), non arquées, parallèles au bord caudal des tergites ; longueur du corps inférieure à 10 mm..... 3

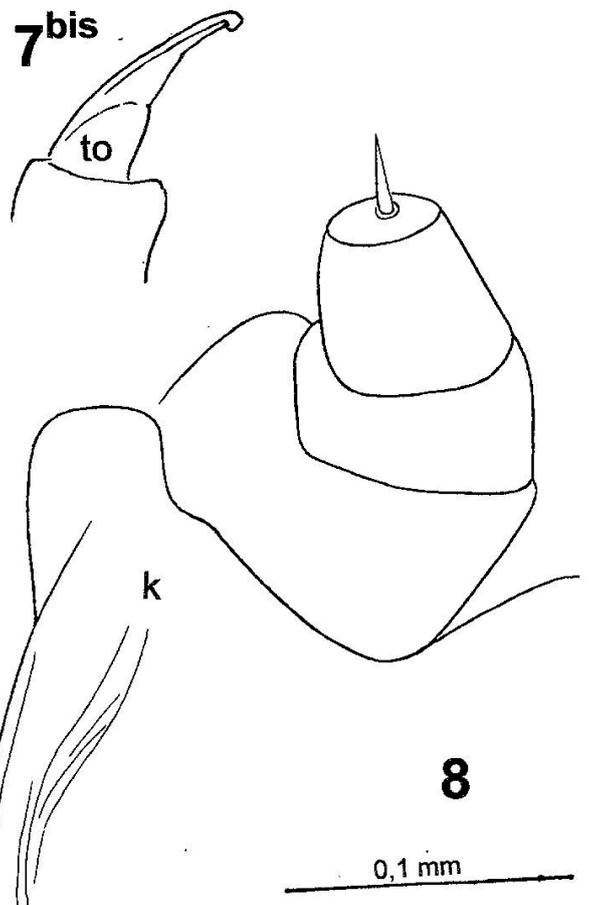
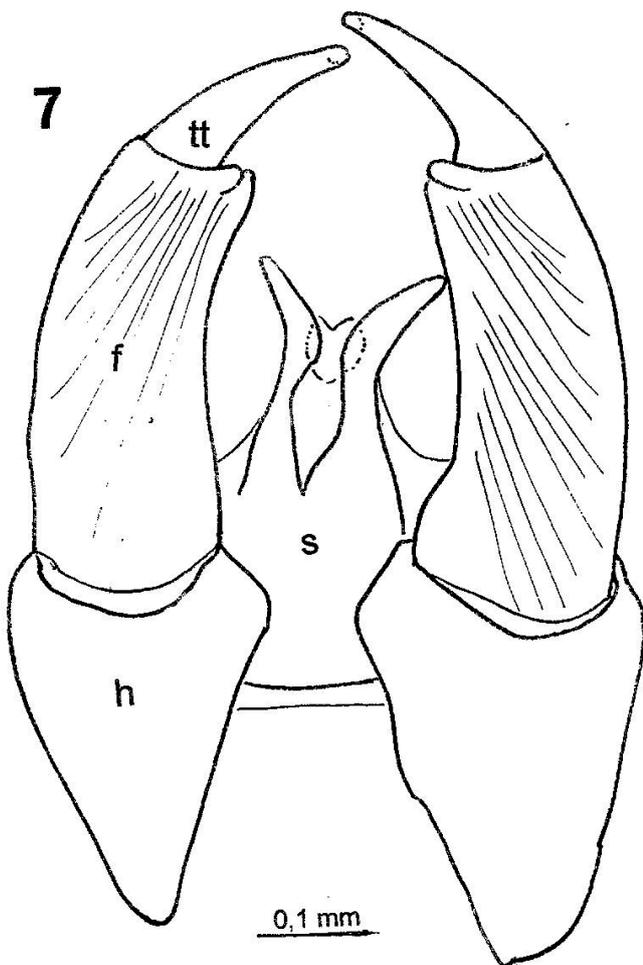
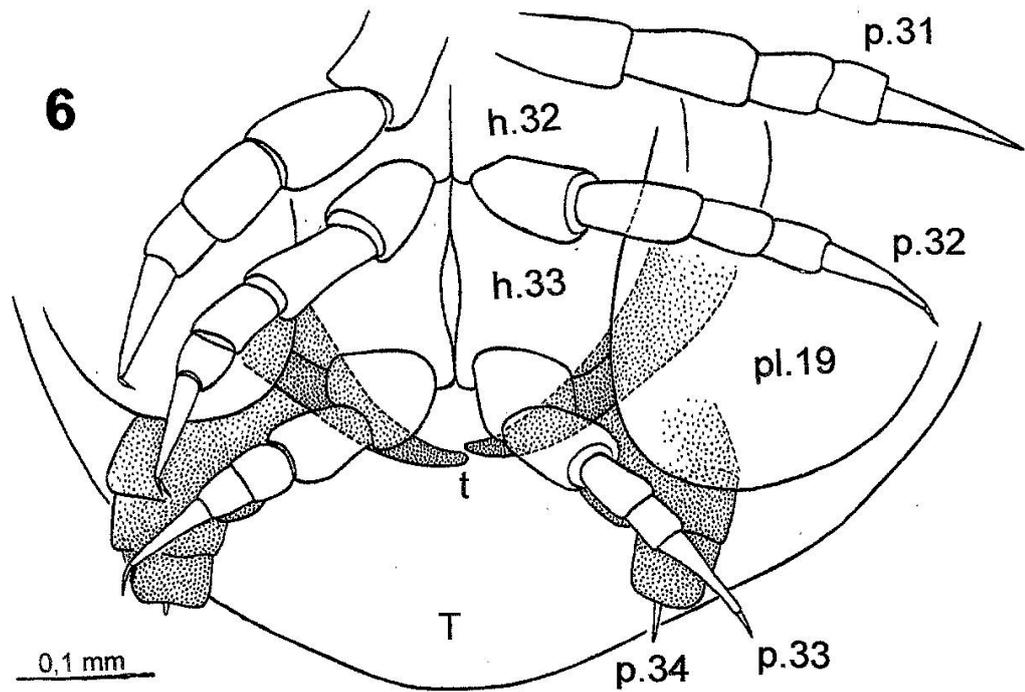
3.– 6 ou 7 stries tergaes ; organes de Tömösvary en quart de cercle aux angles très émoussés ; coloration brunâtre avec marbrures, dont une en W au collum,
G. aff. marmoreus Pocock, 1894a

– – 7 à 8 stries tergaes; organes de Tömösvary parfaitement circulaires ; coloration uniforme grise foncée, plus claire ventralement*G. kawmontis* n. sp.



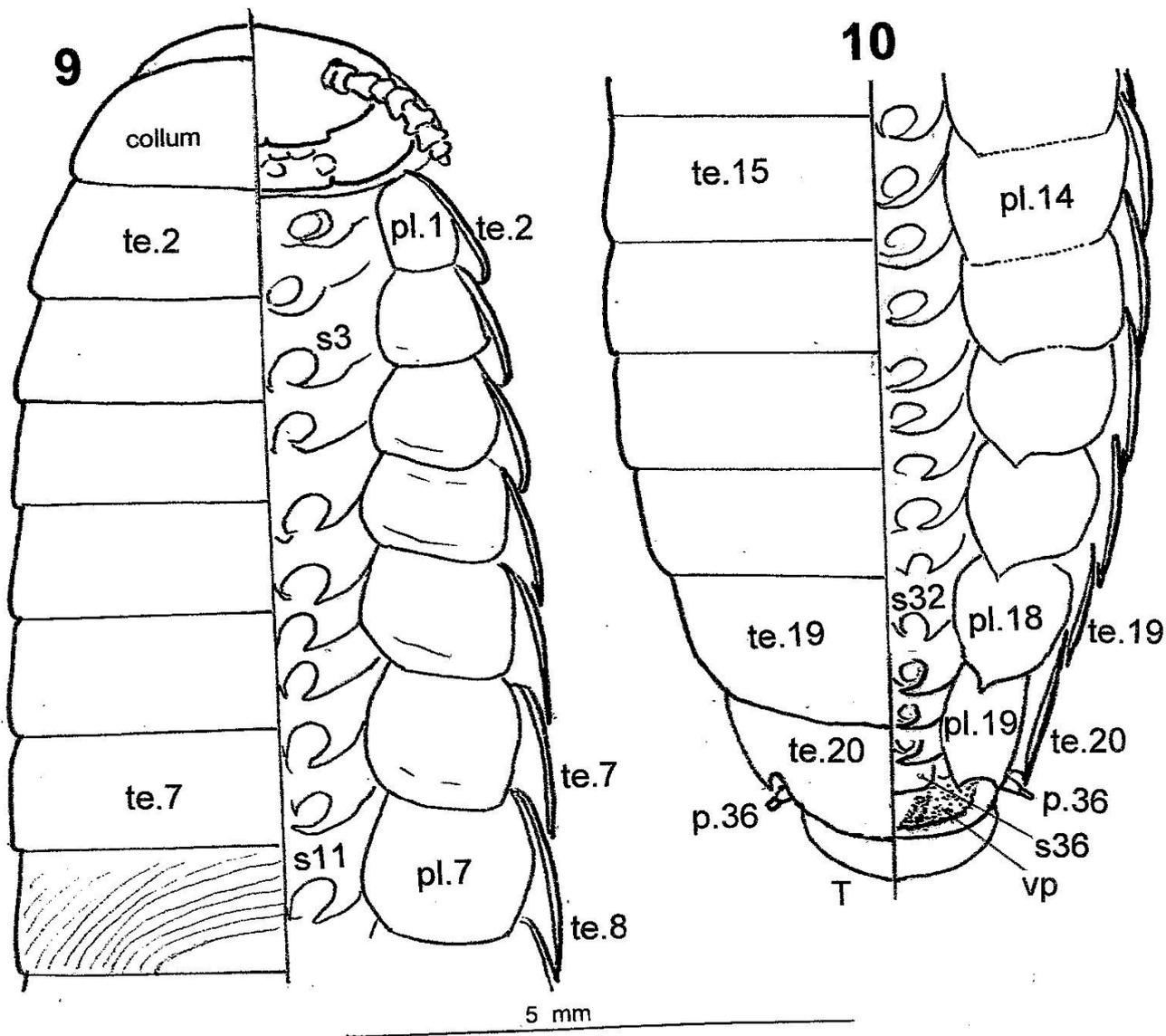
Figs 1 – 5 : *Glomeridesmoides* n. g. *termitophilus* n. sp., ♂ holotype, ♀ allotype :

1 – Tête et antenne gauche de la ♀ allotype, vue antérieure. 2 – Tête et antenne gauche de la même, vue latérale gauche. 3 – Tête de la même, face ventrale : gnathochilarium, mandibules et labre. 4 – Les trois antennomères distaux de l'antenne droite du ♂ holotype. 5 – p. 2 et vulves de la ♀ allotype en vue caudale.



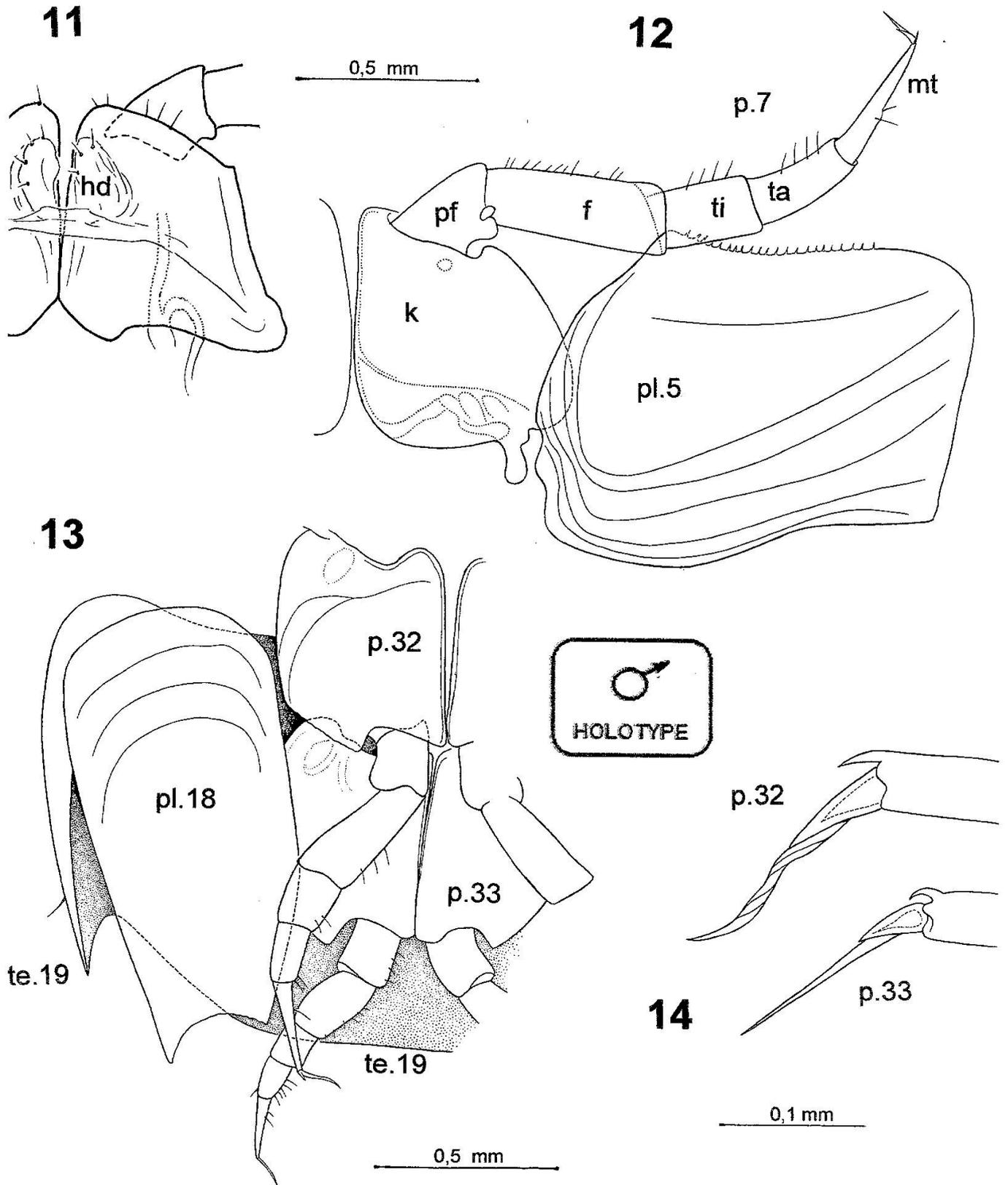
Figs 6 – 8 : *Glomeridesmoides* n. g. *termitophilus* n. sp., ♂ holotype :

6 – Extrémité du corps du ♂ holotype en vue ventrale : le telson (T) est en arrière-plan ; des trois dernières paires locomotrices (p. 31, 32 & 33), les deux dernières montrent leur coxites (h. 32 & 33), flanqués des derniers pleurites (pl. 19) ; sont figurés en grisé, la paire non locomotrice (p. 34) et l'extrémité des deux télépodites des télépodes (t). 7 – Télépodes du même, isolés, vue caudale. 7^{bis} – Tibiotarse du télépodite droit des télépodes du même, face orale. 8 – Une patte (p. 34) non locomotrice du même, isolée, vue orale.



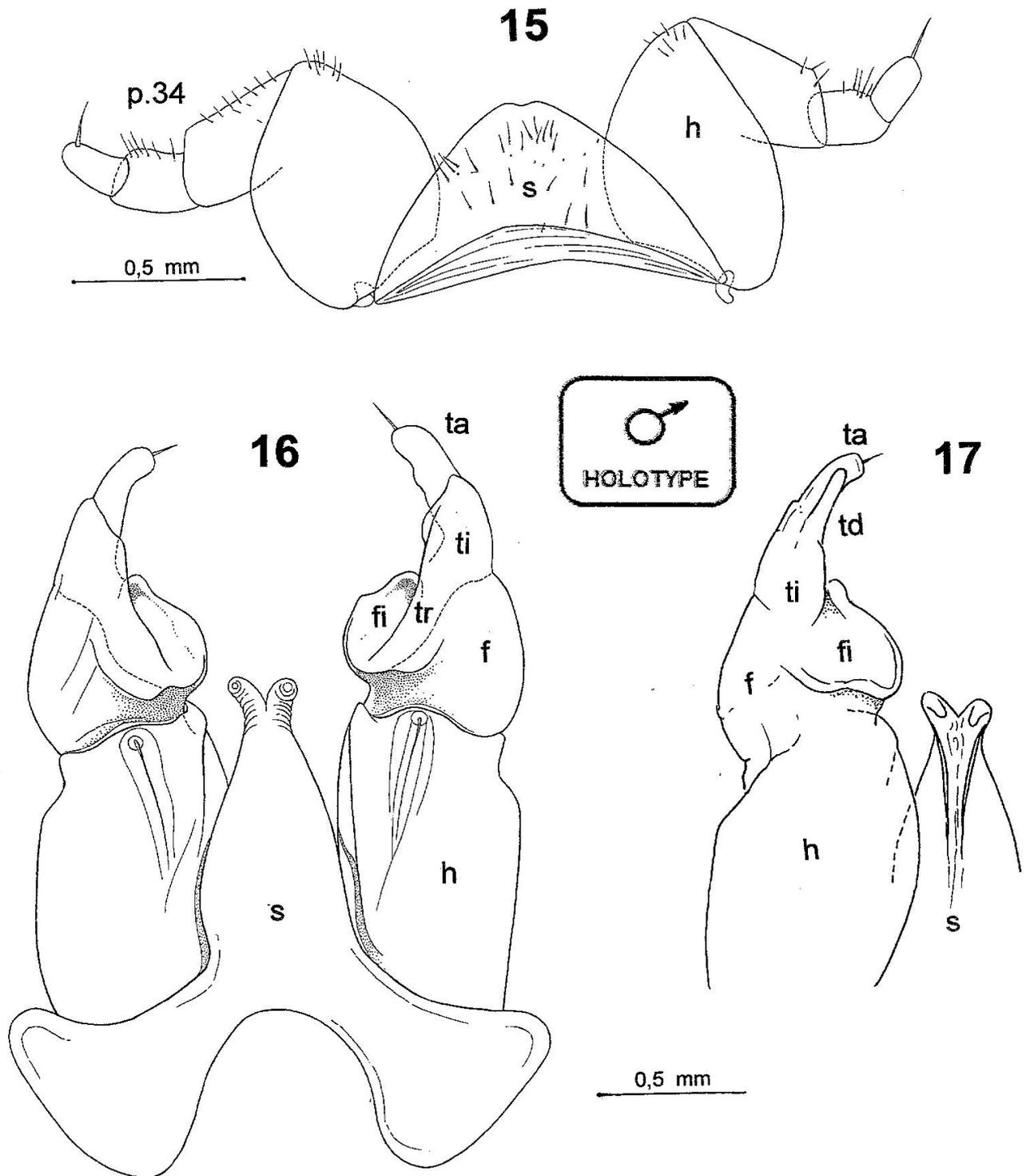
Figs 9 – 10 : Le plus grand *Glomeridesmida* connu à ce jour :

9 – Partie antérieure (tête et premiers segments) de la ♀ de Petit-Saut de *Glomeridesmus arcostratus* n. sp., schématisée et partagée en deux moitiés, vue dorsale à gauche, vue ventrale à droite : le collum et autres tergites (te) (striation tergale seulement au te.8) sont représentés à gauche, tandis que l'emplacement des pleurites (pl.) et des sternites (s) le sont à droite (pattes non figurées). 10 – La moitié droite, ventrale, de la partie postérieure de la même ♀, montre l'emplacement des pleurites (pl.) des sternites (s), des valves périanales (vp), du telson (T) et, des deux moitiés, l'apex des pattes non-locomotrices (p. 36).



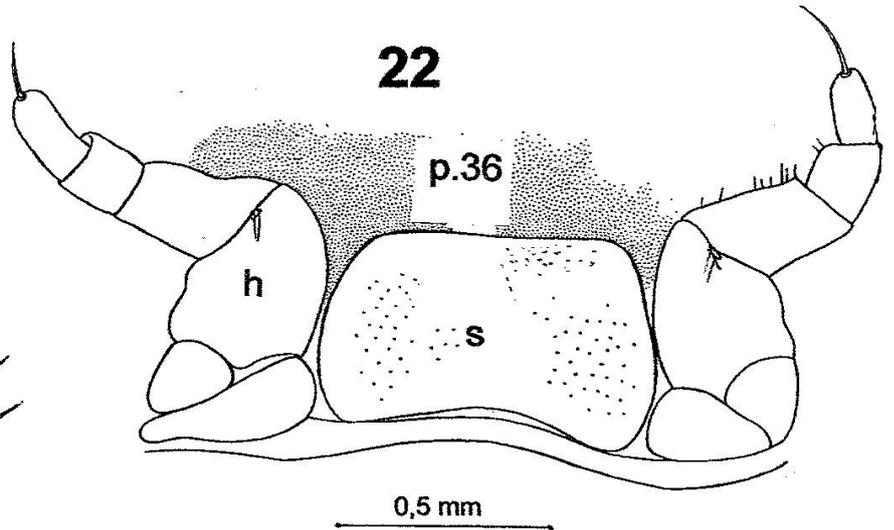
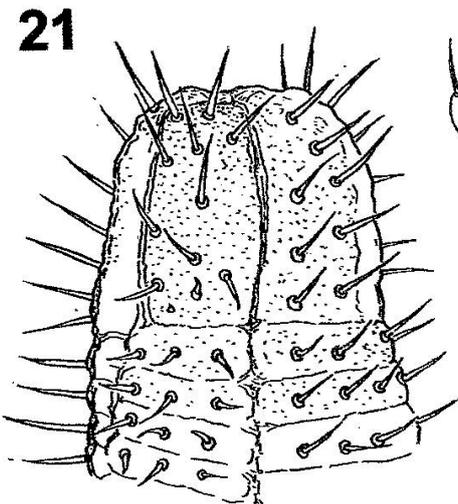
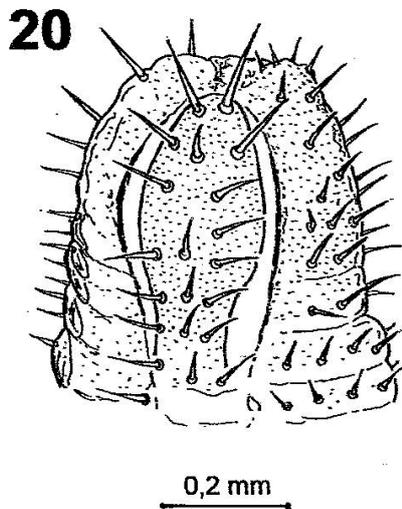
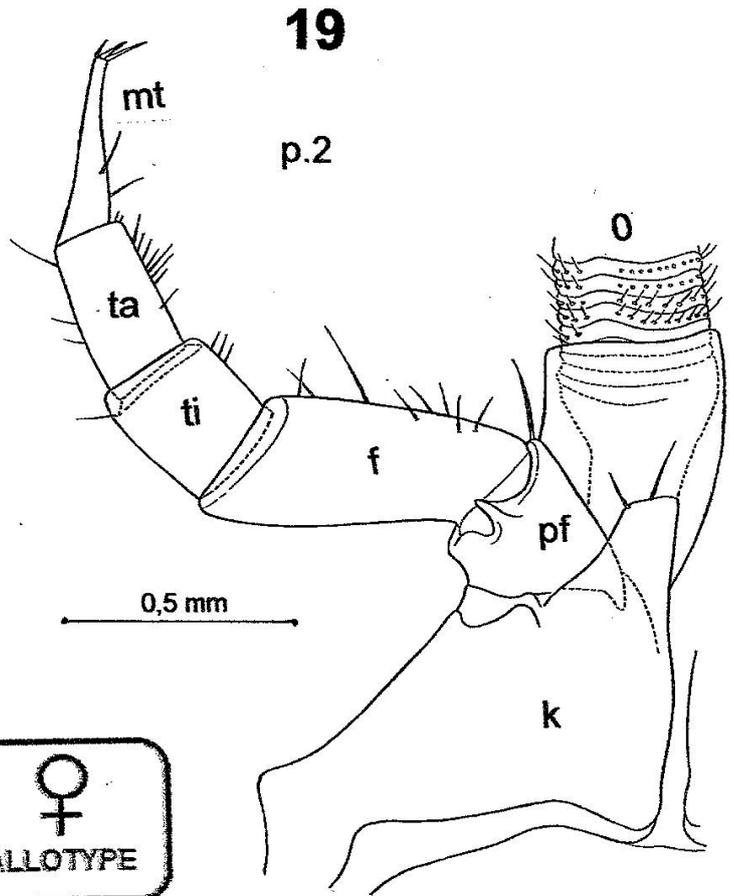
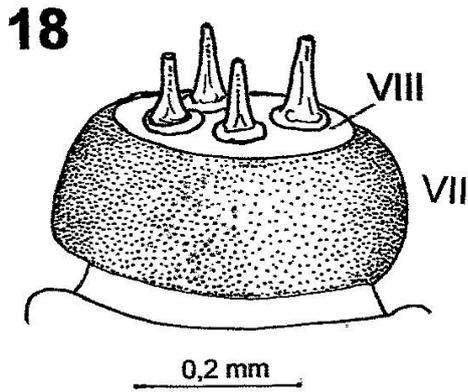
Figs 11 – 14 : *Glomeridesmus arcostratus* n. sp., ♂ holotype :

11 – P.2, face caudale. 12 – P.7 et 5e pleurite (pl. 5). 13 – Vue ventrale de la moitié droite du 19^e segment, séparé des 18^{es} et du telson par dissection, montrant le tergite (te.19) en grisé, le pleurite droit (pl. 18) et les pattes p. 32 et p. 33. 14 – Apex des tarse et uncus des p. 32 et p. 33.



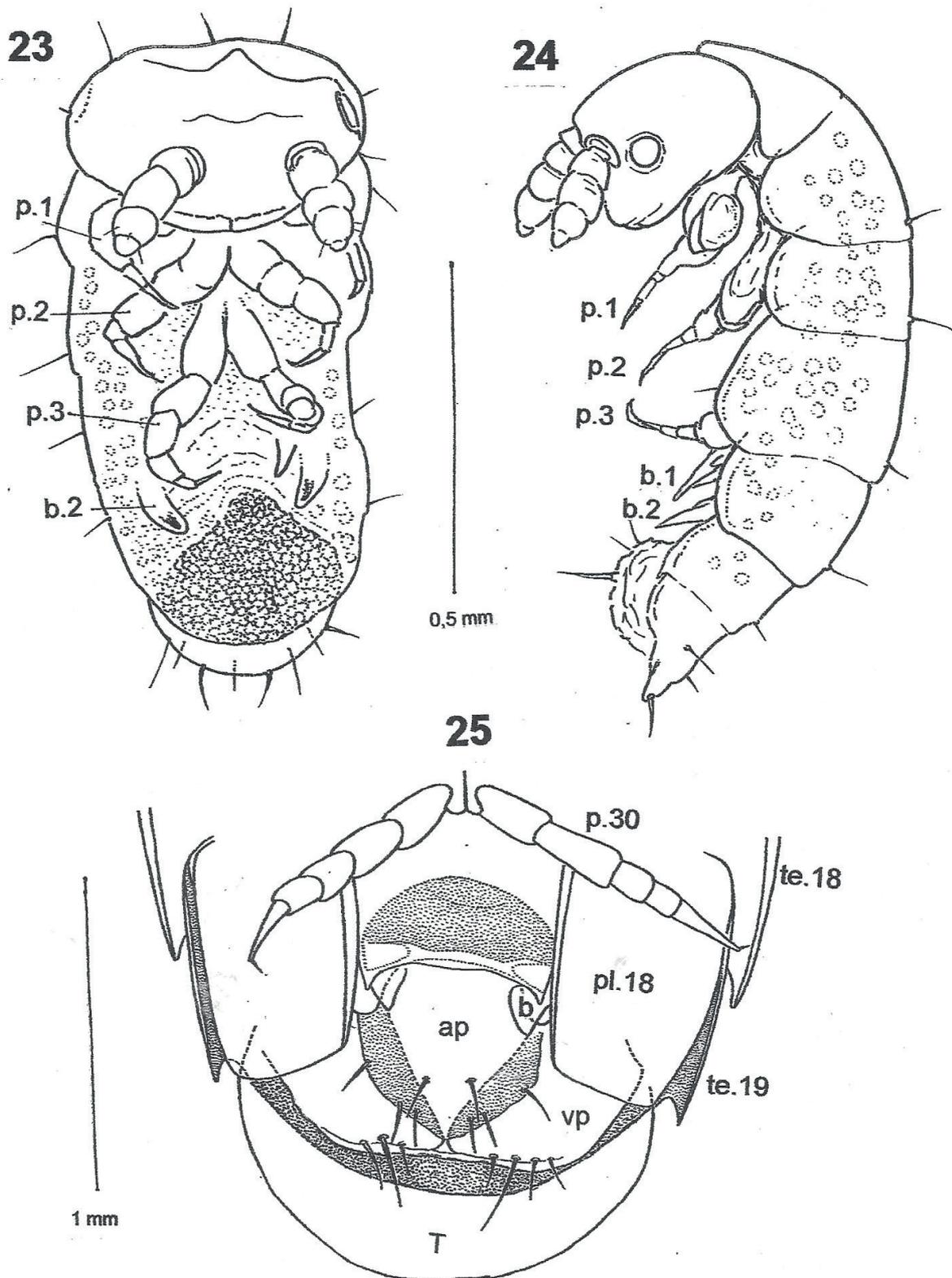
Figs 15 – 17 : *Glomeridesmus arcostratus* n. sp., ♂ holotype :

15 – Dernière paire de pattes (non-locomotrices, p. 34), face orale. 16 – Télropodes, face orale. 17 – Télropodite gauche des télropodes ; vue caudale.



Figs 18 – 22 : *Glomeridesmus arcostratus* n. sp., ♀ allotype :

18 – Antennomères VII et VIII, avec les quatre quilles sensorielles. 19 – 2^e paire (p. 2 gauche), face orale, et base de l’ovipositeur. 20 – Apex de l’ovipositeur : face orale de la vulve. 21 - Face caudale de la même. 22 - Dernière paire de pattes (p. 36), non-locomotrices, face orale.



Figs 23 – 25 : *Glomeridesmus* sp., Hexapode et ♂ immature.

23 – Larve hexapode de *Glomeridesmus* sp. d'Arbocel 8, vue ventrale ; b.1 et b. 2 sont les deux paires de bourgeons des pattes du prochain stade. 24 – La même, vue du côté gauche. 25 – Partie postérieure du juvénile GUY 04B de *Gl arcostriatus* : 18^e et 19^e tergites, telson (T), valves périanales (ap) et sous-anales (as), derniers pleurites (pl. 18), dernière paire de pattes (p. 30) et deux paires de bourgeons pédifères (b).

Comment les fourmis se défendent contre les infections microbiennes ou fongiques

par Luc Passera

Centre de Recherches sur la Cognition Animale, Université Paul-Sabatier, Toulouse France - luc.passera@wanadoo.fr

RÉSUMÉ

Les parasites représentent des défis importants pour les insectes sociaux. La socialité est généralement associée à la présence d'un grand nombre d'individus qui peut favoriser la propagation des agents de la maladie dans les colonies. Comme d'autres insectes, les fourmis ont un système immunitaire pour combattre les infections. Les peptides synthétisés par le corps gras tuent les micro-organismes envahissants.

En plus de l'immunité individuelle, les sociétés de fourmis ont développé une immunité sociale qui leur permet de se défendre collectivement contre les parasites en mettant en œuvre des comportements prophylactiques et thérapeutiques. Les colonies de fourmis peuvent être assimilées à un organisme multicellulaire en ce sens qu'elles représentent un seul superorganisme de reproduction. Les mécanismes de défense des individus et des colonies commencent par les défenses à la frontière pour empêcher la pénétration des parasites. De nombreuses observations montrent que les fourrageuses évitent les aliments contaminés. Si cette frontière est franchie, l'équivalent du soma doit être protégé, c'est-à-dire les ouvrières du nid qui peuvent être assimilées aux cellules d'un organisme. Les ouvrières combattent ensuite les agents pathogènes par des mesures prophylactiques. Les individus contaminés évitent spontanément le contact avec leurs partenaires sains, quittent activement le nid et interrompent toutes interactions sociales. Ils choisissent de mourir à l'extérieur. Le comportement le plus répandu est le toilettage pour se débarrasser des spores de champignons pathogènes tels que *Metarhizium brunneum*. Les fourmis s'auto-toiletent pour se débarrasser des spores des champignons pathogènes. Elles toilettent aussi les autres membres (allotoilettage). Les spores sont agglutinées en petites boulettes dans la poche infrabuccale. Ces boulettes seront régurgitées sous la forme de petites boules noires qui seront évacuées hors du nid. Une autre forme de prophylaxie, est l'éloignement du nid des cadavres ou des ouvrières moribondes. Un signal chimique (acide oléique) associé à la mort provoque une réaction nécrophorique.

Le comportement thérapeutique implique la sécrétion de deux glandes : la glande à poison et les glandes métapleurales. L'intérieur des nids et le couvain sont régulièrement désinfectés avec de l'acide formique fourni par la glande à poison et utilisé en spray. Son faible pH empêche les conidies de germer. Parfois, l'acide formique est récupéré au niveau de l'acidopore, puis stocké dans la poche infrabuccale et redistribué en léchant les partenaires. Les glandes métapleurales, qui sont spécifiques aux Formicidae, délivrent des substances antibactériennes et antifongiques sur demande. Leur contenu, récupéré par les pattes antérieures, est transféré aux glosses de la bouche puis distribué ensuite par grooming et léchage. Lorsqu'elles sont absentes, comme chez les *Camponotus*, les substances antibactériennes sont transmises par les trophallaxies. Les gouttelettes régurgitées présentent des activités antimicrobiennes. Les fourmis des bois incorporent de grandes quantités de grains de résine de conifères dans leur nid. Les terpènes qu'ils contiennent réduisent le nombre de nombreuses bactéries et champignons et protègent les fourmis contre les micro-organismes nuisibles. Les ouvrières de *Lasius neglectus* faiblement contaminées par le contact avec un nombre réduit de spores de *M. brunneum* développent un « effet vaccin » comparable à la variolisation. Elles seront immunisées lors d'un autre contact avec le même parasite. Les fourmis africaines *Megaponera analis*, blessées après un raid de chasse, appellent à l'aide en émettant une phéromone. Une partenaire prend la fourmi avec ses mandibules et la ramène au nid où la blessure est léchée pour éviter l'infection.

C'est chez les fourmis champignonnistes (*Atta* et *Acromyrmex*) que les soins prophylactiques et thérapeutiques sont le plus développés pour protéger le champignon nourricier mutualiste qui est menacé par des infections bactériennes ou par le champignon parasite *Escovopsis*. Chez les coupeuses de feuilles *Atta*, le toilettage est très développé et les glandes métapleurales émettent de l'acide phénylacétique qui empêche la prolifération bactérienne et de la myrmicacine qui arrête la germination des spores parasites. En outre, les déchets du jardin à champignon et les spores parasites sont recueillis dans la poche infrabuccale et recrachés plus tard dans les chambres à ordures. Les déchets sont gérés par de vieilles ouvrières spécialisées qui ne sortent jamais de la décharge où elles meurent. Ce comportement altruiste protège les ouvrières jardinières des infections. Une autre champignonniste (*Acromyrmex*) a développé une association mutualiste avec un actinomycète filamenteux qui produit des antibiotiques. Les spores d'*Escovopsis* sont stockées dans la poche infrabuccale qui fonctionne comme un dispositif de stérilisation spécialisé, tuant les spores. En effet, on peut voir dans la poche infrabuccale des hyphes de l'actinomycète qui produisent des antibiotiques. D'autres espèces de fourmis établissent une symbiose avec les arbres (myrmécophytes) dans les cavités desquels elles cultivent un champignon symbiote. Cet ascomycète synthétise également les antibiotiques. Certains d'entre eux (cyphomyrmicine, formicamycines) pourraient être utilisés en thérapie humaine parce qu'ils inhibent la croissance de pathogènes fongiques résistants comme *Staphylococcus aureus*. L'absence d'antibiorésistance qui dure chez les fourmis depuis 50 millions d'années pourrait être due au fait qu'elles changent régulièrement d'antibiotiques, les utilisent avec parcimonie et permettent au champignon *Escovopsis* de se développer à faible bruit causant seulement la mort de quelques ouvrières. Les fourmis ne connaissent ni morale ni éthique.

Mots-clés : défense immunitaire individuelle, immunité sociale, superorganisme, bactéries et champignons pathogènes, fourmis champignonnistes, comportements prophylactiques et thérapeutiques, antibiotiques.

How ants defend themselves against microbial or fungal infections

ABSTRACT

Pathogens are major challenges for social insects. Sociality is typically associated with close proximity of a large number of individuals, which favours the spread of diseases. Like other insects, ants have evolved an immune system to fight infections. Peptides synthesized by fat bodies can kill invading microorganisms.

In addition to individual immunity, ants have evolved a social immunity. Social immunity is based on the collective defence against pathogens by implementing prophylactic and therapeutic behaviours at the level of individuals. Ant colonies are often considered as a single superorganism in that they represent a single unity of reproduction. The defence mechanisms of both individuals and insect colonies start with border defences to prevent parasite intake. Primary defence mechanisms rely on avoidance behaviours. Experimental evidences show that foragers avoid contaminated food. If that boundary is crossed, workers at the nest fight pathogens using prophylactic measures. First, contaminated individuals entering the nest avoid contact with their healthy nestmates, actively leave the nest and break off all social interactions. Eventually, they choose to die outside of the nest. Second, workers can groom themselves (self-grooming) or groom each other (allogrooming) to get rid of spores of pathogenic fungi, such as *Metarhizium brunneum*. The spores are then clumped in small pellets in the infrabuccal pocket. These pellets will be regurgitated out of the nest. Another form of prophylaxis is the removal of dead or moribund workers from the nest. A chemical signal (oleic acid) associated with death causes a necrophoric behaviour.

The prophylactic behaviour involves the secretion of two glands: the poison gland and the metapleural glands. The nest and the brood are regularly disinfected with sprays of formic acid produced by the poison gland. Its low pH prevents conidia from germinating. In some species, the formic acid can be stored in the infrabuccal pocket and later distributed to nestmates by licking. The metapleural glands, which are specific to the Formicidae, deliver antibacterial and antifungal substances on request. These chemicals are collected by the forelegs, transferred to the glosses of the mouth, and then distributed to nestmates by grooming and licking. When metapleural glands are absent as in the genus *Camponotus*, antibacterial substances are transmitted through trophallaxis. The regurgitated droplets show strong antimicrobial activity. On the other hand, wood ants incorporate large quantities of coniferous resin droplets into their nests. The terpenes contained in the resin droplets significantly limit the growth of bacteria and fungi, and protect the ants from various harmful microorganisms. In the ant *Lasius neglectus*, workers that are weakly contaminated with the pathogenic fungus *M. brunneum* develop a 'vaccine effect' comparable to variolisation, which protects them from a later challenge with the same pathogen. In the African *Megaponera analis*, workers injured after a hunting raid call for help by emitting a pheromone. A partner takes the ant with its mandibles and brings it back to the nest where the wound is licked to prevent infection.

Prophylactic and therapeutic care are particularly well elaborated in the leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*). They help protecting the fungus which is threatened by bacterial infections or pathogenic fungi like *Escovopsis*. In *Atta* leaf cutters, grooming is highly developed and the metapleural glands produce phenylacetic acid preventing bacterial proliferation, and myrmicacin which stops the germination of parasitic spores. Furthermore, wastes from the subterranean gardens and spores of pathogens are collected in the infrabuccal pocket and regurgitated in the "garbage rooms". Wastes are managed by old specialized workers who never leave the dump, where they die. This altruistic behaviour protects gardeners workers from infection. Another fungus-growing ant (*Acromyrmex*) evolved a mutualist association with a filamentous actinomycete that produces antibiotics. *Escovopsis* spores are stored in the infrabuccal pocket which functions as a specialised sterilisation device, killing the spores. Indeed, we can see in the infrabuccal pocket hyphae of the actinomycete which deliver antibiotics. Other ants establish symbiosis with trees (myrmecophytes) within which they grow a symbiotic ascomycete fungus that synthesizes antibiotics. Some of them (cyphomyrmecin, formicamycins) could be used in human therapy because they work as strong growth-inhibitor of resistant fungal pathogens, such as *Staphylococcus aureus*. The lack of resistance to antibiotics, that probably lasted for 50 million years, could stem from that ants regularly change antibiotics, use them sparingly and allow the *Escovopsis* fungus to grow at low levels causing only the death of a few workers. Ants know neither morals nor ethics.

Key-words: individual immune defense, social immunity, superorganism, pathogenic bacteria and fungi, fungus-growing ants, prophylactic and therapeutic behaviors, antibiotics.

Introduction

La vie en société présente des avantages indéniables. Le plus important est sans doute l'existence d'une *coopération* entre les individus qui permet d'accomplir des tâches qu'un individu solitaire ne saurait exécuter (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Il suffit d'examiner les constructions des abeilles, des termites, des fourmis... ou de l'homme pour s'en persuader. La construction résulte chez les insectes sociaux d'une auto-organisation. C'est-à-dire de l'existence d'un mécanisme qui permet l'élaboration de structures organisées collectivement à partir des informations ayant pour origine les multiples interactions entre les individus. Cette absence de maître d'œuvre est une différence fondamentale d'avec les sociétés humaines. Chez les tisserandes *Oecophylla longinoda*, le

pliage des feuilles afin de les rapprocher puis de les coller entre elles pour réaliser le nid est un exemple frappant de coopération résultant d'une auto-organisation (HÖLLDOBLER & WILSON 1996, PASSERA & ARON 2005).

Mais la vie sociale entraîne aussi des contraintes. La vie en société qui implique un nombre considérable d'individus est considérée comme un facteur aggravant l'impact des parasites. Comme chez toutes les espèces menant une vie collective les fourmis sont exposées à des épidémies. Les maladies qu'elles soient dues aux infections microbiennes, aux champignons pathogènes ou aux virus qui affectent nos crèches, nos écoles ou nos EHPAD n'épargnent pas les fourmilières. Les « jeunes », c'est-à-dire les larves, sont particulièrement exposés car élevés à même le sol, dans les chambres du nid,

particulièrement riche en pathogènes divers. On a calculé qu'il y a en moyenne 5000 spores de champignons pathogènes par gramme de sol.

Les fourmis comme les autres insectes sociaux sont la cible d'une multitude de parasites et de maladies. Nous ne considérons dans cette revue réalisée à partir des références citées que les microparasites : bactéries et champignons. Les premières s'introduisent et se répandent dans les sociétés de fourmis par le biais de la recherche, de la récolte et de l'échange de nourriture lors des trophallaxies (échanges alimentaires bouche à bouche) tandis que les spores des champignons entomopathogènes se fixent sur la cuticule après une dispersion passive par le vent (SCHMIDT-HEMPEL 1998, BOOMSMA ET AL. 2005).

La propagation des maladies chez les fourmis est aussi favorisée par le fait qu'un nid contient habituellement une seule famille présentant une forte proximité génétique entre ses habitants (SCHMIDT-HEMPEL 1998, BOOMSMA ET AL. 2005). Du fait de l'haplodiploïdie (les femelles sont diploïdes et les mâles haploïdes) les ouvrières sœurs partagent 75 % de leurs gènes alors que chez les vertébrés, sociaux ou non, le degré de parenté pour ces mêmes individus n'est que de 50 %.

Les fourmis accordent beaucoup de soins au maintien de la propreté corporelle. Comme d'autres insectes les fourmis possèdent un éperon en forme de peigne arqué à l'extrémité du tibia des pattes antérieures. La concavité regarde le premier article du tarse. Les fourmis glissent leurs pattes et leurs antennes dans la concavité dont les dents retiennent les saletés (Fig.1).

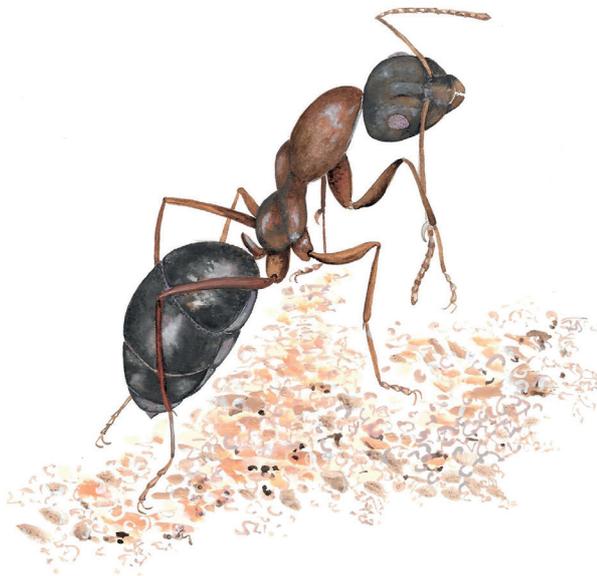


Fig.1 : Les fourmis sont très propres. Elles passent beaucoup de temps à nettoyer leurs antennes à l'aide d'un « peigne » porté par les pattes antérieures. @ DOMINIQUE GOURDIN

Le nettoyage des pattes est achevé en glissant les appendices entre les glosses et les paraglosses de la langue qui font office de brosses. Les déchets vont alors s'accumuler dans une cavité du plancher buccal, sous le pharynx, la *poche infrabuccale*.

Périodiquement l'ouvrière régurgite le contenu de cette poche sous forme de minuscules boulettes qui sont évacuées à l'extérieur.

Toutes les sociétés de fourmis hébergent donc des pathogènes. Cependant, les plus menacées sont celles qui ont lié des liens symbiotiques avec un champignon dont elles se nourrissent le plus souvent. Compte tenu de leur importance écologique ces fourmis feront l'objet d'un paragraphe particulier.

Pour évaluer la dangerosité des pathogènes LORETO & HUGHES (2016) ont testé celle de champignons parasites chez des fourmis privées de la possibilité de lutter efficacement. Pour cela ils ont introduit dans des sociétés de *Camponotus castaneus* un cadavre d'ouvrière morte après avoir reçu une suspension du champignon *Beauveria bassiana*. (Fig. 2)



Fig. 2 : Les ouvrières de *Camponotus castaneus* contaminées par le champignon pathogène *Beauveria bassiana* meurent si elles n'ont pas la possibilité d'éloigner les cadavres. @ ALEX WILD

Ce champignon entomopathogène est particulièrement fréquent dans la nature. Les diverses sociétés mises en expérience sont élevées dans des nids en plâtre formés d'une seule cellule fermée, de deux cellules communicantes mais fermées et enfin de deux cellules communicantes et ouvertes sur une aire extérieure. Les fourmis ne tardent pas à mourir, infectées par le cadavre contagieux. Pourtant, dans les nids où c'est possible, elles tentent d'éloigner le cadavre introduit par l'expérimentateur ainsi que les cadavres de leur propre société au fur et à mesure que les ouvrières meurent. Sur un total de 692 ouvrières présentes dans les élevages au moment de l'introduction du cadavre infecté, il est constaté que 681 ouvrières sont mortes au bout de 28 jours. La possibilité, dans certains élevages, d'éloigner d'abord le cadavre infecté introduit par l'expérimentateur, puis les cadavres des ouvrières mourant jour après jour après la contamination, n'arrête pas l'hécatombe. Il est probable que l'éloignement des petites enceintes n'est pas assez important pour limiter la contamination. Les survivantes tentent pourtant de désinfecter le nid en arrosant les cadavres virulents avec des gouttes d'acide formique.

Pour lutter contre les pathogènes, des stratégies comportementales prophylactiques complexes ont été mises

en place au cours de l'évolution ainsi que des processus thérapeutiques d'ordre physiologique.

Le système immunitaire individuel

Comme tout organisme animal ou végétal, les fourmis possèdent un système immunitaire inné permettant une défense contre les agents infectieux sans faire intervenir d'anticorps comme le font des vertébrés. Chez les insectes, trois processus fondamentaux peuvent agir pour éliminer parasites et pathogènes (HOFFMANN 1995). Dans le cas d'une attaque bactérienne, les hémocytes, c'est à dire des cellules en suspension dans l'hémolymphe, phagocytent les intrus. Si les parasites sont de plus grande taille, tels des nématodes, ils sont encerclés par des hémocytes qui les isolent du reste du corps. À cette encapsulation s'ajoute une polymérisation de mélanine faisant intervenir une enzyme particulière, la phénoloxydase. Or, comme la mélanine est imperméable, elle isole le pathogène de toutes ressources nutritives : il meurt. Enfin, selon le troisième processus reconnu, l'intrusion de microorganismes étrangers antigéniques induit la production de peptides antimicrobiens par le corps gras principalement. Ces molécules libérées circulent dans l'hémolymphe et tuent les parasites.

Ce dispositif a été exploré chez des ouvrières de *Camponotus fellah* en stimulant le système immunitaire inné par l'injection de peptidoglycanes et de lypopolysaccharides de *Pseudomonas aeruginosa* simulant une maladie (DE SOUZA 2008, DE SOUZA ET AL. 2008). Les auteurs ont induit ainsi la libération de peptides antimicrobiens dans l'hémolymphe. Dans le même temps, les fourmis traitées présentent une augmentation de la fréquence des trophallaxies et du léchage des partenaires. DE SOUZA a ainsi démontré que la réaction physiologique s'accompagne de réactions comportementales révélant une immunité sociale.



Fig. 3 : Les sociétés de *Formica fusca*, comme les autres sociétés de fourmis, sont caractérisées par une division du travail entre une grosse reine féconde et des petites ouvrières stériles. @ ALEX WILD.

Le système immunitaire individuel tient compte d'une caractéristique comportementale des fourmis qui est la division du travail (Fig. 3). Une des caractéristiques essentielles des insectes sociaux est l'existence d'un partage des activités.

La reproduction est dévolue à une femelle fécondée fertile, la reine. Les autres femelles de cette société matriarcale, les ouvrières, sont habituellement stériles. Encore jeunes elles sont cantonnées à l'intérieur du nid où elles prennent soin de la reine et des larves. Plus âgées, elles fourragent à l'extérieur du nid à la recherche de nourriture qu'elles transmettront à leur retour au nid aux ouvrières nourrices du service intérieur. Ces ouvrières fourrageuses sont évidemment exposées à beaucoup plus de dangers pathologiques que leurs sœurs nourrices. En toute logique, leur système immunitaire devrait être supérieur en raison des risques encourus. Cette hypothèse a été mise à l'épreuve par BOCHER (2007) et BOCHER ET AL. (2007). La concentration en phénoloxydase a été mesurée chez les ouvrières du service intérieur ainsi que chez les fourrageuses de *Cataglyphis velox*, une fourmi ibérique. Ce sont les fourrageuses qui sont les mieux pourvues en enzyme impliquée dans l'encapsulation des pathogènes. L'hypothèse que les individus les plus menacés de par leurs activités extérieures augmentent leur immunité naturelle s'en trouve renforcée. On ignore si l'augmentation des taux de phénoloxydases dans l'organisme des ouvrières est liée au vieillissement ou si elle est brutalement induite lors du changement de fonction des ouvrières fourrageuses. La concentration en phénoloxydases pourrait aussi être plus précoce afin de préparer les fourrageuses à leur future tâche. Quoiqu'il en soit, il semble bien exister chez les fourmis une plasticité phénotypique des défenses immunitaires liée aux dangers de l'environnement.

L'activation du système immunitaire individuel est certainement coûteuse en énergie bien qu'il soit difficile d'estimer ce coût avec précision. C'est peut-être la raison pour laquelle la réponse immunitaire d'ouvrières d'*Acromyrmex echiniator* baisse fortement 96 heures après que la société ait été exposée au champignon entomopathogène *Metarhizium* (BAER ET AL. 2005).

Le système immunitaire individuel ayant une efficacité limitée comme nous l'avons vu avec l'enfermement d'ouvrières de *Camponotus castaneus* (LORETO & HUGHES 2016) d'autres méthodes de lutte faisant appel à l'ensemble des ouvrières se sont trouvées sélectionnées au cours de l'évolution. Elles sont sans doute coûteuses en énergie mais leur efficacité vient s'ajouter à celle procurée par la défense immunitaire personnelle.

L'immunité sociale

Les sociétés de fourmis sont aussi capables de se défendre collectivement contre les différentes étapes d'une contamination. Éviter l'entrée des pathogènes, assainir ou désinfecter le nid, synthétiser et utiliser des composés antipathogènes, nouer des relations symbiotiques avec des organismes émetteurs de substances antibiotiques sont autant de mécanismes comportementaux ou physiologiques mis en œuvre pour lutter contre les infections. C'est ce que CREMER & SIXT 2009, CREMER ET AL. 2007, 2018 ont appelé *l'immunité sociale*. À la base de ces comportements il y a une détection des pathogènes grâce à l'activité des gènes impliqués dans

les récepteurs d'odeurs particulièrement nombreux chez les fourmis (Liu et al. 2019). Par exemple la famille des gènes régulant les récepteurs d'odeurs est considérablement amplifiée chez des fourmis comme *Camponotus floridanus* ou *Harpegnathos saltator* (SLONE ET AL. 2017). On en compte jusqu'à 300 chez la fourmi d'Argentine contre 10 seulement chez le pou (SMITH ET AL. 2011).

1. Les comportements prophylactiques

1a. Évitement des parasites

La solution la plus simple pour éviter des pathogènes consiste à interdire aux partenaires d'accéder à des espaces contaminés. C'est ce que fait *Acromyrmex striatus*. Les ouvrières qui ont rencontré à proximité du nid des spores d'un champignon parasite ferment l'entrée du nid la plus proche de ces spores afin que des compagnes ne puissent y accéder et se contaminer (DIEHL-FLEIG & LUCCHESI 1991).

Les travaux de TRANTER ET AL. 2015 sont de même nature mais plus complets. Afin de vérifier si les fourmis sont capables de détecter des pathogènes dangereux lors de leurs activités de fourrageage ou bien dans leur nid, les auteurs ont sélectionné quatre espèces dont les régimes alimentaires sont différents : *Polyrhachis dives* est une fourmi tisserande omnivore, *Messor barbarus* est une granivore, *Acromyrmex echinator* une champignonniste dont les ouvrières découpent des feuilles pour former le substrat d'un jardin à champignon, et enfin *Formica rufa* édifiant et nidifiant dans des dômes d'aiguilles de conifères et se nourrissant du miellat de pucerons ou d'insectes le plus souvent morts. Au cours des explorations à la recherche de tous ces matériaux utilisés pour nidifier ou se nourrir, les ouvrières de ces espèces sont régulièrement exposées à rencontrer un champignon obligatoirement entomopathogène *Metarhizium brunneum* (anciennement appelé *Metarhizium anisopliae*) (Fig. 4a et 4b) ainsi qu'un autre champignon, moins dangereux, car seulement facultativement entomopathogène, l'*Aspergillus flavus*. Pour expérimenter, les auteurs ont utilisé les conidies de ces champignons mises en suspension dans une solution de

Triton-X et une solution de talc comme traitement témoin. Les solutions sont présentées aux ouvrières selon trois modalités différentes correspondant à des rencontres naturelles : soit sur les aliments recherchés par les fourmis (des larves de *Tenebrio molitor* pour *Polyrhachis dives* et *Formica rufa*, des grains de riz pour *Messor barbarus*, des fragments de feuilles de trène pour *Acromyrmex echinator*) soit à même le sol patrouillé par les fourrageuses. Dans une dernière expérience les conidies sont déposées directement sur l'abdomen des fourmis afin de simuler la présence d'ouvrières contaminée dans le nid même.

Les quatre espèces de fourmis détectent la présence des champignons pathogènes dans les trois situations expérimentales. Elles évitent de circuler sur les surfaces contaminées. Quand elles s'emparent de nourriture, très vite elles vont pratiquer des auto-toilettages et des allo-toilettages. Le toilettage d'individus expérimentalement contaminés est très soigneux et très long. Les ouvrières enlèvent ainsi directement de la cuticule des partenaires contaminés les conidies et en même temps transfèrent des sécrétions antimicrobiennes issues de leurs glandes métapleurales (FERNÁNDEZ-MARIN ET AL. 2006). Il est vraisemblable que les fourmis utilisent les récepteurs chimiques de leurs antennes pour détecter la présence des éléments contaminés. C'est en tout cas ce qui se produit chez les termites (YANAGAWA ET AL. 2010). La détection physique par contact peut aussi jouer un rôle.

Bien que les quatre espèces présentent toutes des comportements d'évitement du matériel contaminé, on peut noter quelques différences. La fourmi champignonniste *Acromyrmex echinator* et l'espèce granivore *Messor barbarus* sont beaucoup plus attentives, quant au matériel récolté, que les deux autres espèces (CURRIE & STUART 2001). L'explication se trouve dans leur mode de vie. La champignonniste utilise les feuilles de trène pour réaliser un jardin à champignon. Il faut éviter de contaminer le jardin avec des feuilles infectées. En conditions naturelles, de très petites ouvrières spécialisées se perchent sur les feuilles transportées par les fourrageuses (Fig. 5). Non seulement elles éloignent des macro-parasites (des mouches phorides) mais en plus elles éliminent les spores de champignon (VIEIRA-NETO ET AL. 2006).



Fig. 4a et 4b : Évolution du champignon entomopathogène *Metarhizium brunneum* infectant et tuant une ouvrière de *Camponotus fellah* (a) (@ DANIVAL DE SOUZA) et de *Formica selysi* (b) (@ MICHEL CHAPUISAT).



Fig. 5 : La fourmi champignonniste *Atta cephalotes* transporte un fragment de feuille pour constituer le jardin à champignon sur lequel poussera le mycète symbiote nourricier. Sur la feuille, une ouvrière minor chasse les mouches parasites et élimine les spores des champignons pathogènes. *Acromyrmex echinator* présente le même comportement. @ ALEX WILD

La fourmi de feu *Solenopsis invicta* est tout aussi soigneuse que les autres espèces et évite d'introduire des aliments contaminés. Elle sait aussi protéger sa nourriture. Si la récolte a été trop abondante pour être consommée rapidement, les ouvrières stockent le surplus sous la surface du dôme, côté soleil afin qu'il sèche. Notons que faire sécher et déshydrater des aliments pour les conserver est une pratique humaine bien connue.

1b. Évitement des déchets contaminés

Les immenses nids des fourmis champignonnistes, surtout ceux des *Atta* qui comptent des millions d'individus, produisent beaucoup de déchets : il faut évacuer les meules à champignon qui ont cessé de produire le champignon nourricier. Ce terreau usé est bourré de bactéries et de restes de mycélium sans compter le champignon parasite *Escovopsis*. Ce sont des dizaines de kilos qu'il faut éliminer. Les fourmis ont choisi d'enterrer tous ces détritiques contaminés dans des chambres spéciales du nid transformées en déchetteries. Un nid d'*Atta sexdens rubropilosa* peut compter 300 poubelles contenant au total 475 kg de déchets ! Le transport des déchets depuis les jardins jusqu'aux décharges implique une division du travail. On observe une chaîne d'ouvrières se transmettant les déchets depuis les meules à champignon jusqu'aux chambres

d'ordures. La dernière de la chaîne dépose sa charge à l'entrée de la déchetterie sans jamais y rentrer. La charge sera récupérée plus tard par une ouvrière qui œuvre dans la poubelle. Et plus on se rapproche des stocks d'ordures plus les ouvrières sont âgées. Ce qui s'explique car les risques d'infection augmentent quand on se rapproche des poubelles accroissant le risque de mort des transporteuses. Ces ouvrières sont d'ailleurs victimes d'agression les empêchant d'occuper d'autres fonctions au cours desquelles elles pourraient contaminer les ouvrières saines (HART & RATNIEKS 2001). Les plus âgées sont cantonnées à l'intérieur des poubelles dont elles ne sortent plus jusqu'à leur mort. Elles remanient sans cesse les nouveaux déchets que leur amènent des ouvrières un peu moins âgées et qui ne pénètrent pas dans les poubelles. La mort des ouvrières de la poubelle est sans effet sur l'économie du nid puisque ces ouvrières âgées sont usées et trop affaiblies pour récolter des végétaux. On ne trouve pratiquement aucun cadavre dans l'immensité du nid ce qui prouve que l'on ne meurt que vieux et usé dans les containers à ordures. C'est à ce prix que les meules à *Leucoagaricus* restent saines (BOT ET AL. 2001).

1c. Évitement des compagnes parasitées

La plasticité sociale peut se manifester de diverses manières pour éviter de contaminer les compagnes. La banale fourmi noire de nos jardins, *Lasius niger* est abondante et s'élève facilement. STROEYMEY ET AL. 2018 ont collé sur le dos des ouvrières fourrageuses – celles qui sortent à l'extérieur chercher de la nourriture – des puces électroniques. Chaque contact d'une de ces ouvrières avec ses compagnes est enregistré. (Fig. 6). Certaines de ces ouvrières fourrageuses ont été contaminées expérimentalement par le champignon pathogène *Metarhizium brunneum*. Très vite les ouvrières contaminées fuient le contact avec les autres ouvrières du nid, évitant ainsi de les souiller. Et de manière surprenante leur comportement adapté se met en place avant même que la maladie soit visible. Un peu comme un humain qui, se sachant contagieux, évite de fréquenter ses semblables pour les préserver de la contamination.

L'évitement concerne aussi le couvain. Les ouvrières de *Lasius neglectus* contaminées par *M. brunneum* passent moins de temps dans la chambre à couvain que leurs congénères sains ou contaminés avec des spores rendues inoffensives par un traitement aux ultraviolets (UGELVIG & CREMER 2007). Ce comportement se produit dans les 24 heures qui suivent la contamination des ouvrières alors que les spores n'ont pas encore germé. Il semble évident que les fourmis détectent un signal chimique émanant des spores vivantes, absent des spores inactivées.

Les reines fondatrices elles-mêmes adoptent des comportements prophylactiques. Il arrive parfois que deux reines de *Lasius niger* s'unissent pour fonder un même nid. Si l'une des deux reines, saine ou infectée, meurt, l'autre reine entreprend aussitôt d'éloigner le cadavre de la chambre royale. Si la chambre royale est close, la survivante démembrer le cadavre et le recouvre de débris divers. Ce comportement est toujours effectué avant que le champignon *Metarhizium* sporule et devienne donc contagieux. L'éloignement du

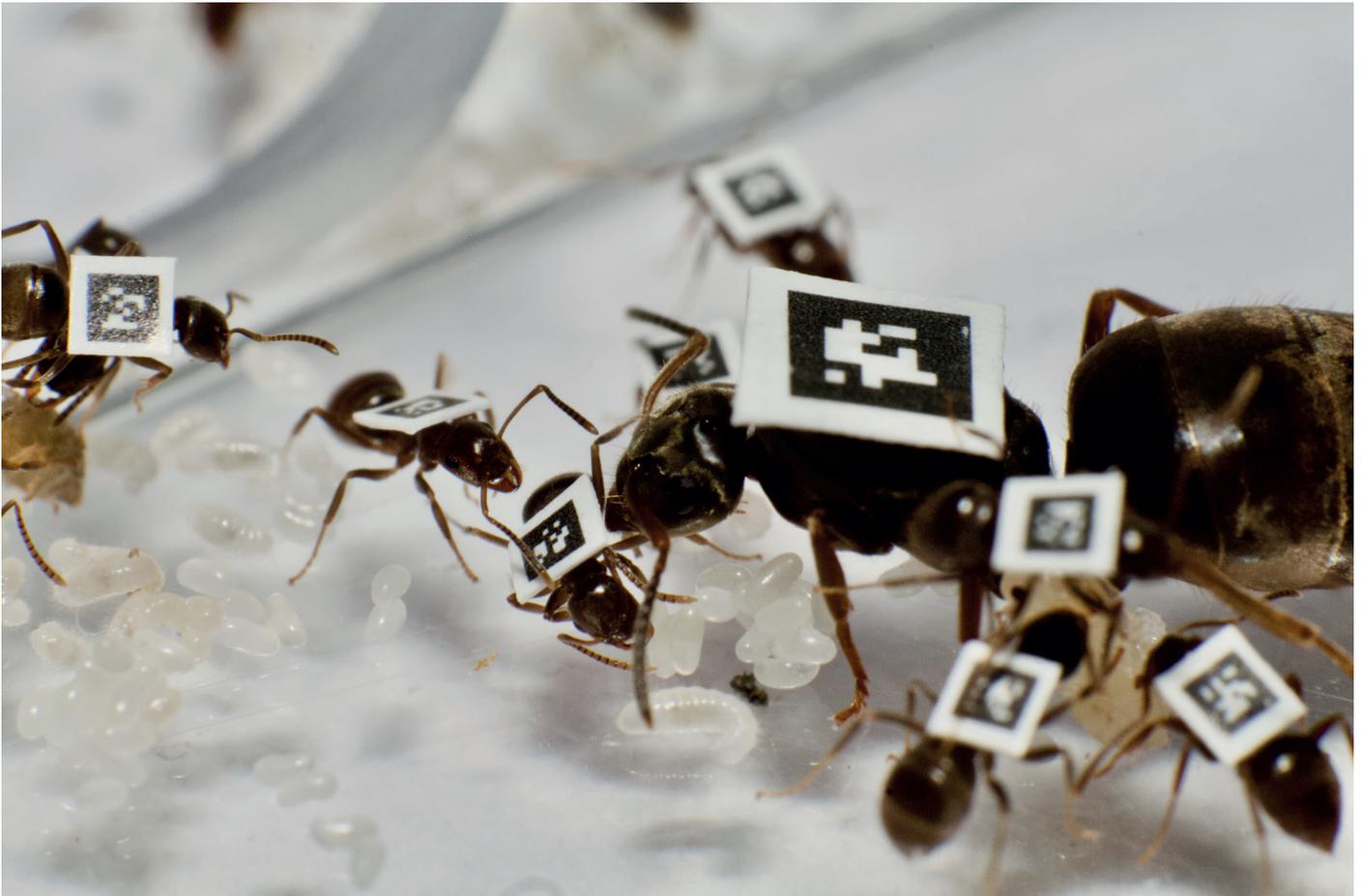


Fig. 6 : Ces fourmis *Lasius niger* dont certaines ont été contaminées par un champignon pathogène sont munies d'une puce électronique qui permet d'enregistrer le nombre d'échanges entre ouvrières contaminées et ouvrières saines. La reine a été aussi munie d'une puce électronique.

@ TIM BRÜTSCH

cadavre ou son enfouissement permet de prolonger la vie de la reine survivante. On peut s'étonner qu'une reine saine risque la contamination en co-fondant avec une reine éventuellement malade. C'est que le risque de s'infecter est moindre que celui de mourir de dessiccation en cherchant trop longtemps un site convenable pour s'enterrer et fonder dans l'isolement. La reine fondatrice utilise des moyens prophylactiques comme le feront ses ouvrières plus tard, mais à la différence de ses filles, elle est incapable de reconnaître un individu parasité (PULL & CREMER 2017).

1d. Des fourmis s'éloignent pour mourir

Les soins mis à éviter la contamination des compagnes peuvent prendre un aspect altruiste. Il y a peu de chances pour qu'une ouvrière de fourmi meure de vieillesse. Elle sera plutôt la proie d'un prédateur lors des sorties à but alimentaire, la prédation étant encore plus plausible si l'ouvrière reste longtemps dehors parce qu'elle hésite sur le chemin à prendre pour regagner le nid.

Lors de ses sorties de fourrage la fourmi peut aussi rencontrer un pathogène, bactérie ou champignon parasite sous la forme d'une spore infectante. Mourir dans le nid peut mettre en péril toute la société par contagion. Au cours de l'évolution, des comportements adaptés à la protection des compagnes ont été sélectionnés. HEINZE & WALTER 2010 ont observé de

près au laboratoire des nids de *Temnothorax unifasciatus* une espèce à faible effectif, fréquente dans nos régions (Fig. 7). Soixante-dix ouvrières ont reçu une suspension de spores du champignon entomopathogène *M. brunneum*. La plupart des fourmis traitées meurent en moyenne dans les 10 jours. Chose étrange, 70% d'entre-elles avaient en fait quitté leur nid environ six heures avant cette mortalité, sans jamais tenter d'y revenir. On peut penser que ce comportement est dicté par le champignon qui manipulerait les fourmis afin que les spores soient dispersées à l'extérieur où abondent des ouvrières



Fig 7 : *Temnothorax unifasciatus* la fourmi qui sort du nid pour mourir. @ ELISABETH BRUNNER

fourrageuses. C'est un phénomène fréquent observé par exemple chez les fourmis charpentières du genre *Camponotus*. Infectées par le champignon parasite *Ophiocordiceps* sp. les ouvrières sortent du nid, se déplacent d'une façon erratique qui leur a valu le surnom de fourmis zombies, puis grimpent sur un rameau où elles meurent. Deux jours plus tard le rhizomorphe du champignon émerge à l'arrière de la tête de la fourmi et sa fructification fait apparaître des spores qui se dispersent sur le sol et contaminent de nouvelles fourrageuses (Fig. 8). Un phénomène semblable se retrouve chez *Polyrhachis furcata* parasité par *Ophiocordyceps camponoti-saundersi* (SAKOLRAK ET AL. 2018).



Fig. 8 : Ouvrière de *Camponotus* parasitée par le champignon *Ophiocordiceps*. @ ALEX WILD

HEINZE & WALTER ont alors marqué de nombreuses ouvrières de *Temnothorax unifasciatus* dont ils ont abrégé l'espérance de vie en les soumettant pendant une heure et demie à une atmosphère saturée de gaz carbonique. Vingt-sept vont mourir dans les 15 jours qui suivent dont 22 (81,5%) quitteront leur nid pour aller mourir en moyenne 36 heures plus tard dans la solitude. À aucun moment ces ouvrières marquées n'ont tenté d'approcher leurs compagnes non gazées occupées à des activités de fourrageage. Tout se passe comme si les fourmis mourantes évitaient tout contact qui pourrait contaminer leurs compagnes.

Le changement comportemental de fourmis contaminées a aussi été observé par BOS ET AL. 2012. Des ouvrières de *Camponotus aethiops* contaminées par *Metarhizium* effectuent moins de trophallaxies. Elles pratiquent plus d'auto-toilettages et reçoivent davantage d'allo-toilettages dans les deux jours qui suivent l'infection. Sans doute ont-elles été détectées malades par leurs compagnes. De plus elles suppriment presque tout contact avec le couvain et diminuent le nombre d'interactions avec leurs compagnes. À partir du troisième jour qui suit leur contamination elles passent beaucoup de temps hors du nid et ceci jusqu'à la mort. En même temps elles deviennent agressives envers les ouvrières d'une société étrangère. Étant condamnées à périr elles rendent un dernier service à leur société. Non seulement elles évitent de contaminer leurs compagnes mais en agressant des étrangères elles éloignent un autre danger qui pourraient menacer leur propre nid.

1e. Nettoyage mécanique : le toilettage ou grooming

Débarrasser les fourmis vivantes et contaminées des spores des champignons pathogènes dont elles sont porteuses est une autre mesure prophylactique. Le nettoyage mécanique constitue la première barrière défensive mise en œuvre par les ouvrières quand leurs nids sont infectés par les spores de champignons pathogènes. Les spores de *M. brunneum* introduites dans de mini-colonies de la champignoniste *Atta sexdens rubropilosa* sont écartées du centre du nid pour être regroupées en un amas souvent recouvert de débris divers (JACCOUD ET AL 1999).

Les ouvrières dont la cuticule est souillée de conidies font l'objet d'un auto-toilettage (auto-grooming) ou d'un allo-toilettage (allo-grooming). Les ouvrières lèchent leur cuticule ou celle de leurs compagnes au cours d'un toilettage minutieux. Ce toilettage ou *grooming* permet de débarrasser la cuticule de débris divers mais aussi des conidies des champignons pathogènes. Conidies ou tous corps étrangers sont alors provisoirement stockés dans un diverticule aveugle de la cavité buccale. Périodiquement l'ouvrière vidange le contenu de sa poche *infrabuccale* sous la forme de minuscules boulettes noires. Les ouvrières s'auto-nettoient aussi fréquemment à l'aide de leurs pattes. Puis ces pattes, comme les antennes, sont à leur tour glissées entre les dents d'un peigne porté par les pattes antérieures afin d'être rendues propres (Fig. 9). Tous ces nettoyages sont très efficaces : 80% des conidies déposées par l'expérimentateur sur les cocons de *Lasius neglectus* sont enlevés en 24 heures par les ouvrières (TRAGUST ET AL. 2013b).



Fig 9 : Nettoyage des pattes par une ouvrière de *Formica*. @ ALEX WILD

Le grooming est soumis à une certaine plasticité. Les ouvrières d'*Atta colombica* toiletent assez mollement *Trichoderma* un champignon généraliste qu'elles parviennent à détruire facilement. Par contre elles passent bien plus de temps à collecter les conidies d'*Escovopsis*, le champignon parasite spécifique des fourmis champignonnistes qui est très virulent (CURRIE & STUART 2001, OKUNO ET AL. 2012).

De même les ouvrières de *Lasius japonicus* augmentent la fréquence des allo-toilettages si les compagnes sont plus lourdement infectées par *M. brunneum*. Plus la société est importante plus le nombre des allo-toilettages par individu

augmente. Les chances de survie de la colonie augmentent donc avec l'importance numérique de la société (OKUNO ET AL. 2012).

D'autres travaux menés sur *Lasius selysi* montrent que les ouvrières qui ont été au contact du champignon pathogène toilettent plus activement leurs compagnes restées longtemps hors du nid même si lors de leur retour elles semblent saines (REBER ET AL. 2011).

On peut noter l'existence d'une division du travail dans le grooming. Chez *Oecophylla smaragdina* les ouvrières minors ont un taux d'auto-toilettage plus faible que celui de l'allo-toilettage et réagissent moins bien que les ouvrières majors lors d'une attaque de *Metarhizium* (TRANter & HUGHES 2015).

Les travaux de QIU & HE 2014 permettent de mesurer avec précision les quantités de conidies enlevées par le toilettage car les spores marquées par l'isothiocyanate de fluorescéine peuvent être comptées à l'aide d'un microscope à fluorescence. Des ouvrières de *Solenopsis invicta* sont contaminées par le champignon *M. brunneum*. Certaines sont élevées dans l'isolement alors que d'autres sont confiées à des groupes de 10 congénères. Au bout de 24 heures il reste deux fois plus de conidies sur la fourmi isolée que sur celle soignée par 10 compagnes. C'est pourtant la fourmi isolée qui pratique le plus d'auto-toilettages. Ce sont donc les allo-toilettage des compagnes qui permettent d'éliminer une plus grande quantité de conidies portées par la fourmi infectée. La vie sociale présente un atout indéniable.

Le léchage des congénères contaminés n'est pas sans danger pour l'état sanitaire de la colonie. THEIS ET AL. 2015 ont utilisé un modèle épidémiologique qui permet d'estimer le risque pris par la société confrontée à une contamination. Utilisant *Lasius neglectus* et *Metarhizium brunneum* comme matériaux d'étude ils ont montré que si la fourmi infectée augmente ses auto-toilettages, elle diminue en même temps le nombre de léchages (allo-grooming) des compagnes saines de sa société. Ce faisant elle diminue bien sûr les risques d'infecter sa société. Quant à l'allo-grooming dirigé vers la fourmi contaminée ses conséquences sont variables : augmenter ou diminuer le risque de maladie. Le modèle épidémiologique SIS (un individu initialement sain « S », peut devenir infecté « I » puis être guéri « S ») démontre que tout dépend de l'équilibre entre le degré de virulence du pathogène et l'efficacité des défenses sociales de la société concernée.

L'allo-grooming augmente aussi la résistance du partenaire à la maladie. C'est ce que TRANIELLO ET AL. 2002 et UGELVIG & CREMER 2007 appellent le *transfert social*.

Le toilettage, qui dépend du contexte écologique, en particulier de l'importance du danger, est donc un comportement hygiénique de première importance.

1f. L'éloignement des cadavres et des malades

Le traitement des cadavres, le plus souvent par leur éloignement, est un phénomène universel encore plus indispensable pour les animaux vivant en société. Les fourmis n'échappent pas à ce comportement nécrophorique selon

l'expression proposée par WILSON ET AL. 1958. Les fourmis éloignent toujours les cadavres des congénères qui meurent dans le nid et les transportent à l'extérieur. Le phénomène a été vérifié pour *Pogonomyrmex badius*, plusieurs *Solenopsis*, *Myrmecia vindex*... (SUN & ZHOU 2013). La nécrophorie entre dans le cadre de la division du travail. Chez la champignonniste *Atta mexicana* les soldats ignorent les cadavres.

Le comportement nécrophorique est connu depuis l'antiquité. Pline l'Ancien et Plutarque y voyaient une cérémonie funèbre. Même à la fin du XIX^e siècle le naturaliste ANDRÉ 1885 écrivait que les fourmis pouvaient vénérer leurs morts et créer des cimetières. HOWARD & TSCHINKEL 1978 ont été parmi les premiers à démontrer qu'un signal chimique est à l'origine de ce comportement. Des cadavres de la fourmi de feu dont on a extrait tous les composants chimiques sont délaissés par les ouvrières. Par contre un morceau de papier sur lequel on a déposé les composants chimiques est évacué hors du nid. La nature des substances volatiles liées à la décomposition des cadavres a été établie par CHOE ET AL. 2009. Ils ont analysé les substances retenues par la cuticule de la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* (Fig. 10). La cuticule de la fourmi vivante possède deux substances majeures : le dolichodial et l'iridomyrmécine. On y trouve aussi, mais en petite quantité, des acides gras, en particulier de l'acide oléique. Dans l'heure qui suit la mort, dolichodial et iridomyrmécine disparaissent. L'acide oléique démasqué constitue le signal chimique qui signifie que la fourmi est morte ou plutôt qu'elle n'est plus vivante. C'est l'absence de dolichodial et d'iridomyrmécine qui détermine le comportement nécrophorique.



Fig. 10 : Fourmi d'Argentine : la présence du seul acide oléique signifie que l'ouvrière n'est plus vivante. @ ALEX WILD

La fourmi d'Argentine ne se contente pas d'éloigner les cadavres. Elle les désinfecte en permanence. Les cadavres sont transportés dans les « toilettes » du nid où les ouvrières viennent déféquer. Un cadavre non traité ne tarde pas à servir de support à trois champignons pathogènes : *Aspergillus fumigatus*, *Aspergillus nomius*, *Fusarium solani*. C'est le contenu de la glande pygidiale (dolichodial et iridomyrmécine) et non l'acide formique de la glande à poison qui empêche la croissance des champignons. Mais leur effet (sauf pour *Fusarium solani*) est très transitoire ce qui exige un traitement permanent. Ce dernier est rendu possible parce que

dolichodial et iridomyrmécine servent aussi de phéromone de piste (c'est pourtant la glande de Pavan qui a été démontrée émettre la phéromone de piste chez les Dolichoderinae ; voir BILLEN 1986). Les fourmis retrouvent ainsi et fréquentent en permanence les « toilettes » arrosant régulièrement les cadavres avec le contenu de leur glande pygidiale (KESANIEMI ET AL. 2019).

Le couvain fait aussi l'objet de soins vigilants. Les larves de *Cardiocondyla obscurior* infectées expérimentalement par *M. brunneum* sont léchées longuement par les ouvrières. Elles bénéficient d'un *comportement hygiénique* et sont transportées hors du nid (UGELVIG ET AL. 2010). Quand des larves qui se nymphosent sans cocon (*Linepithema humile*, *Crematogaster smithi*) ou à l'abri d'un cocon (*Lasius neglectus*, *Platythyrea punctata*) reçoivent une faible quantité de conidies de *M. brunneum*, elles sont rassemblées dans la chambre du couvain. Les larves infectées sont perçues à travers le cocon puisque ce dernier reçoit un surplus de léchages par rapport à ceux renfermant des larves saines. Si toutes les espèces de fourmis éloignent des larves malades de leurs nids, ce comportement est plus important chez les espèces dont les larves restent nues. Celles qui encoconnent leurs larves conservent le même nombre de cocons dans le nid qu'ils résultent de larves contaminées ou non. Les larves des espèces qui ne font pas de cocons sont infectées plus souvent que celles qui font un cocon et sont plus souvent éloignées du nid. Au total les ouvrières gèrent parfaitement leur couvain pour éviter au mieux des infections (Tragust et al. 2013b).

Chez *Solenopsis invicta*, les cadavres sont lâchés depuis l'ouverture du nid en haut du dôme et atterrissent un peu n'importe où (HOWARD & TSCHINKEL 1976). Chez les autres espèces, le plus souvent les cadavres sont entassés dans le « cimetière » qui est en fait une poubelle recevant toutes sortes de déchets. C'est le cas par exemple chez la légionnaire *Eciton* (RETTENMEYER 1963). Chez les champignonnistes du genre *Atta* les cadavres sont mêlés aux déchets des meules à champignon et transportés dans des chambres spéciales (STAHEL & GEIJSKES 1939). D'autres espèces préfèrent éparpiller les cadavres afin de minimiser les risques que les fourrageuses les rencontrent et se contaminent. De plus si les ouvrières accèdent librement à l'aire extérieure, elles dispersent les cadavres alors qu'elles regroupent les déchets. Elles les abandonnent loin du nid de manière à minimiser le risque que leurs compagnes les rencontrent (DIEZ ET AL. 2012).

D'autres fourmis enterrent les cadavres. RENUCCI ET AL. 2010 ont introduit dans des sociétés de *Temnothorax lichtensteini* des cadavres d'ouvrières de la même espèce ou d'espèces étrangères tuées par congélation depuis un temps variable. D'une manière générale les cadavres de *T. lichtensteini* font l'objet d'un transport nécrophorique. Les ouvrières d'une espèce étrangère sont enterrées : une ou plusieurs ouvrières récupèrent dans le nid des débris divers : fragments de plâtre, grains de sable... qui sont posés sur le cadavre ou placés d'abord autour. D'autres ouvrières interviennent et recouvrent le cadavre de nombreux débris. La séquence se termine par l'apport de fragments minuscules qui viennent colmater les

interstices. Les manipulations liées à l'enfouissement peuvent varier, traduisant une plasticité comportementale importante.

Ces mesures prophylactiques sont bénéfiques comme l'ont montré DIEZ ET AL. 2014. Des ouvrières de *Myrmica rubra* accompagnées de couvain sont élevées dans des nids expérimentaux. Pour atteindre l'aire extérieure, dans un premier cas les ouvrières doivent franchir un petit trou qui les empêche de transporter les cadavres entiers. Il leur faut quelques jours pour les découper et les éliminer. Dans une autre série expérimentale le trou de sortie est assez grand pour qu'une ouvrière chargée d'un cadavre passe librement et rapidement. Des ouvrières saines et tuées par congélation sont introduites dans les élevages. Au bout de 50 jours la survie des ouvrières libres est supérieure à celle des ouvrières entravées. Les larves ont aussi une meilleure survie dans la première situation bien que les ouvrières aient pris soin de les éloigner du couvain. Il est clair, que le comportement nécrophorique a une dimension prophylactique : il augmente la longévité des ouvrières ainsi que celle de leurs larves.

Si les ouvrières ont succombé à une infection il est encore plus urgent de les éloigner du nid. Elles sont devenues dangereuses. QIU & AL. 2015 ont contaminé des ouvrières de la fourmi de feu *Solenopsis fugax* avec le champignon pathogène *M. brunneum* puis les ont tuées par congélation. Les cadavres d'ouvrières contaminées ou non sont éliminés dans l'heure qui suit la mort. Des nymphes sont d'abord tuées avant d'être contaminées par une suspension de conidies et introduites dans le nid en même temps que des nymphes elles aussi tuées mais non contaminées. Toutes seront éloignées du nid un à deux jours plus tard et les nymphes infectées sont éliminées avant les nymphes saines. Ces différences dans le comportement nécrophorique sont liées à l'apparition plus ou moins précoce d'acides gras (acides oléique et linoléique en particulier) sur la cuticule des cadavres confirmant les recherches de CHOE ET AL. 2009. L'éloignement accéléré des nymphes infectées réduit bien sûr le risque de contaminer les habitants du nid.

1g. La désinfection et l'assainissement du nid

L'acide formique joue un grand rôle dans l'assainissement du matériel du nid comme l'ont montré TRANTER & HUGHES 2015 chez la fourmi tisserande *Oecophylla smaragdina* (Fig. 11). La mesure du pH montre que l'intérieur du nid et la soie produite sont très acides avec des valeurs variant de 4 à 5. Cette acidité réduit la viabilité des conidies de *Metarhizium*. Cette acidité consubstantielle au bon état sanitaire du nid se retrouve chez une autre tisserande (*Polyrhachis delecta*) qui utilise la production de ses glandes métapleurales puisqu'elle est dépourvue de glande à poison.

Quelques oiseaux sont connus pour assainir leur nid en incorporant des plantes aromatiques dont les composés volatiles (theréine) éloignent les ectoparasites. Quelques moineaux récupèrent même des mégots de cigarettes dont la nicotine a le même effet répulsif (SUÁREZ-RODRIGUEZ ET AL. 2013). Un comportement de même nature existe chez les fourmis. En démontant le dôme de la fourmi des bois



Fig. 11. La soie de cette fourmi tisserande *Oecophylla smaragdina* a un pH très bas (2,5 à 5) qui détruit les pathogènes. @ ALEX WILD

Formica paralugubris on remarque avec surprise une quantité importante de résine que les ouvrières ont collecté sur les conifères où elles exploitent le miellat des pucerons (Fig. 12). Si chaque fragment ne pèse que 0,05 g le poids total de cette résine peut atteindre 20 kg pour un dôme dont le volume est de 3 m³ (CHRISTE ET AL. 2003). La résine contient de nombreux terpènes qui possèdent des propriétés antibactériennes, antifongiques et antivirales. Elle agit donc comme un antiseptique. Cette résine est recherchée volontairement par les fourmis car elle est transportée préférentiellement à des brindilles ou de menus graviers dans les dômes. C'est la térébenthine qui émane de la résine qui détermine les ouvrières à s'emparer des grains. On note que la résine est récoltée en plus grande abondance au printemps et en été, à une époque où les larves qu'il faut protéger sont nombreuses (CASTELLA ET AL. 2008). Les fourmis des bois peuvent ainsi assainir leur nid. D'ailleurs la résine est déposée dans le voisinage des larves (BRÜTSCH & CHAPUISAT 2014).



Fig. 12. Transport d'un grain de résine par une ouvrière de *Formica paralugubris*. @ ARNAUD MAEDER

D'autre part l'action antifongique de grains de résine prélevés sur un arbre est moindre que celle des grains de résine présents dans le nid (BRÜTSCH ET AL. 2017). En complément les

auteurs ont recherché l'acide formique et l'acide succinique (contenus dans la glande à poison des ouvrières) à la fois sur des grains de résine, des brindilles et de petits graviers tels qu'on les trouve dans les dômes. Les analyses ont été réalisées par chromatographie liquide à haute pression (HPLC). Or c'est la résine qui recèle la plus grande quantité du contenu de la glande à poison. Ceci signifie que la résine a été traitée spécifiquement par les ouvrières. Les fourmis renforcent donc les propriétés antifongiques de la résine en ajoutant du venin provenant de leur glande à poison. L'acide formique et l'acide succinique trouvés dans le venin augmentent l'effet protecteur de la résine. Il y a donc une action synergique entre la résine et l'acide formique. Cette défense mixologique est très rare chez les animaux. Les fourmis sont capables de collecter des substances produites par les plantes pour assainir leur nid et d'en augmenter l'efficacité par l'apport de produits endogènes (l'acide formique). Cette capacité de combiner avec un effet synergique des produits antibactériens d'origines diverses n'est donc pas réduite aux pratiques humaines.

La présence de résine offre un autre type d'avantage : elle permet aux fourmis « d'économiser » leur immunité individuelle. En effet, l'hémolymphe des fourmis en contact avec de la résine contient peu de peptides antibactériens et peu de lysozymes connus pour être engagés dans les activités antibactériennes et lytiques lors d'une stimulation de l'immunité individuelle. Ainsi la médication collective réduit la pression des pathogènes et, en retour, diminue la part inductible du système immunitaire. (CASTELLA ET AL. 2008).

1h. La variolisation

UGELVIG & CREMER (2007) ont mis en présence une ouvrière de *Lasius neglectus*, contaminée par une faible suspension de conidies de *M. brunneum*, avec cinq ouvrières saines (dites naïves) et ceci pendant cinq jours (Fig. 13). Les ouvrières naïves ont léché les ouvrières contaminées mais en ne prélevant que quelques conidies déposées étant donné la méthode de dépôt utilisée. Le sixième jour les ouvrières naïves, ainsi que nouvelles ouvrières jamais mises en contact avec des congénères contaminés et servant de témoins dans l'expérience, reçoivent une suspension concentrée en conidies. Au 18^e jour suivant le traitement, les ouvrières du groupe témoin présentent une mortalité 1,7 fois supérieure à celle du lot d'ouvrières naïves. Ces dernières ont bénéficié d'un « effet vaccin » très comparable à la variolisation, la première tentative de l'homme, dans le passé, pour se vacciner contre la variole en provoquant de bas niveaux d'infection parmi la population.

Cette expérience a été répliquée par KONRAD ET AL. (2012) en marquant les conidies avec une protéine fluorescente rouge. On peut alors suivre le devenir des conidies. Deux jours plus tard, on retrouve ces conidies en grand nombre sur la cuticule des fourmis naïves alors que leur nombre a diminué sur la cuticule des fourmis primitivement contaminées. Il y a donc eu transfert des conidies depuis les ouvrières contaminées vers les fourmis saines. Ce sont bien les conidies portées par la cuticule de fourmis malades que l'on retrouve sur celle des fourmis saines. Les tissus des ouvrières secondairement contaminées



Fig. 13 : *Lasius neglectus* a permis de découvrir un « effet vaccin » (variolisation). @ G. BROVAD.

ont été confrontés à des blastopores du champignon afin d'évaluer la croissance de ce dernier. L'incubation révèle que les tissus des ouvrières ayant fréquenté des ouvrières contaminées empêchent la croissance du champignon. Les ouvrières naïves ont donc été immunisées. Reste à connaître la cause de l'immunisation. On pense que l'infection limitée provoque une régulation active des gènes immunitaires impliqués dans les défenses antifongiques.

La variolisation semble assez répandue puisqu'on la retrouve chez l'espèce champignonniste *Atta echinator* (WALKER & HUGHES 2009). Ces auteurs ont immunisé des ouvrières en les contaminant avec une suspension très faible de *M. brunneum*. Mises au contact d'ouvrières lourdement contaminées elles ont pratiqué un grooming beaucoup plus intense que ne l'ont fait des ouvrières indemnes qui restent indifférentes. Il y a donc bien une réponse immunitaire adaptative. Le fait d'avoir eu au préalable un contact non léthal avec le champignon parasite a déterminé ces ouvrières à lécher vigoureusement des compagnes qui viennent de recevoir une suspension de conidies. Il faut noter que le léchage est aussi important que les compagnes aient été contaminées fraîchement (les conidies ne sont pas encore infectieuses) ou contaminées depuis deux jours (les conidies sont devenues infectieuses). Dans les deux cas, les conidies qu'elles soient virulentes ou non sont enlevées de la cuticule.

La fourmi du pharaon *Monomorium pharaonis* pourrait rechercher aussi l'immunisation par le contact avec des ouvrières contaminées. Cette fourmi change fréquemment de nid. Lorsque PONTIERI ET AL. 2014 donnent le choix à une société en migration entre un nid sain et un nid contenant cinq cadavres d'ouvrières contaminées par *M. brunneum*, dans 83 % des cas les ouvrières à la recherche d'un nouveau nid choisissent le nid contaminé.

On peut penser qu'en stimulant l'action de gènes impliqués dans le système immunitaire physiologique des ouvrières, ce comportement d'hygiène collective, véritable système immunitaire social, permet à la colonie de récupérer plus rapidement d'une infection (UGELVIG & CREMER (2007).

1 i. Les soins aux blessés

Ce comportement extraordinaire n'a été encore été observé qu'en une seule occasion (FRANK ET AL. 2018). *Megaponera analis* (appelé aussi fourmi *matabele* du nom d'une ethnie africaine célèbre pour son courage au combat) est une fourmi sub-saharienne spécialisée dans la capture des termites. Au cours des raids de chasse, de nombreuses ouvrières sont blessées par les soldats des termites. Lorsque la colonne revient au nid les ouvrières inspectent les compagnes blessées tel que le ferait un service de santé aux armées. Une ouvrière légèrement blessée (perte de l'extrémité de deux pattes par exemple) émet des *phéromones d'appel au secours*. Ces phéromones, le diméthyl disulfide et le diméthyl trisulfide sont émises par les glandes mandibulaires du blessé. Lorsqu'elle est antennée la victime se met en position nymphale (pattes et antennes collées au corps) ce qui facilite son transport jusqu'au nid (Fig. 14). Une ouvrière sérieusement blessée (cinq pattes mutilées par exemple) a un comportement différent. Elle est bien inspectée mais n'émet pas de phéromone et ne se met pas en position nymphale. Elle s'agite frénétiquement pour se remettre sur pattes et tente de regagner le nid par ses propres moyens. Si elle échoue, elle meurt d'hémorragie sur place. Si elle parvient à regagner le nid, elle n'est pas soignée et le quitte dans les 30 minutes, soit volontairement soit transportée par les compagnes. Elle va mourir à l'extérieur évitant ainsi de contaminer les compagnes.



Fig. 14 : Une ouvrière de *Megaponera analis* blessée au cours d'un raid de chasse aux termites a pris une position nymphale pour être ramenée au nid après avoir émis une phéromone « d'appel au secours ». @ ERIK FRANK

Dans le nid, la patte lésée d'un blessé léger est maintenue à la verticale par les mandibules et les pattes antérieures d'une compagne qui lèche directement la blessure pendant plusieurs minutes. D'autres ouvrières toilent le corps de la victime pendant environ trois heures. Ce traitement est efficace puisque 90 % des blessés ainsi traités survivent. Si l'expérimentateur laisse un blessé sur place sur un sol non stérilisé, la mortalité s'élève à 80 % en 24 heures. Si le léchage de la plaie permet d'éliminer des saletés qui pourraient l'infecter, on ignore si des substances antibiotiques sont émises pendant le léchage. Il est donc impossible de dire si ce comportement extravagant relève de la prophylaxie ou de la thérapeutique.

Les fourmis blessées et soignées reprennent leur place dans les colonnes de chasse dans les jours qui suivent. Le comportement de secours et de soins contribue ainsi à maintenir l'effectif des sociétés de *Megaponera analis* à un niveau élevé leur permettant de continuer leur vie de prédateurs.

2. Les comportements thérapeutiques

Aux mesures prophylactiques s'ajoutent des moyens thérapeutiques. Pour cela les fourmis possèdent deux glandes qui fournissent des substances tuant les pathogènes introduits dans le nid : les glandes métapleurales et la glande à poison.

2a. Les glandes métapleurales

Les glandes métapleurales sont des structures complexes situées aux angles postérieurs du thorax. On ne les trouve que chez les Formicidae – y compris chez les fossiles – dont elles constituent une caractéristique morphologique permettant d'identifier à coup sûr une fourmi (HÖLLDOBLER & WILSON 1990, YEK & MUELLER 2010). Ces glandes ont disparu secondairement en quelques occasions : chez les *Oecophylla*, les *Polyrhachis* et les *Dendromyrmex* qui sont des fourmis tisserandes arboricoles, deux caractères qui peuvent réduire l'exposition aux maladies : elles descendent rarement au sol où se trouvent beaucoup de bactéries et leur nid de soie est très acide ce qui empêche les bactéries et les champignons parasites de se développer. Les glandes métapleurales manquent aussi chez la plupart des *Camponotus*.

Chaque glande est formée d'un groupe de cellules dont la production se déverse par un canal évacuateur dans un réservoir qui s'ouvre par une fente ou un pore à la surface de la cuticule (Fig. 15). Depuis les travaux de MASCHWITZ ET AL. 1974 on sait que ces glandes synthétisent principalement des substances antimicrobiennes qui jouent un rôle fondamental dans la lutte contre les parasites (Fig. 16). Ces substances sont essentiellement des acides carboxyliques au pH faible

(DO NASCIMENTO ET AL. 1996). C'est cette forte acidité qui leur vaut leur action antiseptique. Par exemple chez la champignonniste *Atta sexdens* le pH est de 2,5. Cette forte acidité inhibe la croissance de nombreuses bactéries. On ignore largement le mécanisme par lequel agissent ces sécrétions. On peut penser que la membrane phospholipidique des bactéries est perturbée causant l'éclatement de la cellule (MACKINTOSH ET AL., 1995).

Les glandes métapleurales se trouvant chez quasiment toutes les fourmis, c'est sûrement leur sécrétion qui joue le rôle essentiel dans le contrôle des pathogènes. FERNÁNDEZ-MARIN ET AL. 2006 ont étudié avec soin comment les ouvrières les utilisent. Chez 26 espèces observées les ouvrières frottent l'ouverture des glandes métapleurales avec leur première paire de pattes. Ces pattes sont ensuite glissées entre les glosses et les paraglosses des pièces buccales. Il faut alors considérer séparément les fourmis non-champignonnistes des fourmis champignonnistes. Chez la plupart des premières les ouvrières pratiquent l'auto-toilettage avec retenue. Chez les fourmis champignonnistes (des genres *Atta* et *Acromyrmex*), soumises à de fortes pressions de sélection sous les attaques des bactéries et du champignon parasite *Escovopsis*, les ouvrières pratiquent un toilettage bien plus étendu. Elles se nettoient bien sûr elles-mêmes mais toilettent aussi leurs compagnes, la reine, les larves et même la culture mycélienne. Si l'on pratique une forte infection en déposant sur le jardin et les larves les conidies de divers champignons parasites (*Aspergillus*, *Metarhizium*...*Escovopsis*) les ouvrières augmentent pendant une heure la fréquence avec laquelle elles passent leurs pattes sur l'ouverture des glandes métapleurales. Au bout de deux ou trois heures la fréquence redevient normale. C'est la preuve que la sécrétion des glandes métapleurales a lieu « sur demande ». La sécrétion n'est donc pas émise de manière continue. D'autre part quand les fourmis passent leurs pattes antérieures dans la brosse de la langue, elles abandonnent des déchets et aussi bien sûr les conidies qui sont stockés dans



Fig. 15 : Les glandes métapleurales s'ouvrent à l'arrière du thorax par un pore ou une fente. Elles sécrètent des substances antimicrobiennes. Leur débouché en forme de pore est bien visible chez cette ouvrière d'*Anochetus forei* une fourmi prédatrice d'Afrique du Sud. @ ALEX WILD

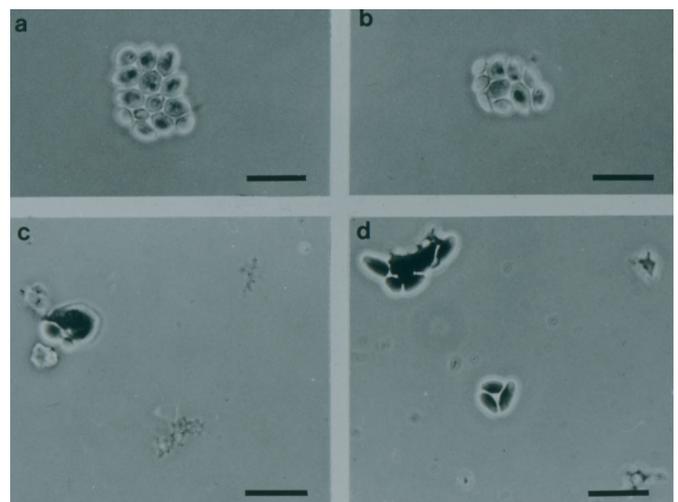


Fig. 16 : Action antifongique de la sécrétion métapleurale de *Myrmecia gulosa* : en a et b cultures sur milieu artificiel de colonies de *Candida albicans*. En c et d, on a ajouté le contenu de 20 glandes métapleurales. Les cellules des levures sont clairement lysées. @ DUNCAN VEAL

la poche infrabuccale. Les conidies, qui sont rejetées plus tard, ont perdu leur pouvoir germinatif. À l'inverse elles se développent si l'ouverture des glandes métapleurales a été bouchée par l'expérimentateur. Les glandes métapleurales fonctionnent donc bien quand leur ouverture est frottée par les pattes antérieures et elles délivrent alors une substance antibactérienne. Avec TRAGUST 2016 on peut penser que le développement des glandes métapleurales résulte d'une pression évolutive liée à une vie sociale caractérisée par une durée de vie importante des sociétés, ou le stockage de la nourriture. Chez les abeilles ou les guêpes, chez lesquelles il existe des espèces solitaires, l'importance des substances antimicrobiennes trouvées sur la cuticule augmente avec le degré de socialisation de l'espèce considérée.

2b. La glande à poison et la désinfection du couvain

La glande à poison, située dans l'abdomen, débouche dans la sous-famille des Formicinae à l'extérieur par une ouverture circulaire anale, l'acidopore. Dans d'autres sous-familles, comme celle des Myrmicinae, la glande à poison est connectée à un aiguillon vulnérant (Fig. 17). Le venin contient des substances insecticides et souvent des alcaloïdes qui vont tuer les proies. C'est son rôle premier. Il contient aussi des substances de piste. Mais aussi des substances antibactériennes bien utiles pour aseptiser les proies tuées d'un coup d'aiguillon, entassées et souvent gardées plusieurs jours avant consommation.

En l'absence d'aiguillon, l'acide formique est projeté à la manière d'un spray sur l'adversaire (Fig. 18). Notons que l'acide formique peut aussi être utilisé comme phéromone de piste. La glande à poison est en fait une sorte de couteau suisse. Le venin de la glande à poison contient bien sûr de l'acide formique (composé majeur chez les Formicinae) mais aussi des composés antimicrobiens variables selon les espèces considérées : des pilosulines chez la fourmi sauteuse australienne *Myrmecia pilosula*, des ponerocines chez les Ponerinae, des alcaloïdes chez les Myrmicinae ... (TRAGUST 2016).

L'acide formique prend une importance particulière chez les rares espèces de fourmis dépourvues de glandes métapleurales. Le traitement thérapeutique de la colonie ne peut alors passer



Fig. 17 : la volumineuse à poison est connectée à l'aiguillon chez la Myrmicinae *Solenopsis invicta*. C'est un véritable couteau suisse intervenant dans de multiples comportements.

@ ROBERT VANDER MEER

que par l'usage de l'acide formique. C'est le cas d'une fourmi tisserande du Sud-Est asiatique *Polyrhachis dives*. GRAYSTOCK & HUGHES 2011 ont recherché le mécanisme par lequel les ouvrières résistent à l'application d'une suspension de conidies du champignon parasite *M. brunneum*. Malgré l'absence de glandes métapleurales il n'y a pas plus de fourmis mortes 14 jours plus tard dans les élevages de *P. dives* que dans ceux de la coupeuse de feuilles *Acromyrmex echinator*, prise comme espèce témoin, qui dispose de glandes métapleurales. D'autre part *P. dives* pratique l'auto-toilette à une fréquence supérieure à celle observée chez la coupeuse de feuilles. L'occlusion à l'aide d'un vernis étanche de l'orifice anal des ouvrières augmente très fortement la mortalité. *P. dives* utilise donc le contenu de sa glande à poison pour lutter contre le champignon pathogène. L'acide formique constitue alors une substance aussi efficace que la sécrétion des glandes métapleurales.

TRANter ET AL. 2014 parviennent à des résultats comparables en utilisant la même tisserande (*Polyrhachis dives*) et une autre champignonniste *Acromyrmex subterraneus*. Des conidies du champignon *M. brunneum* déposées sur les larves et les cocons des deux espèces sont éliminées quand on laisse libre l'ouverture des glandes métapleurales et de la glande à poison. Au contraire l'infection se développe si ces glandes sont obturées. Un autre champignon pathogène, *Aspergillus fumigatus*, apparaît spontanément quand les glandes sont obturées. Ces auteurs se sont aussi intéressés au substrat des nids, la soie pour *Polyrhachis dives* et le jardin à champignon pour *Acromyrmex subterraneus*. Là encore les champignons parasites se développent quand les orifices glandulaires sont obturés.

Dans les colonies saines de la fourmi envahissante des jardins *Lasius neglectus*, la protection du couvain est continue. Les cocons sont enduits en permanence d'acide formique ; le papier de tournesol sur lequel on les pose vire au rouge. En l'absence de fourmis pendant 24 heures ces mêmes cocons font virer au bleu le papier de tournesol : l'acide a disparu. Sous la pression causée par une infection l'utilisation de l'acide formique prend une autre forme que l'on peut qualifier d'extravagante. TRAGUST & AL. (2013a) ont contaminé des cocons de *Lasius neglectus* avec des conidies de *M. brunneum*. Après avoir laissé



Fig. 18 : Chez les sous-familles dépourvues d'aiguillon l'acide formique est projeté comme un spray par l'acidopore après que l'ouvrière (ici un *Camponotus*) ait ramené son abdomen vers l'avant. @ ALEX WILD

les ouvrières toiletter les cocons 24 heures, on détermine le nombre de conidies qui se trouvent encore sur le cocon. Sans surprise il a diminué à cause de l'effet mécanique du toilettage. Plus étrange est que la virulence des conidies résiduelles a baissé. Lors du toilettage les ouvrières ont donc distribué un produit désinfectant. Pour déterminer la nature de la glande responsable de l'émission de la substance efficace, les auteurs obturent ensemble ou séparément les ouvertures des glandes métapleurales ou l'acidopore. Très curieusement l'obturation de ces glandes n'a qu'un effet limité. Par contre l'obturation de la bouche des ouvrières se traduit par une très forte augmentation du nombre de conidies capables de germer. La désinfection du couvain passe ici par des étapes singulières : les ouvrières récupèrent avec la bouche l'acide formique (et un peu d'acide acétique) qui sort au niveau de l'acidopore. Puis elles se livrent à un toilettage intense des cocons. À l'issue de ce toilettage le nombre de conidies diminue fortement et surtout leur virulence est réduite. De même les conidies retrouvées dans la poche infrabuccale ont perdu leur pouvoir de germination. L'acide formique est donc bien un excellent désinfectant mais son application ne se fait pas sous forme de spray directement à partir de l'ouverture anale. Il s'écoule à partir de la bouche qui sert de réservoir temporaire.

Le traitement du couvain peut être plus rude (PULL ET AL. 2018). Les ouvrières de la fourmi envahissante des jardins *Lasius neglectus* sont capables de repérer des cocons infectés par l'expérimentateur avant même que *M. brunneum* devienne contagieux. Le profil des hydrocarbures cuticulaires présents sur les cocons se modifie sous l'action du champignon parasite servant ainsi de signal de maladie. Les ouvrières vont alors déchirer l'enveloppe du cocon et mettre la nymphe qu'il contient à nu. Le cocon ouvert, les ouvrières appliquent une giclée d'acide formique sur la nymphe. Cette dernière est détruite mais l'infection est arrêtée net. Comment ne pas comparer, comme le font les auteurs de ce travail, cette élimination d'individus malades à l'élimination des cellules atteintes par le système immunitaire des métazoaires.

2c. Les trophallaxies et la transmission de substances immunitaires

Les espèces de fourmis dépourvues de glandes métapleurales ne peuvent fournir de substances antimicrobiennes par le biais des toilettages. C'est le cas de *Camponotus pennsylvanicus* (Fig. 19). HAMILTON ET AL. 2011 ont émis l'hypothèse que des substances déclenchant une réponse immunitaire pouvait alors être transmises par le biais des trophallaxies c'est-à-dire lors des échanges alimentaires de bouche à bouche. Ils ont utilisé des ouvrières naïves, donc dépourvues de facteurs immunitaires, qu'ils ont laissées libres de côtoyer des ouvrières immunisées au moyen de composants immunogènes de bactéries à Gram-négatif entomopathogènes, pour stimuler des réponses immunitaires. Le groupe témoin a reçu une injection de liquide de Ringer. Le nombre de trophallaxies est deux fois plus important quand on compare les échanges au sein d'un duo composé d'une ouvrière immunisée et d'une ouvrière naïve avec celui d'un duo composé de deux ouvrières naïves ou ayant reçu du liquide de Ringer. De plus les ouvrières



Fig. 19 : *Camponotus pennsylvanicus* est dépourvue de glandes métapleurales. C'est par le biais des échanges trophallactiques qu'elle transmet des substances antibactériennes. @ ALEX WILD

naïves ayant reçu des trophallaxies de la part de compagnes immunisées vivent plus longtemps que si elles n'ont eu des échanges qu'avec des compagnes naïves. Il y a tout lieu de penser que des facteurs antimicrobiens se sont développés dans le jabot social des fourmis immunisées. D'autre part la mesure de l'activité microbienne des gouttes trophallactiques montre que les plus actives sont celles produites par les ouvrières ayant reçu des suspensions de bactéries immunigènes. L'analyse de leurs gouttes trophallactiques révèle la présence de cathepsine connue pour ses activités antibactériennes.

Les glandes mandibulaires qui débouchent dans la cavité orale fournissent aussi des substances entrant dans la composition des gouttes trophallactiques. Ces substances peuvent être efficaces dans la neutralisation des pathogènes. Les glandes mandibulaires sont connues pour émettre principalement des phéromones d'alarme. Ce sont COLE & BLUM 1975 qui ont été les premiers à noter que les phéromones d'alarme (2 heptanone, 4-méthyl-3-heptanone et citral) sont efficaces contre une dizaine de champignons pathogènes. Chez les coupeuses de feuilles *Atta* on retrouve les mêmes effets positifs avec le 4-méthyl-3-heptanone alors que chez les *Acromyrmex* le principal composant de la phéromone d'alarme est le 3-octanone (LIMA MENDOÇA ET AL. 2009). On trouve aussi chez ces coupeuses de feuilles des huiles essentielles comme le citral, un monoterpène à forte odeur de citron. LIMA MENDOÇA ET AL. 2009 ont contaminé des disques de papier avec des suspensions de souches résistantes aux antibiotiques utilisés en thérapie humaine : *Escherichia coli*, *Staphylococcus aureus* et *Candida albicans*. Substances d'alarme et citral ont été déposés sur les papiers contaminés. Ils se sont révélés actifs en particulier contre le staphylocoque doré.

Hygiène des fourmis élevant des champignons symbiotiques

On a déjà évoqué les fourmis champignonnistes dont les soucis hygiéniques sont semblables à ceux des autres espèces : elles évitent les champignons pathogènes, pratiquent le

grooming, utilisent le contenu de leurs glandes métapleurales, évacuent les ordures... Mais leur mode de vie amène certaines d'entre elles à nouer des alliances symbiotiques avec plusieurs organismes qui leur permettent d'obtenir des substances antifongiques d'une efficacité inégalée chez les Formicidae. Les alliances avec des champignons symbiotiques se rencontrent d'une part, chez les coupeuses de feuilles, d'autre part chez les fourmis nichant sur des *arbres à fourmis* ou *myrmécophytes*.

1. Les coupeuses de feuilles

Plantons d'abord le décor en rappelant les mœurs de ces fourmis si particulières appartenant essentiellement aux genres *Atta* et *Acromyrmex* particulièrement exposés du fait de leur mode de vie (HÖLLDOBLER & WILSON 2012). Ces fourmis cultivent le champignon symbiotique *Leucoagaricus gongylophorus* (Agaricaceae) qui constituera leur seule nourriture. Pour cela elles confectionnent un jardin à l'aide de feuilles apportées au nid et broyées pour les transformer en terreau. Sur ce terreau elles implantent les hyphes du champignon nourricier. Le mycélium fait l'objet de soins vigilants qui vont de l'apport d'engrais (gouttes anales des ouvrières) à la récolte des fructifications en passant par l'élimination de bactéries et moisissures diverses qui prospèrent dans un nid où température et humidité sont favorables à l'infection.

Leur principal ennemi est un champignon parasite spécifique, *Escovopsis*, qui détruit le basidiomycète nourricier (Fig. 20). Chez les *Atta* les sécrétions des glandes métapleurales, l'acide phénylacétique qui empêche la prolifération bactérienne et la myrmicacine qui stoppe la germination des spores parasites, suffisent à contrôler le champignon parasite (MASCHWITZ ET AL. 1970).

Les *Acromyrmex* ont aussi des glandes métapleurales fonctionnelles. BOT ET AL. 2002 en ont analysé la sécrétion chez *Acromyrmex octospinosus*. On y trouve plusieurs classes de composés tous actifs contre les pathogènes qui attaquent le champignon nourricier : de l'acide acétique sous



Fig. 20. Le mycélium du champignon nourricier *Leucoagaricus gongylophorus* cultivé par les champignonnistes *Atta* forme un feutrage blanc. Il est attaqué par le champignon parasite *Escovopsis* (couleur rouille). @ The free social encyclopedia Alchetron.com

forme de chaînes courtes, moyennes ou longues, de l'acide indolacétique, des γ -lactones et des γ -cétoacides. Toutefois ces sécrétions ne sont pas suffisantes pour contrôler totalement le parasite *Escovopsis*. C'est à CURRIE ET AL. 1999 que l'on doit la découverte d'actinobactéries filamenteuses mutualistes *Pseudonocardia* et *Streptomyces* qui vivent en symbiose avec *Acromyrmex* (Fig. 21). Elles sont implantées dans des cryptes tégumentaires nombreuses entre les pattes antérieures où débouchent des glandes nourricières (MUELLER ET AL. 2005). Les actinobactéries peuvent d'ailleurs recouvrir le corps entier de la fourmi d'un feutrage blanc.



Fig. 21. Pour combattre le champignon parasite *Escovopsis* qui menace son champignon nourricier, la coupeuse de feuilles *Acromyrmex* a réalisé une alliance avec l'actinomycète *Streptomyces* qui produit des antibiotiques. Le mycélium du symbiote recouvre presque tout le corps de la fourmi. @ ALEX WILD

Ces symbiotes sécrètent des molécules antifongiques comme la dentigérumycine qui inhibent sélectivement le parasite *Escovopsis* (OH ET AL. 2009). Ces structures spécialisées ne se rencontrent que chez les fourmis champignonnistes *Acromyrmex* et *Trachymyrmex* et les fourmis associées à des arbres (les *myrmécophytes*). Concernant les coupeuses de feuilles cette association a co-évolué avec ces fourmis, leur champignon nourricier et le champignon parasite *Escovopsis* (CURRIE ET AL. 2006). Il paraît vraisemblable, vu le mode de vie des coupeuses de feuilles, que c'est dans le sol humide des forêts tropicales que les ouvrières ont recruté puis associé les actinobactéries.

Grâce au travail de LITTLE ET AL. 2006 sur la coupeuse de feuilles *Trachymyrmex cf. zeteki* on en sait davantage sur les conditions de l'utilisation de ces actinobactéries. Les ouvrières enlèvent les spores d'*Escovopsis* du jardin, les parties infectées du mycélium du champignon nourricier, les empilent en les comprimant dans la poche infrabuccale qui fonctionne comme un stérilisateur. On retrouve en effet dans la poche la bactérie actinomycète produisant des antibiotiques tueurs de spores. Les spores pathogènes subissent une sorte de quarantaine dans la poche infrabuccale jusqu'à ce que l'antibiotique ait fait son œuvre. Il n'est d'ailleurs pas impossible que des

enzymes salivaires contribuent pour une faible part à inhiber l'*Escovopsis* (FEBVAY ET AL. 1984). Les boulettes qui sont ensuite régurgitées ne contiennent pratiquement aucune spore d'*Escovopsis* viable. On ignore toutefois comment l'actinomycète est introduit dans la poche infrabuccale depuis son site de production.

En même temps, des ouvrières inspectent soigneusement les feuilles rapportées par les fourmis fourrageuses. Cette inspection est particulièrement méticuleuse quand les ouvrières pénètrent dans le jardin. Les ouvrières se décontaminent en pratiquant des auto-toilettes : 90 % des ouvrières pénétrant dans les chambres du nid les pratiquent chez *Acromyrmex subterraneus molestans* avant même de toucher au champignon nourricier (MORELOS-JUÁREZ ET AL. 2010). Là encore les spores pathogènes sont entreposées dans la poche infrabuccale, vidangée périodiquement, une fois les spores inactivées. Et pour compléter le processus hygiénique, MATTOSO 2012 a montré qu'en plus les ouvrières sont recouvertes d'un biofilm formé par l'actinobactérie et son antibiotique.

La défense des sociétés d'*Acromyrmex* présente parfois des failles. Le parasite *Escovopsis* que l'on trouve dans la moitié des sociétés naturelles sécrète deux métabolites (HEINE ET AL. 2018). Le premier, un alcaloïde, le terpène indole ou shearinine D, vise à la fois les ouvrières et la bactérie *Pseudocardia*. Concernant les ouvrières, il altère leur comportement. Les ouvrières atteintes se montrent incapables de toiletter et d'amener les spores du parasite dans les déchettes. Ces ouvrières finissent par mourir. Un deuxième métabolite, un autre alcaloïde (l'épipolythio dikétopipérazine) ne s'en prend qu'à *Pseudocardia*. Le champignon nourricier est alors mené à sa perte entraînant la disparition de la société. Dans des conditions normales, l'infection chronique due à *Escovopsis* reste sous contrôle et le nid est viable. Lors de cette course aux armements, le parasite ne l'emporte que si l'équilibre est rompu entre *Escovopsis* et *Pseudocardia*.

Pour résumer, la stratégie de défense des fourmis coupeuses de feuilles consiste à associer des comportements (le grooming), des processus physiologiques (les sécrétions des glandes métapleurales) et, dans le cas des *Acromyrmex*, l'utilisation d'un antibiotique produit par un symbiote mycélien.

2. Les arbres à fourmis et leurs fourmis symbiotes

À côté des fourmis coupeuses de feuilles cantonnées à l'Amérique tropicale, d'autres espèces cultivent aussi des champignons qu'elles doivent protéger, que ce soit pour les consommer ou pour les destiner à un autre usage. Elles ne constituent pas de jardin et donc ne ramènent pas dans le nid des fragments de feuilles. Ces fourmis plus discrètes vivent en association avec des arbres qualifiés de *myrmécophytes*. On peut prendre pour exemple les nids habités en Amérique tropicale par *Azteca alfari* qui vit en symbiose avec le myrmécophyte *Cecropia peltata* dans les forêts tropicales du Panama (JOLIVET 2019). L'arbre fournit le logement car ses branches présentent des cavités facilement aménageables par

les fourmis, ainsi que la nourriture, les corps de Müller, des structures riches en lipides et protéines élaborées à l'intention des fourmis. En échange la fourmi chasse vigoureusement les phytophages qui cherchent à se nourrir du feuillage de l'arbre. Le nid occupe plusieurs cavités (les domaties) les unes habitées par les ouvrières, les autres contenant le couvain (œufs, larves, cocons), les déchets ou le champignon que les ouvrières cultivent pour le consommer. LUCAS ET AL. (2019) ont étudié le microbiome dans toutes les domaties. Les organismes pathogènes y sont très nombreux ce qui justifie les processus mis en œuvre par les fourmis pour les combattre. Ils ont trouvé 22 phylums de bactéries sur les 30 connus, les protéobactéries et les actinobactéries formant à elles seules 90 % de l'ensemble. Concernant les champignons, on trouve dans les différentes domaties cinq des sept phylums connus. Les Ascomycètes sont les plus nombreux (78,7 % de l'ensemble) suivis par les Basidiomycètes (20,6 %). Une observation attentive des microbiomes montre sans surprise que les bactéries sont plus nombreuses dans le sol à l'extérieur du nid que dans les domaties. Les fourmis évitent donc l'entrée de nombreux pathogènes. Et dans les domaties les bactéries sont moins nombreuses dans les chambres à couvain que dans celles hébergeant les ouvrières. On ne peut s'empêcher de comparer la répartition spatiale des communautés pathogènes chez ces fourmis et chez l'homme. La première analogie vient du fait qu'à la fois chez les fourmis et chez les humains il y a beaucoup moins de pathogènes dans l'habitation qu'à l'extérieur. La deuxième tient à la différence de concentration en souches bactériennes rencontrées dans les différentes chambres des fourmilières exactement comme dans les différentes pièces d'une maison. Mais très curieusement les « nurseries » des fourmis (chambres à couvain) sont moins encombrées de pathogènes que ne le sont les garderies des jeunes humains.

La fungiculture est aussi pratiquée en Guyane par les fourmis *Allomerus*. Elles occupent les rameaux creux d'*Hirtella physophora*. On retrouve ainsi une association comportant trois organismes : une fourmi, un arbre et un champignon ascomycète (DEJEAN ET AL. 2005, RUIZ-GONZALEZ ET AL. 2010). Cette fois le champignon ascomycète n'est pas cultivé pour l'alimentation. Ses hyphes sont mélangés aux trichomes récupérés sur les rameaux de l'arbre afin de fabriquer une voûte percées de trous sous laquelle se postent les fourmis. Elles attendent patiemment qu'un insecte se pose sur la voûte pour jaillir de leur cachette, l'agripper, le piquer à mort et le démembrer pour le consommer. Le rôle du champignon est de consolider la voûte mais surtout d'émettre des substances qui attirent les insectes dans le piège. (DEJEAN ET AL. 2005).

Une telle association à trois intervenants se retrouve au Kenya. Des espèces de *Tetraponera* vivent en symbiose avec les acacias *Acacia drepanolobi* dont les grosses épines leur servent de domaties (YOUNG ET AL. 1997, PALMER ET AL. 2008). On trouve dans ces domaties un ascomycète du genre *Chaetomium* élevé par les fourmis. L'utilisation d'un endoscope relié à une caméra permet de vérifier que le champignon sert partiellement de nourriture aux fourmis (DEFOSSEZ ET AL. 2009).

Que les ascomycètes soient cultivés pour être incorporés à un piège (*Allomerus*) ou servir de nourriture (*Tetraponera*) ils doivent être protégés des champignons parasites. L'examen du microbiome des *Allomerus* et des *Tetraponera* révèle qu'il est riche en protéobactéries (plus de 75 %) avec des espèces comme *Erwinia* et *Serratia*. Les actinobactéries sont en moins grande quantité que chez les coupeuses de feuilles *Acromyrmex* (streptomycètes par exemple). Ces fourmis vivant dans une symbiose étroite avec des arbres descendent rarement au sol. Le recrutement des bactéries productrices d'antibiotiques (candicine ou actimycine par exemple) provient sans doute à l'origine du myrmécophyte ou des insectes que les fourmis capturent pour s'alimenter, et non du sol comme chez les *Acromyrmex*. On peut aussi remarquer que, bien que vivant sur des continents différents (*Allomerus* en Amérique, *Tetraponera* en Afrique), le microbiome des deux espèces est très curieusement identique (SEIPKE ET AL. 2013).

Les fourmis source de nouveaux antibiotiques

Que ce soit pour se débarrasser des bactéries ou des champignons entomopathogènes qui s'en prennent à leurs ouvrières ou à leurs larves, ou que ce soit pour protéger le champignon dont elles se nourrissent, les fourmis utilisent largement les antibiotiques. Ils sont produits par les fourmis elles-mêmes (glandes métapleurales, glandes mandibulaires, glande à poison) ou par les actinomycètes symbiotes pour les fourmis coupeuses de feuilles ou les fourmis associées à des myrmécophytes. Il n'est donc pas étonnant que ces antibiotiques soient testés pour évaluer leur intérêt en thérapeutique humaine. Et il arrive parfois que ces recherches soient prometteuses.

1. Cyphomyrmicine

Les fourmis et leur champignon associé on l'a vu, produisent de nombreux antibiotiques dont on peut penser que certains seraient utiles en thérapie humaine. Les efforts de Currie animant une équipe de 28 chercheurs ont porté sur *Streptomyces*, un actinomycète fréquent chez les insectes (CHEVRETTE ET AL. 2019). Ils ont examiné le microbiome de 2580 insectes appartenant à 15 ordres différents et ont trouvé l'actinomycète sur 1445 d'entre eux. Toutes les souches de *Streptomyces* trouvées sur des insectes, obtiennent de meilleurs résultats que les souches de ces actinomycètes récoltées dans le sol, quand elles sont confrontées à des bactéries à gram-positif ou gram-négatif. L'expérimentation a ensuite été conduite en confrontant les souches de *Streptomyces* à des bactéries *Pseudomonas aeruginosa*, *Escherichia coli* et *Candida albicans*, toutes résistantes aux antibiotiques classiques. Ce sont les *Streptomyces* obtenus du microbiome d'une fourmi coupeuse de feuilles, *Cyphomyrmex wheeleri*, qui se sont révélés les plus actifs (Fig. 22). Ce n'est pas surprenant quand on se souvient que les fourmis, et en particulier les champignonnistes coupeuses de feuilles, utilisent largement ces *Streptomyces* pour protéger leur champignon symbiote.

La fraction la plus positive dans des expérimentations menées sur des souris est un nouvel antibiotique baptisé

cyphomyrmicine. Non seulement cette nouvelle molécule vient à bout de bactéries devenues résistantes aux antibiotiques classiques, mais les souris n'ont présenté aucune altération de leur physiologie ou de leur comportement.



Fig. 22. *Cyphomyrmex wheeleri* est la champignonniste qui remonte le plus vers le Nord, jusqu'à San Francisco. Son champignon symbiote produit un antibiotique prometteur, la cyphomyrmicine, qui vient à bout des souches résistantes du staphylocoque doré. Elle est ici sur sa meule à champignon. @ ALEX WILD

2. Formicamycines

C'est encore un *Tetraponera* africain (*Tetraponera penzigi*) qui a servi de support à de nouvelles recherches (Fig. 23). Comme chez le *Tetraponera* précédant, son ascomycète élevé dans les domaties sert de nourriture aux fourmis. Le génome des souches de *Streptomyces* récupérées à la fois dans les domaties et sur la cuticule des ouvrières a été séquencé par QUIN ET AL. 2017 ce qui a permis d'identifier de nouveaux groupes de gènes biosynthétiques. À partir de la souche nommée *Streptomyces formicae* les auteurs ont isolé une famille de 16 polyketides pentacycliques, les *formicamycines*. Ils ont testé avec succès l'efficacité antimicrobienne et antifongique de ces composés contre *Bacillus subtilis*, *Candida albicans* et *Lomentospora prolificans*. De plus les formicamycines stoppent la croissance de colonies d'*Enterococcus faecium*, une bactérie Gram-positif résistante à la vancomycine, et le staphylocoque doré résistant à la méticilline. Concernant cette dernière bactérie l'expérience a été réalisée sur 20 générations successives avec des doses extrêmement faibles de formicamycine sans qu'une antibiorésistance se manifeste. La puissance de ces nouveaux antibiotiques pourrait être due à une lipophilie accrue permettant de traverser la membrane cellulaire bactérienne.

Antibiorésistance

Environ la moitié des antibiotiques utilisés en thérapie humaine sont issus des bactéries *Streptomyces* et la plupart



Fig. 23. Ce *Tetraoponera* américain vit dans les rameaux d'un myrmécophyte où il cultive un ascomycète nourricier. On a isolé du champignon cultivé par *Tetraoponera penzigi*, une espèce africaine, un antibiotique nouveau, la formicamycine, qui détruit plusieurs bactéries résistantes dont le staphylocoque doré, sans paraître susciter une antibiorésistance. @ ALEX WILD

d'entre eux ont été introduits dans les hôpitaux entre les années 1940 et 1960, une période qui a constitué un véritable âge d'or pour le traitement des infections. Mais un mauvais usage de ces antibiotiques depuis une cinquantaine d'années a conduit à l'apparition d'une antibiorésistance qui constitue un véritable défi médical pour le XXI^e siècle. Nous usons et abusons des mêmes antibiotiques favorisant l'émergence de mutants résistants parmi les microbes ciblés.

Pourtant, les fourmis, en particulier les champignonnistes, luttent avec efficacité contre les bactéries et les champignons *Escovopsis* depuis 60 millions d'années. Comme nous elles utilisent des antibiotiques produits par des *Streptomyces* auxquels il faut ajouter un autre ascomycète, *Pseudonocardia*. Pourquoi n'y-t-il pas apparition d'une antibiorésistance ? La réponse se trouve dans le fait que la fourmi change régulièrement d'antibiotique. SEIPKE ET AL. (2011) ont analysé le génome d'une souche de *Streptomyces* associée à *Acromyrmex octospinosus*. Le cluster responsable de la synthèse des antibiotiques est formé de 14 gènes. Utilisant cette seule souche de *Streptomyces* les auteurs montrent que ce cluster synthétise un noyau commun, la dilactone. En disloquant les gènes du cluster les auteurs obtiennent un antibiotique, la candicidine, mais aussi de nombreuses substances qui en venant s'agréger au noyau commun constituent autant d'analogues de l'antibiotique. En variant les souches des actinobactéries et/ou en produisant par la disruption du cluster responsable des synthèses, la production de nombreux analogues, les fourmis champignonnistes changent régulièrement d'antibiotiques.

Une organisation semblable se retrouve chez les espèces de *Pseudonocardia* dont les souches changent subtilement au cours du temps et qui produisent de multiples antibiotiques structurellement semblables : dentigérumycine, gérumycine A, gérumycine B, gérumycine C aussi bien qu'un polyène antifongique, la nystatine P1. La ressemblance structurelle de ces substances ainsi que la ressemblance de deux des

trois clusters responsables de leur synthèse, suggère qu'elles proviennent d'un cluster ancestral unique qui s'est diversifié en réponse à la modification du champignon parasite résistant aux antimicrobiens (PATHAK ET AL. 2019). Finalement les actinomycètes changent régulièrement les antibiotiques qu'ils produisent en réponse à la pression évolutive due aux mêmes pressions subies aussi par l'*Escovopsis*. On voit que les fourmis pratiquent depuis des millions d'années ce qui est préconisé depuis seulement quelques décennies par l'Homme comme le suggèrent par exemple BERGSTROM ET AL. 2004.

Il ne faut pas oublier non plus que la fourmi n'élimine jamais complètement le champignon parasite. Elle utilise ses antibiotiques à une dose telle qu'elle maintient l'*Escovopsis* à un niveau où sa capacité de nuisance est faible. Il y a certes des morts quand l'*Escovopsis* prospère un peu trop dans cette course aux armements qui se joue sur la durée. Mais les fourmis, à la différence de l'humanité n'ont ni morale ni éthique.

Il faut souligner aussi que les fourmis luttent mécaniquement avec intensité contre les spores des champignons pathogènes. Le grooming, qu'il soit préventif quand les ouvrières nettoient les feuilles et les proies qu'elles introduisent dans le nid ou qu'il soit curatif quand il est pratiqué par auto ou allo-toiletage des individus infectés, diminue considérablement le risque d'infection. De même l'usage des sécrétions des glandes métapleurales est très important, en particulier chez les fourmis champignonnistes. Ces glandes délivrent des substances acides qui ont un rôle antibactérien (DO NASCIMENTO ET AL. 1996) en abaissant fortement le pH à l'intérieur des nids. Chez *Atta sexdens* le pH tombe à 2,5. L'acide formique joue aussi un grand rôle dans l'assainissement du matériel du nid d'*Oecophylla smaragdina* par exemple comme on l'a déjà dit (TRANter & HUGHES 2015). Ces antibactériens assainissent le nid et ses occupants. L'utilisation de substances aseptisantes permet de limiter l'usage des antibiotiques ce qui contribue encore à éviter l'antibiorésistance.

Il y a sans doute des idées à puiser chez ces minuscules insectes vieux de plus 100 millions d'années et qui ont même résisté à la cinquième extinction.

Conclusion

Nous avons souligné dans l'introduction de cette synthèse combien la vie sociale favorise d'une manière générale la transmission des maladies et la circulation des épidémies. Les insectes sociaux et en particulier les fourmis contredisent peut-être cette règle. À la lecture de ce qui précède on a pu mesurer combien l'évolution a su innover pour protéger les colonies de fourmis des divers pathogènes qui les menacent. Pour résumer, les moyens les plus efficaces mis à la disposition de ces insectes, sont le toilettage, la production d'antibactériens par les glandes métapleurales et celle de l'acide formique par la glande à poison. Et c'est dans les sociétés les plus peuplées que le compromis entre le risque d'infection et la résistance à la maladie apparaît le plus clairement basculer en faveur de la résistance. HUGHES ET AL. (2002) ont étudié la propagation de *M. brunneum* chez la champignonniste *Acromyrmex*

echinator. La vitesse de la propagation de la maladie est inversement proportionnelle au nombre d'individus de la société. Contrairement à la plupart des organismes vivant en groupe, les sociétés de fourmis, au moins les plus peuplées, peuvent en fait présenter un avantage net en terme de dynamique de développement des maladies.

Les sociétés à petits effectifs ne sont pas pour autant en difficulté car elles ont sélectionné d'autres moyens prophylactiques. Les ouvrières de *Temnothorax unifasciatus* qui forment de toutes petites sociétés s'éloignent pour mourir dans la solitude quand elles sont infectées, un comportement très différent de celui que l'on vient d'évoquer pour les immenses sociétés de champignonnistes. Quelle que soit la forme que prend l'altruisme, le combat nécessaire contre les infections renforce la cohésion du groupe et multiplie les formes de lutte. Si les maladies ont sans doute été un frein pour les premières étapes de la vie sociale leur impact diminue au fur et à mesure que la société devient peuplée. Les moyens collectifs de lutte sont de plus en plus efficaces faisant reculer l'impact des maladies. En ce sens, les infections ont sans doute joué un rôle positif dans l'évolution des sociétés animales (CHAPUISAT 2014).

Enfin les sociétés de fourmis utilisent des antibiotiques élaborés par des champignons actinomycètes avec lesquelles certaines espèces ont établi une relation symbiotique. En renouvelant fréquemment ces antibiotiques, en les utilisant avec parcimonie, les fourmis évitent l'antibiorésistance.

Il n'est pas incongru de tenter de comparer les sociétés de fourmis et les organismes pluricellulaires pour ce qui concerne les moyens mis en œuvre dans le cadre de la défense immunitaire et de rechercher si des analogies existent. Comme l'écrivent CREMER & SIXT 2009, dans la défense immunitaire il faut inclure tous les moyens antiparasites qu'ils soient comportementaux ou qu'ils fassent appel à un système immunitaire physiologique.

Une comparaison de la défense immunitaire au niveau de l'individu ou de la société peut aider à découvrir les principes évolutifs communs affectant les pressions de sélection imposées par les parasites et les solutions mises en œuvre par les hôtes pour lutter contre l'infection. Précisons toutefois que nous ne faisons état que d'analogies phénoménologiques dans les stratégies de défense, et nous ne prétendons pas que les mécanismes sous-jacents pourraient même être liés. Dans la plupart des cas, ils sont d'ailleurs différents.

La comparaison prendra plus de sens si nous considérons une société de fourmis comme une unité reproductrice unique à l'égal des organismes multicellulaires. Cette société est caractérisée par une division obligatoire du travail avec l'existence d'une ou plusieurs reines chargées exclusivement de la reproduction. Les autres individus, les ouvrières, sont stériles. Reines et ouvrières sont dépendantes les unes des autres : les ouvrières ne se reproduisent pas et les reines plus ou moins immobiles sont des machines à pondre qui ont un besoin obligatoire des ouvrières pour s'alimenter et défendre la société. En poursuivant cette manière de voir la société de fourmis comme une entité autonome, la reine peut être

assimilée à la lignée germinale d'un organisme multicellulaire tandis que les ouvrières représenteraient les cellules du tissu somatique. En plus d'une séparation entre individus sexués et individus stériles, on trouve chez les fourmis une division du travail au sein des ouvrières qui fait apparaître des individus spécialisés dans la circulation des aliments, dans la transmission de l'information... Ces ouvrières affectées à des tâches différentes deviennent l'équivalent des organes d'un organisme unique. On a alors affaire à un *superorganisme*, une notion proposée il y a plus d'un siècle par WHEELER 1911. La société de fourmis devient un tout, et pas un individu, capable d'avoir une descendance ce qui est le moteur de l'évolution.

La pertinence de cette comparaison et la recherche d'analogies sont renforcées par les modes de vie des organismes pluricellulaires et ceux des sociétés de fourmis. Si la vie d'une ouvrière est brève, allant de quelques semaines à quelques années, la vie de la société est beaucoup plus longue devenant alors semblable à celle d'organismes pluricellulaires. Il est fréquent d'observer des fourmilières vivant des dizaines d'années. En fait la durée de vie d'une fourmilière est celle de sa reine qui peut vivre 30 ans (KELLER & GENOUD 1997). De même l'atteinte de la maturité sexuelle dans une société de fourmis, c'est-à-dire l'apparition de femelles reproductrices et de mâles, nécessite souvent plusieurs années, tout comme pour les organismes multicellulaires. Les sociétés doivent investir fortement dans la défense antiparasites pour arriver jusqu'à cette maturité sexuelle. On peut en avoir une idée en comparant la réponse immunitaire des ouvrières à celle des mâles dont la vie est très brève chez les fourmis. Confrontées au champignon *M. brunneum* les ouvrières d'*Acromyrmex echinator* ont une réponse immunitaire bien plus forte que celle des mâles (BAER ET AL. 2005).

L'immunité sociale est caractérisée à la fois par l'existence de comportements hygiéniques et de défenses physiologiques. Elle peut être le fait d'un seul individu agissant solitairement ou d'une action collective mettant en jeu plusieurs individus. On doit alors prendre en compte l'existence de nombreux contacts régulés entre les individus qui se déroulent au sein d'une organisation spatiale particulière.

CREMER & SIXT 2009 distinguent trois étapes dans l'invasion parasitaire et la défense de l'hôte : la première défense est une défense des frontières. Il convient d'empêcher le parasite de pénétrer dans l'organisme ou dans la colonie. Concernant l'organisme pluricellulaire il évite d'absorber des aliments corrompus ou de s'approcher des excréments (MOORE 2002). Le vomissement est aussi une méthode efficace pour éliminer des parasites. L'analogie avec les fourmis est aisée quand leurs sociétés évitent d'approcher des cadavres infectés mais il faut oublier le vomissement qui n'existe pas chez elles. L'épithélium des pluricellulaires forme une enveloppe riche en peptides antimicrobiens et les muqueuses possèdent des immunoglobulines qui identifient, immobilisent et éliminent les pathogènes (MEDZHITOV & JANEWAY 1998). Une brèche dans l'épithélium devient la porte d'entrée de parasites et appelle des protéines antimicrobiennes qui viennent du sang. La cicatrisation empêche l'entrée d'autres parasites. De la même manière la cuticule forme une barrière efficace chez

les fourmis (ARMITAGE & SIVA-JOTHY 2005). Il faut ajouter l'existence de substances antimicrobiennes étalées sur la cuticule et qui proviennent des glandes métapleurales ou de la glande à poison.

La défense des frontières chez les fourmis fait appel à une division du travail puisque seules les fourrageuses sortent du nid pour récolter la nourriture ; les risques d'infection s'en trouvent limités. De plus ce sont les ouvrières les plus âgées qui sortent et risquent d'être confrontées aux parasites. Leur disparition n'affecte nullement l'économie de la fourmilière.

Toujours selon CREMER & SIXT 2009, la deuxième ligne de défense concerne le soma, autrement dit les ouvrières des sociétés et les tissus somatiques des organismes pluricellulaires. Pour ces derniers les cellules immunitaires entrent en jeu en phagocytant ou en tuant le parasite au moyen des sécrétines ou d'autres substances toxiques (STUART & EZEKOWITZ 2008). Il peut y avoir emprisonnement des parasites par des granulomes. Chez les sociétés de fourmis il y a libération de substances cytotoxiques et de peptides antimicrobiens dans l'hémolymphe. On ne connaît pas d'enfermement des parasites dans des granulomes chez les fourmis mais l'analogie peut être faite chez les abeilles : les faux-bourçons étrangers ou les guêpes sont étouffés par une boule d'ouvrières qui élèvent leur température corporelle (ONO ET AL. 1995). Pour défendre leur soma et empêcher la contamination des congénères, les fourmis font appel au grooming et à l'éloignement des cadavres contaminés. L'utilisation de substances antimicrobiennes élaborées par les glandes métapleurales et la glande à poison n'ont pas d'équivalent dans les organismes pluricellulaires. Encore moins la symbiose avec des actinomycètes producteurs d'antibiotiques. L'analogie avec des organismes pluricellulaires est donc très réduite. La défense du soma passe bien sûr par la reconnaissance des éléments étrangers qui ont franchi la défense externe. On connaît bien les mécanismes en œuvre chez les organismes pluricellulaires (PANCER & COOPER 2006). Beaucoup moins chez les fourmis. Les éléments étrangers sont-ils porteurs d'un signal avertisseur chimique ? On peut le supposer compte tenu du grand nombre de récepteurs d'odeur chez les ouvrières. De plus on connaît parfaitement l'existence de phéromones cuticulaires qui permettent à une société de détecter l'intrusion d'ouvrières étrangères porteuses d'une odeur différente. Un phénomène comparable semble probable concernant les parasites.

On peut trouver une analogie dans la pratique de l'automédication. Les fourmis incorporent des grains de résine à leur nid. Certains oiseaux se roulent sur des fourmis pour en obtenir de l'acide formique qui éloigne les parasites. Les bains de boue des éléphants jouent le même rôle.

La troisième ligne de défense concerne la lignée germinale, glandes reproductrices chez les organismes pluricellulaires, la reine chez les fourmis. Testicules et ovaires des organismes pluricellulaires sont protégés par une barrière sanguine efficace et un nombre élevé de cellules immunitaires (FIJAK & MEINHARDT 2006). D'autre part des immunoglobulines sont transférées depuis le placenta vers l'embryon, l'effet protecteur perdurant après la naissance durant toute la

lactation par le biais du lait maternel (JANEWAY ET AL. 2001). Chez les fourmis la sécurité de la reine tient à sa position au milieu de la forteresse que constitue la fourmilière (SCHMID-HEMPEL 1998, TRANTER ET AL. 2014). De plus, étant nourrie par des ouvrières jeunes, qui ne fourragent pas à l'extérieur, les risques de contamination sont réduits.

Nous avons comparé l'immunité individuelle et l'immunité sociale à la lumière de leurs analogies, mais aussi de leurs différences faisant apparaître les contraintes évolutives ou organisationnelles, les différences dans les pressions de sélection ou simplement des voies alternatives aux mêmes problèmes. Par exemple, les fourmis ne connaissent pas le vomissement qui permet l'évacuation des particules infectieuses après l'ingestion. Au lieu de cela, il semble que les insectes sociaux soient plus efficaces pour éviter l'ingestion de nourriture contaminée. Et surtout les fourmis sont capables de produire des antibiotiques grâce à leurs champignons symbiotes. C'est sans doute la différence essentielle entre organisme pluricellulaire et superorganisme.

RÉFÉRENCES

- ANDRÉ, E. 1885. – *Les Fourmis*. Hachette, Paris. 345 pp.
- ARMITAGE, S.A.O. & M.T. SIVA-JOTHY. 2005. – Immune function responds to selection for cuticular colour in *Tenebrio molitor*. *Heredity*, 94 : 650–656.
- BAER, B., A. KRUG, J.J. BOOSMA & W.O.H. HUGHES. 2005. – Examination of the immune responses of males and workers of the leaf-cutting ant *Acromyrmex echinator* and the effect of infection. *Insectes Sociaux*, 52 : 298–303.
- BERGSTROM, C., M. LO & M. LIPSITCH. 2004. – Ecological theory suggests that antimicrobial cycling will not reduce antimicrobial resistance in hospitals. *Proceedings of National Academy of Sciences USA*, 101, 36 : 13285–13290.
- BILLEN, J. 1986. – Morphology and ultrastructure of the abdominal glands in Dolichoderine ants (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes sociaux*, 33 (3) : 278–295.
- BOCHER, A. 2007. – Défenses immunitaires et division du travail chez les fourmis. *Thèse, Paris*, 53 pp.
- BOCHER, A., C. TIRA & C. DOUMS. 2007. – Phenotypic plasticity of immune defence linked with foraging activity in the ant *Cataglyphis velox*. *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 2228–2234.
- BOOSMA, J. J., P. SCHMID-HEMPEL & W.O. H. HUGHES. 2005. – *Life histories and parasite pressure across the major groups of social insects*. Insect Evolutionary Ecology : FELLOWES, M. D. E., G.J. HOLLOWAY & J. ROLFF eds, pp. 139–175. Wallingford, UK: CABI Publishing.
- BOS, N., T. LEFÈVRE, A. B. JEEEEE & P. D'ETTORE. 2012. – Sick ants become unsociable. *Journal of Evolutionary Biology*, 25 : 342–351.
- BOT A.N.M., C.R. CURRIE, A.G., HART & J.J. BOOSMA. 2001. – Waste management in leaf-cutting ants. *Ethology Ecology & Evolution*, 13 : 225–237.
- BOT, A.N.M., D. ORTIUS-LECHNER, K. FINSTER, R. MAILE & J. BOOSMA. 2002. – Variable sensitivity of fungi and bacteria to compounds produced by the metapleural glands of leaf-cutting ants. *Insectes Sociaux*, 49 : 363–370.

- BRANSTETTER, M.G., A. JÚSOVNIK, J. SOSA-CALVO, M.W. LLOYD, B. C. FAIRCLOTH, S.G. BRADY & T.R. SCHULTZ. 2017. – Dry habitats were crucibles of domestication in the evolution of agriculture in ants. *Proceedings of the Royal Society B*, 284, 20170095.
- BRÜTSCH, T. & M. CHAPUISAT. 2014. – Wood ants protect their brood with tree resin. *Animal Behaviour*, 93, 157 – 161.
- BRÜTSCH, T., G. JAFFUEL, A. VALLAT, T.C.J. TURLINGS & M. CHAPUISAT. 2017. – Wood ants produce a potent antimicrobial agent by applying formic acid on tree-collected resin. *Ecology & Evolution*, 7: 2249–2254.
- CASTELLA, G., M. CHAPUISAT & P. CRISTE. 2008. – Prophylaxis with resin in wood ants. *Animal Behavior*, 75: 1591–1596.
- CASTELLA G., M. CHAPUISAT, Y. MORET & P. CRISTE. 2008. – The presence of conifer resin decreases the use of the immune system in wood ants. *Ecological Entomology*, 33: 408–412.
- CHAPUISAT, M. 2014. – Social Evolution: Sick ants face death alone. *Current Biology*, 20, 3: 104–105.
- CHEVRETTE, M.G., C.M. CARLSON, H.E. ORTEGA ET AL. 2019. – The antimicrobial potential of *Streptomyces* from insect microbiomes. *Nature Communications* 10: 516.
- CHOE, D.H., J.G. MILLAR & M.K. RUST. 2009. – Chemical signals associated with life inhibit necrophoresis in Argentine ants. *Proceedings of the National Academic of Science of the United States of America*, 106: 8251–8255.
- COLE, L.K., & M.S. BLUM. 1975. – Antifungal properties of the insect alarm pheromones, citral, 2-heptanone, and 4-methyl-3-heptanone. *Mycologia*, 67: 701–708.
- CREMER, S., S.A.O. ARMITAGE & P. SCHMID-HEMPEL. 2007. – Social immunity. *Current Biology*, 17: 693–702.
- CREMER, S. & M. SIXT. 2009. – Analogies in the evolution of individual and social immunity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364: 129–142.
- CREMER, S., C.D. PULL & M.A. FÜRST. 2018. – Social immunity : emergence and evolution of colony-level disease protection. *Annual Review of Entomology*, 63: 105–123.
- CRISTE, P., P. OPPLIGER, A. BANCALA, F. CASTELLA & M. CHAPUISAT. 2003. – Evidence for collective medication in ants. *Ecology Letters*, 6: 19–22.
- CURRIE, C.R. & A.E. STUART. 2001. – Weeding and grooming of pathogens in agriculture by ants. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268: 1033–1039.
- CURRIE, C.R., J.A. SCOTT, R.C. SUMMERHELL & D. MALLOCH. 1999. – Fungus-growing ants use antibiotics-producing bacteria to control garden parasites. *Nature*, 398: 701–704.
- CURRIE, C.R., M. POULSEN, J. MENDENHALL, J. BOOMSMA & J. BILLEN. 2006. – Coevolved crypts and exocrine glands support mutualistic bacteria in fungus-growing ants. *Science*, 311: 81–83.
- DEFOSSEZ, E., M.A. SELOSSE, M.P. DUBOIS, L. MONDOLOT, A. FACCIO & C. DIJETO-LORDON. 2009. – Ant-plants and fungi: a new threeway symbiosis. *New Phytology*, 182: 942–949.
- DEJEAN, A., P.J. SOLANO, J. AYROLES, B. CORBARA & J. ORIVEL. 2005. – Arboreal ants build traps to capture prey. *Nature*, 434: 973.
- DIEHL-FLEIG, E. & M.E. LUCCHESI. 1991. – Reacoes comportamentais de operarias de *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera, Formicidae) na presença de fungos entomopatogenicos. *Revista Brasileira de Entomologia*, 35: 101–107.
- DIEZ, L., J.-L. DENEUBOURG & C. DETRAIN. 2012. – Social prophylaxis through distant corpse removal in ants. *Naturwissenschaften*. 99, 10: 833–842.
- DIEZ, L., P. LEJEUNE & C. DETRAIN. 2014. – Keep the nest clean: survival advantages of corpse removal in ants. *Biological Letters*. 10, 6: 20140306.
- DUNN, & E. K. MEINEKE. 2019. – Azteca ants maintain unique microbiomes across functionally distinct nest chambers. *Proceedings of the Royal Society B*, 286, 20191026.
- FEBVAY, G., M. DECHARME & A. KERMARREC. 1984. – Digestion of chitin by the labial glands of *Acromyrmex octospinosus* Reich (Hymenoptera : Formicidae). *Canadian Journal of Zoology*. 62: 229–234.
- FERNÁNDEZ-MARIN, H., J.K. ZIMMERMAN, S.A. REHNER & W.T. WCISLO. 2006. – Active use of the metapleural glands by ants in controlling fungal infection. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 273 : 1689 – 1695.
- FIJAK, M. & A. MEINHARDT. 2006. – The testis in immune privilege. *Immunology Review*, 213: 66 –81.
- FRANK, E.T., M. WEHRHAHN & K.E. LINSENMAIR. 2018. – Wound treatment and selective help in a termite-hunting ant. *Proceedings of the Royal Society B*, 285: 20172457.
- GRAYSTOCK, P. & W.O.H. HUGHES. 2011. – Disease resistance in a weaver ant, *Polyrhachis dives*, and the role of antibiotic-producing glands. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 65: 2319–2327.
- HAMILTON, C., B.T. LEJEUNE & R.B. ROSENGAUS. 2011. – Trophallaxis and prophylaxis: social immunity in the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus*. *Biology Letters*, 7: 89–92.
- HART, A.G. & F.L.W. RATNIEKS. 2001. – Task partitioning, division of labour and nest compartmentalisation collectively isolate hazardous waste in the leaf cutting ant *Atta cephalotes*. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 49: 387–392.
- HEINZE, J. & B. WALTER. 2010. – Moribund ants leave their nests to die in social isolation. *Current Biology*, 20: 249–252.
- HEINE, D., N. HOLMES, S.F. WORSLEY ET AL. 2018. – Chemical warfare between leafcutter ant symbionts and a co-evolved pathogen. *Nature communications*, <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04520-1>.
- HOFFMANN, J.A. 1995. – Innate immunity of insects, *Current Opinions in Immunology*. 7, 1: 4 10.
- HUTCHINGS, & B. WILKINSON. 2018. – Chemical warfare between leafcutter ant symbionts and a co-evolved pathogen. *Nature Communications*, 9: 1–11.
- HOWARD, D.F. & W.R. TSCHINKEL. 1976. – Aspects of necrophoric behavior in the red imported fire ant. *Behaviour*, 56,1–2: 158–180.
- HÖLDOBLER, B. & E.O. WILSON. 1990. – *The ants*. Springer-Verlag, Berlin, 732 pp.
- HÖLDOBLER, B. & E.O. WILSON. 1996. – *Voyage chez les fourmis*. Le Seuil, Paris, 247 pp.
- HÖLDOBLER, B. & E.O. WILSON. 2012. – *L'incroyable instinct des fourmis*. Flammarion, Paris, 203 pp.
- HUGHES, W.O.H., J. EILENBERG & J.J. BOOMSMA. 2002. – Trade-offs in group living: transmission and disease resistance in leaf-cutting ants. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 269, 1502: 1811 – 1819.
- JACCOUD, D.B., W.O.H. HUGHES & C.W. JACKSON. 1999. – The epizootiology of a *Metarhizium* infection in mini-nests of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 93: 51–6.
- JANEWAY, C.A., P. TRAVERS, M. WALPORT & M. SHLOMCHIK. 2001. – *Immunobiology*. New York, NY; London, UK, Garland Publishing, 884 pp.

- JOLIVET, P. 2019. – *Interrelationship between insects and plants*. CRC Press Boca Raton, 336 pp.
- KELLER, L. & M. GENOUD. 1997. – Extraordinary lifespans in ants: a test of evolutionary theories of ageing. *Nature*, 389: 958–960.
- KESÄNIEMI, J.J. KOSKIMÄKI & J. JURVANSUU. 2019. – Argentine ant inhibits growth of pathogenic fungi. *Scientific reports*, 9: 7593.
- KONRAD, M., M.L. VYLETA, F.J. THEIS, M. STOCK, S. TRAGUST, M. KLATT, V. DRESCHER, C. MARR, L. V. UGELVIG & S. CREMER. 2012. – Social transfer of pathogenic fungus promotes active immunisation in ant colonies. *PLoS Biol.* 10: e1001300.
- LIMA MENDONÇA, A. DE, C.E. DA SILVA, F.L.T DE MESQUITA, R. DA SILVA CAMPOS, R. R. DO NASCIMENTO, E. A. XIMENES, A.E.G. SANT'ANA. 2009. – Antimicrobial activities of components of the glandular secretions of leaf cutting ants of the genus *Atta*. *Antonie van Leeuwenhoek*, 95, 4 : 295–303.
- LITTLE, A.E.F., T. MURAKAMI, U.G. MUELLER & C. R. CURRIE. 2006. – Defending against parasites: fungus-growing ants combine specialized behaviours and microbial symbionts to protect their fungus gardens. *Biology Letters*, 2 : 12–16.
- LIU, L., X.Y. ZHAO, Q.B. TANG, C. L. LEI & Q.Y. HUANG. 2019. – The mechanisms of social immunity against fungal infections in eusocial Insects. *Toxins*, 11, 5, 244.
- LORETO, R.G. & D.P. HUGHES. 2016. – Disease in the society: infectious cadavers result in collapse of ant sub-colonies. *PLoS ONE* 11, 8.
- LUCAS, J.M., A.A. MADDEN, C.A. PENICK, M.J. EPPS, P.R. MARTING, J. L. STEVENS, D. J. FERGUS, R.R. 2019. – *Azteca* ants maintain unique microbiomes across functionally distinct nest chambers. *Proceedings of the Royal Society B*, 286: 20191026.
- MACKINTOSH, J.A., J.E. TRIMBLE, M.K. JONES, P.H. KARUSO, A.J. BEATTIE & D. A. VEAL. 1995. – Antimicrobial mode of action of secretions from the metapleural gland of *Myrmecia gulosa* (Australian bull ant). *Canadian Journal of Microbiology*, 41: 136 – 144.
- MASCHWITZ, U., K. KOOB & H. SCHILDKNECHT. 1974. – Ein Beitrag zur funktion der metathoracaldrüse der ameisen. *Journal of Insect Physiology*, 16, 387 – 404.
- MEDZHITOV, R. & C.A. JANEWAY JR. 1998. – Innate immune recognition and control of adaptive immune responses. *Seminars in Immunology*, 10: 351–353.
- MOORE, J. 2002. – *Parasites and the behavior of animals*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford, UK: 297 pp.
- MORELOS-JUÁREZ, C., T.N. WALKER, J.F.S. LOPES & W.O.H. HUGHES. – 2010. Ant farmers practice proactive personal hygiene to protect their fungus crop. *Current Biology*, 20: 553–554.
- MUELLER, U.G., N.M. GERARDO, D.K. AANEN, D.L. SIX & T.R. SCHULTZ. 2005. – The evolution of agriculture in insects. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 563 – 595.
- NASCIMENTO, R.R. DO, E. SCHOETERS, E.D. MORGAN, J. BILLEN & D.J. STRADLING. 1996. – Chemistry of metapleural gland secretions of three attine ants, *Atta sexdens rubropilosa*, *Atta cephalotes*, and *Acromyrmex octospinosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Chemical Ecology*, 22: 987 – 1000.
- OH, D.C., M. POULSEN, C.R. CURRIE & J. CLARDY. 2009. – Dentigerumycin: a bacterial mediator of ant-fungus symbiosis. *Nature Chemical Biology*, 5: 391–395.
- OKUNO, M., K. TSUJI, H. SATO & K. FUJISAKI. 2012. – Plasticity of grooming behavior against entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* in the ant *Lasius japonicus*. *Journal of Ethology*, 30, 1: 23–7.
- ONO, M., T. IGARASHI, E. OHNO & M. SASAKI. 1995. – Unusual thermal defence by a honeybee against mass attack by hornets. *Nature*, 377: 334–336.
- PALMER, T.M., N.L. STANTON, T.P. YOUNG, J.R. GOHEEN, R.M. PRINGLE & R. KARBAN. 2008. – Breakdown of an ant-plant mutualism follows the loss of large herbivores from an African savanna. *Science*, 319:192–195.
- PANCER, Z. & M.D. COOPER. 2006. – The evolution of adaptive immunity. *Annual Review of Immunology*, 24: 497–518.
- PASSERA, L. & S. ARON. 2005. – *Les fourmis : comportement, organisation sociale et évolution*. Les Presses scientifique du CNRC, Ottawa, Canada, 480 pp.
- PATHAK, A., S. KETT & M. MARVASI. 2019. – Resisting antimicrobial resistance: lessons from fungus farming ants. *Trends in Ecology & Evolution*, 34, 11: 974–976.
- PONTIERI, L., S. VOJVODIC, R. GRAHAM, J.S. PEDERSEN & T.A. LINKSVAYER. 2014. – Ant colonies prefer infected over uninfected nest sites. *PLoS ONE*, 9,11 : e111961.
- PULL, C.D. & S. CREMER. 2017. – Co-founding ant queens prevent disease by performing prophylactic undertaking behavior. *BMC Evolutionary Biology*, 17: 219.
- PULL, C.D, L.V. UGELVIG, F. WIESENHOFER, A.V. GRASSE, S. TRAGUST, T. SCHMITT, M.J.F. BROWN, S. CREMER. 2018. – Destructive disinfection of infected brood prevents systemic disease spread in ant colonies. *Elife*, 7:1–29.
- QIN, Z., J.T. MUNNOCH, R. EVINE, N.A. HOLMES, R. F. SEIPKE, K.A. WILKINSON, B. WILKINSON & M. I. HUTCHINGS. 2017. – Formicamycins, antibacterial polyketides produced by *Streptomyces formicae* isolated from African *Tetraponera* plant-ants *Chemical Science*, 8: 3218–3227.
- QIU, H.L., L.H. LU, Q.X. SHI & Y.R. HE. 2014. – Fungus exposed *Solenopsis invicta* ants benefit from grooming. *Journal of Insect Behavior*, 27: 678–691.
- QIU, H.L., L.H. LU, Q.X. SHI, C.C. TU, T. LIN & Y.R. HE . 2015. – Differential necrophoric behaviour of the ant *Solenopsis invicta* towards fungal-infected corpses of workers and pupae *Bulletin of Entomological Research*, 105: 607– 614.
- REBER, A., J. PURCELL, S.D. BUECHEL, P. BURI & M. CHAPUISAT .2011. – The expression and impact of antifungal grooming in ants. *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 5: 954–964.
- RENUCCI, M., E. PROVOST & A. TIRARD. 2010. – Complex undertaking behavior in *Temnothorax lichtensteini* ant colonies: from corpse-burying behavior to necrophoric behavior. *Insectes sociaux*, 58 (1): 9–16.
- RETTEMEYER, C.W. 1963. – Behavioral studies of army ants. *University of Kansas Science Bulletin*, 44, 9: 281–465.
- RUIZ-GONZALEZ, M.X., P.-J. G. MALE, C. LEROY, A. DEJEAN, H. GRUYTA, P. JARGEAT. 2010. – Specific, non-nutritional association between an ascomycete fungus and *Allomerus* plant-ants. *Biological Letters*, 7: 475–479.
- SAKOLRAK, B., R. BLATRIX, U. SANGWANIT & N. KOBMOO. 2018. – Experimental infection of the ant *Polyrhachis furcata* with *Ophiocordyceps* reveals specificity of behavioural manipulation. *Fungal Ecology*, 33: 122–124.
- SCHMID-HEMPEL, P. 1998. – *Parasites in social insects*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 409 pp.
- SEIPKE, RF, J. BARKE, C. BREARLEY, L. HILL, D.W. YU ET AL. 2011. – A single *Streptomyces* symbiont makes multiple antifungals to support the fungus farming ant *Acromyrmex octospinosus*. *PLoS ONE* 6,8: e22028. doi:10.1371.

- SEIPKE, R.F., J. BARKE, D. HEAVENS, D.W. YU & M.I. HUTCHINGS. 2013. – Analysis of the bacterial communities associated with two ant–plant symbioses. *MicrobiologyOpen*, 2, 2: 276–283.
- SLONE, J.D., G.M. PASK, S.T. FERGUSON, J.G. MILLAR, S.L. BERGER, D. REINBERG, J. LIEBIG, A. RAY & L.J. ZWIEBEL. 2017. – Functional characterization of odorant receptors in the ponerine ant, *Harpegnathos saltator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 43: 201704647.
- SOUZA, D.J. DE. 2008. – Comportement social et réponses immunitaires chez la fourmi *Camponotus fellah* : implications de la bactérie endosymbiote *Blochmannia*. Interactions entre organismes. *Thèse, Tours*, 32 pp.
- SOUZA, D.J. DE, J.V. VLAENDEREN, Y. MORET & A. LENOIR. 2008. – Immune response affects ant trophallactic behavior. *Journal of Insect Physiology*, 54, 5 : 828–832.
- SMITH, C.D., A. ZIMIN, C. HOLT, E. ABOUHEIF, R. BENTON ET AL. 2011. – Draft genome of the globally widespread and invasive Argentine ant (*Linepithema humile*). *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 108 : 5673–5678.
- STAHEL, G & D.C GEISKES. 1939. – Ueber den bau der nester von *Atta cephalotes* L. und *Atta sexdens* L. (Hym. Formicidae). *Revista de Entomologia* 10, 1: 27–78.
- STROEYMEY, N., A.V. GRASSE, A. CRESPI, D. P. MERSCH, S. CREMER & L. KELLER. 2018. – Social network plasticity decreases disease transmission in a eusocial insect. *Science*, 362: 941–945.
- STUART, L.M. & R.A. EZEKOWITZ. 2008. – Phagocytosis and comparative innate immunity: learning on the fly. *Nature Reviews Immunology*, 8: 131–141.
- SUÁREZ-RODRIGUEZ, M., I. LÓPEZ-RULL & C. MACIAS GARCIA. 2013. – Incorporation of cigarette butts into nests reduces nest ectoparasite load in urban birds: new ingredients for an old recipe? *Biology letters*, 9, 20120931.
- SUN, Q. & X. ZHOU. 2013. – Corpse management in social insects. *International Journal of Biological Sciences*, 9, 3: 313–321.
- THEIS, F.J., L. V. UGELVIG, C. MARR & S. CREMER. 2015. – Opposing effects of allogrooming on disease transmission in ant societies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 370: 20140108.
- TRAGUST, S., 2016. – External immune defence in ant societies (Hymenoptera: Formicidae): the role of antimicrobial venom and metapleural gland secretion. *Myrmecological news*, 23: 119–128.
- TRAGUST, S., B. MITTEREGGER, V. BARONE, M. KONRAD, L. V. UGELVIG & S. CREMER 2013a. – Ants disinfect fungus-exposed brood by oral uptake and spread of their poison. *Current Biology*, 23: 76 – 82.
- TRAGUST, S., L. V. UGELVIG, M. CHAPUISAT, J. HEINZE & S. CREMER. 2013. – Pupal cocoons affect sanitary brood care and limit fungal infections in ant colonies. *Evolutionary Biology*, 13: 2–10.
- TRANIELLO, J.F.A., R.B. ROSENGAUS & K. SAVOIE. 2002. – The development of immunity in a social insect: evidence for the group facilitation of disease resistance. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 99: 6838–6842.
- TRANter, C., P. GRAYSTOCK, C. SHAW, J.F.S. LOPES & W.O.H. HUGHES. 2014. – Sanitizing the fortress: protection of ant brood and nest material by worker antibiotics. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68 (3): 499–507.
- TRANter, C. & W.O.H. HUGHES. 2015. – Acid, silk and grooming: alternative strategies in social immunity in ants? *Behavioral ecology and sociobiology*, 69: 1687–1699.
- TRANter, C., L. LEFEVRE, S.E.F. EVISON & W.O.H. HUGHES. 2015. – Threat detection: contextual recognition and response to parasites by ants. *Behavioral Ecology*, 26, 2: 396–405.
- UGELVIG, L.V., S. CREMER. 2007. – Social prophylaxis: group interaction promotes collective immunity in ant colonies. *Current Biology* 17: 1967–1971.
- UGELVIG, L.V., D.J.C. KRONAUER, A. SCHREMPF, J. HEINZE & S. CREMER. 2010. – Rapid anti-pathogen response in ant societies relies on high genetic diversity. *Proceedings of the Royal Society B*, 277: 2821–2828.
- VIEIRA-NETO, E. H., F.M. MUNDIM & H.L.VASCONCELOS. 2006. – Hitchhiking behaviour in leaf-cutting ants: an experimental evaluation of three hypotheses. *Insectes Sociaux*, 53: 326–332.
- WALKER, T.N., W.O.H. HUGHES. 2009. – Adaptive social immunity in leaf-cutting ants. *Biological Letters*, 5: 446 – 448.
- WEBER, N.A. 1966. – Fungus-growing ants. *Science*, 3736: 587–604.
- WHEELER, W.M. 1911. – The ant colony as an organism. *Journal of Morphology*, 22: 307–327.
- WILSON, E.O., N.I. DURLACH & L.M. ROTH. 1958. – Chemical releaser of necrophoric behavior in ants. *Psyche*, 65, 4:108–114.
- YEK, S.H. & U.G. MUELLER. 2010. – The metapleural gland of ants. *Biological Review*, 86: 774–791.
- YANAGAWA, A., F. YOKOHARI & S.SHIMIZU. 2010. – Influence of fungal odor on grooming behavior of the termite, *Coptotermes formosanus*. *Journal of Insect Science*, 10, 1: 1–13.
- YOUNG, T.P., C.H. STUBBLEFIELD & L.A. ISBELL. 1997. – Ants on swollen-thorn acacias: species coexistence in a simple system. *Oecologia*, 109: 98–107.

Le Lynx boréal, *Lynx lynx* (Linnaeus, 1758) dans le sud-ouest de la France ? Complément à l'Atlas des Mammifères de Midi-Pyrénées et nouvelles données

par Henri Cap¹

1. Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse, 35 allées Jules Guesde, 31000 Toulouse. E-mail : henri.cap@toulouse-metropole.fr

RÉSUMÉ

La présence du Lynx boréal, *Lynx lynx*, dans le sud-ouest de la France a toujours fait l'objet de controverses. La première interrogation concerne la date de sa disparition, puisque des indices de présence récents posent la question de sa survivance. La seconde question concerne l'espèce qui aurait disparu (ou qui serait encore présente) dans les Pyrénées. En effet, en plus du Lynx boréal dont la présence est attestée depuis près de 40 000 ans, il existe deux autres taxa qui auraient également vécu dans la région : le Lynx pardelle, *Lynx pardinus*, actuellement endémique du sud de l'Espagne, mais qui était présent dans la région jusqu'à l'âge des métaux, et peut-être même jusqu'à très récemment et son ancêtre le Lynx des cavernes, *Lynx spelaeus*, dont les derniers fossiles remonteraient localement à 30 000 ans. Une dernière espèce, le Lynx d'Issoire, *Lynx issiodorensis*, considéré comme l'ancêtre des quatre espèces actuelles de lynx a également été présent dans la région, il y a plus de 2,5 Ma. Afin d'établir un scénario évolutif régional pour ces espèces, un bilan des données anatomiques, éthologiques, paléontologiques et historiques a été réalisé, qui sera complété ultérieurement par une série de datations, d'études anatomiques et génétiques du matériel conservé dans divers muséums d'Aquitaine et d'Occitanie. Enfin la question de la survivance de lynx dans les Pyrénées sera également discutée à partir de l'analyse des indices de présence les plus récents qui pourraient indiquer l'existence possible d'hybrides entre les deux espèces actuelles.

Mots-clés : *Lynx lynx*, *Lynx pardinus*, *Lynx spelaeus*, *Lynx issiodorensis*, Sud-Ouest, Pyrénées, Survivance ?

The Eurasian lynx, *Lynx lynx* (Linnaeus, 1758) in south-western France ? Addition to the Atlas of Midi-Pyrenees mammals and new data

ABSTRACT

The presence of the Eurasian lynx, *Lynx lynx*, in south-western France has always been debated. The first question is: what is the date of its extinction since recent data suggest its occurrence. The second question is: which species was (or is still) present in the Pyrenees. In addition to the Eurasian lynx, which has been present for nearly 40,000 years, two other taxa were reported in the area: the Iberian lynx, *Lynx pardinus*, currently endemic of southern Spain, which was present in south-western France until Metal Age and perhaps very recently and its ancestor the cave lynx, *Lynx spelaeus*, whose last fossils in the area go back to 30,000 years. A last species, the Issoire lynx, *Lynx issiodorensis*, considered to be the ancestor of the four current lynx species was also present in the region more than 2.5 million years ago. In order to establish an evolutionary scenario for these species in the area, we carried out a review of anatomical, ethological, paleontological and historical data, which will be supplemented later by a series of dating, anatomical and genetic studies of the material preserved in various museums of Aquitaine and Occitania. Finally the question of the survival of lynx in the Pyrenees will also be discussed from the analysis of the most recent presence indices which could indicate the possible existence of hybrids between the two European species of lynx.

Keywords: *Lynx lynx*, *Lynx pardinus*, *Lynx spelaeus*, *Lynx issiodorensis*, south-western France, Pyrenees, Occurrence?

Introduction

Présent de la Chine à la Sibérie jusqu'en Europe occidentale (WOZENCRAFT 1993), le Lynx boréal, *Lynx lynx* (Linnaeus, 1758) est considéré comme ayant disparu du territoire français au milieu du XX^e siècle à cause de la chasse, du déboisement et de la raréfaction de ses proies (STAHL & VANDEL 1998). Depuis 1983 l'espèce a été réintroduite dans les Vosges,

alors qu'elle avait colonisé spontanément le Jura et le nord des Alpes dès 1974, à partir de la population helvétique, elle même réintroduite en 1971 (STAHL ET AL. 2006). Dans les Pyrénées, il subsiste plusieurs incertitudes concernant la disparition de cette espèce. En premier lieu, la date exacte de sa vraisemblable extinction est estimée entre 1917 et 1930 dans les Pyrénées-Orientales (LAVAUDEN 1930, SAINT-GIRONS 1973, OLIVIER 1976, CAP 2011, ARTHUR 2014), alors qu'elle

se situerait entre les années 1960 à 1990 pour les Pyrénées-Occidentales (DE BEAUFORT 1968, NAVARRE 1976b, STAHL ET AL. 2006, CAP 2011, ARTHUR 2014). Malgré ces estimations, il n'existe aucune preuve matérielle (dépouille, squelette, animal naturalisé) de lynx provenant des Pyrénées qui soit datée (hormis un fossile) et conservée dans un musée, une université ou une autre institution publique, permettant d'établir une date de disparition, si tel est le cas. Une autre incertitude concerne l'espèce qui a été présente dans les Pyrénées et plus généralement dans le Sud-Ouest. En effet, hormis le Lynx boréal, *Lynx lynx*, auquel se rapporterait la majorité des indices de présence essentiellement fossiles ou historiques, le Lynx pardelle, *Lynx pardinus* (TEMMINCK, 1827), plus gracile et vivant actuellement dans le sud de l'Espagne, a subsisté jusqu'aux années 1960 sur le versant sud de la chaîne pyrénéenne selon VALVERDE 1963. Sur le versant nord des Pyrénées, en France, le Lynx pardelle se serait aussi éteint vers le milieu du XX^e siècle (VIGNE & PASCAL 2006). Malgré la rareté des restes osseux collectés et la difficulté de les rapporter à une des deux espèces, le Lynx pardelle serait l'espèce autochtone de notre région depuis la fin du Pléistocène en considérant le Lynx des cavernes, *Lynx spelaeus* (BOULE, 1906) ou *Lynx pardinus spelaeus* (BOULE, 1906) comme son probable ancêtre (WERDELIN 1981, KURTEN & GRANQVIST 1987, VIGNE & PASCAL 2006, GARRIDO & ARRIBAS 2008, RODRIGUEZ-VARELA ET AL. 2015, BOSCAINI ET AL. 2016). Au-delà du problème que poserait cette nouvelle nomenclature, les deux incertitudes qui entourent la présence de lynx dans les Pyrénées convergent vers une question qui concerne davantage les paléontologues et les systématiens : quelles espèces de lynx ont vécu dans notre région et depuis quand ?

Afin de répondre à cette question, nous avons établi une première liste du matériel fossile ou supposé, ainsi que des données historiques les plus significatives. Ce premier inventaire des données anciennes aura pour but, à terme, d'estimer l'ancienneté de la présence ainsi que la répartition des lynx qui ont vécu dans notre région, et de programmer un ensemble de datations et analyses ADN du matériel afin d'en déterminer l'ancienneté, l'espèce et le sexe.

Enfin, concernant la possible survivance de lynx dans les Pyrénées, des données récentes seront présentées et feront l'objet d'analyses ultérieures au moyen de nouvelles méthodes qui permettront, peut-être, de répondre à cette question qui est la plus sensible.

1. Systématique et phylogénie des lynx actuels

Les premières mentions de lynx remontent à l'Antiquité avec ARISTOTE dans son Histoire des animaux qu'il nomme λύγξ (BERTIER 1994), puis à PLINE l'Ancien, au premier siècle avant notre ère, qui décrit l'animal, qu'il appelle *chama* (*rufius* ou loup-cervier pour les Gaulois) dans son *Naturalis Historia, Liber VIII*, comme étant un loup avec des taches de léopard (ERNOUT 1952). Le terme Lynx n'apparaîtrait qu'au second siècle après notre ère avec ELIEN dans son *De Natura animalium* (CALLOU 2011). Cependant certains auteurs font

remarquer que le lynx a été décrit encore plus tôt au premier siècle après notre ère, et qu'il a été alternativement cité au féminin par VIRGILE ou au masculin par HORACE, ce qui a donné lieu à des changements taxonomiques récurrents pour les espèces du genre (GARRIDO & ARRIBAS 2008).

Actuellement, il existe quatre espèces de lynx parmi les 37 espèces de Félinidés (SUNQUIST & SUNQUIST 2009). Le Lynx roux, *Lynx rufus* (SCHREBER, 1777) vit actuellement en Amérique du Nord jusqu'au Mexique. Le Lynx du Canada, *Lynx canadensis* KERR, 1792, est présent au Canada et au nord des États-Unis. Le Lynx boréal vit de l'Europe de l'Ouest jusqu'en Sibérie alors que le Lynx pardelle, endémique du sud de l'Espagne, est l'espèce de félin la plus menacée au monde avec des effectifs de 156 individus adultes en 2015 (RODRIGUEZ & CALZADA 2015). Bien que leurs relations de parenté soient encore débattues du fait des lacunes du registre fossile, d'un point de vue moléculaire, le Lynx roux serait le premier taxon à s'être séparé de la lignée commune des lynx bien après le premier passage de la Béringie par les faunes carnivores de la fin du Miocène il y a environ huit Ma, et le retour de cette même lignée par cette même voie jusqu'en Chine vers six Ma (JOHNSON ET AL. 2006). En effet, les premiers lynx semblent avoir une origine africaine puisqu'ils apparaissent en Afrique australe il y a quatre Ma, puis en Eurasie vers 3,5 Ma et enfin en Amérique du Nord voilà 2,5 Ma, et c'est à partir de cette dernière lignée que le Lynx roux serait apparu (GARRIDO & ARRIBAS 2008, TESTU 2011).

Le Lynx du Canada se serait ensuite séparé de la lignée conduisant au Lynx pardelle et au Lynx boréal, ce que ne révèlent pas forcément les fossiles collectés jusqu'à présent, mais davantage les analyses génétiques (RUENESS ET AL. 2014). D'après ces auteurs, il faudrait d'ailleurs remettre en question le statut des sept sous-espèces classiquement reconnues pour le Lynx boréal (NOWELL & JACKSON 1996) pour ne conserver que trois taxa suffisamment isolés génétiquement, correspondant aux populations d'Europe de l'Ouest et de Scandinavie, du sud de l'Asie centrale près du Caucase, qui serait la population la plus ancestrale de l'espèce, et du nord-est de l'Asie. Ces trois régions géographiques auraient constitué des refuges ou des zones d'expansion lors des épisodes glaciaires et interglaciaires du Pléistocène (RUENESS ET AL. 2014). Enfin, il existe une incertitude concernant l'âge de séparation entre les deux lignées conduisant au Lynx boréal et au Lynx pardelle. En effet, si l'analyse de leur génome plaide en faveur d'une séparation voilà 1,5 Ma (ABASCAL ET AL. 2016), cette estimation n'est pas forcément congruente avec les données fossiles.

2. Les lynx fossiles

2.1. Le Lynx d'Issoire et le Lynx des cavernes

Le Lynx d'Issoire, *Lynx issiodorensis* (CROIZET & JOBERT, 1828), découvert pour la première fois en Auvergne dans les gisements villafranchiens de Perrier, apparaît dès le Pliocène (3,5 Ma) en Eurasie et il est présent jusqu'au Pléistocène inférieur (1,2 Ma) (GARRIDO & ARRIBAS 2008). Ce qui le

caractérisé est sa grande taille, ainsi qu'un crâne plus large et allongé, un cou plus long et des pattes plus courtes que les lynx actuels (TESTU 2006). Il constitue l'ancêtre le plus probable des quatre espèces actuelles de lynx. En Occitanie, cette espèce est représentée par un fragment de mandibule droite et par une prémolaire supérieure figurés (BERTHET com. pers.). Conservé au Muséum de Lyon, ce matériel fossile de la collection DONNEZAN proviendrait du Pliocène final de Perpignan, soit d'un gisement de plus de 2,5 Ma.

Ce serait à partir d'une sous-espèce méridionale du Lynx d'Issoire qu'apparaît vers 1,7 Ma au nord-est de la péninsule ibérique, le Lynx des cavernes, *Lynx spelaeus* (BOULE, 1906), qui correspond à la plus ancienne trace de la lignée conduisant au Lynx pardelle actuel (BOSCAINI ET AL. 2015). Apparu également en Italie à la même période, cette espèce a été décrite pour la première fois dans la grotte de Grimaldi en Italie, puis dans celle de l'observatoire à Monaco en 1927 (CLOT & DURANTHON 1990). Cette espèce a longtemps été considérée comme l'ancêtre des lynx actuels d'Europe (boréal et pardelle) car possédant des caractéristiques intermédiaires, notamment une taille des carnassières proche de celle du Lynx boréal, mais avec une forme tranchante plus proche de celle du Lynx pardelle. Cependant les plus récentes analyses génétiques et morphologiques indiquent que cette espèce fossile, dont la taille générale pourrait également être intermédiaire entre celle des deux espèces actuelles, serait la forme préhistorique du seul Lynx pardelle (BOSCAINI ET AL. 2016). Ceci a conduit la plupart des auteurs à adopter la nomenclature *Lynx pardinus spelaeus* (BOULE, 1906) pour le Lynx des cavernes.

Présent en Espagne et dans le Sud-Ouest, mais aussi dans le sud-est de la France et en Italie, son aire de répartition était maximale au Pléistocène moyen (BONIFAY 1971, TESTU 2006, GHEZZO ET AL. 2015, BOSCAINI ET AL. 2016). Dans le Sud-Ouest, le lynx des cavernes est classiquement considéré comme présent de la fin du Mindel (350 000 ans) jusqu'au début de l'Holocène (CLOT & DURANTHON 1990). Cependant certaines estimations, comme au gisement de la Caune de l'Arago dans les Pyrénées-Orientales, indiquent une présence supposée depuis près de 550 000 ans (MOIGNE ET AL. 2006). Ce taxon était également présent en Ardèche il y a 300 000 ans sur le site d'Orgnac 3 alors sous climat tempéré méditerranéen caractérisant l'interglaciaire Mindel-Riss de cette région (MOIGNE ET AL. 2006, TESTU 2006), mais aussi à la même période sur les causses du Lot (site de Coudoulous II, BRUGAL & JAUBERT 1991).

Plus près des Pyrénées, le gisement de la grotte des Ramandils à Port-La-Nouvelle (Aude), daté entre 77 000 et 94 000 ans (SIM 5), a révélé une longue fréquentation par l'espèce (RUSCH ET AL. 2019) sous un climat tempéré plutôt sec, comme le site de La Crouzade à Gruissan (Aude), estimé entre 30 000 et 50 000 ans, sous un climat beaucoup plus froid, bien que la détermination spécifique (Lynx boréal ?) ne soit pas certaine (TESTU com. pers.). Enfin, de nombreux restes osseux ont également été estimés de la même période avant le maximum glaciaire pour les Pyrénées, dont un crâne découvert à Montoussé (Hautes-Pyrénées) serait conservé au Muséum

d'Histoire naturelle de Bordeaux, ainsi que des canines, provenant de la grotte de Lherm et de la grotte inférieure de Massat en Ariège qui sont conservées au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (CLOT & DURANTHON 1990).

La présence de cette espèce est également avérée pour le Paléolithique inférieur et moyen du Lot et de l'Aveyron, notamment à Nant, gisement estimé du Moustérien supérieur (MEIGNEN 1993). Enfin, la datation la plus tardive de présence avérée de Lynx des cavernes dans la région, remonterait à 30 000 ans dans la grotte Marie dans l'Hérault (CROCHET ET AL. 2007). Mais sa disparition en tant que taxon distinct du Lynx pardelle reste floue, en effet l'hétérogénéité de taille du matériel attribué au Lynx des cavernes ne permet pas en l'état de dater sa disparition, ou plutôt sa transformation en Lynx pardelle (FOSSE & FOURVEL com. pers.). L'ensemble des données, non exhaustives, concernant le Lynx des cavernes sont, comme pour le Lynx d'Issoire, présentées dans le tableau 1 et la figure 1.

2.2. Origine du Lynx boréal et présence fossile dans le Sud-Ouest

Parallèlement à cette lignée méditerranéenne issue du Lynx d'Issoire qui conduit au Lynx des cavernes vers 1,7 Ma, puis au Lynx pardelle suivant une évolution de type anagénétique (RODRIGUEZ-VARELA ET AL. 2015, BOSCAINI ET AL. 2016), apparaissent en Asie les premiers spécimens de Lynx boréal, *Lynx lynx*, vers 1 Ma. Ils seraient issus d'une sous-espèce de Lynx d'Issoire, *Lynx issiodorensis shansius* TEILHARD DE CHARDIN, 1945, présente en Chine et en Asie centrale près du Caucase dès le Pléistocène inférieur (WERDELIN 1981, RUENESS ET AL. 2014). D'après les registres fossiles, c'est à partir du Lynx boréal que serait apparu le Lynx du Canada, *Lynx canadensis*, après le passage du détroit de Béring il y a 200 000 ans. Puis, lors du dernier épisode interglaciaire, il y a 125 000 ans, des populations de Lynx boréal auraient migré d'Asie en Europe pour donner la sous-espèce actuelle d'Europe de l'Ouest, *Lynx lynx lynx* (BOSCAINI ET AL. 2016).

Le Lynx boréal est présent en France à partir du Pléistocène final où il reste assez rare et confiné à l'est du pays (STAHL ET AL. 2006). Il est connu depuis plus de 36 000 ans dans la partie française des Pyrénées d'après la seule datation effectuée sur des os fossiles provenant du gouffre des Moustayous à Saint-Pé-de-Bigorre dans les Hautes-Pyrénées (CLOT 1988). C'est non loin de là, dans le puits Schatzi à Asson (Pyrénées-Atlantiques) qu'en 1973 a été découvert le dernier crâne d'un Lynx boréal dans les Pyrénées (CLOT & BESSON 1974). Ce spécimen non daté (Fig. 2) est conservé au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (CAP 2011). D'autres sites ont également révélé la présence de cette espèce comme au Portel-Ouest à Loubens en Ariège estimé autour de 35 000 ans, ainsi qu'à la grotte Gazel dans l'Aude, au pied de la Montagne Noire, dont le gisement serait estimé à près de 15 000 ans (TISSOUX 2004). Sachant qu'une mandibule estimée du Gravettien (25 000 ans) a également été trouvée à Isturitz aux confins des Pyrénées-Atlantiques (CLOT & DURANTHON 1990), le Lynx boréal était surtout présent dans la partie ouest et centrale des Pyrénées, mais absent ou très rare dans les Corbières et les

parties audoises et catalanes des Pyrénées (tableau 1). Il est toutefois connu dans la partie nord de l'Aude jusqu'en plaine au Chasséen à Toulouse sur le site du Cluzel, il y a plus de 6000 ans (CLOT & DURANTHON 1990).

La seule mention de *Lynx* boréal pour les Pyrénées-Orientales correspondrait au site de la fin du Pléistocène de la grotte d'Estagel (BERTHET com. pers.). Par ailleurs, une canine percée de *Lynx* boréal ayant servi de pendentif et estimée à 25000 ans (Gravettien), a été trouvée dans la grotte de Gargas dans les Hautes-Pyrénées, ce qui laisse supposer des rapports étroits qu'entretenaient nos ancêtres avec cette espèce (SAN JUAN-FOUCHET ET AL. 2012). Du côté espagnol, la présence du *Lynx* boréal a récemment été attestée par des crânes retrouvés en Navarre et dans les Cantabriques. Ils ont été datés d'environ 12000 ans pour les plus anciens (3000 ans au Pays basque) jusqu'au XVI^e siècle pour les plus récents en Navarre (RODRIGUEZ-VARELA ET AL. 2016). Cette présence tardive du *Lynx* boréal dans le Sud-Ouest serait à confirmer en datant tout le matériel fossile dont une première synthèse est résumée dans le tableau 1.

2.3. Données fossiles de *Lynx pardelle*

De la même façon, il serait indispensable d'analyser l'ADN du matériel attribué soit au *Lynx* des cavernes, *Lynx pardinus spelaeus*, soit au *Lynx* pardelle, *Lynx pardinus pardinus*. En effet, à la fin du Pléistocène, alors que le *Lynx* boréal fait son apparition dans le registre fossile en France, le *Lynx* des cavernes, puis le *Lynx* pardelle, se retrouvent cantonnés à la Péninsule ibérique et au sud de la France, notamment au niveau des Pyrénées, comme en attestent les quelques découvertes fossiles (tableau 1). Le taxon *Lynx pardinus* serait autochtone du sud de l'Europe, d'abord sous la forme de *Lynx* des cavernes, depuis 1,7 Ma (RODRIGUEZ-VARELA ET AL. 2015). Il aurait survécu dans la région méditerranéenne qui a servi de refuge à de nombreuses espèces lors des différentes périodes glaciaires et plus précisément dans la Péninsule ibérique où il s'est spécialisé dans la prédation du Lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus*. Ce lagomorphe est originaire d'Espagne depuis le Pléistocène moyen, et ne remontera au nord de la France qu'à partir du Moyen Âge (CALLOU 2003). Plusieurs auteurs pensent qu'entre la fin du Pléistocène et le début de l'Holocène, le *Lynx* boréal et le *Lynx* pardelle, ont pu coexister de part et d'autre des Pyrénées et aurait même pu s'hybrider (RODRIGUEZ-VARELA ET AL. 2016, JIMENEZ ET AL. 2018).

Pourtant, il n'existe aucune mention certaine de *Lynx* pardelle en France à la fin du Pléistocène et notamment au moment du maximum glaciaire, il y a plus de 20000 ans (RODRIGUEZ-VARELA ET AL. 2015). Les seules données rapportées à cette espèce seraient de l'avant-dernier épisode interglaciaire du Mindel-Riss, voilà 300000 ans, à Lunel-Viel dans l'Hérault (BONIFAY 1971) puis de 12000 ans à la Balma de l'Abeurador (Félines-Minervois) dans l'Hérault également (VAQUER com. pers.). Malgré la découverte de restes de *lynx* pardelle estimés du Moustérien tardif, soit autour de 35000 ans, à Ermitons en Catalogne espagnole (TISSOUX 2004), il reste à confirmer que ces deux données correspondent bien au même taxon,

Lynx pardinus pardinus. En effet, le *lynx* pardelle n'est retrouvé ensuite qu'à l'Holocène à partir de l'âge des métaux, notamment dans l'Aude, l'Hérault et les Pyrénées-Orientales, il y a 3500 ans (GUILAINE ET AL. 1986, VIGNE 1996, VIGNE & PASCAL 2006, CALLOU 2011).

3. Éléments de biologie des lynx

3.1. Anatomie et morphologie

Anatomiquement, les lynx sont caractérisés par 28 dents, soit une paire de prémolaires supérieures, la deuxième, en moins par rapport aux autres Félidés, un corps ramassé mais haut sur pattes, une queue courte et un pinceau de poils aux oreilles. Ces deux derniers caractères morphologiques facilement reconnaissables, ainsi que la taille, évitent à priori toute confusion avec le Chat forestier, *Felis silvestris silvestris*, ce qui pourrait renforcer la fiabilité des observations rapportées, même par des néophytes. De même la forme et la taille des empreintes relevées dans la neige discriminent clairement les lynx du Chat forestier (DE BEAUFORT 1968) ou de tout autre carnivore sauvage : 8-12 cm de diamètre avec 40 cm d'écartement de trace à trace pour 20 cm de largeur de voie pour le *Lynx* boréal (DE BEAUFORT 1968), contre cinq cm de diamètre pour le *Lynx* pardelle (DELIBES 1980).

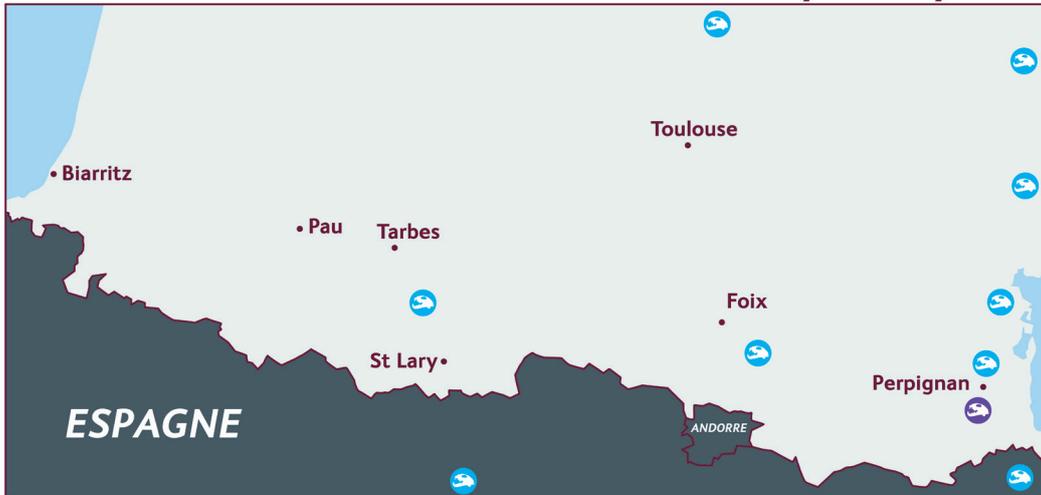
Enfin, au-delà de son allure beaucoup plus gracile (poids : 9-13 kg vs 14-28 kg), une taille légèrement moins importante (longueur tête+corps : 80-107 cm vs 80-130 cm) et un pelage en général plus tacheté que le *Lynx* boréal, bien que ce caractère varie avec l'âge et selon les populations (STAHL & VANDEL 1998), le *Lynx* pardelle se distingue par un dimorphisme sexuel beaucoup moins marqué. Chez le *Lynx* boréal, les mâles pèsent 25% de plus que les femelles. Le crâne du *Lynx* pardelle est de plus petite taille par rapport au *Lynx* boréal (longueur du crâne : 123-137 mm vs 130-160 mm, longueur condylo-basale : 111-126 mm vs 120-145 mm), de plus le crâne du *Lynx* pardelle présente des crêtes pariétales lyriformes (CLOT & DURANTHON 1990, GARCIA-PEREA 1996), une convexité au niveau interorbital et une crête sagittale courte qui débute derrière l'intersection des lignes temporales par opposition au *Lynx* boréal qui présente une crête sagittale plus développée et une forme d'arc dentaire dérivée (DE BEAUFORT 1965, CLOT & BESSON 1974, BELTRAN & DELIBES 1993, TESTU 2006).

Le caractère actuellement utilisé pour discriminer la lignée du *Lynx* pardelle du *Lynx* boréal serait la présence d'un seul foramen réunissant les foramens jugulaires et de l'hypoglosse (condyle antérieur) alors que ce foramen serait séparé en deux chez le *Lynx* boréal (BOSCAINI ET AL. 2015). Enfin, chez la majorité des individus de *Lynx* pardelle (83%) le métaconide ou talonide est absent sur la première molaire inférieure (carnassière inférieure) (GARCIA-PEREA ET AL. 1985, BOSCAINI ET AL. 2016). Cet état de caractère plésiomorphe, du fait que le *Lynx* d'Issoire et le *Lynx* des cavernes présentaient déjà cet état de caractère (KURTEN & GRANQVIST 1987), permet, au delà des prises de mesures sur les crânes, de distinguer les deux espèces actuelles de lynx européens quand ce caractère est présent (FOSSE & FOURVEL com. pers.).

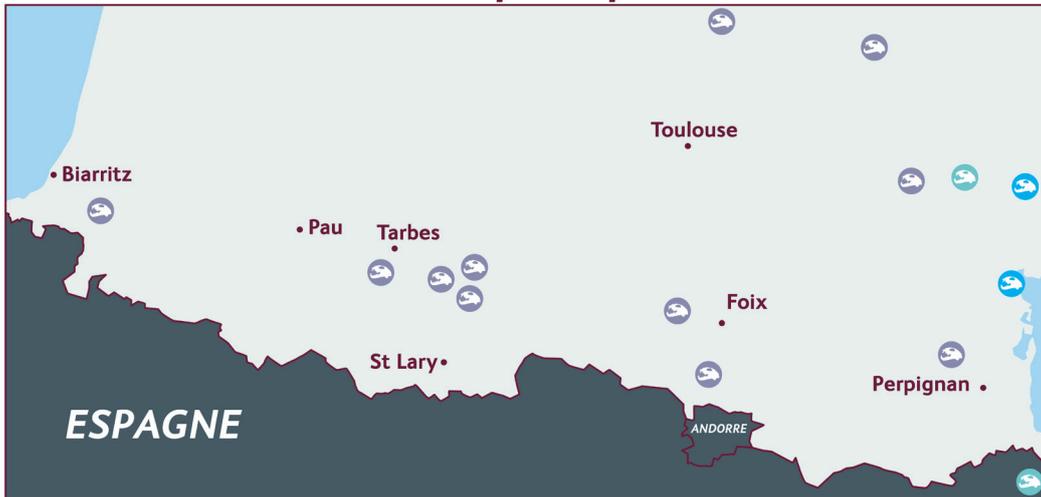
Tableau 1 : Datations et estimations des restes osseux de Lynx d'Issoire, *Lynx issiodorensis*, Lynx des cavernes, *Lynx spelaeus*, Lynx pardelle *Lynx pardinus* et Lynx boréal, *Lynx lynx*, collectés dans le sud-ouest de la France.

Datation	Taxon	Description
Plus de 2,5 Ma	<i>Lynx issiodorensis</i>	Perpignan (Pyrénées-Orientales). Prémolaire et fragment mandibule conservés au muséum de Lyon (PHILIPPE & BOURGAT 1985)
Plus de 860 000 ans	<i>Lynx spelaeus</i>	Vallparadis (Catalogne espagnole) (BOSCAINI ET AL. 2016).
550 000 ans	<i>Lynx spelaeus</i>	Caune de l'Arago (Pyrénées-Orientales) (MOIGNE ET AL. 2006, TESTU 2006).
350 000 ans	<i>Lynx spelaeus</i>	Lunel-Viel (Hérault) (BONIFAY 1971, FOSSE 1996)
300 000 ans	<i>Lynx spelaeus</i>	Orgnac 3 (Ardèche). Interglaciaire Mindel Riss avec climat tempéré méditerranéen (MOIGNE ET AL. 2006)
300 000 ans	<i>Lynx spelaeus</i>	Grotte de Coudoulous II, Tour de Faure (Lot). Restes osseux du début du Riss (BRUGAL & JAUBERT 1991)
Plus de 77 000 ans	<i>Lynx spelaeus</i>	Grotte des Ramandils à Port-La Nouvelle (Aude). Dents et post- crânien du SIM 5 (RUSH ET AL. 2019)
Plus de 60 000 ans	<i>Lynx spelaeus</i>	Nant (Aveyron). Restes osseux du Moustérien (MEIGNEN 1994)
Plus de 60 000 ans	<i>Lynx spelaeus</i>	Montoussé (Hautes-Pyrénées). Crâne conservé au muséum de Bordeaux (HARLÉ 1892, CLOT & DURANTHON 1990)
Plus de 60 000 ans	<i>Lynx spelaeus</i>	Grotte de Lherm et de Massat (Ariège). Canines conservées au muséum de Toulouse (CLOT & DURANTHON 1990).
Plus de 50 000 ans	<i>Lynx spelaeus</i>	Gabasa (Huesca, Espagne). Restes osseux du Moustérien (BLASCO 1997)
Plus de 30 000 ans	<i>Lynx spelaeus</i>	La Crouzade à Gruissan (Aude). Fin du Pléistocène (TESTU 2006)
30 000 BP	<i>Lynx spelaeus</i>	Grotte Marie (Hérault) (CROCHET ET AL. 2007)
35 000 ans	<i>Lynx pardinus</i>	Ermitons (Catalogne espagnole) Moustérien tardif (MAROTO ET AL. 2002)
12 000 ans	<i>Lynx pardinus</i>	Balma de l'Abeurador à Félines minervois (Hérault) (VAQUER com. pers.)
6 800 BP	<i>Lynx pardinus</i>	Chaves (Huesca, Espagne) (RODRIGUEZ-VARELA ET AL. 2015)
3 500 ans	<i>Lynx pardinus</i>	Montferrer (Pyrénées-Orientales) de l'âge du bronze (CALLOU 2011)
3 500 ans	<i>Lynx pardinus</i>	Floure (Aude) de l'âge du bronze (CALLOU 2011)
2 500 ans	<i>Lynx pardinus</i>	Carcassonne (Aude) de l'âge du Fer (CALLOU 2011)
Plus de 60 ans	<i>Lynx pardinus</i>	Sierra Santo Domingo (Huesca, Espagne) crâne découvert en 1951 (GIL-SANCHEZ & McCAIN 2011)
40 000 BP	<i>Lynx lynx</i>	Gouffre des Moustayous à Saint-Pé de Bigorre (Pyrénées Atlantiques). Squelette incomplet d'un jeune lynx trouvé en 1980, daté du Magdalénien supérieur par C14, conservé au musée pyrénéen de Lourdes (CLOT 1988)
Plus de 35 000 ans	<i>Lynx lynx</i>	Ker de Riverenert (Ariège). Canine du moustérien (de 35 000 à 100 000 ans) (MÉROC 1954, CLOT & DURANTHON 1990)
Plus de 35 000 ans	<i>Lynx lynx</i>	Le Portel-ouest à Loubens (Ariège). Fin du pléistocène (GARDEISEN 1999, RIVALS ET AL. 2009)
Plus de 33 000 ans	<i>Lynx lynx</i>	Caniac du Causse (Lot). Restes osseux du Paléolithique supérieur (VILLENEUVE ET AL. 2019)
25 000 ans	<i>Lynx lynx</i>	Isturitz (Pyrénées-Atlantiques). Mandibule du Gravettien (PASSEMARD 1924, CLOT & DURANTHON 1990)
25 000 ans	<i>Lynx lynx</i>	Grotte de Gargas (Hautes-Pyrénées). Canine perforée du Gravettien (SAN JUAN-FOUCHET ET AL. 2012).
Plus de 15 000 ans	<i>Lynx lynx</i>	Grotte de Labastide et du diable rouge à Banios (Hautes-Pyrénées) Pléistocène supérieur (CLOT & EVIN 1986)
Plus de 15 000 ans	<i>Lynx lynx</i>	Grotte de la Vache (Ariège). Dents du Magdalénien (KOBY 1959 CLOT & DURANTHON 1990)
Plus de 15 000 ans	<i>Lynx lynx</i>	Grotte d'Espèche (Hautes-Pyrénées). Phalange du Magdalénien (CLOT 1984, CLOT & DURANTHON 1990)
Plus de 15 000 ans	<i>Lynx lynx</i>	Grotte de la Salpêtrière (Gard). Mandibule conservée au muséum de Lyon (BERTHET com. Pers.)
Plus de 15 000 ans	<i>Lynx lynx</i>	Grotte d'Ormessant (Hautes-Pyrénées). Dents du Pléistocène supérieur conservées au muséum de Lyon (BERTHET com. pers.)
15 000 ans	<i>Lynx lynx</i>	Gazel (Aude). Près de la montagne noire (FONTANA 1999)
15 000 ans	<i>Lynx lynx</i>	Arancou (Pyrénées-Atlantiques) 4° PM inf du magdalénien moyen (FOSSE 1999)
Plus de 12 000 ans	<i>Lynx lynx</i>	Cagnac les Mines (Tarn). Post-crânien de la collection Michel conservée au muséum de Lyon (BERTHET com. pers.)
Plus de 12 000 ans	<i>Lynx lynx</i>	Grotte d'Estagel (Pyrénées-Orientales). Tibia de la collection Donnezan conservée au muséum de Lyon (BERTHET com.pers.)
12 000 BP	<i>Lynx lynx</i>	Cantabriques (Espagne) (RODRIGUEZ-VARELA ET AL. 2015)
11 000 BP	<i>Lynx lynx</i>	Serpenteko en Navarre (Espagne). Crâne (RODRIGUEZ VARELA ET AL. 2015)
Plus de 6 000 ans	<i>Lynx lynx</i>	Site du Cluzel à Toulouse (Haute-Garonne). Estimé du chasséen (CLOT & DURANTHON 1990)
4 500 BP	<i>Lynx lynx</i>	Cantabriques (Espagne) (RODRIGUEZ-VARELA ET AL. 2015)
3 000 BP	<i>Lynx lynx</i>	Pagolucieta au Pays Basque Espagnol (RODRIGUEZ-VARELA ET AL. 2015)
1 750 BP	<i>Lynx lynx</i>	Cantabriques (Espagne) (RODRIGUEZ-VARELA ET AL. 2015)
Plus de 1 000 ans	<i>Lynx lynx</i>	Gouffre de Pène à Montégut (Hautes-Pyrénées). Squelette incomplet (CLOT 1970, CLOT & DURANTHON 1990)
Plus de 100 ans	<i>Lynx lynx</i>	Puits Schatzl à Asson (Pyrénées-Atlantiques). Squelette incomplet découvert en 1973 et conservé au Muséum de Toulouse (CLOT & BESSON 1974)
Plus de 10 ans	<i>Lynx lynx</i>	Gouffre du col d'Aran à Bielle (Pyrénées-Atlantiques). Squelette complet découvert en 1962, conservé au musée d'Arudy (DE BEAUFORT 1965)

Pléistocène inférieur - fin du Paléolithique moyen



Paléolithique supérieur



Holocène



 **Lynx lynx**
  **Lynx pardinus**
  **Lynx spelaeus**
  **Lynx issiodorensis**

Figure 1. Restes osseux de Lynx d'Issoire, *Lynx issiodorensis* (-2,5 Ma), Lynx des cavernes, *Lynx spelaeus* (550 000 à 30 000 ans), Lynx pardelle, *Lynx pardinus* (35 000 à 2 500 ans), et de Lynx boréal, *Lynx lynx* (40 000 à 100 ans) collectés dans le sud-ouest de la France.



Figure 2. Crâne de Lynx boréal conservé au muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (MHNT.ZOO.2011.0.1) découvert en 1973 au puits Schatzli à Asson (Pyrénées-Atlantiques), non daté (CLOT & BESSON 1974). © ROGER CULOS/Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse.

Le Lynx boréal est très dérivé par rapport aux autres lynx actuels et fossiles, puisqu'en plus de la présence du métaconide sur la M1 chez la majorité des individus, 10 à 20 % présentent une ré-émergence de la M2 (WERDELIN 1981). Cependant la plus grande prudence s'impose avec ces caractères dentaires « distinctifs » qui ne s'expriment pas chez tous les individus actuels ou fossiles (TESTU 2006, GHEZZO ET AL. 2015).

3.2. Comportements et écologie

Le Lynx boréal est une espèce essentiellement nocturne, bien qu'il puisse également évoluer en pleine journée (STAHL & VANDEL 1998). Le rut s'étend de la fin du mois de février jusqu'en avril (RAYDELET 2006). Les cris d'appel entre mâles et femelles durant cette période peuvent être entendus à plusieurs centaines de mètres et ressemblent à l'aboïement du Chevreuil européen, *Capreolus capreolus* (CAP 2011). Leur fréquence fondamentale est de 0,8 kHz (PETERS & PETERS 2010). Les naissances ont lieu de fin mai à début juin, après 70 jours de gestation. Les portées (une tous les deux ans) comptent de deux à quatre petits qui seront allaités par la mère pendant deux à trois mois, période durant laquelle les jeunes peuvent également apprendre les techniques de chasse. À dix mois certains individus peuvent s'émanciper bien avant leur

maturité sexuelle qui se situe autour de deux ans pour les femelles et de deux ans et demi pour les mâles.

Comme la majorité des Félidés, le Lynx boréal vit essentiellement en forêt (NOWELL & JACKSON 1996, STAHL & VANDEL 1998). Même si le Lynx boréal préfère les forêts denses et peu fréquentées par l'homme ce qui correspond à un habitat fermé, il fréquente également les forêts claires lorsque celles-ci comportent des zones rupestres d'où il peut émettre son cri d'appel et où les femelles peuvent trouver des cavités pour mettre bas, lorsque ce n'est pas sous une souche d'arbre. Le Lynx boréal occupe également les steppes en Mongolie, ainsi que les zones montagneuses au-dessus de la limite des arbres dans les Alpes et sur les contreforts de l'Himalaya. En France, avant d'être repoussé dans les montagnes au début du XIX^e siècle, l'espèce était présente en plaine, comme le Lynx pardelle en Espagne aujourd'hui.

Ce dernier, qui se nourrit principalement de lapins, de faons de Cerf élaphe, *Cervus elaphus*, ou de daims, *Dama dama*, de rongeurs et d'oiseaux (VALVERDE 1957), vit dans un habitat plus hétérogène de type méditerranéen. Il est actuellement présent au sud de l'Espagne de la Sierra Morena comportant des éboulis rocheux, des pelouses et des bois clairs avec des

chênes verts et des résineux, à la zone côtière de la réserve de Doñana en Andalousie caractérisée par des dunes de sable herbeuses et un maquis de chêne liège (VALVERDE 1957). La fréquence fondamentale de ses cris d'appel est de 0,95 kHz (PETERS & PETERS 2010), plus élevée que celle du Lynx boréal, qui est plus gros, alors que le milieu de vie plus fermé de ce dernier devrait contraindre cette fréquence à la hausse (CAP ET AL. 2008).

Le territoire d'un mâle Lynx boréal peut chevaucher ceux de plusieurs femelles. La surface moyenne est, en fonction du nombre de proies disponibles, de 200 km² (STAHL & VANDEL 1998). Bien que sédentaire et ne se déplaçant pas régulièrement sur de grandes distances, le Lynx boréal peut parcourir, en suivant les mêmes itinéraires, jusqu'à 30 km par nuit. Il se nourrit principalement d'ongulés sauvages tels que le Chamois, *Rupicapra rupicapra*, ou le Chevreuil européen, de faons de Cerf élaphe, de Renard roux, *Vulpes vulpes*, et dans une moindre mesure de rongeurs tels que les campagnols, de Lièvre européen, *Lepus europaeus*, ainsi que de Tétracidés (Grand tétras, *Tetrao urogallus*, Lagopèdes, *Lagopus* sp. et Perdrix grise *Perdix perdix*). Une fois sa proie égorgée, le Lynx boréal peut la recouvrir de feuilles, pour y revenir plus tard. Le régime alimentaire des lynx réintroduits en France est assez congruent avec ce modèle, auquel il faudrait rajouter une centaine de brebis par an, selon les chiffres du Réseau Lynx, correspondant au nombre estimé de Lynx boréal en France. Il est par ailleurs intéressant de noter la concordance entre les trois noyaux historiques supposés de Lynx boréal dans les Pyrénées avec la répartition de l'Isard, *Rupicapra pyrenaica*, qui aurait été à haute altitude, avec le Chevreuil à basse altitude, ses principales sources de nourriture dans le massif avec les lagomorphes (CAP 2011, BERDUCOU com. pers.). Par ailleurs, l'absence du Renard roux de la vallée d'Aspe serait liée à la longue présence du Lynx boréal, comme il est établi sur le versant espagnol des Pyrénées (CHIMITS 1984). Enfin la réintroduction du Cerf élaphe dans les années 1960 dans les zones des Pyrénées-Orientales où le lynx était historiquement présent est un élément à prendre en considération dans son hypothétique survivance.

4. Données historiques de lynx dans le Sud-Ouest

Sans remonter jusqu'à Gaston Phébus au XIV^e siècle qui considérait l'espèce comme commune et connue de tous (LAVAUDEN 1930, CALOU 2011), la population de lynx dans la chaîne pyrénéenne a largement fluctué dans le temps, et semblait relativement importante d'après les nombreuses primes versées aux chasseurs jusqu'au milieu du XIX^e siècle (BOUCHET 1988). La réduction de la couverture forestière pendant près d'un siècle et la raréfaction de ses proies (STAHL & VANDEL 1998), pressions auxquelles s'ajoutèrent le piégeage et la chasse, accélérèrent le déclin de l'espèce. Mais de quelle espèce s'agissait-il ?

Dans sa thèse de doctorat sur les grands carnivores des Pyrénées, BOUCHET (1988) qualifie le lynx d'éternel survivant et écrit à son sujet : « l'intérêt de l'histoire du lynx réside dans la survie, jusqu'à aujourd'hui, d'une population aussi faible et

dispersée ». Bien que la disparition du lynx dans notre région remonte officiellement au XX^e siècle, comment expliquer cet espoir tenace d'une survivance tardive de cette espèce, voire contemporaine, autrement que de considérer et d'étudier toutes les données disponibles ? Pour cela, nous avons repris les données de différents auteurs en les complétant et en les compilant sous la forme d'un tableau qui vient compléter celui des données fossiles ou issues de la littérature archéologique. L'ensemble de ces indices de présence historique de lynx dans le Sud-Ouest (squelette, capture, dépouille, empreintes ou observations) est présenté dans le tableau 2.

4.1. Lynx pardelle

Depuis l'Antiquité jusqu'au XVIII^e siècle au moins, le Lynx boréal et le Lynx pardelle auraient pu coexister dans les Pyrénées (KRATOCHVIL 1968, VIGNE 1996, VIGNE & PASCAL 2006, CALLOU 2011) ainsi qu'au nord de la Péninsule ibérique (CLAVERO & DELIBES 2013, JIMENEZ ET AL. 2018). Pourtant la seule mention historique de Lynx pardelle est celle de LAVAUDEN 1930 qui signale un lynx tué près de Saint-Gaudens en 1787 et identifié du fait de ses nombreuses taches sur le dos et les flancs ; mais ce critère n'est pas suffisant pour discriminer l'espèce, la présence de taches variant grandement avec l'âge et les populations chez le Lynx boréal (STAHL & VANDEL 1998). Une autre mention de Lynx pardelle correspond à une empreinte collectée dans la neige dans le Carlit dans les années 1950 (OLIVIER 1976). Une dernière mention est celle d'un individu naturalisé provenant des Pyrénées aragonaises qui serait conservé depuis 1973 par un particulier près de Pau (STAHL & VANDEL 1998). Ainsi, en dehors des données archéologiques (GUILAINE ET AL. 1986, VIGNE 1996, VIGNE & PASCAL 2006, CALLOU 2011), il n'existe aucune autre mention explicite de Lynx pardelle au delà de l'âge des métaux, ce qui laisserait supposer que le Lynx pardelle a disparu du versant français des Pyrénées depuis plus de 2000 ans (ARTHUR com. pers.).

4.2. Histoires de noms

Pourtant les données analysées par nos collègues espagnols indiquent que dans la Péninsule ibérique les deux espèces sont bien distinguées, chacune ayant son appellation suivant les régions : gatos cervical ou gatos clavo pour le Lynx pardelle au sud de l'Espagne et lobo cervical ou Tigre pour le Lynx boréal au nord (CLAVERO & DELIBES 2013). Peut-être cette distinction vient-elle d'une traduction espagnole de l'Histoire naturelle de Pline l'Ancien du XVI^e siècle, décrivant plusieurs sortes de lynx (JIMENEZ ET AL. 2018).

Dans le sud-ouest de la France, où la langue autochtone est l'occitan, le lynx porte également plusieurs noms depuis le Moyen Âge, puisqu'il est appelé tantôt Cervier ou Loup-cervier, tantôt Chat-loup par Gaston Phébus (LAVAUDEN 1930, CALOU 2011). Les noms donnés au lynx ont aussi varié suivant les régions : Chat-cervier à Gèdre (Hautes-Pyrénées) en 1749 et Loup-cervier à Luz-Saint-Sauveur (Hautes-Pyrénées) en 1762, deux communes du massif du Néouvielle, Chat-loup à Lée en 1762 et Gatloup à Borce en 1719 dans les Pyrénées-Atlantiques (BOUCHET 1988). Mais ces noms vernaculaires

Tableau 2 : Indices de présences historiques et récents de Lynx boréal, *Lynx lynx*, ou de Lynx pardelle, *Lynx pardinus* dans le sud-ouest de la France. En rouge, les preuves absolues (captures, dépouilles) et en jaune les preuves vérifiables et invérifiables (empreintes, observations, attaques sur bétail).

Date	Description
1387	Plus ancienne citation du lynx pour les Pyrénées décrit comme bête commune par Gaston Phébus (« Livre de la chasse » 1389)
1500 à 1900	Présence de Lynx boréal des cantabriques jusqu'en Catalogne (CLAVERO & DELIBES 2013, JIMENEZ ET AL. 2018)
1520 à 1749	Dernier lynx tué en Andorre en 1749 après 11 autres depuis 1520 (BOUCHET 1988)
1664	Capture de lynx en vallée d'Ossau (Pyrénées-Atlantiques) par Louvie-Juzon avec prime (BOUCHET 1988)
1717 à 1786	Treize lynx abattus en vallée d'Aspe (Pyrénées-Atlantiques) commune de Lée (BOUCHET 1988)
1762 à 1786	Cinq lynx tués en vallée d'Aspe (Pyrénées-Atlantiques) par famille Casaux (BOUCHET 1988)
1776	Jeune lynx capturé à Luz-Saint-Sauveur (Hautes-Pyrénées), envoyé en 1777 pour la Ménagerie du Roi à Versailles (BOUCHET 1988)
1787	Capture d'un lynx très tacheté (pardelle?) près de Saint-Gaudens (Haute-Garonne) (LAVAUDEN 1930, STAHL & VANDEL 1998)
1819	Capture en Ariège identifiée par De Lapeyrouse (BOUCHET 1988)
1821	Capture dans la forêt de Formigüères (Pyrénées-Orientales) (LAVAUDEN 1930) qui fût envoyé à Cuvier (BOUCHET 1988)
1823	Squelette de lynx acheté par l'Université de Montpellier (Hérault) (JIQUEL com.pers.)
1829	Capture d'un lynx à Ax-les-Thermes (Ariège), naturalisé et acheté par le musée de Foix (BOUCHET 1988)
1830	Capture à Juzet près de Luchon (Haute-Garonne), naturalisé et mis dans la vitrine du pharmacien Doré à Luchon (BOUCHET 1988)
1837	Attaques au cou sur moutons attribués au lynx au val d'Azun (Hautes-Pyrénées) à Arrens Marsous (BOUCHET 1988)
1840	Capture en forêt de Salvanère (Aude). Naturalisé (?) au Muséum de Perpignan puis aurait disparu (TRUTAT 1878, LAVAUDEN 1930)
1857	Attaque mortelle au cou d'un tailleur de pierre de Bagnères-de-Bigorre (Hautes-Pyrénées) (BOUCHET 1988)
1857 à 1876	Capture de trois lynx autour de Formigüères (Pyrénées-Orientales) (LAVAUDEN 1930)
1875	Spécimen naturalisé capturé à Génolhac (Gard/Lozère) conservé au muséum de Nîmes (BEAUMES com. pers.)
1883	Observations en vallée d'Ossau aux mondeillous (Pyrénées-Atlantiques) par Rippert (BOUCHET 1988)
1886	Nombreuses peaux vendues d'animaux capturés en forêt d'Urdos en vallée d'Aspe (BOUCHET 1988)
1890	Capture en Forêt de la Malte (Pyrénées-Orientales) (LAVAUDEN 1930)
1897	Capture dans le Néouvielle (Hautes-Pyrénées) du dernier lynx de la région selon Rondou (1910) (ARTHUR com. pers.)
1912 à 1914	Observations à la belle saison de lynx suivant la transhumance des troupeaux espagnol dans le Néouvielle (LAVAUDEN 1930)
1917	Empoisonnement de deux lynx mâle et femelle à Vernet-les-Bains au Canigou (Pyrénées-Orientales) (SALVAT 1925, LAVAUDEN 1930)
1918	Attaques au cou sur moutons attribués au lynx (loup cervier) à Montory (Pyrénées-Atlantiques) (BOUCHET 1988)
1930	Capture du « dernier » lynx de France, entre Prades (Pyrénées-Orientales) et le Canigou (LAVAUDEN 1930, OLIVIER 1976)
1930	Capture du dernier lynx boréal pour les Pyrénées catalanes espagnoles au Vall de Ribes (RUIZ-OLMO com. pers.)
1930	Dépouilles, crânes et poils collectés en Sierra del Cadi, Pyrénées centrales et Huesca (RUIZ-OLMO 2001)
1936	Capture de quatre lynx en vallée d'Ossau (Pyrénées-Atlantiques) par Toussaint Saint-Martin (COUTURIER 1954)
1940	Capture de plusieurs lynx en vallée d'Ossau par Toussaint Saint-Martin (DENDALETCHÉ 1974)
1945	Capture de plusieurs lynx dans le massif du Lurien (Pyrénées-Atlantiques) (CHAZEL 1991)
1951	Crâne de Lynx pardelle trouvé en 1951 dans la Sierra Santo Domingo (Huesca) (GIL-SANCHEZ & MCCAIN 2011)
1957	Capture par bergers d'un lynx au flanc du Lurien en vallée d'Ossau à Artouste, authentifiée par un garde chasse (DE BEAUFORT 1968)
1960	Observation de deux lynx dont une petite empreinte (pardelle?) au Carlit (Pyrénées-Orientales) (OLIVIER 1977)
1963	Capture au piège en été suite à des attaques sur troupeau au Bager, massif du Lurien (Pyrénées-atlantiques) (ARTHUR com. pers.)
1966	Observation d'un individu au Pic du Midi d'Ossau (Pyrénées-Atlantiques) (DE BEAUFORT 1968)
1967	Observation et empreintes au Pic du Midi d'Ossau, col de Pombie, et Pic de Cherue, validées par DE BEAUFORT (1968)
1972	Empreintes dans la neige (et poils) trouvés en vallée d'Aspe et Ossau attribué au lynx par CLAUDE BERDUCOU (BESSON 1979)
1973	Lynx pardelle? piégé entre Biescas et Sierra de Guara (Pyrénées aragonaises), naturalisé près de Pau (STAHL & VANDEL 1998)
1973	Cris et hurlements en hiver au col d'Aran (Pyrénées-Atlantiques) (CHIMITS 1984)
1975 et 1976	Empreintes en vallée d'Aspe et Ossau (NAVARRÉ 1976)
1975 et 1976	Capture en basse vallée d'Aspe et Ossau (Pyrénées-Atlantiques), crête de Lazerque, après attaques sur troupeaux (NAVARRÉ 1976)
1980	Cris et hurlement à Couflens (Ariège) (CHAZEL 1984, ARTHUR com. pers.)
1980	Empreintes et griffades trouvés par Chaumeil et JJ Camara en vallée d'Ossau (64) (bois de Lusque) (ARTHUR com. pers.)
1982	Empreinte à Couflens (Ariège) non montré ni validée par le Réseau Lynx (CHAZEL 1984, ARTHUR com. pers.)
1982	Crotte au col de Sesques (Pyrénées-Atlantiques), transmise par Klein du Réseau avec poils à l'ENVT (Pr FALIU) (ARTHUR com. pers.)
1982	Poils trouvés par Berducou au Pic du Midi d'Ossau (Pyrénées-Atlantiques) jamais analysé par l'ENSAT (ARTHUR com.pers.)
1985	Observation d'un individu en Haute vallée d'Aspe (Pyrénées-Atlantiques) par SALINGUE (ARTHUR com. pers.)
1990	Photo d'empreintes dans le Madrès Coronat (Pyrénées-Orientales) (CHAZEL ET AL. 1996)
2003 et 2004	Empreintes vues par agent PNP au col d'Aran (vallée d'Ossau) non validée par le Réseau Lynx (ARTHUR com. pers.)
2004 et 2005	Attaques au cou sur chevreuils attribués au lynx dans le Néouvielle par agent du PNP (ARTHUR com. pers.)
2007	Observation d'un individu sur la commune d'Espezet (Aude) sur le plateau de Sault dans la forêt de Belestà (KOËSS com. pers.)
2007	Photo prise en juillet dans le massif du Canigou (Pyrénées-Orientales) non validée par le Réseau Lynx (Canis lynx?)

(suite du tableau 2)

2011	Attaque sur bétail attribuée au lynx dans le Pays Basque (Pyrénées-Atlantiques), poils collectés par l'ONCFS (Sud-Ouest)
2012	Photo de Fontjoncouse (Aude) issue d'un arrêt sur image d'un lynx pardelle en Espagne validée puis rejetée par le Réseau Lynx
2012	Observation en juin d'un individu à Caudeval (Aude) validée par le Réseau Lynx
2012	Observation en août d'un individu à Lairière (Aude) non validé par le Réseau Lynx
2014	Observation d'individus en Cerdagne (Pyrénées-Orientales) par Riols, non validé par le Réseau Lynx (<i>Le Monde</i>)
2015	Empreintes de Lynx boréal dans le massif du Madrès (Ariège) non validées par le Réseau Lynx (SALGUES ET POMPIDOR com. pers.)
2015	Observation d'un individu dans les Baronnies (Hautes-Pyrénées) (visiteur muséum de Toulouse)
2017	Observation d'un individu près d'une habitation dans le Vallespir (Pyrénées-Orientales) (JANSSENS com.pers.)
2018	Capture le 29 mai d'un Lynx pardelle près de Barcelone provenant du sud du Portugal (RUIZ-OLMO com.pers)

correspondaient-ils, comme en Espagne, à deux espèces différentes ? La forme plutôt gracile et très tachetée pourrait correspondre au Chat-loup, ou Lynx pardelle ; la forme plus imposante et moins tachetée se rattacherait plutôt alors au Loup-cervier, ou Lynx boréal.

Ainsi, l'une des illustrations du livre de la chasse de Gaston Phébus traite du Loup-cervier en restituant parfaitement ses gîtes rupestres, en revanche elle représente des lynx tachetés et d'autres rayés, ce qui pourrait correspondre à deux espèces, mais les deux types sont représentés avec une longue queue, qui serait une autre confusion avec le Chat-forestier. À propos du Loup-cervier, BUFFON (1769) écrit : « il n'a rien du Loup qu'une espèce de hurlement, qui, se faisant entendre de loin, a dû tromper les chasseurs et leur faire croire qu'ils entendaient un Loup... les chasseurs auront ajouté l'épithète de cervier parce qu'il attaque les cerfs, ou plutôt parce que sa peau est variée de taches à peu près comme celle des jeunes cerfs ». Le lien que fait BUFFON avec les Cervidés n'est pas dénué d'intérêt car les faons de Cerf élaphe ou de Chevreuil sont des proies pour le Lynx boréal.

4.3. Déclin de la population pyrénéenne jusqu'au XIX^e siècle

BOUCHET (1988) rapporte qu'entre 1520 et 1855, une assez forte population de lynx semble avoir occupé certaines régions des Pyrénées, comme la vallée d'Aspe, où de très nombreuses primes versées aux chasseurs de lynx ont été recensées sur les comptes communaux. Ces primes n'apparaissent plus dans les registres dès 1750 pour l'Andorre, et deviennent rares au XIX^e siècle sur l'ensemble du massif, notamment dans les Pyrénées centrales mais aussi dans la haute vallée de la Massane, qui s'avère être la zone la plus riche en lynx (BOUCHET 1988). Selon le même auteur, les primes de capture pour des lynx vont disparaître avant la fin du XIX^e siècle en même temps que s'accélère le déboisement du massif pyrénéen (Fig. 3), avant que ne débute la reprise forestière à partir des années 1950 signifiant la fin de captures de lynx officiellement reconnues.

Dans les Pyrénées occidentales, il est à signaler que du côté espagnol, la présence de Lynx boréal a été attestée par des datations de crânes jusqu'au XVI^e siècle en Navarre (RODRIGUEZ-VARELA ET AL. 2015), et probablement jusqu'au XIX^e siècle des Asturies aux Cantabriques jusqu'au Pays Basque, en Navarre et au delà jusqu'en Catalogne, d'après les indices de présence historiques (CLAVERO & DELIBES 2013,

JIMENEZ ET AL. 2018). Pour la partie française des Pyrénées centrales, BOUCHET (1988) livre également deux anecdotes : « l'animal tué en Ariège en 1819 amena le ministre lui-même à demander qu'on essaie de prendre vivant le mâle, pour le Jardin du Roi, alors que celui abattu en 1829 à Ax fut acheté par le musée de Foix ».

Pour les Pyrénées-Orientales, dans son *Histoire naturelle des Pyrénées-Orientales*, COMPANYYO 1863 déclare qu'il donna à CUVIER les renseignements qu'il demandait au sujet d'un lynx tué dans la forêt de Formiguères en 1821 et sur un autre sujet tué à Salvanère en 1840. En aucun cas il ne signale leur présence dans les collections du Muséum d'Histoire naturelle de Perpignan dont il fut le premier conservateur de 1840 à 1871. Ces lynx ne figurent ni dans le premier inventaire du muséum dressé par COMPANYYO en 1841, ni dans la liste des objets acquis par la Société Agricole Scientifique et Littéraire des Pyrénées-Orientales (SASL), et donnés au Muséum d'Histoire naturelle de Perpignan. Aucun lynx n'est mentionné dans le catalogue des collections locales de 1910, ni dans l'inventaire des collections locales de 1922 (MARY com. pers.). Pourtant la capture de 1840 est mentionnée comme ayant figuré dans les collections du Muséum d'Histoire naturelle de Perpignan (LAVAUDEN 1930), d'où il aurait depuis disparu selon TRUTAT 1878. L'erreur proviendrait peut-être de la confusion avec un Caracal naturalisé, *Caracal caracal*, provenant d'Algérie, qui fut nommé Lynx dans l'inventaire de COMPANYYO de 1845 ainsi que dans le « Guide du visiteur » de 1910 (MARY com. pers.). Cette même erreur a fait aussi écrire à LAVAUDEN 1930 que le Muséum d'Histoire naturelle de Perpignan conservait jusqu'en 1900 un spécimen naturalisé de lynx, provenant de la forêt de Salvanère (OLIVIER 1976).

Enfin, dans le Massif Central, distant d'une centaine de kilomètres des Pyrénées-Orientales, la dernière capture concerne un lynx tué en 1875, au pied du mont Lozère, dans le Gard à Génolhac (SAINT-GIRONS 1973). Il a été naturalisé et exposé au Muséum d'Histoire naturelle de Nîmes (NAPPÉ 2008, BEAUMES com. pers.). Il existe également un autre Lynx boréal naturalisé au musée Crozatier du Puy-en-Velay, animal tué dans le Velay en 1822 (MOUSSIER 1853, CANTUEL 1949).

4.4. Présence relictuelle au début du XX^e siècle

En Espagne la dernière capture de Lynx boréal au Vall de Ribes en Catalogne remonte à 1930 (RUIZ-OLMO com. pers.). VALVERDE 1963 estime que deux petites populations de Lynx pardelle ont pu subsister jusque dans les années 1960 dans le

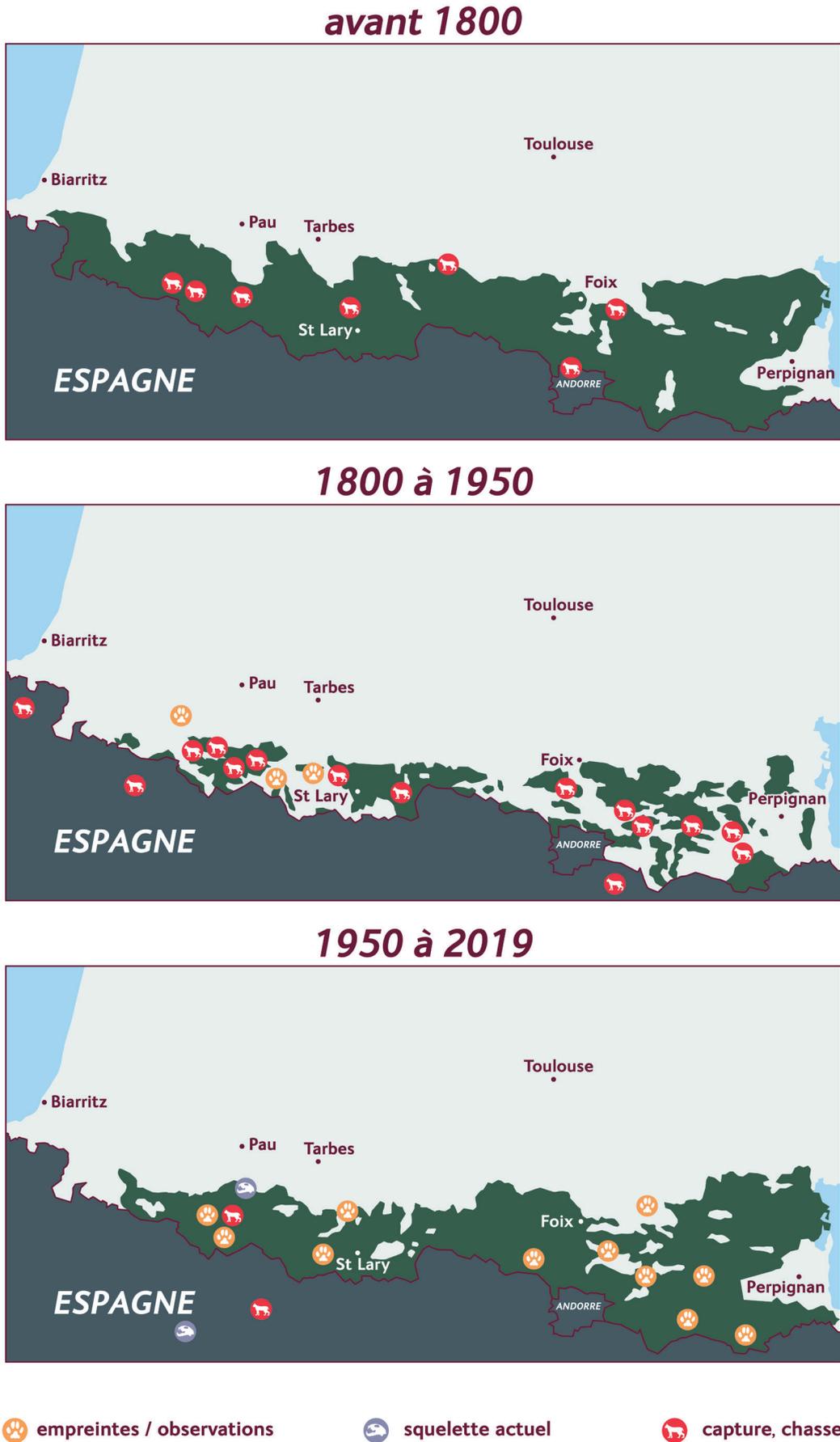


Figure 3. Indices de présence historiques et récents de Lynx boréal, *Lynx lynx*, ou de Lynx pardelle, *Lynx pardinus*, dans le sud-ouest de la France, en fonction de l'évolution de la couverture forestière dans les Pyrénées du XVIII^e au XXI^e siècle.

Parc Naturel de Cadi (au Sud de l'Andorre) ainsi que dans la province de Huesca entre le Parc National d'Ordessa à l'est et celui de Valles à l'ouest. Mais s'agissait-il de *Lynx pardelle* ou de *Lynx boréal* ? La même incertitude concernant l'espèce présente dans la partie orientale des Pyrénées se retrouve dans l'inventaire des grands mammifères de Catalogne de 1990 où les deux espèces figurent jusque dans la seconde moitié du XX^e siècle, lorsque plus aucune dépouille, ni crâne, ni poils ne sont retrouvés (RUIZ-OLMO 1990).

La deuxième carte de la figure 3 montre trois zones de la chaîne pyrénéenne avec des « indices de présence de lynx » (dépouilles, crânes, empreintes) : la première de la Sierra del Cadi (alto de Ripollès) jusqu'au Canigou et aux Pyrénées-Orientales, la seconde dans les Pyrénées centrales, la troisième du nord-est de la province de Huesca jusqu'au nord de Saragosse (RUIZ-OLMO 2001).

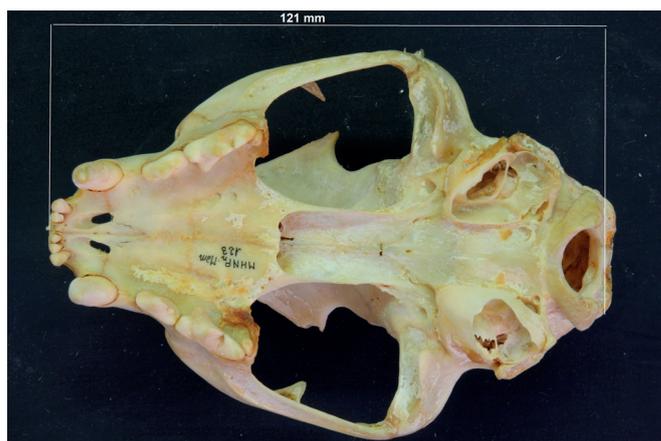
Dans son article sur la présence historique du lynx dans les Pyrénées, RUIZ-OLMO signale l'existence d'un spécimen disséqué et inventorié dans les collections du Muséum d'Histoire naturelle de Perpignan avant 1900. Ironie de l'histoire, en 1917, dans la même zone, deux lynx, mâle et femelle, auraient été empoisonnés à la strychnine près du Canigou, dans les rochers de la Pena, sur la commune de Vernet-les-Bains, et identifiés comme *Lynx boréal*, mais dont les peaux auraient été vendues à des touristes (SALVAT 1925, LAVAUDEN 1930). Officiellement, c'est dans cette région qu'aurait été abattu en 1930 le dernier lynx français. Pourtant entre 1950 et 1960, deux observations de lynx dans le massif du Carlit sont encore rapportées, dont une empreinte qui serait attribuée au *Lynx pardelle* (OLIVIER 1976).

Ces derniers indices de présence de lynx pour la Catalogne française se sont transformés en découverte au cours de la rédaction de cet article puisque le Muséum d'Histoire naturelle de Perpignan possédait deux crânes de lynx, sans provenance ni datation (Fig. 4). S'agissait-il des deux lynx empoisonnés en 1917 ? Dans tous les cas, ces deux crânes d'adultes de taille similaire présentent pour l'un une longueur du crâne de 130 mm et une longueur condylobasale de 121 mm, soit des longueurs moyennes de *Lynx pardelle* mâle (BELTRAN & DELIBES 1993) ou de très petites femelles de *Lynx boréal*. Or, la crête sagittale semble assez développée et de type lyriforme ce qui exclurait un individu femelle et confirmerait la détermination d'un *Lynx pardelle* (FOSSE com. pers.). La forme du front plus haut que celui d'un *Lynx boréal* tendrait à appuyer cette détermination (VALVERDE 1963). Toutefois, la morphologie des lignes temporales évoque davantage un *Lynx boréal* (TESTU com. pers.), comme l'existence de deux foramens séparés, bien que très proches, du jugulaire et du canal de l'hypoglosse (BOSCAINI ET AL. 2015). De plus, même si la bosse sur le front et la taille du crâne indiquent clairement du *Lynx pardelle*, les dimensions des dents semblent trop grandes pour cette espèce, l'hypothèse d'un individu hybride ne peut donc être écartée (DELIBES com. pers.). Cependant il n'existe que très peu de mentions explicites de *Lynx boréal* pour les Pyrénées-Orientales, hormis les quelques captures sans distinction d'espèce, et un seul gisement fossile dont les

restes seraient à ré-analyser (BERTHET com. pers.). Une étude anatomique sera donc menée à la suite de cet article, qui sera complétée par des prélèvements pour obtenir une datation, ainsi qu'une identification génétique des crânes.



Figures 4a et 4b. Crâne de *Lynx pardinus* ou *Lynx lynx x L. pardinus* conservé au Muséum d'Histoire naturelle de Perpignan (MHNP.2008.0.123) sans date ni provenance. © DIDIER MARY/ Muséum d'Histoire naturelle de Perpignan.



D'après LAVAUDEN (1930) les deux autres régions qui auraient abrité le lynx jusqu'au début du XX^e siècle sont les Pyrénées centrales au sud de Saint-Girons en Ariège et le massif du Néouvielle, dont les nombreuses cavités auraient pu servir de refuge au *Lynx boréal*, et plus à l'ouest les montagnes du Béarn entre les vallées d'Aspe et d'Ossau (STAHL & VANDEL 1998, CAP 2011, ARTHUR 2014). D'après COUTURIER, c'est dans cette dernière région que quatre lynx auraient été piégés par TOUSSAINT SAINT-MARTIN entre 1920 et 1936, et qu'un individu aurait été abattu au fusil par des bergers sur les flancs du Lurien en vallée d'Ossau à Artouste en septembre 1957 (DE BEAUFORT 1968, STAHL & VANDEL 1998). Le cadavre de cet autre « dernier » lynx français aurait été identifié par un garde chasse local de la fédération des chasseurs (SAINT-GIRONS 1968).

4.5. Indices de la fin du XX^e siècle

Cinq ans plus tard, en septembre 1962, un squelette complet de *Lynx boréal* est découvert dans le gouffre du col d'Aran entre la vallée d'Aspe et d'Ossau par deux spéléologues, BESSON ET BERGEZ. Le squelette sera étudié par DE BEAUFORT (1965) qui

conclut d'après l'état de conservation du spécimen qu'il s'agit d'un squelette actuel de Lynx boréal qui ne remonterait pas à plus de dix ans, contrairement à CLOT & EVIN (1986) qui l'estiment à plusieurs centaines d'années. Ce squelette, d'abord déposé au Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse, a été transféré par BESSON au début des années 2000 au musée d'Arudy où il est toujours conservé dans une caisse (CAP 2011). Une analyse génétique ainsi qu'une datation à partir de prélèvements effectués sur ce squelette permettrait de confirmer ou infirmer ce qui serait le dernier Lynx boréal autochtone de France.

D'autres signalements de lynx seront rapportés par la suite (DENDALETCHÉ 1976) tel qu'un individu aperçu hurlant au col d'Aran au mois de janvier 1973 (CHIMITS 1984), ainsi que des photographies d'empreintes en vallées d'Aspe et d'Ossau entre 1967 et 1976 (Navarre 1976a). L'empreinte photographiée en 1967 sur un névé du Pic du Midi d'Ossau sera identifiée, d'après les dimensions, comme celle d'un Lynx boréal par DE BEAUFORT (1968). Durant la même période, d'autres restes osseux sont découverts, avec un squelette incomplet, probablement subfossile, dans le gouffre de Pène à Montégut dans les Hautes-Pyrénées (CLOT 1970, CLOT & DURANTHON 1990) et un autre en 1973 dans le puits Schatzi sur la commune d'Asson dans les Pyrénées-Atlantiques (CLOT & BESSON 1974). Ce dernier spécimen, au crâne complet attribué à du Lynx boréal, est toujours conservé au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (Fig. 2) et nécessiterait une datation.

À partir des années 1980, les noyaux de population de lynx supposés par Lavauden 1930 seront confirmés par le travail de terrain et de compilation des témoignages de CHAZEL 1983, 1984, 1989, 1992. Cependant, en l'absence de preuves absolues, CHAZEL reconnaît la disparition du lynx dans les Pyrénées occidentales à partir de 1985 (CHAZEL 1991). Dans le même article, l'auteur affirme que la population centrale ariégeoise s'étendrait en Haute-Garonne par des observations indirectes de plusieurs individus durant les années 1991 et 1992, or cette région s'avère la plus largement prospectée par le Réseau Ours (STAHL & VANDEL 1998) et aucune trace indiquant la présence de lynx n'y a jamais été trouvée (QUENETTE ET BERTRAND com. pers.), ni apportée par CHAZEL lui-même, notamment en ce qui concerne le noyau oriental, qui fait figure de dernier refuge pour le lynx dans les Pyrénées (CHAZEL ET AL. 1996). En 1979, au second colloque sur la grande faune pyrénéenne, JEAN-PIERRE BESSON (1979) a présenté l'ensemble des 107 indices de présence du lynx dans les Pyrénées rapportés entre 1750 à 1978 (ARTHUR com. pers.), dont les plus significatifs sont listés dans le tableau 2. Bien que sa survie reste encore débattue dans les Pyrénées, et en l'absence de preuves, le Lynx (boréal et pardelle) est considéré comme ayant disparu de notre région à la fin du XX^e siècle (STAHL ET AL. 2006).

4.6. Le Réseau Lynx

Pour clore ce chapitre, il est nécessaire de rappeler que la gestion du Lynx boréal en France a débuté par l'arrêté de 1972, qui protège l'espèce au niveau national. Du fait de la colonisation naturelle du Jura français par quelques individus réintroduits en Suisse et de la réintroduction dans les Vosges, un Réseau Lynx a été créé en 1988. En 2001 il a fusionné

avec le Réseau Loup en réponse au recoupement des aires de présence actuelle et potentielle de ces deux espèces et gagner en efficacité. Les correspondants couvrent une moitié de la France au sud d'une ligne allant des Vosges aux Pyrénées-Atlantiques et appliquent une procédure commune de collecte d'indices par le biais de fiches techniques. Ces dernières sont centralisées et analysées ensuite de façon standardisée par l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS). La synthèse réalisée en 2003 sur la répartition du Lynx en France indique de façon certaine sa présence dans les massifs du Jura, des Vosges et des Alpes (VANDEL ET AL. 2006). En 2010, des données ont également été collectées dans les Monts du Lyonnais au nord-est du Massif Central. En 2015, la population de Lynx boréal en Europe était estimée à 10 000 individus, ce qui ne nécessite pas de protection particulière selon l'UICN (BREITENMOSER ET AL. 2015).

En 2017, la population de Lynx boréal était estimée à une centaine d'individus en France, l'espèce a donc été classée « en danger » sur la liste rouge des mammifères de France métropolitaine, comme en 2009 (UICN France et al. 2017). Puis en 2018, l'unité mixte Patrimoine naturel constituée de l'Agence Française pour la Biodiversité, du Muséum National d'Histoire Naturelle et du Centre National de la Recherche Scientifique a actualisé la liste des espèces prioritaires pour l'action publique en France, en corrigeant la tendance de la population française de lynx passant de « en augmentation » à « en diminution » en prenant en compte l'ensemble de son aire de répartition française estimée à 8 700 km² par le Réseau Lynx en 2017 (DROUILLY 2019b). Par comparaison avec le travail de BESSON (1979) qui recense une centaine de données pour les Pyrénées en plus de deux cent ans, STAHL ET VANDEL (1998) en comptabilisent 1 200 pour le seul Jura entre 1974 et 1994, et le réseau Lynx 1084, entre 2014 et 2017 pour l'ensemble de l'aire de répartition, ce qui ne plaide vraiment pas en faveur de la survie du lynx dans les Pyrénées, et pourtant...

5. Données récentes de lynx en Occitanie

5.1. Des indices

Depuis la parution de l'*Atlas des Mammifères de Midi-Pyrénées* (CAP 2011), plusieurs observations de lynx ont été recensées dans la région Occitanie. La plus retentissante est celle de Fontjoncouse (Aude), où des photos effectuées de nuit avec un téléphone portable ont été transmises le 6 avril par un membre de la Fédération des chasseurs de l'Aude au Réseau Loup-Lynx pour authentification (BATAILLE 2013). Le verdict fut dans un premier temps de valider l'observation, puisqu'il s'agissait bien d'un lynx mais la localisation précise du cliché restait incertaine, ainsi que l'espèce photographiée (Lynx boréal ou pardelle). D'autres observations furent enregistrées cette année 2012 dans l'Aude. Une première le 15 juin sur la commune de Caudeval fut retenue par le Réseau, alors qu'une deuxième le 8 août sur la commune de Lairière n'était pas retenue en raison de divergences sur les critères distinctifs de l'espèce (BATAILLE 2013). Parallèlement en 2013 et 2014, des articles parus dans *Le Monde*, *La Dépêche du Midi*, *L'Indépendant* et *Pyrénées Magazine* recueillent les propos

de CHRISTIAN RIOLS, vice-président de la LPO Aude, qui fait état de centaines d'observations de lynx dans l'Aude et les Pyrénées-Orientales notamment par des habitants de ces deux départements. Il explique que le lynx n'a jamais disparu et qu'il aurait dû sa survie à la déprise agricole et à l'augmentation de la surface forestière ces cinquante dernières années. Selon lui des traces non validées ou non soumises au Réseau Lynx auraient été découvertes dans la garrigue des Corbières à partir de 300 m d'altitude jusque dans la neige à 2000 m. Ces déclarations sont relancées en 2013 par la parution sur le site internet de *L'Indépendant* d'une photographie prise à plus de 2000 m d'altitude dans une réserve naturelle des Pyrénées-Orientales, qui montre un petit félin au pelage sombre et sans taches, ni pinceaux de poils aux oreilles, assis sur un rocher et sur sa queue, ou à la queue tronquée, la qualité de l'image ne permettant pas de distinguer avec certitude entre un probable Chat-forestier et un hypothétique Lynx pardelle. Après vérification, cette photo était bien celle d'un Chat-forestier, posé sur un rocher au milieu d'une lande à genêts purgatifs et le site correspond à une crête d'un massif en Conflent (POMPIDOR com. pers.). Cette photo a été réalisée par un randonneur qui passait à proximité et qui l'a ensuite communiquée pour détermination.

En 2014, la seule preuve concrète de la présence supposée de lynx dans notre région correspondant à la photo de Fontjoncouse de 2012, fut rejetée par le Réseau, car il s'agissait d'un canular (Figs 5a et 5b), issu de l'arrêt sur image d'un documentaire sur le Lynx pardelle filmé en Espagne (BATAILLE 2014). Toujours en 2014, d'autres observations localisées autour de la Cerdagne (photographies) ont été soumises au Réseau mais non retenues.

Entre 2015 et 2018, plusieurs témoignages recueillis au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse indiquent des observations de lynx dans les Baronnies (Hautes-Pyrénées) sans que la commune ne soit révélée, ainsi que des empreintes incontestables observées dans la neige dans le massif du Madrès au mois de mars 2015 (Figs 6a, 6b, 6c). Ces empreintes de 8,5 cm de diamètre correspondent à celles d'un Lynx boréal selon la littérature (DE BEAUFORT 1968) et de naturalistes chevronnés (DAUFRESNE & POMPIDOR com. pers.). D'après le témoignage que j'ai pu recueillir, l'animal serait sorti de la forêt, aurait cheminé longuement pour de nouveau, entrer en forêt par un ravin. Dans le ravin, un deuxième individu de taille plus petite l'a rejoint (empreintes de 7,5 cm de diamètre, un juvénile ou une femelle adulte). Il se serait d'abord déplacé par bonds de 1,50 m puis aurait marché et de nouveau fait un bon mais cette fois-ci de 2,65 m. La voie supérieure à 1,15 m, avec une empreinte ronde, sans griffe avec une dissymétrie sur les pelotes avant n'est pas celle d'un Loup et encore moins d'un Lièvre (SALGUES com. pers.). Même si ces traces évoquent fortement un jeu amoureux entre un mâle et une femelle (POMPIDOR com. pers.), il s'agit d'une preuve invérifiable aujourd'hui, malheureusement.

En décembre 2018, de nouveaux clichés d'empreintes sont effectués dans les Pyrénées-Orientales au Capcir. Il s'agit d'empreintes plus petites mais dont la forme est identique à la précédente. La seule échelle de taille est la main du



Figures 5a et 5b. *Lynx pardinus*. Cliché envoyé au Réseau Lynx en 2012 provenant de Fontjoncouse (Aude). Validé dans un premier temps, il s'agit en fait d'une image arrêtée d'un documentaire tourné en Espagne sur le Lynx pardelle (© ONCFS Réseau Loup Lynx).



photographe, ce qui laisse supposer un diamètre compris entre 5 et 6 cm, correspondant à la taille et à la forme du Lynx pardelle (DELIBES 1980) qui serait à plus de 500 km de son aire de répartition et dans un environnement qui n'est pas méditerranéen. Dans tous les cas il ne peut s'agir de Lynx boréal, mais vraisemblablement d'un Renard roux qui aurait fait du trot en 2-2 décalé sans laisser de traces de ses griffes dans la poudreuse (DAUFRESNE com. pers.). Si l'on écarte cette dernière fausse piste ainsi que celles présentées précédemment, et que l'on se focalise sur la série de traces indéniables de Lynx boréal de 2015 et l'observation de 2012 validée par le Réseau, auxquelles s'ajoutent les centaines d'observations recueillies depuis 30 ans par le naturaliste JEAN-PIERRE POMPIDOR, auprès de chasseurs, éleveurs et pêcheurs du Languedoc-Roussillon, dont celle d'un lynx adulte surpris devant une habitation dans le Vallespir en 2017 (JANSSENS com. pers.), il y a matière à interrogation.

5.2. Une photographie troublante

Parmi tous ces indices, la photographie d'un individu adulte, observé en plein jour dans le massif du Canigou en juillet 2007



Figure 6a, 6b, 6c. Empreintes de Lynx boréal, *Lynx lynx*, photographiées dans le massif du Madrès (Ariège) en mars 2015 (© FREDERIC SALGUES & JEAN-PIERRE POMPIDOR). Non retenues par le Réseau Lynx.

est de loin la plus troublante. Recueillie auprès d'un garde forestier belge par FREDERIC SALGUES et JEAN-PIERRE POMPIDOR, qui ont photographié le premier Loup observé au Madrès et le premier Ours au Carlit, ce cliché n'a pas été retenu, mais qualifié de « *Canis lynx* » par le Réseau Lynx du fait que l'image était floue (Fig. 7) et que l'allure de l'animal ne correspondait pas à celle d'un lynx, mais plutôt à celle d'un canidé. Pourtant, il ne s'agit pas d'un autre canular puisque le lieu a été vérifié (SALGUES com. pers.) et ce cliché trahit des mouchetures sur le pelage, une queue courte ainsi que des oreilles triangulaires, les pinceaux de poils étant peu visibles. Le problème est que le morphotype général de cet animal (longueur des pattes, avec une tête et un corps robuste) ne correspond pas à celui d'un Lynx boréal ou pardelle actuel, mais plutôt à celui d'un chien, ou à celui d'un Lynx d'Issoire reconstitué par KURTEN 1978 en plus ramassé, ou encore d'un Lynx des cavernes, ancêtre du Lynx pardelle, qui aurait disparu dans la région il y a près de 30000 ans. Dernière hypothèse s'il ne s'agit pas d'un chien, et non des moins plausibles, ce pourrait être un hybride *Lynx pardinus* x *L. lynx*, qui exprimerait un phénotype archaïque, avec une couleur de pelage de type Lynx boréal, et le dessous des pattes noires comme le Lynx pardelle. Ceci reste invérifiable malheureusement à moins d'aller prospecter dans la zone, ce qui a déjà été fait, ou de disposer d'un logiciel de correction d'image (GONZALEZ com. pers.). En attendant de disposer d'un tel outil, ce potentiel indice de présence s'ajoute à tous les autres listées dans le tableau 2, et à d'autres encore qui feront l'objet d'une prochaine publication (POMPIDOR com. pers.).

5.3. Absence ou présence ?

Dans tous les cas, il faut rester prudent, car aucune preuve absolue n'atteste d'une présence certaine de lynx en Occitanie. Nous adopterons d'ailleurs au sujet des indices de présence le modèle développé en Suisse, avec trois catégories de données (Bulletin n°16 du Réseau Lynx 2010) : les preuves absolues (cadavre, poils analysés génétiquement, photo interprétable), les preuves vérifiables qui sont vérifiées sur le terrain (empreinte, attaque) par des personnes formées comme les correspondants du Réseau Lynx, et les preuves invérifiables (observations visuelles). Ainsi, malgré toutes



Figure 7. *Lynx* sp. (*L. lynx*, *L. pardinus*, ou hybride) ou *Canis* sp. dans le massif du Canigou (Pyrénées-Orientales) en juillet 2007 (source SALGUES & POMPIDOR). Non retenu par le Réseau Lynx.

ces « observations », aucun indice de présence matériel (empreintes, poils, crotte, dépouille, squelette, attaque imputable au lynx, piège photographique) n'a été retenu par le Réseau Lynx pour les Pyrénées à ce jour. Le Réseau ne fournit d'ailleurs dans son bulletin que les observations pour le Jura, les Vosges ou les Alpes, endroits où la présence du Lynx boréal est effective. Les seules exceptions auront été celles de 2012 avec la photo truquée de Fontjoncouse et l'observation de Caudeval dans l'Aude.

Cette absence récurrente d'indice de présence de lynx dans le Sud-Ouest, en comparaison des nombreuses données collectées dans l'est de la France, laisse toujours supposer qu'en 2019, le Lynx boréal (ou pardelle) est absent de la chaîne pyrénéenne comme le suggère le dernier flash info du bulletin d'information du Réseau Lynx du 31 juillet 2018, qui montre une augmentation de la surface occupée par l'espèce dans l'est de la France. Toutefois, la végétation ainsi que la densité d'occupation humaine ne sont pas comparables, le chêne kermès, *Quercus coccifera*, par exemple, qui est présent dans les Corbières, rend impossible la découverte de dépouille en dehors des sentiers du fait de son caractère impénétrable et, bien que la présence du Loup gris, *Canis lupus*, dans les Pyrénées soit avérée depuis vingt ans, aucune dépouille n'a encore été découverte, hormis un vieil individu trouvé mourant dans les Pyrénées-Orientales en 2019 (GILLODES com. pers.). Face à ces incertitudes et tant que les témoignages resteront nombreux, il est impossible d'exclure définitivement la présence de lynx dans les Pyrénées.

6. Discussion

6.1. L'expansion du Lynx boréal

D'après l'ensemble des données rassemblées, il semble évident que le lynx n'a pas livré tout ses secrets dans le sud-ouest de la France. Afin de progresser, il est indispensable de mener une campagne de datations et d'analyses ADN sur les restes de tous les lynx de notre région. Plusieurs muséums d'histoire naturelle, comme celui de Toulouse conservent du matériel qu'il serait temps d'étudier. Ces analyses confirmeront ou infirmeront ce qui est supposé sur la date d'arrivée et de possible extinction du Lynx boréal dans les Pyrénées.

Selon la seule datation effectuée à ce jour (CLOT 1988), cette espèce adaptée aux forêts de résineux ou mixtes et aux environnements rupestres de l'Eurasie est arrivée dans le Sud-Ouest lors de la dernière glaciation du Würm, il y a près de 40000 ans, au moment du maximum glaciaire pour les Pyrénées (ANDRIEU ET AL. 1988). À cette époque l'arrivée de nouvelles populations humaines aux techniques de chasse de plus en plus perfectionnées a pu gêner son implantation, mais pas au point de la faire disparaître, puisqu'elle a survécu au moins jusqu'au XX^e siècle.

Elle a aussi probablement dû sa survie au déclin de l'autre taxon, *Lynx pardinus*, correspondant aux descendants des Lynx des cavernes, qui occupaient déjà la région méditerranéenne des Pyrénées-Orientales depuis près de 550000 ans (MOIGNE ET AL. 2006). Au moment de leur première rencontre, si elle a eu

lieu autour de 40000 ans, le Lynx pardelle archaïque ou Lynx des cavernes avait déjà subi des transformations au niveau de sa dentition, puisque tous les individus avaient évolué en passant d'une dentition adaptée essentiellement à de grosses proies de type Cervidés, au type trancheur « lagomorphe ». Ils avaient subi parallèlement des transformations au niveau de leur ossature, plus gracile, et probablement aussi de leur comportement (CAP 2015).

Au nord de l'Espagne, et plus précisément dans les Cantabriques, le Lynx boréal, dont l'aire de répartition était en expansion, va rencontrer beaucoup plus tardivement le Lynx pardelle, et le supplanter, il y a plus de 12000 ans (RODRIGUEZ-VARELA ET AL. 2016). À cette époque, le Lynx pardelle n'avait plus sa forme archaïque robuste comme une partie de ses ancêtres mais une forme gracile spécialisée dans la prédation de lagomorphes. En France, les fossiles de cette forme moderne de Lynx pardelle ont tous été trouvés dans les départements méditerranéens (Pyrénées-Orientales, Aude et Hérault), alors que le Lynx boréal n'a jamais été retrouvé sous forme fossile dans les Pyrénées à l'ouest de l'Ariège, mis à part des restes du Pléistocène final de la grotte d'Estagel, dont la détermination serait à confirmer (BERTHET com. pers.). Ces aires de répartitions qui épousent les aires biogéographiques indiquent que les deux espèces ne se sont peut-être jamais rencontrées, que ce soit dans les zones méditerranéennes qui constituent le biotope du Lynx pardelle, ou dans les zones atlantiques et alpines du nord-ouest de la Péninsule ibérique, comme les Cantabriques, les Pyrénées atlantiques et centrales, qui constituent le biotope du Lynx boréal. Pourtant, à la fin du Pléistocène, avant l'arrivée du Lynx boréal, des populations de Lynx pardelle occupaient déjà les Cantabriques et le versant sud des Pyrénées ; elles ont donc été repoussées vers le sud et remplacées par le Lynx boréal à l'Holocène (CLAVERO & DELIBES 2013, RODRIGUEZ-VARELA ET AL. 2016), alors qu'il existait encore jusqu'à la fin du Pléistocène deux taxa rattachés à *Lynx pardinus*, avec notamment la forme archaïque, ou Lynx des cavernes, *Lynx pardinus spelaeus*, que le Lynx boréal a peut-être aussi supplanté, en récupérant ses gîtes par exemple, comme semble indiquer la figure 1 pour le Massif Central ou les Pyrénées, à l'instar de ce qui s'est passé à la même époque et au même endroit entre les Hommes modernes et les Néandertaliens.

6.2. Devenir des Lynx des cavernes

Mais si en Espagne, le scénario évolutif de type anagénétique, menant du Lynx des cavernes au Lynx pardelle, semble plausible (RODRIGUEZ-VARELA ET AL. 2015, BOSCAINI ET AL. 2016), il faut bien reconnaître que parmi les Lynx des cavernes du sud de la France, certaines populations apparaissent davantage comme un cul de sac évolutif (TESTU 2011). Ces dernières n'ont probablement pas eu le même devenir que dans la Péninsule ibérique, du fait de plusieurs facteurs, comme la moins grande abondance du Lapin sur le versant nord des Pyrénées, l'arrivée plus précoce du Lynx boréal et une aire biogéographique méditerranéenne très réduite. De plus, même si aucune donnée ne permet de l'affirmer, le Lynx boréal et le Lynx des cavernes auraient pu s'hybrider lors

du maximum glaciaire dans les Pyrénées et dans les régions méditerranéennes, comme cela fut le cas entre les deux lignées humaines.

6.3. Présence du Lynx pardelle

Que ce soit pour le sud-ouest de la France ou l'Espagne, et bien que les principales populations de Lynx pardelle semblent cantonnées au sud de la péninsule ibérique depuis le Moyen Âge, les seules hybridations possibles avec le Lynx boréal auraient été dans de petites populations de Lynx pardelle qui auraient subsisté jusqu'à l'âge des métaux, et exceptionnellement jusqu'au XX^e siècle (CLAVERO & DELIBES 2013).

Dans tous les cas, l'histoire démographique du Lynx pardelle semble caractérisée par quatre goulots d'étranglements révélés par l'étude génétique des populations reliques actuelles du sud de l'Espagne, dont la baisse de diversité génétique associée à un déclin drastique des populations originelles, a accentué la dérive génétique (ABASCAL ET AL. 2016).

Le premier goulot d'étranglement se situerait durant le Pléistocène moyen, entre 700 000 et 100 000 ans, lorsque l'interglaciaire Mindel-Riss autour de 400 000 ans a pu créer de nouvelles niches écologiques méditerranéennes exploitées par une partie de la population de Lynx des cavernes ; les individus ont alors développé une dentition plus simple et plus tranchante adaptée à la prédation des lagomorphes (CLAVERO & DELIBES 2013).

La présence en abondance pendant le Pléistocène moyen et final en Espagne et dans une moindre mesure sur la côte méditerranéenne française jusqu'en Italie, de la principale proie du Lynx pardelle, le Lapin de garenne (MARCHANDEAU ET AL. 2006), explique la survie mais aussi l'évolution de *Lynx pardinus*.

En effet, cette première sélection naturelle du prédateur et de sa proie est suivie d'une deuxième chute majeure des effectifs de populations des ancêtres du Lynx pardelle actuel il y a 47 000 ans, au moment du maximum glaciaire pour les Pyrénées, faisant passer la population ancestrale estimée à 27 000 individus à dix fois moins, soit 2 400 individus (ABASCAL ET AL. 2016). Cette baisse drastique du nombre d'individus pourrait être liée au retour d'une période glaciaire, à la présence croissante de l'espèce humaine, ainsi que l'arrivée du Lynx boréal, ce qui cumulé a bien failli anéantir l'espèce. Absente des registres fossiles dans le Sud-Ouest, elle n'apparaît (ou ne réapparaît) qu'à l'Holocène à l'âge des métaux, au cours duquel sa population n'a cessé de chuter, car elle était notamment consommée par l'homme (VIGNE & PASCAL 2006, CALLOU 2011).

Enfin il y a 315 ans, la population se serait une troisième fois fortement réduite pour atteindre 277 individus. La principale cause serait la déforestation massive qui s'accroît jusqu'au début du XX^e siècle, pour atteindre moins de 100 individus il y a quelques décennies (ABASCAL ET AL. 2016). La raréfaction de ses proies après l'introduction inconsciente du virus de la myxomatose au milieu du XX^e siècle a peut-être contribué au dernier goulot d'étranglement pour l'espèce et pourrait

également expliquer la dernière diminution de son aire de répartition, confinée aujourd'hui au sud de l'Espagne.

Ainsi la coexistence furtive des deux espèces actuelles de lynx dans le sud-ouest de la France n'aurait pu avoir lieu qu'à la fin du Pléistocène dans les Pyrénées-Orientales, et à l'Holocène également dans l'Aude et l'Hérault, comme elle a probablement eu lieu au nord de l'Espagne, des Cantabriques jusqu'au versant sud des Pyrénées (CLAVERO & DELIBES 2013, JIMENEZ ET AL. 2018).

6.4. Des analyses complémentaires ?

Durant l'Holocène, il apparaît donc clairement que le Lynx boréal est resté essentiellement cantonné aux régions biogéographiques alpines et atlantiques ibériques et françaises (Cantabriques et Pyrénées) et aurait quasiment déserté la région méditerranéenne en France. Et inversement, le Lynx pardelle se serait maintenu dans les régions biogéographiques méditerranéennes où vivait sa principale proie, le Lapin de garenne, ces deux contraintes biogéographiques et trophiques expliquant la répartition actuelle et passée des deux espèces de lynx pour la Péninsule ibérique et le sud-ouest de la France (CLAVERO & DELIBES 2013).

Il reste à établir si les populations de Lynx pardelle qui étaient présentes pendant l'âge des métaux dans les Pyrénées-Orientales, l'Aude et l'Hérault, provenaient d'une expansion des populations ibériques présentes depuis 35 000 ans en Catalogne espagnole comme à Ermitons (TISSOUX 2004), ou si elles correspondaient à des populations plus archaïques qui auraient survécu au-delà de l'Espagne (RODRIGUEZ-VARELA ET AL. 2015). Cette dernière hypothèse pourrait expliquer la chute conjointe des effectifs de Lynx pardelle et de leur diversité génétique entre la fin du Pléistocène et le XVI^e siècle (ABASCAL ET AL. 2016). L'isolement avec d'autres populations françaises et italiennes aurait, au fil du temps, entraîné une interruption du flux génique, du fait de l'éloignement ou de la disparition de ces populations.

C'est en cela que l'analyse des deux crânes de lynx conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Perpignan est capitale. Si leur détermination indique qu'il s'agit bien de Lynx pardelle (ou d'hybrides) il s'agirait des spécimens les plus récents trouvés pour cette espèce en France depuis près de 3 000 ans (SOMMER & BENECKE 2006, CALLOU 2011).

De même il serait intéressant de dater et d'analyser génétiquement le matériel attribué au Lynx pardelle dans le gisement archéologique de la Balma de l'Abeurador à Félines-Minervois estimé à 12 000 ans (VAQUER com. pers.). D'autres analyses pourraient déterminer l'ancienneté de la présence des deux autres taxa de lynx de notre région, le Lynx des cavernes et le Lynx boréal, avec la datation du matériel disponible, dont le crâne conservé au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse trouvé en 1973 à Asson dans les Pyrénées-Atlantiques (CLOT & BESSON 1974).

Ces analyses permettraient aussi de dater la survivance de ces espèces dans le Sud-Ouest. Pour le Lynx des cavernes, cela concerne les restes osseux et des dents provenant de la grotte

de Ramandils à Port-la-Nouvelle (Aude), daté entre 77000 et 94000 ans (RUSCH ET AL. 2019), le crâne de Montoussé (Hautes-Pyrénées), ou les canines provenant des grottes de Lherm et de Massat en Ariège (CLOT & DURANTON 1990). La détermination spécifique du matériel d'autres sites, comme celui de la Crouzade à Gruissan dans l'Aude, qui pourrait être du Lynx boréal (TESTU 2006), voire un hybride, est aussi nécessaire. Enfin, pour le Lynx boréal, la datation du seul squelette complet découvert en 1962 dans le gouffre du col d'Aran s'avère prioritaire.

Les dernières analyses à mener concerneraient l'hypothétique survivance de lynx dans notre région avec l'étude des poils trouvés en 1982 par CLAUDE BERDUCOU en vallées d'Aspe et d'Ossau qui seraient conservés à l'école nationale supérieure d'agronomie de Toulouse et, la même année, par FRANÇOIS KLEIN au col de Sesques (ARTHUR com. pers.), qui ont été donnés en 2005 au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse.

Pour les autres données troublantes (photographies et empreintes) commentées dans cet article, plusieurs nouveaux moyens devront être déployés pour vérifier ou analyser ces indices de présence telles des techniques numériques d'atténuation de divers types de flou sur des clichés opportunistes, ou encore un recours aux analyses d'ADN environnemental permettant d'identifier du matériel génétique par simple prélèvement de substrat de traces supposées sur de la neige ou de la boue (DAUFRESNE & THEBAUD com. pers.), sans omettre la prospection sur le terrain, malgré la grande étendue de la zone, couvrant l'Ariège et les Pyrénées-Orientales. Ce dernier département étant le moins prospecté par les réseaux Ours et Loup Lynx qui se concentrent davantage sur les Pyrénées centrales et occidentales (GILLODES com. pers.). Enfin, même si la pose de pièges photographiques échoue jusqu'à présent à révéler la présence du lynx, cette méthode de suivi des populations demeure intéressante puisqu'elle a fait ses preuves dans le nord-est de la France avec le Lynx boréal, et dans le sud de l'Espagne avec le Lynx pardelle. Peut-être les pièges photographiques ne sont-ils pas assez nombreux ou installés aux mauvais endroits ? Faut-il compléter l'investigation par une autre méthode, comme la repasse de cris d'appel au moment du rut, qui s'est montré plus efficace que les pièges photographiques dans le suivi des populations de Cervidés et de Primates au Japon (ENARI ET AL. 2019) ? Seul l'avenir le dira.

Conclusion

Au-delà de la recherche d'un scénario évolutif pour les espèces fossiles, que conclure si ce n'est d'envisager les deux statuts possibles pour le Lynx boréal dans le sud-ouest de la France ? Le statut officiel selon lequel l'espèce a disparu implique qu'une réintroduction pourrait être envisageable. Une telle opération est évoquée depuis quelques années en Espagne, où trois individus stérilisés et munis de collier GPS seraient susceptibles d'être relâchés dans le Val d'Aran, mais cela a été différée sous la pression des éleveurs (RUIZ-OLMO com. pers.). En France, il est évident qu'une telle décision devrait se faire en concertation avec la population locale et notamment les éleveurs pour savoir à quel endroit une réintroduction aurait le plus faible impact sur leurs activités (ARTHUR 2014). En 2019, la Société Française

pour l'Étude et la Protection des Mammifères et le WWF France ont proposé à l'État qu'il mette en place un Plan National d'Actions pour la conservation du Lynx boréal en France, dont le but serait à court terme de renforcer les populations de Lynx boréal du nord-est de la France jugées en déclin, mais aussi d'envisager une réintroduction à moyen ou long terme dans les Pyrénées et le Massif Central (DROUILLY 2019a). Cependant avant même d'envisager une réintroduction, et les difficultés qu'elle engendrerait, la disparition du lynx (lequel ?) doit être confirmée, ce qui n'est pas le cas, et conditionne l'identité de l'espèce à réintroduire.

En effet, l'autre statut que pourrait avoir le lynx dans le sud-ouest de la France tiendrait à la survivance de rares et très discrets individus de Lynx boréal et/ou pardelle ou hybrides, ce qui ne pourra être établi de manière certaine que le jour où une dépouille, des poils, des excréments, ou un animal vivant seront découverts. Car même si la disparition officielle de lynx dans les Pyrénées remonte à près d'un siècle, le fait de passer aussi longtemps inaperçu a été le cas en Italie, où après avoir « disparu » depuis aussi longtemps que dans les Pyrénées, il serait réapparu dans le nord du pays en 1982 à partir de populations de Suisse et de Slovénie (LOY ET AL. 2019), mais aussi au centre de l'Italie, dans les Abruzzes, situés dans la partie centrale des Apennins, où sa survivance était supposée (TASSI & CAPPIELLO 2003) avant qu'il ne soit redécouvert en 2007 puis photographié en 2015. Cette réapparition fait d'ailleurs l'objet d'une polémique reposant sur l'hypothèse d'une réintroduction clandestine. Plus près des Pyrénées, comme un signe d'un possible renouveau, un Lynx pardelle provenant du sud du Portugal a été capturé près de Barcelone le 29 mai 2018 (Fig. 8), alors que la dernière capture d'un Lynx boréal, en Catalogne espagnole, remontait à 90 ans.

Ainsi, bien que l'hypothèse de la survivance du lynx dans les Pyrénées semble a priori peu crédible, celui à qui aurait profité le plus cet anonymat s'avérerait être le lynx lui-même, quelle que soit l'espèce, car il n'aurait eu que faire des législations humaines ou des chercheurs de vérité, sa disparition officielle ayant constitué pour lui sa plus grande protection...

Pour vivre heureux, restons cachés ?



Figure 8. Lynx pardelle, *Lynx pardinus*, âgé de 4 ans, venant du sud du Portugal et suivi grâce à son collier GPS, capturé dans la banlieue de Barcelone le 29 mai 2018 (© Agents ruraux).

REMERCIEMENTS

À GEORGES GONZALEZ et STEPHANE AULAGNIER (CEFS/INRA et UPS) pour avoir relu et amélioré ce texte, à DIDIER MARY et ALEXANDRE MILLE (MHNP) pour leur aide concernant leurs collections, à JORDI RUIZ-OLMO (Generalitat y Universitat de Catalunya) pour les données espagnoles, ainsi qu'à MIGUEL DELIBES (Estacion Biologica de Doñana) pour son expertise anatomique sur le crâne de Perpignan, à AGNES TESTU (UPVD UMR 7194 HNHP) pour les données fossiles, à FREDERIC SALGUES et JEAN-PIERRE POMPIDOR pour les photos d'indices de présences actuels et à TANGUY DAUFRESNE (INRA) pour son aide dans leur interprétation.

RÉFÉRENCES

- ABASCAL, F., A. CORVELO, F. CRUZ, J.L. VILLANUEVA-CAÑAS, A. VLASOVA, M. MARCET-HOUBEN, B. MARTINEZ-CRUZ, J.Y. CHENG, P. PRIETO, V. QUESADA, J. QUILEZ, G. LI, F. GARCIA, M. RUBIO-CAMARILLO, L. FRIAS, P. RIBECA, S. CAPELLA-GUTIERREZ, J.M. RODRIGUEZ, F. CAMARA, E. LOWY, L. COZZUTO, I. ERB, M.L. TRESS, J.L. RODRIGUEZ-ALES, J. RUIZ-ORERA, F. REVERTER, M. CASAS-MARCE, L. SORIANO, J.L. ARANGO, S. DERDAK, B. GALAN, J. BLANC, M. GUT, B. LORENTE-GALDOS, M. ANDRES-NIETO, C. LOPEZ-OTIN, A. VALENCIA, I. GUT, J.L. GARCIA, R. GUIGO, W.J. MURPHY, A. RUIZ-HERRERA, T. MARQUES-BONET, G. ROMA, C. NOTREDAME, T. MAILUND, M. ALBA, T. GABALDON, T. ALIOTO & J.A. GODOY. 2016. – Extreme genomic erosion after recurrent demographic bottlenecks in the highly endangered Iberian lynx. *Genome Biology*, 17,1: 251–269.
- ANDRIEU, V., J. HUBSCHMAN, G. JALUT & G. HERAIL. 1988. – Chronologie de la déglaciation des Pyrénées françaises. Dynamique de sédimentation et contenu pollinique des paléolacs ; application à l'interprétation du retrait glaciaire. *Bulletin de l'Association française pour l'Étude du Quaternaire*, 25, 2-3 : 55 – 67.
- ARTHUR, C.P. 2014. – Le lynx boréal, *Lynx lynx* (Linné, 1758). In : T. RUYS, J. STEINMETZ & C.P. ARTHUR (Coords). *Atlas des Mammifères sauvages d'Aquitaine – Tome 5 – Les Carnivores*. Cistude Nature – L.P.O. Aquitaine, Le Haillan – Bègles, pp. 44 – 48.
- BATAILLE, G. 2013. – Un Lynx dans l'Aude. *Le Bulletin du Réseau Lynx*, 18 : 2.
- BATAILLE, G. 2014. – Le Lynx des Corbières : un canular... *Le Bulletin du Réseau Lynx*, 19 : 2.
- BEAUFORT, F. DE. 1965. – Lynx des Pyrénées, *Felis (L.) Lynx Lynx (L.)*. *Mammalia*, 29, 4 : 598–691.
- BEAUFORT, F. DE. 1968. – Survivance du Lynx dans le Parc national des Pyrénées occidentales, *Mammalia*, 32, 2 : 207–210.
- BELTRÁN, J.F., & M. DELIBES. 1993. – Physical characteristics of Iberian lynxes (*Lynx pardinus*) from Doñana, south-western Spain. *Journal of Mammalogy*, 74, 4: 852–862.
- BERTIER, J. 1994. – *Histoire des animaux : traduction, présentation et notes*, Gallimard, Paris. 590 pp.
- BESSON, J.P. 1979. – Le lynx dans les Pyrénées. In : *La grande faune Pyrénéenne et des montagnes d'Europe*. Recueil des communications présentées lors des colloques internationaux 1976 et 1978 sur la Grande Faune Pyrénéenne. FIEP, Pau, pp. 193–198.
- BONIFAY, M.F. 1971. – Carnivores quaternaires du sud-est de la France. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Nouvelle Série A*, 21, 2 : 43–377.
- BOSCAINI, A., D.M. ALBA, J.F. BELTRAN, S. MOYA-SOLA & J. MADURELL-MALAPEIRA. 2016. – Latest Early Pleistocene remains of *Lynx pardinus* (Carnivora, Felidae) from the Iberian Peninsula: Taxonomy and evolutionary implications. *Quaternary Science Review*, 143: 96–106.
- BOSCAINI, A., J. MADURELL-MALAPEIRA, M. LLENAS & B. MARTÍNEZ-NAVARRO. 2015. – The origin of the critically endangered Iberian lynx: speciation, diet and adaptive changes. *Quaternary Science Review*, 123: 247–253.
- BOUCHET, J.C. 1988. – *Histoire de la chasse à la grande faune (ours, loups, rapaces, lynx, bouquetins) dans les Pyrénées françaises du XVI^e au XX^e siècle*. Thèse de Doctorat, Université de Pau et des pays de l'Adour, Pau, 145 pp.
- BREITENMOSE, U., C. BREITENMOSE-WÜRSTEN, T. LANZ, M. VON ARX, A. ANTONEVICH, W. BAO & B. AVGAN. 2015. – *Lynx lynx*. The IUCN Red list of Threatened Species, 2015: e.T12519A121707666.
- BRUGAL, J.P. & J. JAUBERT. 1991. – Les gisements paléontologiques pléistocènes à indices de fréquentation humaine : un nouveau type de comportement de prédation ? *Paléo*, 3 : 15–41.
- BUFFON, G. 1769. – *Histoire naturelle. Tome 21*. Imprimerie Royale, Paris, pp. 284 296.
- CALLOU, C. 2003. – De la garenne au clapier : étude archéozoologique du Lapin en Europe occidentale. *Mémoires du Muséum National d'Histoire naturelle*, 189 : 1–358.
- CALLOU, C. 2011. – Le Lynx en France : apport des données archéologiques et historiques. In : R. ROSOUX, M.N. DE BELLEFROID, J. BAILLON & A. MOREAU (eds) *Lynx... le grand retour ? Actes du symposium international. Orléans 17, 18, 19 octobre 2008*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Patrimoines naturels, 71 : 17–21.
- CANTUEL, P. 1949. – *Faune des Vertébrés du Massif Central de la France*. Lechevalier, Paris, 400 pp.
- CAP, H. 2011. – Le Lynx boréal. In : E. JACQUOT (Coord.). *Atlas des mammifères sauvages de Midi-Pyrénées - Livret 3 - Carnivores*. Nature Midi-Pyrénées, Toulouse, pp. 78–81.
- CAP, H. 2015. – Behavior and Evolution: Crossed Glances. In: T. HEAMS, P. HUNEMAN, G. LECOINTRE & M. SILBERSTEIN (eds). *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences*. Springer, Dordrecht & New York, pp. 471– 497.
- CAP, H., P. DELEPORTE, J. JOACHIM & D. REBY. 2008. – Male vocal behavior and phylogeny in deer. *Cladistics*, 24: 917–931.
- CHAZEL, L. 1983. – Notes sur le lynx pyrénéen (1^{re} partie). *Genette*, 18 : 11-14.
- CHAZEL, L. 1984. – Notes sur le lynx pyrénéen (2^e partie). *Genette*, 19 : 35-38.
- CHAZEL, L. 1989. – Notes sur la survivance du Lynx dans les Pyrénées françaises. *Mammalia*, 53, 3 : 461– 464.
- CHAZEL, L. 1991. – Lynx survive in Pyrenees. *Cat News*, 14: 1pp.
- CHAZEL, L. 1992. – Le Lynx dans les Pyrénées françaises. Synthèse actuelle. In : la situation, la protection et la réintroduction du lynx en Europe. *Conseil de l'Europe, Rencontres Environnement*, 11 : 74-76.
- CHAZEL, L., M. DA ROSS & J.P. POMPIDOR. 1996. – Lynx: new data from the eastern Pyrenees. *Cat News*, 24: 1pp.
- CHIMITS, P. 1984. – Reste-t-il des lynx en France ? Les Pyrénées, dernier asile. *Pyrénées*, 137 : 13–19.
- CLAVERO, M. & M. DELIBES. 2013. – Using historical accounts to set conservation baselines: the case of Lynx species in Spain. *Biodiversity and Conservation*, 22, 8: 1691–1702.
- CLOT, A. 1970. – Le gouffre de Pène, commune de Montégut (Hautes-Pyrénées), description et faune. *Bulletin de la Société Ramond*, 105 : 35–42.

- CLOT, A. 1988. – Le lynx pléistocène (*Lynx lynx* (L.) Felidae, Carnivora) des Moustayous (Saint-Pé-de-Bigorre, Hautes-Pyrénées). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 124 : 107–110.
- CLOT, A. & J.P. BESSON. 1974. – Nouveaux restes osseux de lynx dans les Pyrénées. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 110 : 157–169.
- CLOT, A. & J. EVIN. 1986. – Gisements naturels Pléistocènes et Holocènes des cavités des Pyrénées Occidentales françaises : inventaire et datages 14 C. *Munibe*, 38 : 185–194.
- CLOT, A. & F. DURANTHON. 1990. – *Les Mammifères fossiles du Quaternaire dans les Pyrénées*. Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse, Toulouse. 159 pp.
- COMPANYO, L. 1863. – *Histoire naturelle des Pyrénées orientales*. Alzine, Perpignan. 942 pp.
- CROCHET, J.Y., J. GENGE, N. BOULBES, P. BOUTIE, C. CRETIN, E. CREGUT-BONNOURE, D. DUZER, D. JOLLY, F. LAUDET, D. LEFEVRE, C. MOURER-CHAUVIRE, F. ROUSSELIÈRES & E. THOUAND. 2007. – Nouvelles données paléoenvironnementales dans le Sud de la France vers 30 000 ans ¹⁴C BP : le cas de la grotte Marie (Hérault). *Comptes Rendus Palevol*, 6, 4 : 241–251.
- DELIBES, M. 1980. – El lince ibérico. Ecología y comportamiento alimenticios en el Coto Doñana, Huelva. *C.R. Palevol*, 7, 3 : 1–128.
- DENDALETCHÉ, C. 1976. Grande faune pyrénéenne - Synthèse du colloque. In : C. DENDALETCHÉ. (éd.). Actes du colloque international sur la grande faune pyrénéenne. FIEP, Pau, pp. 204–209.
- DROUILLY, M. 2019a. – *Plan d'actions pour la conservation du Lynx boréal (Lynx lynx) en France – Propositions à mettre en œuvre par l'État dans le cadre d'un PNA*. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères / WWF France, Paris, 177 pp. + annexes.
- DROUILLY, M. 2019b. – Synthèse du plan d'actions pour la conservation du Lynx boréal. *Mammifères sauvages*, 78 : 19–23.
- ENARI, E., H.S. ENARI, K. OKUDA, T. MARUYAMA & K.N. OKUDA. 2019. – An evaluation of the efficiency of passive acoustic monitoring in detecting deer and primates in comparison with camera traps. *Ecological Indicators*, 98 : 759–762.
- ERNOUT, A. 1952. – *Pline l'Ancien. Histoire naturelle. Livre VIII*. Les Belles Lettres, Paris, 182 pp.
- GARCIA-PÉREA, R. 1996. – Patterns of postnatal development in skulls of lynxes, genus *Lynx* (Mammalia: Carnivora). *Journal of Morphology*, 229 : 241–254.
- GARCIA-PÉREA, R., J. GISBERT & F. PALACIOS. 1985. – Review of the biometrical and morphological features of the skull of the Iberian lynx, *Lynx pardina* (Temminck, 1824). *Säugetierkunde Mitteilungen*, 32 : 249–259.
- GARRIDO G., & A. ARRIBAS. 2008. – Generalidades sobre los carnívoros del Villafranchiense superior en relación con el registro fósil de Fonelas P-1. In : A. ARRIBAS (ed.), *Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa : Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas*. Cuadernos del Museo Geominero, 10 : 85–146.
- GHEZZO, E., A. BOSCAINI, J. MADURELL-MALAPEIRA & L. ROOK. 2015. – Lynx remains from the Pleistocene of Valdemino cave (Savona, Northwestern Italy), and the oldest occurrence of *Lynx spelaeus* (Carnivora, Felidae). *Rendiconti Lincei*, 26 : 87–95.
- GUILAINE, J., G. RENCOULE, J. VAQUER, M. PASSELAC & J.D. VIGNE. 1986. – *Carsac. Une agglomération protohistorique en Languedoc*. Centre d'Anthropologie des Sociétés rurales, Toulouse, 302 pp.
- JIMÉNEZ, J., M. CLAVERO & A. REIG-FERRER. 2018. – New old news on the “Lobo cervical” (*Lynx lynx?*) in NE Spain. *Galemys*, 30 : 31–36.
- JOHNSON, E., E. EIZIRIK, J. PECON-SLATTERY, W.J. MURPHY, A. ANTUNES, E.O. TEELING, S.J. O'BRIEN. 2006. – The Late Miocene radiation of modern Felidae: A genetic assessment. *Science*, 311, 5757 : 73–77.
- KRATOCHVIL, J. 1968. Survey of the distribution of populations of the genus *Lynx* in Europe. *Acta Scientiarum naturalium Brno*, 2, 4 : 5–112.
- KURTEN, B. 1978. – The Lynx from Etouaires, *Lynx issiodorensis* (Croizet & Jobert), late Pliocene. *Annales Zoologiques Fennici*, 15 : 314–322.
- KURTEN, B. & E. GRANQVIST. 1987. – Fossil pardel lynx (*Lynx pardina spelea* Boule) from a cave in southern France. *Annales Zoologiques Fennici*, 24 : 39–43.
- LAVAUDEN, L. 1930. – *Essai sur l'histoire naturelle du Lynx*. Allain C., Elbeuf, 109 pp.
- LOY, A., G. ALOISE, L. ANCILLOTTO, F.M. ANGELICI, S. BERTOLINO, D. CAPIZZI, R. CASTIGLIA, P. COLANGELO, L. CONTOLI, B. COZZI, D. FONTANETO, L. LAPINI, N. MAIO, A. MONACO, E. MORI, A. NAPPI, M. PODESTA, D. RUSSO, M. SARA, M. SCANDURA & G. AMORI. 2019. – Mammals of Italy: an annotated checklist. *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy*, 30, 2 : 1–20.
- MARCHANDEAU, S., M. PASCAL & J.D. VIGNE. 2006. – Le lapin de garenne In : M. PASCAL, O. LORVELEC, J.D. VIGNE, P. KEITH & P. CLERGEAU (eds). *Évolution de la faune de Vertébrés en France métropolitaine depuis le début de l'Holocène. Invasions et extinctions*. Belin, Paris, 108–110.
- MEIGNEN, L. 1993. – *L'abri des Canalettes, un habitat moustérien sur les grands Causses (Nant, Aveyron)*. Monographies du CRQ 10, CNRS Éditions, Paris, 359 pp.
- MOIGNE, A.M., M.R. PALOMBO, V. BELDA, D. HERIECH-BRIKI, S. KACIMI, F. LACOMBAT, M.A. DE LUMLEY, J. MOUTOUSSAMY, F. RIVALS, J. QUILES & A. TESTU. 2006. – Les faunes de grands mammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel) dans le cadre biochronologique des faunes du Pléistocène moyen italien. *Anthropologie* 110, 5 : 788–831.
- MOUSSIER, D. 1853. – Catalogue des animaux vertébrés observés dans le département de la Haute-Loire. *Annales de la Société d'agriculture, sciences, arts et commerce du Puy*, 373–450.
- NAPPE, C. 2008. – Observations du Lynx, *Lynx lynx* (LINNAEUS, 1758) – indices de présence et rumeurs de braconnage dans le sud du Massif Central entre 1980 et 2008. *Pin d'Alepe*, 57 : 9–11.
- NAVARRE, H. 1976a. – Observations récentes sur le Lynx dans les Pyrénées occidentales. *Mammalia*, 40, 3 : 518–519.
- NAVARRE, H. 1976b. – La survivance du Lynx dans les Pyrénées occidentales. In : C. DENLALETCHÉ (Ed.). *Actes du colloque international sur la grande faune pyrénéenne*. FIEP, Pau, 124–127.
- NOWELL, K. & P. JACKSON (eds). 1996. – *Wild cats. Status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Cat specialist group, Gland, 382 pp.
- OLIVIER, G. 1976. – Grande faune des Pyrénées-Orientales. In : C. DENLALETCHÉ (Ed.). *Actes du colloque international sur la grande faune pyrénéenne*. FIEP, Pau, 128–147.
- PETERS, G. & M.K. PETERS. 2010. – Long-distance call evolution in the Felidae: Effects of body weight, habitat, and phylogeny. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101, 2 : 487–500.
- RAYDELET, P. 2006. – *Le Lynx boréal*. Delachaux et Niestlé, Paris, 192 pp.
- RODRIGUEZ, A. & J. CALZADA. 2015. – *Lynx pardinus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2015 : e.T12520A50655794. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T12520A50655794.en>.

- RODRIGUEZ-VARELA, R., A. TAGLIACOZZO, I. URENA, N. GARCIA, E. CREGUT-BONNOURE, M.A. MANNINO, J.L. ARSUAGA & C. VALDIOSERA. 2015. – Ancient DNA evidence of Iberian lynx paleoendemism. *Quaternary Science Reviews*, 112: 172–180.
- RODRIGUEZ-VARELA, R., N. GARCIA, C. NORES, D. ALVAREZ-LAO, R. BARNETT, J.L. ARSUAGA & C. VALDIOSERA. 2016. – Ancient DNA reveals past existence of Eurasian lynx in Spain. *Journal of Zoology*, 298, 2: 94–102.
- RUENESS, E.K., S. NAIDENKO, P. TROSVIK & N.C. STENSETH. 2014. – Large-scale genetic structuring of a widely distributed carnivore – the Eurasian lynx (*Lynx lynx*). *PLoS ONE*, 9, 4: e93675.
- RUIZ-OLMO, J. 1990. – El poblament dels grans mamífers a Catalunya. I. Carnívors: Distribució i requeriments ambientals. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 58 (Sec. Zool., 8): 87–98.
- RUIZ-OLMO, J. 2001. – El misterioso lince de los Pireneos. *Quercus*, 182: 12–19.
- RUSCH, L., N. BOULBES, A.S. LARTIGOT-CAMPIN, V. POIS, A. TESTU, J.J. BAHAIN, C. FALGUÈRES, Q. SHAO, A.M. MOIGNE, T. SAOS & P. BOUTIÉ. 2019. – Contexte paléoenvironnemental et chronologique des occupations néandertaliennes de la grotte des Ramandils (Port-la-Nouvelle, Aude, France) : apport des restes de grands mammifères. *Quaternaire*, 30, 2 : 151–165.
- SAINT-GIRONS, M.C. 1968. – Rapport sur la disparition du Lynx en France. *Acta Scientiarum Naturalium Brno*, 2, 4 : 15–16.
- SAINT-GIRONS, M.C. 1973. – *Les Mammifères de France et du Bénélux*. Doin, Paris, 481 pp.
- SALVAT, P. 1925. – L'Ours et le Lynx. *Congrès international pour la Protection de la Nature*, Paris 1923, 93–97.
- SAN JUAN-FOUCHER, C., P. FOUCHER, H. CAP & C. VERCOUTÈRE. 2012. – Découverte d'une dent perforée de Lynx boréal dans les niveaux gravettiens de la grotte de Gargas (Hautes-Pyrénées, France). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 148 : 83–92.
- SOMMER, R.S. & N. BENECKE. 2006. – Late Pleistocene and Holocene development of the felid fauna (Felidae) of Europe: A review. *Journal of Zoology*, 269, 1: 7–19.
- STAHL, P. & J.M. VANDEL. 1998. – *Encyclopédie des Carnivores de France*. 19. *Le Lynx boréal Lynx lynx (Linné, 1758)*. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Paris, 65 pp.
- STAHL, P., M. PASCAL & J.D. VIGNE. 2006. – *Le Lynx Boréal*. In : M. PASCAL, O. LORVELEC, J.D. VIGNE, P. KEITH & P. CLERGEAU (eds). *Évolution de la Faune de Vertébrés en France métropolitaine depuis le début de l'Holocène. Invasions et extinctions*. Belin, Paris, 108–110.
- SUNQUIST, M.E. & F.C. SUNQUIST. 2009. – Family Felidae (Cats). In: D.E. WILSON & R.A. MITTERMEIER (eds). *Handbook of the Mammals of the World*. Vol. 1. Carnivores. Lynx, Barcelona, 54–168.
- TASSI, F. & S. CAPPIELLO. 2003. – Evidence of the Appennine lynx and research about survival of this elusive cat in Italy. In: L. ESPOSITO & B. GASPARRINI (eds). IIIrd International Symposium on Wild Fauna. *Litografia Orchidea*, 17–18.
- TESTU, A. 2006. – *Étude paléontologique et biostratigraphique des Felidae et Hyaenidae pléistocènes de l'Europe méditerranéenne : sites de la Caune de l'Arago, Orgnac 3, le Portel-Ouest, Bize-Tournal, l'Hortus, la Crouzade en France, la Covade de l'Arbreda en Espagne, Karain E en Turquie*. Thèse, Perpignan, 317 pp.
- TESTU, A. 2011. – Origine et évolution du genre *Lynx*. In: R. ROSOUX, M.N. DE BELLEFROID, J. BAILLON & A. MOREAU (eds). *Lynx... le grand retour ? Actes du symposium international. Orléans 17, 18, 19 octobre 2008*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Patrimoines naturels, 71 : 13–16.
- TISSOUX, H. 2004. – *Datation par Uranium-Thorium et par Résonance Paramagnétique Électronique de quelques gisements paléolithiques du Pléistocène supérieur de Catalogne (Espagne) et du sud de la France*. Thèse, Muséum National d'Histoire naturelle, Paris, 262 pp.
- TRUTAT, E. 1878. – Catalogue des Mammifères des Pyrénées. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 12 : 95-122.
- UICN France, MNHN, SFPEM & ONCFS. 2017. – *La liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Mammifères de France métropolitaine*. UICN France – MNHN – SFPEM – ONCFS, Paris, 16 pp.
- VALVERDE, J.A. 1957. – Notes écologiques sur le Lynx d'Espagne, *Felis lynx pardina* Temminck. *Terre Vie*, 104, 1 : 51-67.
- VALVERDE, J.A. 1963. *Información sobre el lince en España*. Ministerio de Agricultura. Servicio Nacional de Caza y pesca fluvial. Boletín técnico, Serie cinegetica, Madrid, 43 pp.
- VANDEL, J.M., P. STAHL, V. HERRENSCHMIDT & E. MARBOUTIN. 2006. – Reintroduction of the Lynx into the Vosges mountain massif: from animal survival and movements to population development. *Biological Conservation*, 131, 3 : 370–385.
- VIGNE, J.D. 1996. – La faune des vertébrés. In J. Gasco (ed.). *Le Laouret et la montagne d'Alaric à la fin de l'Âge du bronze. Un hameau abandonné entre Floure et Monze (Aude)*. Centre d'Anthropologie, Toulouse, 197–239.
- VIGNE, J.D. & M. PASCAL. 2006. – Le Lynx pardelle. In : M. PASCAL, O. LORVELEC, J.D. VIGNE, P. KEITH & P. CLERGEAU (eds). *Évolution de la faune de vertébrés en France métropolitaine depuis le début de l'Holocène. Invasions et extinctions*. Belin, Paris, 87–89.
- WERDELIN, L. 1981. – The evolution of lynxes. *Annales Zoological Fennici*, 18: 37–71.
- WOZENCRAFT, W. 1993. Order Carnivora. In : D.E. WILSON & D.M. REEDER (eds). *Mammal species of the World*. Smithsonian Institution Press, Washington, 279–348.

Analyses d'ouvrages/Book review

Patrimoine géologique : Inventaire national

par PATRICK DE WEVER, GRÉGOIRE EGOROFF, ANNIE CORNÉE, PIERRICK GRAVIOUS, JACQUES AVOINE & LAURA BAILLET. 2018
EDP Sciences, Les Ulis
252 pp. Prix : 29 Euros

Le beau livre « Patrimoine géologique : Inventaire national » présente une sélection de sites (patrimoine *in situ*) ou collections (patrimoine *ex situ*) géologiques de France, à raison d'un par département (soit une centaine en tout). La préface de NICOLAS HULOT (qui était, pendant la rédaction de l'ouvrage, ministre de la Transition écologique et solidaire) explique que ce livre a été publié pour célébrer le 10^e anniversaire du lancement de l'inventaire national du patrimoine géologique (INPG) en 2007. Cet inventaire couvre aussi bien la métropole que les départements d'outre-mer. Chaque site ou collection est illustré par une photo en pleine page, deux photos plus petites, et une carte de France situant le département dans lequel se situe ce site.

L'introduction spécifie que ces sites ne sont pas tous protégés. D'ailleurs, le but principal de cet inventaire est de permettre une bonne gestion du patrimoine géologique français et de faciliter la décision par les autorités compétentes sur les sites à protéger. En effet, ces sites peuvent jouer un

rôle dans le développement du géotourisme, une forme de tourisme qui, comme l'écotourisme, devrait avoir un bel avenir devant lui. Le premier inventaire national du patrimoine naturel et industriel avait déjà été effectué au 18^e siècle par le Régent, le duc d'Orléans et coordonné par l'Académie des Sciences. Cette époque a également vu un essor considérable des cabinets d'histoire naturelle, reflétant une prise de conscience de l'importance de l'histoire naturelle. Au 19^e siècle, une autre étape importante fut franchie par l'action de mouvements artistiques, littéraires et naturalistes qui visait déjà à lister pour protéger ou sauvegarder certains sites. Cependant, à l'époque, aucune loi ne protégeait ce patrimoine. Avant le lancement de l'inventaire actuel, coordonné par le Muséum national d'Histoire naturelle (Paris), un faible nombre de sites géologiques étaient déjà protégés par la loi. Une initiative actuelle vise à placer au moins 2 % du territoire terrestre métropolitain sous protection forte d'ici 2020. Cet objectif



Figure 1. Le Pont d'Arc, dans les gorges de l'Ardèche. Photo de LAURA BAILLET.

qui concerne l'ensemble du patrimoine naturel (biotique et abiotique) semble ambitieux, mais il serait bien d'y arriver, serait-ce avec quelques années de retard. Il ne sera en tous cas pas atteint en 2020 car en 2016, seuls 1,34 % du territoire national bénéficiait d'une protection forte, et des projets SCAP (Stratégie de Création des Aires Protégées) en étude visaient à porter cette proportion à 1,59 % d'ici quelques années (LÉONARD 2016).

La section principale du livre (pages 23–227) consiste en la description des sites et collections, dont la nature est très variée. En effet, on y retrouve 30 sites d'intérêt paléontologique, un GSSP (« Global Boundary Stratotype Section and Point », soit une limite entre deux étages géologiques matérialisés par un clou d'or dans une section stratigraphique), onze sites de montagne, huit comportant une falaise, cinq dans des gorges, six sites volcaniques, un de dunes, trois de grottes, deux sites archéologiques, etc.

Il n'est bien entendu ni nécessaire ni utile de répertorier ici la centaine de sites ; il suffit de fournir quelques exemples. Le Pont d'Arc (p. 36) est un spectaculaire pont naturel dans une boucle des gorges de l'Ardèche (Fig. 1), tout près de la fameuse grotte Chauvet (située dans le site), qui conserve des peintures rupestres très anciennes, de l'Aurignacien, soit environ 30 000 ans AP (VALLADAS ET AL. 2001). Un autre site (Fig. 2), en Mayenne (p. 130), contient des peintures rupestres un peu plus récentes (environ 25 000 ans AP, Gravettien), et le site sélectionné en Saône-et-Loire, la Roche de Solutré (p. 166), a donné son nom à une civilisation du Paléolithique supérieur, le Solutréen (22 000 à 17 000 ans AP environ).



Figure 2. Peintures rupestres de la grotte Mayenne-Sciences, du site « Grottes méconnues ». Photo de J.Y.B. DEVOT (1982) déposée dans Wikipedia Commons (https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/1/1f/Cave_a_la_Derouinemod.jpg).

Un site des Pyrénées-Orientales (p. 156) renferme les spectaculaires orgues d'Ille-sur-Têt qui représentent l'érosion de sédiments pliocènes sableux coiffés par des conglomérats fluviaux plus résistants (Fig. 3).

Ces sédiments témoignent des extrêmes variations du niveau de la Méditerranée pendant les quelques derniers

millions d'années. En effet, la fermeture du détroit de Gibraltar à la fin du Miocène (vers 5 Ma) causa une chute du niveau de la Méditerranée d'environ 1 500 m sous son niveau actuel, ce qui provoqua la crise messinienne (ROVERI ET AL. 2014). Après la réouverture du détroit, ce niveau monta jusqu'à 80 m au-dessus du niveau actuel (c'est à cette époque que les sédiments formant les orgues se déposèrent).

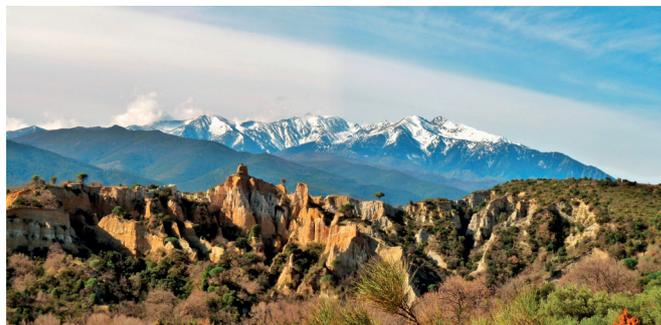


Figure 3. Orgues d'Ille-sur-Têt (Pyrénées-Orientales). Photo de LAURA BAILLET.



Figure 4. Mont Aiguille depuis le haut des rochers du Parquet. Photo de RENAUD SIRIGU (CC BY-SA 3.0).

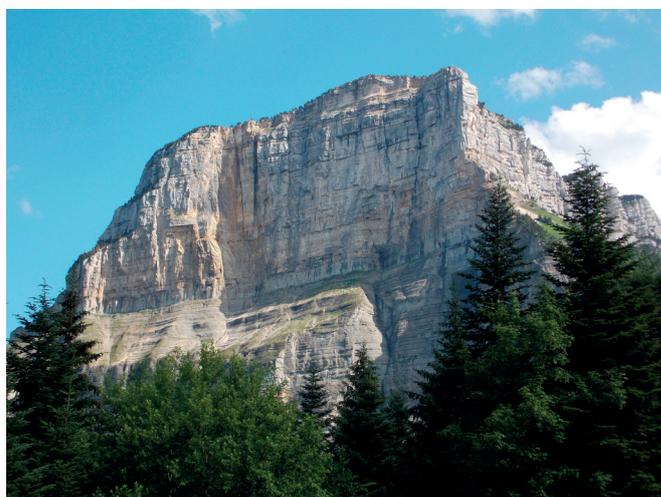


Figure 5. Face nord du mont Granier. Photo de FABIEN HOBLÉA.



Figure 6. Vue aérienne des cratères Dolomieu (à gauche) et Bory (à droite).

Photo de JENNIFER GREATOUTDOORS (<https://www.flickr.com/people/73599336@N00>) déposée dans Wikipedia Commons sous la licence CC BY-SA 2.0 et accessible dans Flickr (<https://www.flickr.com/photos/73599336@N00/329802246>).

Parmi les autres sites de montagnes spectaculaires, deux se trouvent dans d'anciens calcaires récifaux urgoniens (Barremien et Aptien, environ 128–113 Ma) dans lesquels l'érosion a dégagé des falaises spectaculaires. Le premier est la butte témoin du mont Aiguille (Fig. 4 ; p. 100), qui fut gravie dès 1492 par ANTOINE DE VILLE. L'autre est constitué par l'écroulement de la face nord du mont Granier (Fig. 5 ; p. 170).

Cette face, affichant un dénivelé de 900 m en falaise presque verticale, s'est partiellement écroulée en 1248 et en 2016. Cette catastrophe naturelle ne fut pas catastrophique pour tous car elle créa un bon terroir maintenant occupé par un vignoble réputé, les Abymes.

Des sites de montagne se trouvent également hors de la métropole, comme celui des cratères Bory et Dolomieu, en Réunion (p. 222). Les volcans de la Réunion ont été formés par un point chaud, comme ceux de Hawaï et d'Islande, et ont émergé tout récemment, à l'échelle des temps géologiques (2–3 Ma). Le piton de la Fournaise est un des volcans les plus actifs de la planète. L'île croît donc toujours, et le paysage évolue rapidement. Ainsi, les cratères Bory et Dolomieu (Fig. 6) se sont formés entre 1751 et 2007.

Les sites paléontologiques montrent la richesse de la France dans ce domaine. On y trouve des pistes de dinosaures du Jurassique (p. 24), la fameuse dalle aux ammonites de Digne (p. 30) et bien d'autres. Un site particulièrement productif est situé près d'Angeac, en

Charente (p. 54). On y a découvert tout un écosystème du début du Crétacé (140 Ma) : spores de dinoflagellées et de gymnospermes, du bois d'araucariacées, des dents de requins, des os d'amphibiens, de tortues, de crocodiles, et bien sûr, de dinosaures. Parmi ces derniers, on trouve un fémur de 220 cm d'un gigantesque sauropode (NÉRAUDEAU ET AL. 2012). Un autre site notable est le Cloup d'Aural (Lot, p. 116), dans les phosphorites du Quercy, qui a livré une riche faune de mammifères de l'Éocène et de l'Oligocène. Un site de cette région dont l'identité est malheureusement inconnue a livré de spectaculaires momies d'amphibiens et de serpents préservant les tissus mous, et une étude par synchrotron a récemment mis en évidence, dans une momie de salamandre, des nerfs, le tube digestif et la moelle épinière, le tout préservé en trois dimensions ! Le dernier repas de l'animal est même conservé : il s'agit d'une petite grenouille, qui figure rarement au menu des salamandres (TISSIER ET AL 2017). Nul besoin de s'éloigner beaucoup des grandes villes pour trouver des sites paléontologiques ; le gypse a été exploité (depuis l'Antiquité) dans la région Parisienne et des fossiles y ont été trouvés à divers endroits (Montmartre et les Buttes Chaumont, etc.), dont dans les carrières souterraines de Gagny (Seine-Saint-Denis ; p. 210). Ces dernières, dont la faune fossile fut étudiée par Cuvier, préservent aussi des cristaux géants de gypse. L'inventaire répertorie également des collections, dont une collection paléontologique renfermant entre autres du bois fossilisé et des insectes préservés dans de l'ambre (p. 56) remontant au Crétacé inférieur (100 Ma). Heureusement

que cette collection existe car le site dont elle provient (en Charente-Maritime) est maintenant noyé. Une partie de ce patrimoine paléontologique est déjà bien valorisé, tel le site de Champclauson, dans le Gard (p. 84), qui préserve une forêt de la fin du Carbonifère (300 Ma). En effet, une association propose des visites guidées tous publics, une exposition et un atelier paléontologique pour les enfants.

Cette petite synthèse sélective donne une idée de la diversité et de l'intérêt des sites du patrimoine géologique de la France couverts dans cet ouvrage, qui permet de bien saisir les enjeux de conservation de ces parcelles de notre territoire. Le texte est accessible à tous, et un glossaire assez étoffé (pp. 233–239) permet au novice de comprendre les termes les plus techniques. Il est bien rédigé et libre de fautes de frappe ou d'erreurs factuelles. Les lecteurs les plus enthousiastes regretteront peut-être seulement la bibliographie assez sommaire (p. 247), ne comportant que des références générales sur le patrimoine géologique (pas de références sur chacun des sites répertoriés). Mais à l'ère de l'Internet, il est heureusement très facile de trouver rapidement des références pertinentes sur la plupart des sujets traités dans ce livre. Le plus important pour un ouvrage de vulgarisation comme celui-ci est avant tout de susciter l'intérêt du lecteur, et ce but me semble largement atteint.

RÉFÉRENCES

- LÉONARD, L. 2016. – *Analyse de la mise en œuvre de la Stratégie de Création d'Aires Protégées*. Service du Patrimoine Naturel, Direction de l'Expertise et de la Valorisation et Direction Déléguée au Développement Durable, à la Conservation de la Nature et à l'Expertise, ed. MNHN (SPN) – MEEM, Paris. 1–47.
- NÉRAUDEAU, D., R. ALLAIN, M. BALLÈVRE, D. BATTEN, E. BUFFETAUT, J. COLIN, M. DABARD, V. DAVIERO-GOMEZ, A. EL ALBANI & B. GOMEZ. 2012. – The Hauterivian–Barremian lignitic bone bed of Angeac (Charente, south-west France): stratigraphical, palaeobiological and palaeogeographical implications. *Cretaceous Research*, 37: 1–14.
- ROVERI, M., R. FLECKER, W. KRIGSMAN, J. LOFI, S. LUGLI, V. MANZI, F.J. SIERRO, A. BERTINI, A. CAMERLENGHI & G. DE LANGE G. 2014. – The Messinian Salinity Crisis: past and future of a great challenge for marine sciences. *Marine Geology*, 352: 25–58.
- TISSIER, J., J., C. RAGE & M. LAURIN. 2017. – Exceptional soft tissues preservation in a mummified frog-eating Eocene salamander. *PeerJ*, 5: e3861.
- VALLADAS, H., J. CLOTTES, J.-M. GENESTE, M. A. GARCIA, M. ARNOLD, H. CACHIER & N. TISNÉRAT-LABORDE. 2001. – Evolution of prehistoric cave art. *Nature*, 413: 479.

MICHEL LAURIN

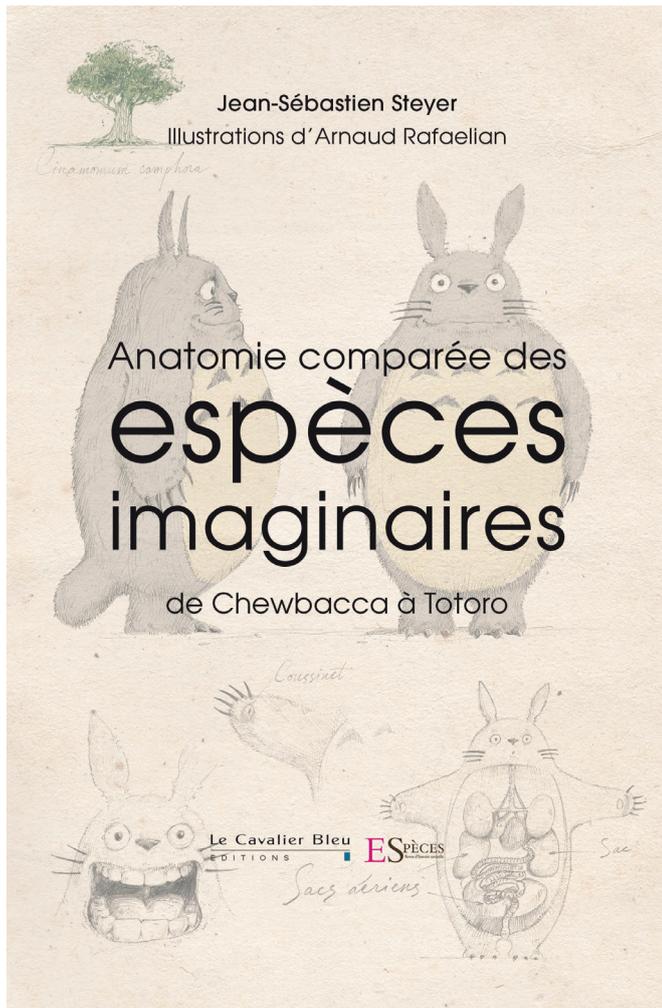
CR2P, CNRS/MNHN, Sorbonne Université, Centre de Recherches sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France. E-mail : michel.laurin@mnhn.fr

Anatomie comparée des espèces imaginaires de Chewbacca à Totoro

par JEAN-SÉBASTIEN STEYER; illustrations d'ARNAUD RAFAELIAN 2019

Le Cavalier Bleu, Paris

130 pp. Prix : 18 Euros



Ce livre présente agréablement, dans un texte accessible et divertissant, dix personnages ou espèces imaginaires réparties en quatre catégories : « espèces de science-fiction » (Chewbacca, Spock, les Porgs de Star Wars), « super-héros » (Wolverine, Spider-Man, Hulk), « espèces de fantasy » (la Méduse, le Dragon), et « espèces de bande dessinée » (le Marsupilami et Totoro). Ce bestiaire pourrait soulever des doutes sur le sérieux du livre, et pourtant, l'auteur (un paléontologue, chercheur au CNRS) utilise des principes scientifiques pour analyser ces êtres bizarres, et même tenter de les classer. Il tente également de déterminer ce qui est plausible (ce qui pourrait exister, sur d'autres planètes, ou ce qui aurait pu exister sur Terre, si l'histoire avait été

différente) et ce qui ne l'est pas. Les illustrations en noir-et-blanc d'ARNAUD RAFAELIAN qui ouvrent chaque chapitre sont pertinentes et belles. Le livre convient à un large public, à partir du niveau bac environ.

Commençons l'analyse de l'ouvrage par l'intrigant arbre évolutif figurant vers le début du livre (p. 9). L'auteur nous met au défi de trouver l'intrus. Il y en a en fait deux types : le Blob, seul être qui n'a pas droit à son chapitre dans le livre, mais également Chewbacca (personnage ressemblant très vaguement au Yéti mais originaire d'un monde extra-terrestre lointain) et les Porgs, car ils sont d'origine clairement et entièrement extra-terrestre (Spock étant un hybride d'Humain et de Vulcain). En effet, un arbre évolutif unit des taxons (groupes d'organismes vivants) liés entre eux par des liens évolutifs ; à priori, il n'y en a pas entre Chewbacca, les Porgs, le Blob et les autres personnages, qui sont d'origine Terrienne.

Il y a une autre surprise dans l'arbre : Spider-Man est classé dans les arachnoïdes, très loin de Spock, Hulk et Wolverine, ce qui n'est pas optimal. En effet, Spider-Man est un humain qui obtint des pouvoirs suite à la morsure d'une araignée génétiquement modifiée. En termes biologiques, on pourrait donc considérer que Spider-Man est bien un *Homo sapiens* mais avec un transfert génique, sur une toute petite partie du génome, d'un arachnide. Ce point en soulève un autre, récurrent dans les super-héros et mutants de l'univers de Marvel Comics : pour qu'une mutation ait un effet systémique, elle doit survenir dans les gamètes (ou plus rarement, dans l'œuf fécondé). Si un organisme est exposé à un agent mutagène (radiations ou substance chimique, en général), ce sont ses descendants qui exprimeront les mutations ainsi générées (l'individu exposé risque surtout de mourir, si son exposition a été forte, comme c'est souvent le cas dans les super-héros MARVEL). Au contraire, dans les histoires de MARVEL Comics (qui produisent, entre autres, Spider-Man et Hulk, traités dans ce livre), ce sont les personnages exposés qui acquièrent des pouvoirs surprenants. Visiblement, les écrivains de Marvel n'ont jamais compris cette notion de base de biologie, mais ce n'est pas la faute de STEYER qui maîtrise bien ce phénomène (STEYER 2014).

En fait, ce livre ignore aimablement les diverses entorses plus ou moins sévères que les auteurs de science-fiction à l'origine des personnages ou espèces étudiées ont infligées à divers faits scientifiques. Je serai moins aimable et je profiterai donc de cette occasion pour mentionner divers problèmes scientifiques soulevés par ces êtres étranges, problèmes qui

expliquent pourquoi ces espèces et personnages ne peuvent pas exister. Ainsi, cette analyse peut aussi être considérée comme un complément, une perspective supplémentaire à celle présentée dans le livre.

Le chapitre sur Chewbacca, qui ouvre la section sur les espèces de science-fiction, discute des caractères primates et (plus surprenant) canins de ce personnage. La truffe (rhinarium, en jargon technique) mentionnée par l'auteur n'est pas spécifique aux canins ou autres animaux domestiques ; c'est un caractère mammalien ancien, que nos ancêtres possédaient donc (GLÄSER & KRÖGER 2017). Il semble néanmoins plausible que le nom « Chewbacca » vienne du mot russe pour « chien », « soboka » (prononcé « sabaka »).



Fig. 1. Photo publicitaire (1975) de Leonard Nimoy dans le rôle de Spock (1975) dans l'émission de science-fiction Star Trek. Domaine public. Source : https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Leonard_Nimoy_1975.jpg

Le chapitre sur Spock, personnage bien connu de la série Star Trek (Fig. 1), se concentre, sans surprises, sur ses oreilles pointues. La fonction de l'oreille externe n'est pas uniquement de protéger le conduit auditif, comme l'auteur le rapporte. En effet, en se pliant sur ce conduit, comme chez les chats et certains autres mammifères, l'auricule (pavillon de l'oreille) protège effectivement le conduit auditif. Mais lorsqu'il est en position déployée, il joue un important rôle de collecte des sons, en déviant les ondes sonores vers le conduit auditif. Ce rôle est évoqué indirectement par l'auteur dans une citation de DARWIN (p. 27).

Néanmoins, le plus surprenant chez Spock n'est pas son auricule pointue, car comme le souligne l'auteur, de nombreux mammifères ont une auricule pointue (notamment chez les félins). Non, c'est l'origine hybride de Spock (pas abordée dans le livre) qui pose un réel problème. En effet, si le père de Spock était Vulcain, sa mère était Terrienne. Or, les Vulcains (espèce fictive) sont censés être issus d'une évolution biologique sur la planète Vulcain (planète tout aussi fictive), évolution largement indépendante de celle de la Terre. Un épisode de Star Trek : the Next Generation (« The Chase » ; « La Poursuite », épisode 20 de la saison 6) explique bien qu'une très ancienne race d'humanoïdes avaitensemencé divers mondes avec de l'ADN il y a 4 Ga (milliards d'années) pour y diriger l'évolution vers des humanoïdes. À cette période, la vie apparaissait peut-être tout juste sur Terre ; il faut donc soit envisager que cet ADN ait été à l'origine de la vie sur Terre, soit qu'il ait été intégré à des êtres existant alors, mais il s'agirait de bactéries car les Eucaryotes (organismes possédant un noyau cellulaire) n'existaient alors probablement pas encore sur Terre. Il faut donc imaginer une évolution très fortement contrainte et une forte orthogenèse (ULETT 2014) pour générer, en quelques milliards d'années, des humanoïdes génétiquement compatibles. Or, depuis les travaux de DARWIN, on considère généralement que l'évolution est largement aléatoire, menée par la sélection naturelle sur des mutations aléatoires, de la dérive génétique (tout aussi aléatoire), mais tout de même contrainte par des facteurs structurels et développementaux (BARD 2018). L'orthogenèse est maintenant une hypothèse largement oubliée (ULETT 2014 : 131). Mais même une puissante orthogenèse n'expliquerait pas comment ces mêmes humanoïdes seraient interféconds, alors que ceux sur la Terre ne sont pas compatibles avec leurs plus proches parents (le chimpanzé *Pan troglodytes*), dont ils ont divergé il y a seulement 7 millions d'années (PERELMAN ET AL. 2011). De plus, l'ADN aurait dû arriver sur Terre un plus récemment que supposé par le scénario de Star Trek car la Terre fut bombardée intensivement par des météorites, dont certains étaient énormes, entre 4,1 et 3,8 Ga (EL ALBANI ET AL. 2016), ce qui a dû la stériliser, si jamais la vie existait sur notre planète à cette époque reculée. Bref, c'est l'existence d'hybrides entre races humanoïdes issues d'une évolution biologique sur des planètes lointaines qui surprend, bien plus que la forme des oreilles de Spock.

Le chapitre sur les Porgs nous ramène à Star Wars (comme celui sur Chewbacca). Ces êtres extra-terrestres (de la planète fictive Ahch-To) ressemblent vaguement à des oiseaux dodus mais sont munis de dents. L'auteur conclut, d'après la présence de quatre pattes, qu'ils peuvent être rangés parmi les tétrapodes (p. 34). Ce serait sans doute vrai dans l'acception ancienne des taxons qui en faisaient des classes (entités universelles définies par des propriétés uniques et suffisantes), mais beaucoup d'auteurs récents (pas tous) les considèrent plutôt comme des individus (ERESHEFSKY 2007). De plus, en nomenclature phylogénétique (un type de nomenclature qui s'est développé à partir d'environ 1990), les taxons sont des entités historiques. Ainsi, une forme de vie extra-terrestre ne peut pas faire partie de Tetrapoda (le nom formel du taxon qui

inclut les tétrapodes) car elle n'est pas étroitement apparentée aux tétrapodes (LAURIN ET ANDERSON 2004, LAURIN 2008) ; on peut seulement déclarer qu'elle ressemble à un tétrapode, mais les similitudes sont alors forcément des convergences, pas des synapomorphies (caractères dérivés partagés). Mais sans doute ces notions sont-elles un peu trop avancées pour le lectorat visé par ce livre.

Le chapitre sur Wolverine ouvre la section sur les super-héros. Il est étonnant qu'on trouve un animal ayant une arme analogue dans la nature. En effet, comme le rapporte l'auteur (p. 48), certains anoures africains (*Trichobatrachus*, du Nigeria et du Congo) et *Astylosternus* (du Cameroun) possèdent des griffes qui, pour être fonctionnelles, doivent percer la peau (BLACKBURN ET AL. 2008). L'auteur a raison d'attirer l'attention sur les menaces qui pèsent sur le Glouton ou Carcajou (les noms français du taxon, *Gulo gulo*, dont le nom vernaculaire anglais est Wolverine), l'homonyme du super-héros. En effet, le réchauffement climatique et la déforestation menacent ce mammifère carnivore (COPELAND ET AL. 2010) ; mais heureusement qu'en plus de vivre en Europe, il habite également en Russie, au Canada et en Alaska.

Le chapitre sur Spider-Man nous apprend que s'il arrive à grimper sur des surfaces verticales, ou même à l'envers, suspendu à un plafond, c'est grâce aux nano-poils organisés en coussinets qu'on trouve également chez les araignées. Ces coussinets sont apparus à au moins quelques reprises dans le monde animal. En effet, on les trouve aussi bien chez des arthropodes, notamment chez de nombreux arachnides et insectes, que chez des amphibiens (rainettes) et squamates (geckos). Des chauve-souris ont des capacités similaires, mais le mécanisme d'adhésion de leurs coussinets ne repose pas sur des nano-poils (SCHLIEMANN 1971, RISKIN & RACEY 2010). L'auteur note également que les forces d'adhésion augmentent avec la surface des coussinets adhésifs et qu'elle doit compenser le poids de l'animal. Or, comme la surface est proportionnelle au carré des dimensions linéaires de l'organisme (sa surface, donc) mais que sa masse augmente avec le cube de ces mêmes dimensions, ce mécanisme requiert une augmentation disproportionnée des coussinets adhésifs avec la masse corporelle et ne fonctionne donc pas au-delà d'une certaine taille, qui est proche de celle des plus grands geckos (LABONTE ET AL. 2016). Un humain étant trop gros pour grimper à l'aide de ce seul mécanisme, cet aspect de Spider-Man défie donc les lois de la physique ! Le chapitre mentionne également les propriétés étonnantes des fils d'araignées et leur voracité, qui devrait logiquement conférer à Spider-Man un appétit gigantesque !

L'analyse de Hulk débute par une brève présentation du personnage (Bruce Banner, un physicien des particules) et du contexte historique entourant sa création : guerre froide et craintes d'un conflit nucléaire. Pas surprenant alors que les pouvoirs de Hulk tirent leur origine d'une exposition aux rayons gamma. L'auteur attribue l'augmentation de masse de Hulk à la capacité (en vertu de leur énergie extrême) des rayons gamma de convertir l'énergie en matière. Mais ceci soulève deux problèmes ; d'une part, une telle dose aurait certainement

tué n'importe quel organisme biologique. D'autre part, il faudrait imaginer qu'une source mystérieuse irradie Bruce Banner avec une énergie incroyable chaque fois qu'il se fâche et se transforme en Hulk. Voici donc deux entorses sérieuses à la science dans ce personnage. Mais l'auteur a raison d'attirer l'attention (p. 72) sur d'autres problèmes de ce personnage ; sa solidité à toute épreuve (comme lorsqu'il atterrit de ses sauts prodigieux) est simplement impossible.

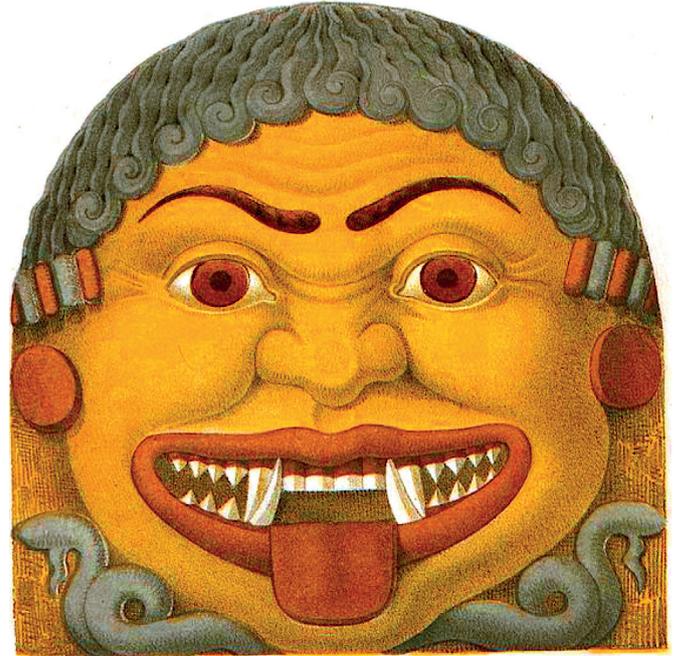


Fig. 2. Gorgoneion d'époque archaïque. On remarque les crocs rappelant vaguement des défenses de sangliers et des serpents situés non dans la chevelure (qui est typique de représentations plus récentes) mais plus bas (en théorie à la hanche, mais ici, impossible à savoir vu que seule la tête est représentée). Dessin d'une terre cuite trouvée sous le Parthénon en 1836. Par CHRISTIAN HANSEN (architecte). Tiré de ROSS (1855), Domaine public, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=19340031>

La section « Espèces de Fantasy » ouvre avec la Méduse (une des trois Gorgones), qu'on s'attendrait plutôt à voir dans une section de mythologie (grecque, en l'occurrence). L'auteur souligne que les représentations anciennes de la Méduse varient et qu'elle apparaît comme femme-centaure, femme ailée avec des défenses de sanglier (Fig. 2), ou encore comme femme-serpent. Il est vrai que la chevelure de serpents, présente dès l'Antiquité (des serpents apparaissaient alors parfois à la taille) a été consacrée dans les représentations récentes. Cette fille de Phorcys et Cétéo, deux divinités marines primordiales, n'a donc pas un aspect très marin, contrairement à ce que son nom évoque aujourd'hui (bien plus tard, au 18^e siècle, LINNÉ donna le nom de méduse à des cnidaires à cause de la similitude entre leurs tentacules et les serpents de la chevelure de leur homonyme mythologique). L'auteur s'appuie alors sur un autre aspect de la Méduse, à taille et queue de serpent, pour chercher dans des fossiles de serpents géants comme le *Gigantophis* une origine possible du mythe de ce personnage. La digression sur les serpents préhistoriques géants et leur

possible origine marine (mais voir APESTEGUÍA & ZAHER 2006) est intéressante ; malheureusement, cet aspect de la Méduse (à taille et queue de serpent) semble être une invention récente (20^e siècle), ce qui falsifie l'hypothèse. De plus, *Gigantophis* était bien présent dans le bassin Méditerranéen il y a environ 40 Ma, mais n'a pour l'instant pas été trouvé en Grèce (RAGE ET AL. 2014). Il est peu probable que les Grecs de l'Antiquité aient eu plus de chance que les paléontologues modernes pour en trouver des fossiles. L'origine des personnages et espèces mythiques anciennes est complexe et souvent difficile à établir ; les fossiles y ont sans doute joué un rôle assez mineur, servant surtout de justification à posteriori de ces mythes (Lherminier & Laurin 2018).



Fig. 3. Dragon représenté sur l'hôtel de ville de Munich. Par NINO BARBIERI — Travail personnel, CC BY 2.5, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=1708165>

Toujours dans la section « Espèces de Fantasy », le chapitre sur les dragons mentionne que le prothée anguillard (*Proteus anguinus*), urodèles cavernicoles, était considéré comme une larve de dragon (p. 93). Le mythe du dragon chinois pourrait tirer son origine de découverte fortuite et ancienne de restes de dinosaures sauropodes (p. 94). En Europe, des restes de grands mammifères pléistocènes ont été interprétés comme des restes de dragons pendant la Renaissance (p. 94), mais ceci est probablement bien ultérieur à la naissance du mythe

européen du dragon (Fig. 3), car il est probable que le serpent Python qu'Apollon combattit servit de prototype aux dragons européens, dont l'origine est donc antique. L'auteur souligne d'ailleurs (p. 95) que le mot grec drákōn signifie serpent. Dans d'autres cultures, le dragon peut être un amphibien, comme au Japon, où les salamandres japonaises géantes (*Andrias japonicus*) ont sans doute inspiré ce mythe (p. 95).



Fig. 4. Reconstitution de *Quetzalcoatlus*, le plus grand animal ayant volé. Par JOHNSON MORTIMER - <http://johnson-mortimer.deviantart.com/art/Quetzalcoatlus-582934790>, CC BY 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=49523137>

L'auteur souligne que les ailes des dragons géants des représentations récentes ne leur permettraient pas de voler. En effet, la portance est proportionnelle à la surface des ailes (donc au carré des dimensions linéaires du dragon) et au carré de la vitesse (p. 98), alors que la masse est proportionnelle au cube des dimensions linéaires. Il faudrait donc imaginer des dragons aux ailes gigantesques et volant à des vitesses supersoniques ! L'auteur décrit alors brièvement les plus grands animaux ayant volé, des ptérosaures (*Quetzalcoatlus* et *Hatzeropteryx*, de 10 m d'envergure et 100 kg ; Fig. 4), ainsi qu'un oiseau moins grand (*Pelagornis sandersi*, de 6 m d'envergure et 22 à 40 kg) mais malgré tout impressionnant (p. 98).

Les dragons crachent souvent du feu. On n'a jamais observé un tel phénomène dans la nature, mais l'auteur en profite pour parler des organismes (bactéries, surtout) hyperthermophyles, capables de se reproduire à des températures supérieures à 80 °C. On se demande même si LUCA (pour « Last Universal Common Ancestor » ; le dernier ancêtre commun à toute vie sur Terre) fut hyperthermophile ou pas (DI GIULIO 2003, AKANUMA 2017). Il y a une petite erreur factuelle ; l'auteur suggère que les dragons pourraient avoir une « poche d'hélium ou autre gaz combustible plus léger que l'air » (p. 100). En fait, l'hélium (He) est effectivement plus léger que l'air et pourrait donc aider le dragon à voler, mais il n'est pas combustible ; c'est un gaz inerte. L'auteur pensait sans doute à l'hydrogène, qui, sous sa forme moléculaire (H₂) est à la fois léger et combustible.

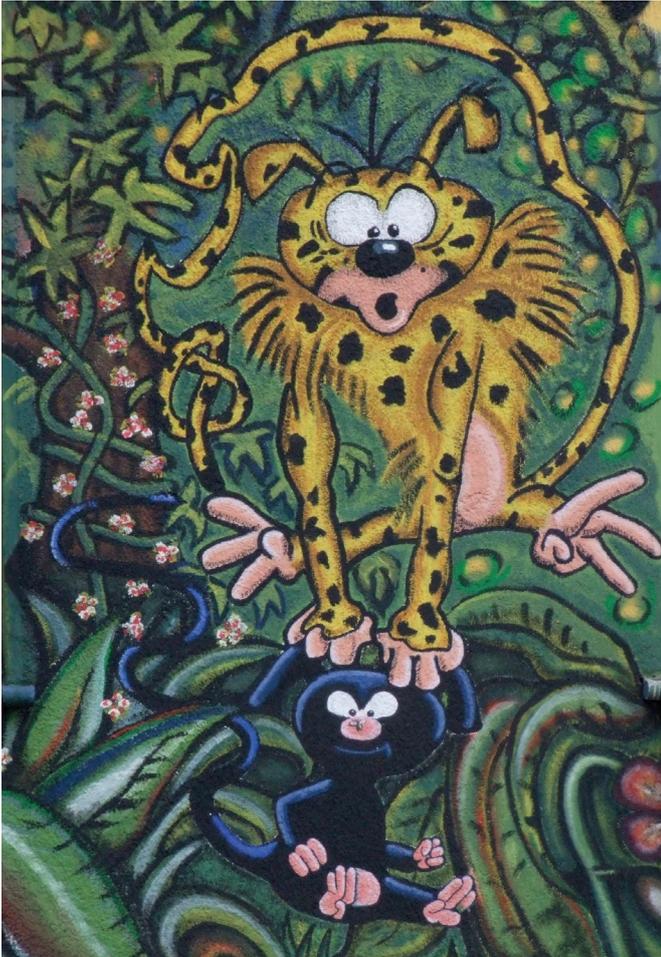


Fig. 5. Marsupilami. Photo d'une peinture murale située à Düsseldorf. Par JOHANN H. ADDICKS - addicks@gmx.net — Photographie personnelle (recadrée pour cet article), GFDL 1.2, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=5521252>

On aborde la section sur les « espèces de bande dessinée » avec le marsupilami (Fig. 5). L'auteur souligne (p. 108), à juste titre, que cet animal imaginaire est mal nommé car il pond des œufs ; il ne peut donc pas être un marsupial (qui sont tous vivipares). C'est plus probablement un monotrème, le seul type de mammifères ovipares actuels.

Le dernier animal imaginaire abordé est Totoro, une création du fameux producteur de films d'animation japonais HAYAO MIYAZAKI qui figure sur la page-couverture du livre. Ce dernier semble être un mammifère énorme, très léger, pacifique, vivant dans les forêts du Japon. L'auteur souligne que son domicile habituel, un camphrier, est chargé de symbolique car « le camphrier est, avec le ginko, le premier arbre qui a repoussé après le bombardement d'Hiroshima » (p. 120). On peut donc imaginer que Totoro est un mutant résultant de l'exposition aux radiations suivant le bombardement nucléaire.

Pour résumer, ce livre permettra aux amateurs de science-fiction de passer d'agréables moments en apprenant des détails parfois surprenants sur leurs personnages préférés. Les lecteurs de cet ouvrage se poseront inmanquablement des questions auxquelles ils n'avaient pas pensé à propos de ces personnages et espèces imaginaires, et même s'ils n'arriveront

pas toujours forcément aux mêmes conclusions que STEYER, ce n'est pas grave. Tant mieux, même, car une lecture stimulante qui incite à la réflexion est sans doute préférable à un exposé de solutions toutes faites. Peut-on étudier des espèces qui n'existent que dans notre imagination ? Cet ouvrage le suggère !

RÉFÉRENCES

- AKANUMA, S. 2017. – Characterization of reconstructed ancestral proteins suggests a change in temperature of the ancient biosphere. *Life*, 7: 33.
- APESTEGUÍA, S. & H. ZAHER. 2006. – A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. *Nature*, 440: 1037–1040.
- BARD, J.B.L. 2018. – Tinkering and the Origins of Heritable Anatomical Variation in Vertebrates. *Biology*, 7: 1–19.
- BLACKBURN, D.C., J. HANKEN & F.A. JENKINS JR. 2008. – Concealed weapons: erectile claws in African frogs. *Biology Letters*, 4, 355–357.
- COPELAND, J., K. MCKELVEY, K. AUBRY, A. LANDA, J. PERSSON, R. INMAN, J. KREBS, E. LOFROTH, H. GOLDEN & J. SQUIRES. 2010. – The bioclimatic envelope of the wolverine (*Gulo gulo*): do climatic constraints limit its geographic distribution? *Canadian Journal of Zoology*, 88, 233–246.
- DI GIULIO, M. 2003. – The universal ancestor and the ancestor of bacteria were hyperthermophiles. *Journal of Molecular Evolution*, 57, 721–730.
- EL ALBANI, A., R. MACCHIARELLI & A.R. MEUNIER. 2016. – *Aux origines de la vie : Une nouvelle histoire de l'évolution*. Dunod, Paris.
- ERESHEFSKY, M. 2007. – Foundational issues concerning taxa and taxon names. *Systematic Biology*, 56, 259–301.
- GLÄSER, N. & R.H. KRÖGER. 2017. – Variation in rhinarium temperature indicates sensory specializations in placental mammals. *Journal of Thermal Biology*, 67, 30–34.
- LABONTE, D., C.J. CLEMENTE, A. DITTRICH, C.-Y. KUO, A.J. CROSBY, D.J. IRSCHICK & W. FEDERLE. 2016. – Extreme positive allometry of animal adhesive pads and the size limits of adhesion-based climbing. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 1297–1302.
- LAURIN, M. 2008. – *Systématique, paléontologie et biologie évolutive moderne : l'exemple de la sortie des eaux des vertébrés*. Ellipses, Paris, 176 pp.
- LAURIN, M. & J.S. ANDERSON. 2004. – Meaning of the name Tetrapoda in the scientific literature: an exchange. *Systematic Biology*, 53, 68–80.
- LHERMINIER, P. & M. LAURIN. 2018. – Revue critique/Review de Fossiles et croyances populaires, E. BUFFETAUT (2017). *Le Cavalier Bleu*, 164 pp., 18 €. *Comptes Rendus Palevol*, 17, 233–237.
- PERELMAN, P., W.E. JOHNSON, C. ROOS, H.N. SEUÁNEZ, J.E. HORVATH, M.A.M. MOREIRA, B. KESSING, J. PONTIUS, M. ROELKE, Y. RUMPLER, M.P.C. SCHNEIDER, A. SILVA, S.J. O'BRIEN & J. PECON-SLATTERY. 2011. – A molecular phylogeny of living primates. *PLoS Genetics*, 7, 1–17.
- RAGE, J.-C., G. MÉTAIS, A. BARTOLINI, I.A. BROHI, R.A. LASHARI, L. MARIVAUX, D. MERLE & S.H. SOLANGI. 2014. – First report of the giant snake *Gigantophis* (Madtsoiidae) from the Paleocene of Pakistan: paleobiogeographic implications. *Geobios*, 47, 147–153.
- RISKIN, D.K. & P.A. RACEY. 2010. – How do sucker-footed bats hold on, and why do they roost head-up? *Biological Journal of the Linnean Society*, 99, 233–240.

ROSS, L. 1855. – *Archäologische Aufsätze (Band 1): Griechische Gräber. Ausgrabungsberichte aus Athen. Zur Kunstgeschichte und Topographie von Athen und Attika*. B. G. Teubner, Leipzig, XXIV + 286 pp.

SCHLIEMANN, H. 1971. – Die Haftorgane von *Thyroptera* und *Myzopoda* (Microchiroptera, Mammalia)—Gedanken zu ihrer Entstehung als Parallelbildungen 1. *Journal of Zoological Systematics and Evolution Research*, 9, 61–80.

STEYER, J.-S. 2014. – Les X-men, l'avenir de l'homme ? *Pour la Science*. 440 : 80–81.

ULETT, M.A. 2014. – Making the case for orthogenesis: the popularization of definitely directed evolution (1890–1926). *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 45, 124–132.

MICHEL LAURIN

CR2P, CNRS/MNHN, Sorbonne Université, Centre de Recherches sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France. E-mail : michel.laurin@mnhn.fr

Conférence présentée le 11 septembre 2019

Le Desman des Pyrénées

par Frédéric Blanc, Mélanie Némoz et Lucas Santucci

Conservatoire d'espaces naturels Midi-Pyrénées, 75 voie du TOEC – BP 57611- 31076 Toulouse Cedex 3.
E-mail : frederic.blanc@espaces-naturels.fr

Petit mammifère discret et fragile, le Desman des Pyrénées (*Galemys pyrenaicus*) est passé longtemps inaperçu aux yeux de l'Homme puisqu'il n'a été découvert qu'en 1811.

Ce proche cousin de la Taupe a une physionomie atypique. Il vit dans les cours d'eau de moyenne et haute montagne et les lacs d'altitude. Son aire de répartition s'étend des Pyrénées au nord-ouest de l'Espagne et au nord du Portugal.

Les connaissances sur sa biologie et son écologie restent lacunaires. La petite taille de l'espèce, son habitat,

sa sensibilité aux manipulations, la faible densité de ses populations expliquent en grande partie ce constat. À titre d'exemple, aucune observation de desman de moins de trois mois n'est recensée à ce jour, et peu d'informations sont disponibles sur sa reproduction. Néanmoins, grâce à la mobilisation de nombreux acteurs et au développement de nouveaux outils comme la génétique, les connaissances ont largement progressé au cours de la dernière décennie.

Le Desman est protégé à l'échelle française et européenne, de même que ses sites de repos et de reproduction.

Les experts de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature considèrent que l'espèce est confrontée à un risque élevé d'extinction à l'état sauvage. La dégradation, la destruction et la fragmentation de son habitat (cours d'eau et berges) sont les principales causes de la régression de l'espèce. Compte-tenu de son aire de répartition restreinte, la France a une forte responsabilité dans la conservation de ses populations.

Un programme de sauvegarde européen : le LIFE+ Desman

Depuis 2008, une véritable dynamique s'est mise en place en France autour de la préservation du Desman des Pyrénées. Il a fait l'objet d'un Plan National d'Actions (2010 – 2015) qui a permis de préciser l'évolution de sa

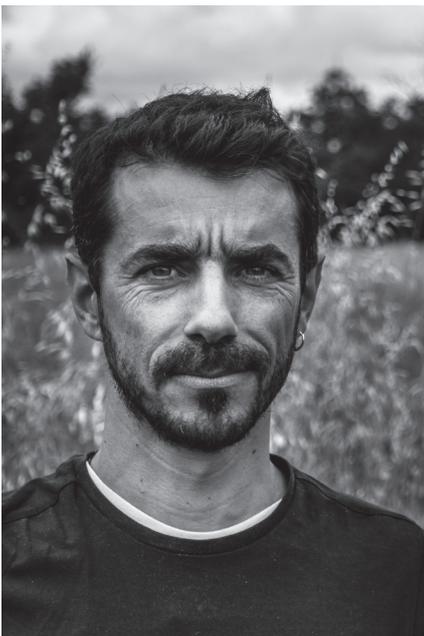


Fig. 1 : FRÉDÉRIC BLANC



Fig. 2 : MÉLANIE NÉMOZ



Fig. 3 : LUCAS SANTUCCI

répartition française et de constituer un réseau d'acteurs impliqués dans sa conservation. Depuis 2014, un programme de sauvegarde européen, le LIFE+ Desman (2014 – 2020), met tout en œuvre pour améliorer le statut de conservation du Desman des Pyrénées en France et préserver ses habitats. Coordonné par le Conservatoire d'Espaces Naturels de Midi-Pyrénées, ce projet mobilise un grand nombre de partenaires techniques et financiers qui mènent des actions d'acquisition de connaissances, de gestion et de protection du milieu et des actions de formation et de sensibilisation. Une émulation remarquable autour de ce petit animal !



Fig. 4 : le Desman des Pyrénées. Une photo inédite. © LUCAS SANTUCCI / Agence Zeppelin

Conférence présentée le 23 octobre 2019

Guyane : les plantes de la forêt amazonienne

par Boris Presseq* et Olivier Cochard**

*Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse. E-mail : Boris.presseq@toulouse-metropole.fr

** Nature en Occitanie. E-mail : po.cochard@ntaureo.org

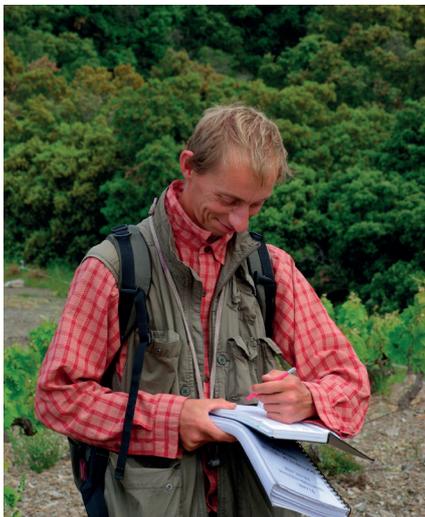


Fig. 1 : P.O. COCHARD

La forêt de la montagne de Kaw

En novembre 2018 nous avons participé à une mission de terrain programmée en partenariat et sur le territoire de la Réserve Naturelle Nationale de Kaw-Roura en Guyane, avec le soutien de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse. Cette mission s'est déroulée pendant 10 jours dans la forêt équatoriale de la « Montagne »

de Kaw dont le versant Nord fait face à l'Océan Atlantique et qui culmine à 310 m.

Accompagnés des gardes-naturalistes de la réserve, nous avons sillonné, depuis des bivouacs établis en forêt, trois zones : la Montagne Gabrielle, la Crique Patawa et la Montagne Favard/ Crique Solitaire.

Pour nous, l'objectif de ce travail de terrain est d'avoir une meilleure connaissance des paysages de la réserve, de faire l'inventaire des palmiers et d'un groupe d'insectes, les Hémiptères. Les palmiers, qui composent le paysage de la strate du sous-bois, sont en effet un bon indicateur de la santé de la forêt. Leur présence, leur diversité et leur abondance sont autant de données qui nous renseignent sur la dynamique forestière et la biodiversité présente.

En Guyane, ce sont 59 espèces de palmiers qui sont recensées dont certaines très rares connues de quelques spécimens. Il s'agissait ainsi de rechercher une espèce rare et protégée, dont un seul exemplaire est connu sur une réserve proche, *Astrocaryum minus*.



Fig. 2 : B. PRESSEQ

Malgré le territoire parcouru à pied nous ne l'avons pas trouvée, ce qui souligne encore plus son caractère rare.

Au final, la mission a été très enrichissante d'un point de vue des connaissances acquises ; 18 espèces de palmiers ont été inventoriées et de très nombreuses observations naturalistes ont été réalisées qui alimenteront la base de données de la réserve. En plus de la flore et des insectes Hémiptères, nous nous sommes bien sûr penchés sur la faune des mammifères : singes hurleurs, capucins et tamarins à mains dorées, la loutre géante, le tapir... ; celle des oiseaux avec l'ara, le margay, le tinamou, le héron agami... ; mais aussi les serpents, lézards, mollusques et insectes.



Fig. 3 : forme juvénile du palmier *Syagrus inajai*, montagne Gabrielle, Kaw, Guyane.

Conférence présentée le 6 novembre 2019

Un sommet adaptatif : les fourmis tropicales

par Luc Passera

Laboratoire de la cognition animale, Université Paul Sabatier, Toulouse. E-mail : luc.passera@wanadoo.fr



Avec 15200 espèces connues les fourmis font pâle figure comparées aux 400000 coléoptères et au million d'insectes. Elles se rattrapent largement si l'on considère le nombre d'individus : à tout moment 1 à 10 millions de milliards d'ouvrières trottaient sur les terres émergées. C'est dire l'importance écologique qu'elles jouent, d'autant plus importante que l'on se rapproche de l'équateur car les fourmis comme les autres êtres vivants obéissent à un gradient de biodiversité latitudinal : on compte par exemple autant d'espèces de fourmis (43) sur un seul arbre de la forêt amazonienne au Pérou que dans toute la Finlande. En rencontrant un milieu tropical riche à la fois de forêts et d'insectes, les fourmis ont développé des comportements particuliers qui font l'objet de cette présentation.

Qu'elles soient tropicales ou non toutes les espèces de fourmis vivent toujours dans des sociétés présentant

des caractéristiques communes (HÖLDOBLER & WILSON, 1990). Le déterminisme des sexes tient à la fécondation ou non de l'ovule pondue par une femelle reproductrice, la reine. Cette femelle, ailée à sa naissance, possède une spermathèque qui stockera pour de nombreuses années les spermatozoïdes transmis par un ou plusieurs mâles lors d'un vol nuptial unique. Lors de la ponte, la reine peut tenir sa spermathèque fermée. Elle pondra alors un œuf vierge haploïde par parthénogenèse arrhénotoque. La larve haploïde qui résulte de l'éclosion de cet œuf évoluera en un adulte mâle. Si la reine ouvre sa spermathèque, laissant échapper quelques spermatozoïdes, elle pondra un œuf fécondé diploïde qui sera à l'origine des individus femelles de la société. Selon l'alimentation reçue et aussi des facteurs génétiques, les larves deviendront des femelles ailées à destination royale ou des femelles aptères à devenir ouvrière. Après l'accouplement les mâles disparaissent laissant évoluer une société matriarcale peuplée seulement d'une ou plusieurs reines et de très nombreuses ouvrières.

La coopération et la division du travail

Comme dans toutes les sociétés animales, les fourmis coopèrent pour effectuer toutes les tâches qui ont pour but ultime de produire le plus grand nombre possible de sexués afin de multiplier les gènes de l'espèce. C'est ainsi que l'on peut voir en Amérique

tropicale les ouvrières de la fourmi légionnaire *Eciton burchelli* former des chaînes en s'accrochant par les pattes selon un processus auto-organisateur qui exclut tout maître d'œuvre. Ces chaînes peuvent servir de pont pour faciliter à la société le franchissement d'obstacles comme une branche entravant le déplacement des colonnes de chasse (Fig 1).



Fig. 1 : La coopération, un fondement des sociétés animales. Ici des ouvrières de la fourmi légionnaire *Eciton burchelli* coopèrent pour former un pont.

Après la fécondation la reine élève elle-même la première génération d'ouvrières. Vivant recluse et ne sortant habituellement pas pour chasser, elle nourrit les premières larves en mobilisant les réserves lipidiques accumulées avant le vol nuptial et en histolysant les muscles alaires désormais inutilisés. Son comportement change brusquement dès que les premières ouvrières apparaissent. Une division du travail ou polyéthisme se met en place. La reine désormais se consacrera uniquement à la ponte. Les ouvrières, qui sont habituellement

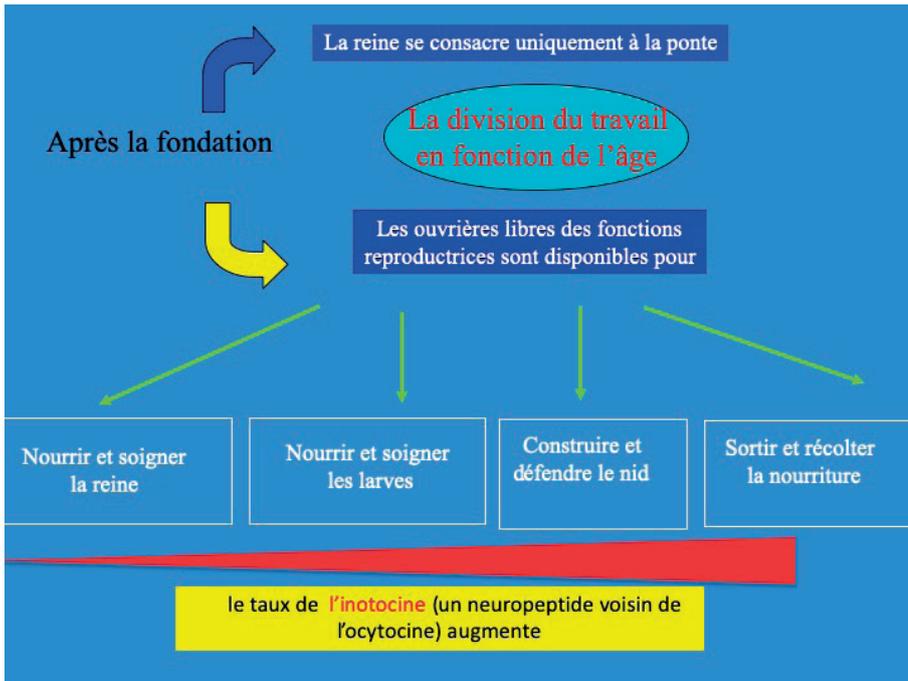


Fig. 2 : La division du travail en fonction de l'âge.

stériles, effectueront les autres tâches nécessaires au fonctionnement de la société (PASSERA & ARON 1990). (Fig. 2).

Quand la succession des activités est liée à l'âge des ouvrières, ces dernières se déplaceront selon un mouvement centrifuge. Toutes jeunes, elles résident au centre du nid et nourrissent la reine.

Un peu plus âgées elles se rendent dans les chambres à couvain nourrissant les larves et assistant les nouvelles ouvrières qui sortent de leur cocon de nymphose ou se débarrassent d'une enveloppe nymphale. Quelques jours ou semaines plus tard, elles se rendent à la périphérie du nid le remaniant ou l'agrandissant. C'est aussi à cet âge qu'elles remplissent les fonctions de

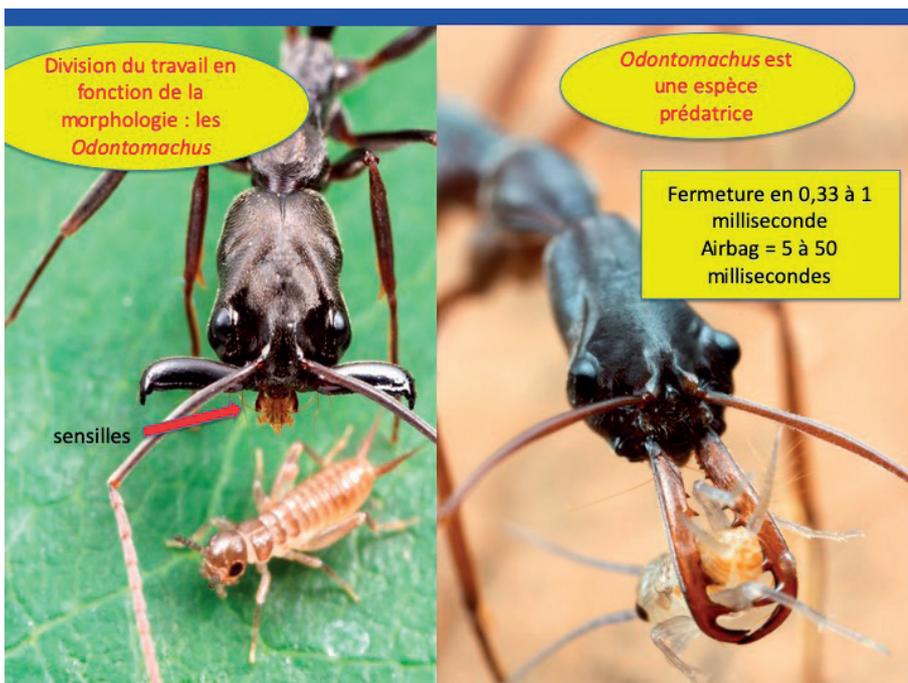


Fig. 3 : La division du travail en fonction de la morphologie. Les mandibules d'une ouvrière d'*Odontomachus* sp. capturent une proie.

gardiennes veillant à ce qu'aucun intrus pénètre dans la colonie. Cette division du travail selon l'âge est liée à l'augmentation dans l'hémolymphe du taux d'un neuropeptide, l'inotocine, qui a pour fonction d'augmenter l'épaisseur de la cuticule des ouvrières. Une cuticule mince n'est pas imperméable. Une toute jeune ouvrière à la cuticule mince subirait une dessiccation mortelle si elle sortait du nid. Plus âgée, la cuticule est devenue plus épaisse et imperméable. L'ouvrière peut alors sortir du nid et affronter un environnement plus sec que l'intérieur du nid.

La tâche à accomplir peut aussi être due à une morphologie particulière de l'ouvrière. Les *Odontomachus* des contrées tropicales sont des prédateurs favorisés par la présence d'yeux de grande taille permettant de repérer et de se rapprocher des proies, mandibules tenues ouvertes à 180°. Dès que l'une des quatre sensilles implantées sur la marge interne des mandibules touche la proie, les mandibules se referment à la vitesse stupéfiante de 0,33 à une milliseconde. Quarante-cinq fois plus rapide que le gonflement d'un airbag de voiture (GRONENBERG W. & J. TAUTZ 1994). (Fig. 3).

Paraponera clavata est aussi une fourmi prédatrice qui avec ses 3 cm de long est plus imposante qu'un frelon. Sa piqûre, qui tue une souris, est extrêmement douloureuse. Les amérindiens l'utilisent lors des rites initiatiques marquant le passage à l'état adulte. Le jeune adolescent doit rester stoïque le plus longtemps possible malgré la douleur atroce qui évoque celle causée par une balle de fusil (Fig. 4).



Fig. 4 : *Paraponera clavata* avec ses trois cm de long est la plus grande fourmi au monde. Sa piqûre est la plus douloureuse de tous les hyménoptères.

Les fourmis légionnaires

Dans les forêts néotropicales humides de l'Amérique du Sud les nids d'*Eciton* comptent de 100000 à 1,5 million d'individus. Ces sociétés, appelées aussi fourmis nomades, voyageuses ou army-ants n'ont pas de nid structuré fixe mais un bivouac qui regroupe chaque soir tous les individus en une boule atteignant 60 cm de diamètre (Fig. 5). Leur cycle est marqué par une alternance de phases sédentaires et nomades (GOTWALD 1995) (Fig. 6). La phase sédentaire est marquée par le gonflement de la reine sous la pression des ovaires. Devenue énorme elle ne peut plus se déplacer d'où cette phase sédentaire qui dure exactement 20 jours pendant laquelle elle pond au rythme de deux œufs par minute. Chaque jour



Fig. 5 : Les fourmis légionnaires comme *Eciton hamatum* n'ont pas de nid structuré. Elles passent la nuit dans un bivouac, une grosse boule qui agrège des centaines de milliers d'ouvrières.

ou presque, une colonne de chasse se détache du bivouac et entreprend la recherche et la capture des proies : araignées, scorpions, blattes, sauterelles, termites, tout ce qui grouille et rampe dans la forêt est capturé sur une surface de 1 500 m². Les oisillons et les lézards

ne sont pas épargnés. Les petites proies sont ramenées individuellement vers le bivouac par des ouvrières médias. Celles un peu plus grandes sont prises en charge par des ouvrières sub-majors aux très longues pattes. La proie est alors ramenée au bivouac suspendue sous le corps de l'ouvrière qui peut se déplacer ainsi rapidement. Les grosses proies sont découpées sur place et rapatriées par un tandem : une sub-major porte sous son corps le plus lourd de la charge alors que derrière, une média soulève l'arrière de la proie afin qu'elle n'accroche pas le sol ralentissant l'équipage. La division du travail va encore plus loin. Des ouvrières médias spécialisées, s'aplatissant sur le sol de la forêt bouchent les trous de la litière permettant à la colonne de se déplacer plus rapidement en évitant les « nids de

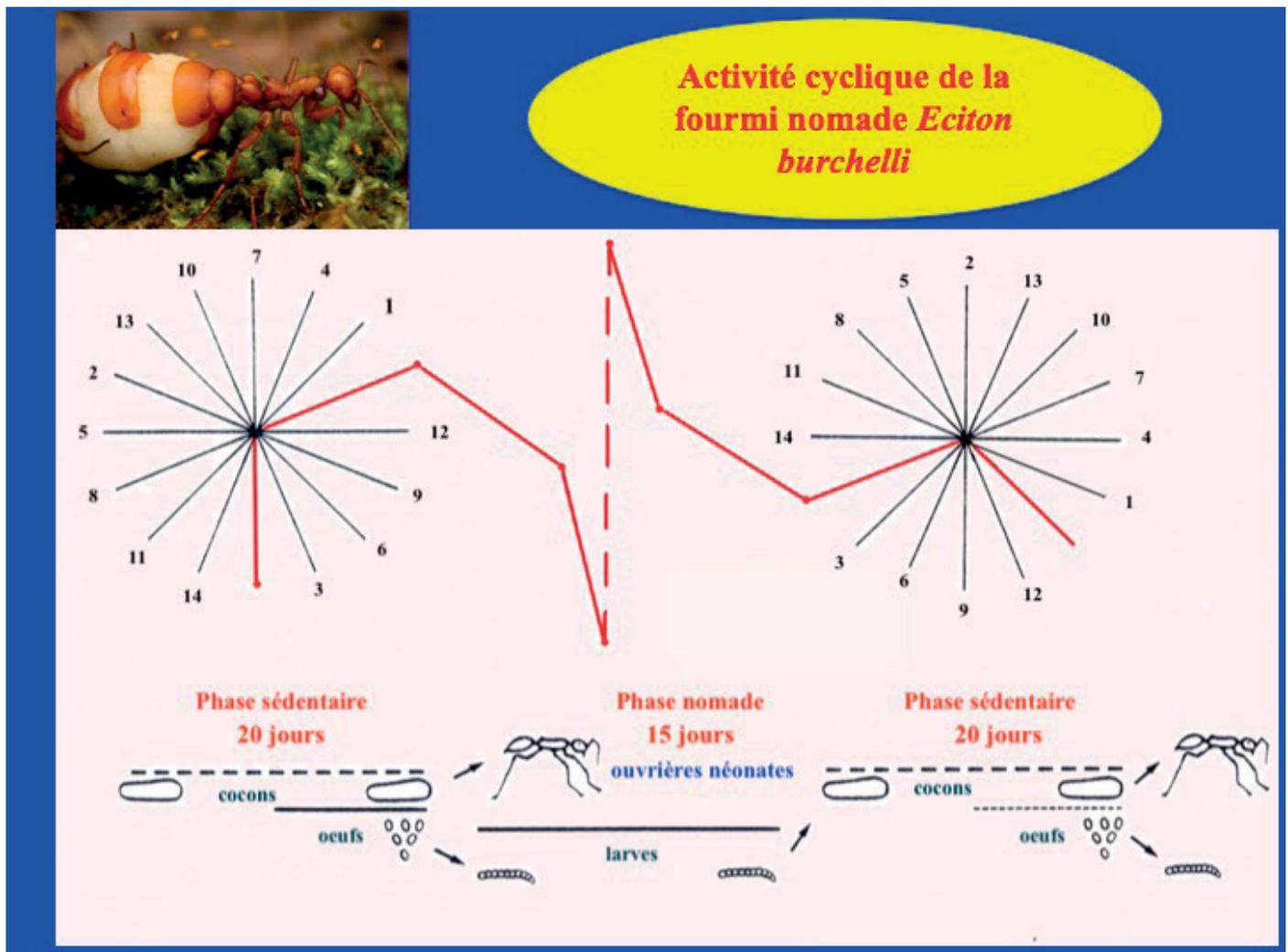


Fig. 6 : Pendant la phase sédentaire le bivouac des fourmis légionnaires est fixe car la reine énorme ne peut se déplacer. Les raids de chasse tournent autour du bivouac pendant 20 jours sans passer deux fois au même endroit. Après la période de ponte le bivouac est déplacé chaque jour au cours d'une phase nomade de 15 jours.

poule ». Le retour de la proie met en jeu à la fois une division du travail selon la morphologie (ouvrière sub-major et ouvrière média) et une coopération, les deux ouvrières unissant leurs efforts. Enfin, la colonne de chasse est protégée par des soldats aux mandibules impressionnantes capables de percer la peau humaine (fig. 7). La chasse du deuxième ou troisième jour ne peut se dérouler sur le même terrain que la veille qui a été totalement vidée de tous ses invertébrés. Aussi la colonne de chasse prend une direction qui fait un angle de 120° par rapport à la précédente évoluant alors sur un terrain giboyeux. Cet angle de 120° étant respecté lors de chaque raid, à l'issue de la période sédentaire c'est tout le terrain centré autour du bivouac qui aura été exploité.



Fig. 7 : Les soldats de la fourmi légionnaire *Eciton hamatum* possèdent des mandibules redoutables capables de percer la peau humaine.

À la fin de la période sédentaire, la reine ayant fini de pondre a repris une silhouette normale. Elle peut se déplacer. En même temps les larves nées de ses œufs sont devenues boulimiques. Pour les nourrir la colonie doit se déplacer chaque jour pour trouver une nouvelle aire de chasse et le bivouac change d'emplacement chaque soir. Pendant exactement 15 jours, avec une régularité d'horloge, les centaines de milliers d'ouvrières parcourent en chassant 100 à 300 m par jour capturant des dizaines de milliers de proies.

Les fourmis symbiotiques

Comme la plupart des animaux les fourmis ne peuvent consommer directement des végétaux car ne possédant pas les cellulases nécessaires à la dépolymérisation des longues molécules de cellulose qui constituent



Fig. 8 : Le jardin de la fourmi champignonnière *Atta cephalotes*. Les fragments de feuilles visibles à droite sont déchiquetés pour former le jardin entièrement recouvert par le mycélium du champignon nourricier. Les ouvrières très polymorphes, de la jardinière au soldat, ont chacune un rôle permettant la culture du champignon symbiotique unique aliment de la société.

l'essentiel des plantes. Si beaucoup d'organismes (comme l'Homme) ont noué des alliances avec des bactéries ou des protozoaires (les ruminants) les Attines d'Amérique utilisent les mycètes.

1. La symbiose fourmis — mycètes

Les énormes sociétés des fourmis champignonnières d'Amérique tropicale « cultivent » un champignon dont les cellulases dégradent les végétaux (HÖLDOBLER & E.O. WILSON 2012). Une division du travail sophistiquée permet aux fourmis de découper les feuilles des arbres, de les broyer pour en faire un jardin souterrain (Fig. 8). Sur ce jardin des ouvrières jardinières plantent des hyphes du champignon (un basidiomycète voisin des lépiotes) assurent leur croissance en les arrosant d'engrais fécaux. Elles éliminent les spores de champignons parasites à l'aide de leurs mandibules et assurent aussi un traitement phytosanitaire. Le champignon parasite le plus dangereux, un *Escovopsis*, fait l'objet d'un traitement particulier qui met en œuvre une deuxième symbiose. Cette symbiose unit la fourmi et des actinobactéries filamenteuses implantées dans des cryptes nourricières de la cuticule. Ces actinobactéries produisent des antifongiques qui neutralisent le champignon parasite. Le champignon

nourricier ne fructifie pas sous la forme d'un carpophore porteur d'un chapeau. Il produit à l'intention des fourmis, de minuscules éléments, les choux-raves, riches en sucres simples issus de la dégradation de la cellulose, des protéines et contiennent des cellulases. Ces choux-raves produits spécialement à l'intention des fourmis sont récoltés et alimentent les larves. Les cellulases sont distribuées via des gouttes anales dans les secteurs en croissance du champignon. Les déchets du jardin à champignon sont entreposés dans des chambres spéciales où œuvrent de vieilles ouvrières. Ces « éboueuses » n'en sortiront jamais, mourant d'infection. Il n'y a donc pas de « retraite » chez les fourmis.

La lépiote, qui ne produit pas de spores, sera disséminée lors du vol nuptial des reines fondatrices. Avant l'envol, la future reine emporte une touffe d'hyphes et des actinobactéries. En même temps qu'elle élève la première génération d'ouvrières elle assure elle-même le développement du mycélium. Les Attines, qui plantent, dés herbent, apportent des engrais et des produits phytosanitaires puis récoltent le fruit de leur labeur pratiquent ainsi une véritable agriculture depuis plus de 50 millions d'années.

2. La symbiose fourmis — arbres

Les fourmis tropicales pratiquent aussi un mutualisme obligatoire avec des arbres (JOLIVET 2019). Les *Cecropia* avec leurs rameaux creux constituent d'excellents logements, les domaties (Fig. 9). Ces arbres produisent aussi à l'intention des fourmis des « corps de Müller », minuscules renflements gorgés de protéines et de lipides. En échange du gîte et du couvert les arbres attendent un retour de bons procédés. Ils se feront sous la forme de la protection du feuillage. Les fourmis résidentes, du genre *Azteca*, protègent farouchement le feuillage de leur associé. Le moindre insecte phytophage qui atterrit sur l'arbre est immédiatement submergé par un flot de fourmis qui le chassent ou le mettent à mort.



Fig. 9 : Cette symbiose obligatoire associe un arbre myrmécophyte (*Cecropia* sp.) à la fourmi *Azteca alfari*. Le premier procure le logement à la deuxième qui chassera les insectes phytophages.

Les acacias tropicaux sont aussi un très bon exemple de symbiose arbre — fourmis. Ce sont les épines qui servent de logement, les folioles portant des corpuscules nourriciers riches en aliments destinés aux fourmis. En échange les fourmis chassent les insectes phytophages mais prennent soin aussi du développement de l'arbre. Elles le débarrassent des lianes qui pourraient l'étouffer en les sectionnant avec leurs mandibules. Au sol, elles éliminent toute plante qui pourrait en grandissant priver l'arbre symbiotique d'une lumière indispensable à sa croissance. Leurs mandibules mordent les faisceaux de nervures tandis qu'une giclée d'acide formique provoque la nécrose de la plantule. Ces espaces vides de végétation ont longtemps intrigué les naturalistes et les amérindiens qui les appellent *jardins du diable*.

3. Les fourmis ingénieurs des ponts et chaussées

La forêt guyanaise héberge une fourmi singulière. Les minuscules *Allomerus* habitent dans des poches foliaires produites par les arbres *Hirtella* (DEJEAN ET AL. 2005). Elles y cultivent un champignon ascomycète qu'elles ne consomment pas. Les ouvrières coupant avec leurs mandibules les trichomes qui recouvrent les rameaux ouvrent une galerie. À l'aide de leurs pattes et de leurs mandibules elles tressent les trichomes en y incorporant des hyphes de leur champignon. Elles réalisent ainsi un toit qui recouvre la chaussée. Ce toit est percé de multiples petits trous sous lesquels se tient une fourmi à l'affût. Les hyphes émettent des substances qui attirent les insectes (RUIZ-GONZALEZ ET AL. 2011). À peine posé, l'insecte est assailli et dépecé par les fourmis sortant de leur cachette (Fig. 10). Le piège diabolique construit par les fourmis complète cette symbiose originale. La fourmi protège l'arbre des phytophages... en les attirant pour les dépecer. L'utilisation de l'outil bien qu'assez rare dans le monde animal et en particulier chez les insectes, devient hors du commun chez cette fourmi puisqu'il nécessite une confection sophistiquée sous forme de piège.

Le biotope très particulier des forêts tropicales a permis à l'évolution de faire émerger chez les fourmis des adaptations remarquables en rapport avec un habitat forestier dense dont on comprend au travers de ces menus insectes l'importance de la préservation.



Fig. 10. Les fourmis et l'outil. Ces ouvrières d'*Allomerus decemarticulatus* ont fabriqué un piège en tressant des trichomes de l'arbre symbiote avec des hyphes du champignon qu'elles cultivent. Les trous cachent des ouvrières embusquées qui démembreront la sauterelle.

RÉFÉRENCES

- DEJEAN, A., A. SOLANO, P.J. AYROLES, J. CORBARA & J. ORIVEL. 2005. — Arboreal ants build traps to capture prey. *Nature*, 434: 973.
- GOTWALD, W.H. 1995. — *Army Ants. The biology of social predation*. Cornell University Press, Ithaca, 302 pp.
- GRONENBERG, W. & J. TAUTZ. 1994. — The sensory basis for the trap-jaw mechanism in the ant *Odontomachus bauri*. *Journal of Comparative Physiology A - Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 174: 49–60.
- HÖLLDOBLER, B. & E.A. WILSON. 1990. — *The Ants*. Springer-Verlag, Berlin, 732 pp.
- HÖLLDOBLER, B. & E.A. WILSON. 2012. — *L'incroyable instinct des fourmis*. Flammarion NBS, Paris, 201 pp.
- JOLIVET, P. 2019. — *Interrelationship between insects and plants*. CRC Press, Boca Raton, 336 pp.
- PASSERA, L. & S. ARON. 2005. — *Les fourmis. Comportement, organisation sociale et évolution*. Les Presses scientifiques du CNRC, Ottawa, Canada, 480 pp.
- RUIZ-GONZALEZ, M.X., P.J. MALE, C. LEROY, A. DEJEAN, H. GRUTA, P. JARGEAT, A. QUILICHINI & J. ORIVEL. 2011. — Specific, non-nutritional association between an ascomycete fungus and *Allomerus* plant-ants. *Biology Letters*, 7: 475–479.

Conférence présentée le 11 décembre 2019

Des poissons et des hommes en Amazonie française

par Sébastien Brosse



Laboratoire Évolution et Diversité Biologique,
(UMR 5174, Université Paul Sabatier,
CNRS, IRD). Université Paul-Sabatier,
118 route de Narbonne, 31062 Toulouse.
E-mail : sebastien.brosse@univ-tlse3.fr



Fig. 1 : *Hemiancistrus medians*, une espèce de Loricariidae endémique du fleuve Maroni.

La Guyane représente le seul territoire français en Amazonie, qui malgré sa taille modeste (environ 80 000 km²) abrite une biodiversité particulièrement importante. Concernant les poissons d'eau douce, ce territoire abrite plus de 350 espèces, soit autant d'espèces que dans l'ensemble des cours d'eau l'Europe. Ces poissons représentent une ressource essentielle pour les populations locales, mais ils sont mis en danger par différentes activités anthropiques, et en particulier par le développement d'activités minières,

légalles comme illégales, qui modifient profondément la biodiversité et le fonctionnement des systèmes aquatiques.

Diversité des poissons guyanais

Bien qu'une partie des quelques 380 espèces de poissons d'eau douce peuplant les fleuves et ruisseaux de Guyane présentent une large répartition et sont abondantes dans l'ensemble du bassin Amazonien, près d'un tiers

des espèces de poissons guyanais sont endémiques des cours d'eau de Guyane (LE BAIL ET AL. 2012). Parmi ces espèces, certaines présentent une répartition restreinte, c'est le cas par exemple d'*Hemiancistrus medians* (Fig. 1), un poisson de la famille des Loricariidés qui n'est connu que du cours supérieur du fleuve Maroni. La richesse élevée en espèces endémiques des cours d'eau guyanais laisse penser que de nouvelles espèces restent à

découvrir, en particulier dans le sud du territoire, particulièrement difficile d'accès, car entièrement recouvert de forêt primaire, sans aucune route ou chemin d'accès. Le sud de la Guyane n'a par conséquent fait l'objet que de rares expéditions d'inventaire faunistique. Ainsi, l'expédition « Notre Planète Revisitée » organisée par le Muséum d'Histoire naturelle de Paris et l'ONG Pro-Natura International en 2015 sur le massif du Mitaraka, à l'extrême sud de la Guyane, a permis de redécouvrir plusieurs espèces jamais rencontrées depuis leur description, mais également de collecter au moins une espèce nouvelle de poisson du genre *Jupiaba* (BROSSE ET AL. 2019). Il paraît donc fort probable que de nouvelles espèces de poissons restent à découvrir sur le territoire guyanais.

Des poissons exploités par l'homme

Les populations humaines vivant sur les berges des fleuves sont souvent dépendantes des poissons. C'est en particulier le cas dans les villages Amérindiens du Haut Maroni et du Haut Oyapock, pour lesquels les poissons constituent une source majeure de protéines. Certaines espèces sont particulièrement recherchées, telles que le Coumarou (*Myloplus rhomboidalis*), un piranha herbivore qui peut atteindre un poids de plusieurs kilogrammes (Fig. 2). Ces poissons sont capturés par divers moyens, allant de la pêche à la ligne, au filet, à l'arc, ou l'utilisation d'ichthyotoxiques contenus dans une liane, appelée liane à nivrée. Les parties ligneuses de cette liane sont écrasées dans l'eau pour en extraire le jus toxique et intoxiquer les poissons, qui



Fig. 2 : *Myloplus rhomboidalis*, un piranha herbivore recherché pour sa chair.



Fig. 3 : Le Haut Maroni au lieu-dit Apsik Icholi. Un site d'une biodiversité remarquable, aujourd'hui perturbé par l'orpaillage.

remontent à la surface et peuvent être aisément capturés. La pression locale de pêche reste cependant limitée du fait de densités humaines faibles sur le cours principal des fleuves. En effet, le Haut Maroni abrite seulement cinq villages amérindiens totalisant 1500 habitants pour un linéaire d'environ 200 km de cours d'eau en amont de la ville de Maripasoula (Fig. 3).

L'Oyapock quant à lui n'abrite que deux villages amérindiens (environ 2300 habitants pour un linéaire de plus de 300 km de cours d'eau) en amont de la ville de Saint-Georges-de-l'Oyapock située près de l'estuaire. Enfin les quatre autres grands fleuves de Guyane (Approuague, Comté, Sinnamary et Mana) ne présentent pas d'occupation humaine permanente en amont de la zone estuarienne.

De nouvelles menaces

Depuis le début des années 2000, les cours d'eau guyanais font face à une nouvelle menace représentée par l'exploitation aurifère. En effet, le sous-sol guyanais est particulièrement riche en or. L'exploitation avait été abandonnée depuis les années 1950 du fait des difficultés d'accès aux sites d'exploitation, qui rendait cette activité

peu rentable. Cependant, la flambée du cours de l'or durant les deux dernières décennies a rendu l'exploitation de ces gisements à nouveau rentable. Une véritable « ruée vers l'or » s'est déroulée en Guyane au cours des deux dernières décennies, entraînant une multiplication des chantiers d'orpaillage, souvent clandestins (HAMMOND ET AL. 2007). Cette exploitation aurifère nécessite de séparer l'or du sédiment à l'aide de jets d'eau à haute pression. D'importantes quantités de matières en suspension sont alors drainées vers les cours d'eau dont la turbidité augmente drastiquement (Figs 4 et 5). Cette augmentation de turbidité perturbe profondément les communautés de poissons, et entraîne un déclin important du nombre d'espèces dans les zones concernées par l'orpaillage. Ce déclin de biodiversité se manifeste également par une disparition des espèces spécialistes, et donc par un déclin de diversité fonctionnelle, qui occasionne probablement des modifications de fonctionnement de l'écosystème aquatique (ALLARD ET AL. 2016). L'orpaillage, qu'il soit légal ou clandestin libère également dans l'eau le mercure naturellement présent dans les sols. Ce mercure s'accumule alors dans la chaîne trophique aquatique, pour atteindre des niveaux élevés



Figs 4 et 5 : Petit cours d'eau forestier non impacté (à gauche) et impacté (à droite) par l'orpaillage.

dans les poissons prédateurs, qui sont préférentiellement consommés par les populations amérindiennes. Il en résulte donc une intoxication chronique des populations amérindiennes, en particulier sur le cours du fleuve Maroni (CARDOSO ET AL. 2010).

Vers de nouvelles méthodes d'inventaire et de surveillance de la biodiversité

La dégradation croissante de la qualité des écosystèmes aquatiques en Guyane sous l'effet de l'orpaillage, légal comme clandestin, rend urgent de développer des méthodes rapides et efficaces d'inventaire de biodiversité. Jusqu'à présent, les inventaires ichthyologiques étaient réalisés à l'aide de filets maillants dans les fleuves, une méthode destructive pour les poissons, et efficace sur seulement une partie des espèces. De

même, les inventaires effectués en petits cours d'eau étaient basés sur l'utilisation d'ichthyotoxiques, qui entraînaient une mortalité drastique des poissons sur le tronçon échantillonné. Les méthodes couramment utilisées en zones tempérées, telles que la pêche électrique étant inefficaces du fait d'une trop faible conductivité de l'eau (ALLARD ET AL. 2014), il s'est avéré difficile d'effectuer des inventaires faunistiques suite à l'interdiction de l'utilisation de produits ichthyotoxiques. Une solution intéressante pour la solution de ce problème réside dans le développement récent des méthodes de metabarcoding environnemental, qui consistent à collecter, par filtration, l'ADN détritique libéré par les organismes aquatiques (Fig. 6).

Cet ADN est ensuite séquencé, puis les séquences obtenues assignées aux espèces grâce au développement de bases de référence moléculaires assurant la correspondance entre séquences et espèces. Cette méthode testée et optimisée sur les cours d'eau guyanais a fourni des inventaires pertinents, dont la qualité égale, voire surpasse les méthodes d'inventaire traditionnellement utilisées (CILLEROS ET AL. 2019 ; CANTERA ET AL. 2019). Cette méthode novatrice est encore perfectible, mais elle est dès maintenant appliquée en routine pour inventorier les communautés de poissons de Guyane, plus de 200 sites ayant déjà été inventoriés par cette méthode (MURIENNE ET AL. 2019).

Pour conclure, la richesse exceptionnelle des poissons de Guyane réserve encore très probablement des surprises aux scientifiques, mais elle doit actuellement faire face à des activités humaines néfastes tant à la biodiversité qu'à la santé humaine. Il est maintenant grand temps de mettre en œuvre des politiques adaptées au maintien de cette biodiversité, qui assureront par le même biais une amélioration des conditions sanitaires pour les populations humaines dépendantes des poissons de Guyane.

RÉFÉRENCES

ALLARD, L., G. GRENOUILLET, K. KHAZRAIE, L. TUDESQUE, R. VIGOUROUX & S. BROSSE. 2014. – Electrofishing efficiency in low conductivity neotropical streams: towards a non-lethal fish sampling technique. *Fisheries Management and Ecology*, 21: 234–243.

ALLARD, L., M. POPÉE, R. VIGOUROUX & S. BROSSE. 2016. – Effect of reduced impact logging and small-scale mining disturbances on Neotropical stream fish assemblages. *Aquatic Sciences*, 78, 2: 315–325.

BROSSE, S., F. MELKI & R. VIGOUROUX. 2019. – Fishes of the Mitaraka Mountains (French Guiana). *Zoosystema* 41: 31–151.

CANTERA, I., K. CILLEROS, A. VALENTINI, A. CERDAN, T. DEJEAN, A. IRIBARPELOZUELO, P. TABERLET, R. VIGOUROUX



Fig. 6 : Inventaire de poissons par Metabarcoding environnemental. L'ADN détritique se trouvant dans l'eau est collecté à l'aide d'une pompe péristaltique qui envoie l'eau du fleuve dans une capsule de filtration visible au premier plan.

& S. BROSSE. 2019. – Optimizing environmental DNA (eDNA) sampling effort for fish inventories in tropical streams and rivers. *Scientific Reports* 9: 3085.

CARDOSO, T., A. BLATEAU, P. CHAUD, V. ARDILLON, S. BOYER, C. FLAMAND, E. GODARD, N. FRERY & P. QUENEL. 2010. – Le mercure en Guyane française : synthèse des études d'imprégnation et d'impact sanitaires menée de 1994 à 2005. *Bulletin Épidémiologique Hebdomadaire de l'INVS*. 13 : 118–120.

CILLEROS, K., A. VALENTINI, L. ALLARD, T. DEJEAN, R. ETIENNE, G. GRENOUILLET, A. IRIBAR-PELOZUELO, P. TABERLET, R. VIGOUROUX & S. BROSSE. 2019. – Unlocking biodiversity and conservation studies in high diversity environments using environmental DNA (eDNA): a test with Guianese freshwater fishes. *Molecular Ecology Resources* 19: 27–46.

HAMMOND, D.S., V. GOND, B. DE THOISY, P.-M. FORGET & B.P.E. DE DIJN. 2007. – Causes and consequences of a tropical forest gold rush in the Guiana

Shield, South America. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 36: 661–670.

LE BAIL, P.-Y., R. COVAIN, M. JEGU, S. FISCH-MULLER, R. VIGOUROUX & P. KEITH. 2012. – Updated checklist of the freshwater and estuarine fishes of French Guiana. *Cybium* 36: 293–319.

MURIENNE, J., I. CANTERA, A. CERDAN, K. CILLEROS, J.B. DECOTTE, T. DEJEAN, R. VIGOUROUX & S. BROSSE. 2019. – Aquatic eDNA sampling for monitoring French Guiana biodiversity. *Biodiversity Data Journal* 7: e37518.

Raymond MIROUSE (1930-2019)



Curriculum Vitae

Naissance le 08/09/1930.

Juin 1946 : premier BAC, mention Bien ; 8 juillet 1947 : BAC, mention Assez Bien.

8 Mai 1952 : Licencié ès sciences Faculté des Sciences, Toulouse.

11 Juillet 1952 : DES « Contribution à l'étude de la Zone Nord-pyrénéenne entre les vallées de l'Ouzom et du gave de Pau ».

1953 : Agrégation (1^{er}).

1^{er} Octobre 1953 : Professeur de Sciences Naturelles au lycée Montesquieu de Bordeaux.

1955 : Agrégé mis à la disposition de l'enseignement supérieur puis assistant (Faculté des Sciences de Toulouse).

1960 : Maître Assistant.

1961 - 1962 : Vice-Président de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse, lors de la présidence du Docteur MARIE-THÉRÈSE DULUCQ.

29 Juin 1962: Thèse d'État sous la direction du Professeur MARCEL CASTERAS « Recherches géologiques dans la partie occidentale de la Zone Primaire Axiale des Pyrénées ».

1965 : Création du laboratoire de Géologie Pétrologie.

1966, 67, 60 : Membre du jury de l'agrégation.

1972 : Professeur titulaire (Université Paul Sabatier).

1 octobre 1990 : Retraite.

RAYMOND MIROUSE est né le 8 septembre 1930 à Massat d'un père professeur d'histoire et de géographie et d'une mère pharmacienne qui lui donnèrent le goût des sciences de la nature. Il fit ses études secondaires à Cahors. Bachelier à 17 ans, il s'inscrit, après une année de Mathématiques Supérieures, à la Faculté des Sciences de Toulouse. Reçu au SPCN en 1949, avec la mention TB, il est licencié d'enseignement deux ans plus tard, ayant obtenu les C.E.S. de Géologie, Botanique et Minéralogie avec la mention B, de Zoologie avec la mention TB. En 1953 il est reçu à l'agrégation de sciences naturelles (1^{er} au classement) avant de rejoindre le laboratoire du Professeur M. CASTERAS. Celui-ci reconnut immédiatement ses aptitudes et lui proposa comme sujet de thèse l'étude de la Zone Axiale des Pyrénées occidentales, entre la vallée du gave

de Pau et le Pic d'Anie. Cette thèse, soutenue le 29 juin 1962, est un travail considérable qui représente, au même titre que les travaux d'A. BRESSON (1903), la référence incontournable pour toute étude géologique sur le Paléozoïque pyrénéen occidental. C'est une thèse de géologue de terrain généraliste, très factuelle avec cartes, coupes, données stratigraphiques et structurales ; elle a servi de support majeur à plusieurs cartes géologiques au 1/50000 (Vieille Aure, Gavarnie, Argelès-Gazost, Laruns-Somport). Les principaux résultats de sa thèse concernent les domaines de la stratigraphie et de la tectonique. Sur le plan stratigraphique, R. MIROUSE a défini la succession des formations paléozoïques en caractérisant notamment les séries dévoniennes de Lariste et les séries permienues du Somport, du Baralet et de la Pena Mercanton.

Cette stratigraphie a été confirmée par les datations modernes à partir de conodontes (M.F. PERRET pour le Carbonifère, C. CYGAN pour le Dévonien). Sur le plan structural il a reconnu au sein du bâti varisque des Pyrénées occidentales quatre grandes unités tectoniques hercyniennes appelées Zones : Zone septentrionale, Zone médiane, Zone de Gavarnie et Zone sud-occidentale. Au sein de la Zone septentrionale, il a montré la présence de trois compartiments d'allongement Est-Ouest (Ferrières, Aubisque et Laruns). Ce découpage général supporté par des coupes précises et détaillées a servi de base à toutes les études structurales postérieures de cette partie des Pyrénées (C. MAJESTÉ-MENJOLAS, J. JOSEPH, J. DÉRAMOND).

En 1965, avec MAURICE LELUBRE, RAYMOND MIROUSE a créé au sein de la Faculté des Sciences un nouveau laboratoire : le Laboratoire de Géologie-Pétrologie caractérisé par sa modernité dans l'approche géologique, mais aussi par un esprit de liberté et de tolérance permettant à chacun d'exprimer sa personnalité. Il faisait bon vivre dans ce laboratoire où la pression était quasi-inexistante pour des résultats scientifiques reconnus. Dans ce cadre R. MIROUSE a dirigé une quinzaine de thèses portant essentiellement sur les Pyrénées (thèses de G. BARROUQUÈRE, A. MANGIN, C. MAJESTÉ-MENJOLAS, C. LUCAS, F. BIXEL, J.J. DELVOLVÉ, B. CROCHET, R. CUBAYNES, M.F. PERRET, P. AGUIRRE, B. RODDAZ, J. JOSEPH...) mais également sur le Maghreb (F. FAIK, M. HABIBI).

C'est aussi dans l'enseignement que R. MIROUSE s'est révélé exceptionnel. C'était un pédagogue né. Il avait un don : celui de rendre compréhensible les concepts géologiques les plus complexes en particulier pour les étudiants de 1^{re} année d'Université. Il voulait expliquer, convaincre, intéresser ; il voulait faire découvrir et faire aimer la géologie, à l'époque parent pauvre de l'enseignement des sciences naturelles dans le secondaire. Pour cela, durant toute sa carrière il se consacra à deux années particulières du cursus universitaire : tout d'abord la première année, pour amener un maximum d'étudiants à choisir pour la suite les Sciences de la Terre ; ensuite, la préparation à l'agrégation pour former à la géologie les enseignants du secondaire. Son investissement était total pour des résultats exceptionnels comme peuvent en témoigner plusieurs générations d'étudiants dans les années 1970. Son enseignement magistral et sur le terrain ne se limitait pas aux étudiants toulousains. Ainsi R. MIROUSE mettait en place des stages de terrains entre l'écrit et l'oral de l'agrégation pour les étudiants de l'École Nationale Supérieure. Il voulait que ces stages soient pluridisciplinaires ; il faisait même participer des collègues botanistes (MARCEL DELPOUX par exemple) pour bien faire comprendre aux futurs enseignants les interactions naturelles entre les roches, les sols, la flore. En effet R. MIROUSE était un des derniers représentants d'une espèce en voie de disparition (sinon disparue), celle de l'honnête naturaliste. Expert en géologie il était aussi fin connaisseur de la flore et de la faune pyrénéennes.

L'œuvre pédagogique de R. MIROUSE dépasse le cadre universitaire. Elle concerne également le grand public auquel il s'est adressé à travers un article sur les Pyrénées dans l'Encyclopædia Universalis (1985) et deux guides géologiques

proposant des itinéraires dans les Pyrénées Centrales franco-espagnoles (1992) d'une part, et dans les Pyrénées occidentales (1988) d'autre part. Ces guides, richement illustrés de cartes et de coupes, allient toutes les qualités du passeur de connaissances que fut R. MIROUSE : rigueur scientifique, clarté et simplicité.

À 60 ans, mal à l'aise dans le nouveau monde universitaire marqué par la pulvérisation des enseignements et la recherche « coup de poing », n'aimant pas la confrontation et détestant les polémiques, il se retira dans la campagne tarn-et-garonnaise pour trouver la sérénité en regardant grandir ses petits-enfants et en assouvissant deux de ses passions : la musique et le vélo. La pratique intensive de la clarinette lui procurait un sentiment de plénitude et de paix. Le vélo était sa passion sportive, quasiment un besoin. Il a réalisé l'ascension de l'ensemble des cols pyrénéens et à compter de sa retraite parcouru inlassablement les routes du Tarn-et-Garonne.

Le 6 septembre 2019 un amoureux des Pyrénées est parti, mais, pour tous ceux qui ont eu le privilège de l'avoir eu comme enseignant, il restera « le Maître ».

PIERRE DEBAT, CLAUDE MAJESTÉ-MENJOLAS, CLAUDE LUCAS
& NICOLE GUERRERO

L'ŒUVRE SCIENTIFIQUE DE RAYMOND MIROUSE

ARTICLES SCIENTIFIQUES

- CASTERAS, M. & R. MIROUSE. 1952. – Sur la structure du massif montagneux du Sud de Saint-Pé-de-Bigorre (Hautes-Pyrénées). *Compte rendu sommaire de la Société géologique de France*, 354 – 355.
- MIROUSE, R. 1957. – Écaillage de la région frontale de la zone axiale à hauteur de la vallée de l'Ouzom (Hautes-Pyrénées). *Compte rendu sommaire de la Société géologique de France*, 112 – 114.
- MIROUSE, R. 1957. – Caractéristiques et valeur de l'espèce *Goniatites Baylei* Leymerie 1881. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 92 : 259 – 271.
- MIROUSE, R., 1959. – Extension et relations des séries permienues sur la feuille d'Urdo au 80.000°. *Bulletin de la Carte géologique de France*, 257, LVI : 209–218.
- MIROUSE, R. 1959. – « Arenisca roja » de los valles altos del torrente de Aspe y del Aragon. *Notas y comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, 55 :125–130.
- MIROUSE, R. 1959. – La edad de las andesitas del valle alto del Torrente de Aspe (Bajos Pirineos). *Notas y comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, 55 :131–136.
- MIROUSE, R. 1960. – La série dévono-carbonifère dans la haute vallée du gave du Brousset (Basses-Pyrénées). *Compte rendu sommaire de la Société géologique de France*, 1 : 1–10.
- MIROUSE, R. 1960. – Extension du Dévonien supérieur hautes vallées d'Ossau et d'Aspe (Basses-Pyrénées). *Compte rendu sommaire de la Société géologique de France*, 31–32.
- MIROUSE, R. & J. PILLET. 1961. – Trilobites dévoniens de la partie occidentale de la Zone primaire axiale pyrénéenne. *Bulletin de la Société géologique de France*, 7^e série, III : 474–480.

- MIROUSE, R. 1962. – Observations sur le Dévonien inférieur de la partie occidentale de la zone axiale dans les Pyrénées françaises. *Symposium Silurien/Devonien – Grenze*, 165–174.
- MIROUSE, R. 1962. – Recherches géologiques dans la partie occidentale de la Zone primaire axiale des Pyrénées. *Mémoires de la carte géologique de France*, 451 pp. 122 fig. 16 pl., 1 carte.
- CLIN, M. & R. MIROUSE. 1963. – Remarques sur l'évolution de la partie centrale et de la partie occidentale du domaine axial pyrénéen, à la veille de l'orogénèse hercynienne. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris*, 256 : 21–218.
- MIROUSE, R., P. SOUQUET & Y. TERNET 1964. – Sur l'âge des calcaires des Eaux-Chaudes (Basses-Pyrénées). *Compte rendu sommaire de la Société géologique de France*, 3 : 109–110.
- MIROUSE, R. & P. SOUQUET. 1964. – Présence du Cénomaniens au sommet de Pic Balaïtous (Hautes-Pyrénées). *Compte rendu sommaire de la Société géologique de France*, 8 : 308.
- MIROUSE, R. 1964. – À propos des couches de passage de Dévonien inférieur au Dévonien moyen dans la haute vallée d'Ossau (B. P.). *Colloque Français de la Stratigraphie du Dévonien. Inférieur*, Rennes, 12 pp.
- MIROUSE, R. 1965. – Paléogéographie dévonienne de l'extrémité occidentale du bâti axial pyrénéen. *Notas y comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, 80 : 121–136.
- CLIN, M. & R. MIROUSE. 1966. – Aperçu sur l'histoire de la Zone Primaire Axiale des Pyrénées centrales et occidentales. *Travaux du laboratoire de Géologie-Pétrologie*, 4 pp.
- MIROUSE, R. 1967. – Le Carbonifère de la Zone Axiale dans les Pyrénées occidentales. *Comptes rendus du 6e Congrès International de la Stratigraphie du Carbonifère, Sheffield*, 1197–1206.
- MIROUSE, R. 1967. – Le Dévonien des Pyrénées occidentales et centrales (France). *International Symposium on the Devonian System*, 15–170.
- DÉRAMOND, J., R. MIROUSE & J.C. SOULA. 1971. – Déformations hercyniennes superposées dans la vallée de la Valira del Oriente (Pyrénées andorranes). *Compte rendu sommaire de la Société géologique de France*, 123–124.
- PERRET, M.F., J. J. R. MIROUSE & A. MOURAVIEFF. 1972. – Un précieux jalon chronostratigraphique dans le Paléozoïque pyrénéen : la datation des « calcaires rubanés » du Pic Larrue (Hautes Pyrénées). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris*, 274 : 2439–2442.
- MIROUSE, R. 1974. – La chaîne varisque d'Europe moyenne et occidentale. *P. I. C. G. n°22, Rennes*, 559–569.
- MIROUSE, R. 1980. – Introducción a la geología del Pirineo. *Boletín Geológico y Minero de España*, XCI-I : 91–106.
- BAUDELLOT, S., M. DURAND-DELGA, R. MIROUSE, M.F. PERRET & J. TAUGOURDEAU-LANTZ. 1981. – Le Dévonien de Galeria en Corse septentrionale. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris*, 292 : 347–354.
- MIROUSE, R., G. BARROUQUERE, G. BESSIERE, J.J. DELVOLVÉ & M.F. PERRET. 1983. – Amorçe de la sédimentation synorogénique dans les Pyrénées varisques. Données chronologiques implications géodynamiques. *Geologische Rundschau*, 72.
- MIROUSE J.J.R. & M.F. PERRET. 1984. – Calcaires dévoniens et carbonifères du Monte Tobazo (Pyrénées aragonaises, Huesca, Espagne). *Acta geologica hispanica*, 19, 3 : 149–166.

ITINÉRAIRES GÉOLOGIQUES

- MIROUSE, R. 1979. – Itinéraires géologiques dans les Pyrénées (Ariège, Gavarnie, Mont Perdu, Cotiella). *Centre de Documentation Pédagogique, Toulouse*, 19–32.
- MIROUSE, R. 1979. – Principaux traits de la géologie des Pyrénées ariégeoises *Association des Professeurs de Biologie et Géologie, Paris*. 19 pp.
- BIXEL, F., M. CLIN, C. LUCAS, C. MAJESTÉ-MENJOLAS, R. MIROUSE & P. ROGER. — 1983. Pyrénées : 500 millions d'années – Itinéraires géologiques dans le Parc national des Pyrénées. *PNPO- Bureau de Recherches Géologiques et Minières, Orléans*.
- MIROUSE, R. 1988. – Découverte géologique des Pyrénées occidentales. *Bureau de Recherches Géologiques et Minières, Elf Aquitaine*, 79 pp.
- MIROUSE, R. 1992. – Pyrénées centrales franco-espagnole. *Masson éd., Paris*, 175 pp.

DOCUMENTS PÉDAGOGIQUES

- MIROUSE, R. & L. ROUX. 1984. – Introduction à l'étude du métamorphisme. *Centre Régional de Documentation Pédagogique, Toulouse*, 71 pp.
- GAUCHON, C., R. MIROUSE & G. VIERS. 1985. – Pyrénées. *Encyclopædia Universalis*, 469–478.
- MIROUSE, R. 1985. – Terrain. *Encyclopædia Universalis*, 931–934.

Témoignage de C. Majesté-Menjoulas

Le professeur RAYMOND MIROUSE m'a fait découvrir la géologie lors de ma première année d'université (1961-1962). Tout l'amphithéâtre était captivé, enchaînant observations et théorie il nous présentait de façon simple des concepts compliqués nous donnant l'impression de tout avoir compris. Peu à peu il nous a fait aimer sa discipline suscitant ainsi de nombreuses vocations de géologue ; nous sommes nombreux à pouvoir en témoigner. RAYMOND MIROUSE était un enseignant exceptionnel dans ses cours magistraux comme dans son enseignement pratique en salle ou sur le terrain. Son cours de DEA d'analyse structurale, un vrai régal, auquel j'ai assisté en 1965-1966 et qu'il venait de créer, pouvait retenir notre attention durant plusieurs heures sans relâchement. Durant les vacances de Pâques de 1964 il nous a invités, C. LUCAS, A. MANGIN et moi-même, à un stage d'une semaine en vallée d'Aure sur les formations détritiques permo-triasiques ; par ses qualités d'enseignant et de chercheur il fut un vrai maître et fortifia notre désir de devenir géologue. Il a accompagné ensuite mes premiers pas sur mon terrain de thèse de 3^e cycle dans les pentes de l'Aubisque et du Gourzy m'apprenant à observer de façon précise le terrain en utilisant toutes les facettes de notre discipline et à rester toujours très rigoureux dans la collecte des données et dans les interprétations. En octobre 1966 RAYMOND MIROUSE m'a accepté comme assistant dans son service ; il montait avec nous les travaux pratiques nous faisant bénéficier de sa pédagogie et nous donnant beaucoup de conseils. En 1986 j'ai partagé avec lui les cours

magistraux de première année s'adressant à des amphithéâtres de 200 étudiants et son expérience me fut souvent d'un grand secours. Sa démarche pédagogique, que nous fûmes plusieurs à adopter, consistait d'abord de partir d'observations précises puis d'envisager une explication en utilisant avec rigueur les lois de la physique et de la chimie et de conclure par un schéma logique, simple et complet.

Comment oublier les premières années du Laboratoire de Géologie-Pétrologie dont il était codirecteur avec le professeur M. LELUBRE ; on s'y sentait bien et l'épisode thé en fin de journée était un moment privilégié d'échanges d'idées et de discussions fécondes. Par ses qualités de pédagogue et de chercheur il fut pour nous le Maître : pour ma part je l'ai toujours appelé Monsieur le Professeur.

**Addendum : Article J. VASSAL « Un demi-siècle de botanique toulousaine
au 41 allées Jules-Guesde » (Bull. SHNT 154, 2018)**

Addendum - § « L' Institut Agricole de 1909 à 1948 », p. 25, colonne 2, lignes 10-12.

Lire : « *Le cursus scolaire s'étalait sur 3 ans : l' admission exigeait le baccalauréat ou un examen d'entrée (16)* ».
(Nota : la note 16 de l'article, p. 39, donne le détail des épreuves de l'examen)

Erratum - Note 50, « JEAN-LOUIS TROCHAIN... », p. 40, ligne 8.

Lire : « Directeur-fondateur (1947) ».

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le bulletin de la Société d'Histoire naturelle paraît par tome annuel. Les textes des articles soumis pour publication doivent être déposés sous la forme d'un exemplaire-papier A4 incluant toutes les illustrations (regroupées à la fin) + un fichier texte/illustrations par e-mail ou sur CD-ROM (ces dernières au format JPEG ou TIFF d'au moins 300 dpi) auprès de M. L. PASSERA, 42 rue Antoine de Gargas, F – 31500 Toulouse, France et < luc.passera@wanadoo.fr >

De brefs résumés (en français et en anglais) ainsi que le titre en anglais, dont la rédaction incombe aux auteurs, et des mots clés / keywords doivent être placés en tête de l'article.

L'emplacement souhaité pour les figures, tableaux et éventuellement photos devra être indiqué dans la marge du texte sur la copie papier. Le texte proprement dit ne doit inclure ni les tableaux ni les illustrations.

Utiliser exclusivement pour le texte et les tableaux les caractères *Times New Roman minuscules simples* : pas de mots en capitales, ni petites capitales, ni caractères gras qui seront introduits par le secrétariat. Pas de justification du texte (simple alignement à gauche), pas de retrait pour les alinéas. Les italiques sont à réserver dans le texte aux seuls noms de genre et d'espèces en latin, ainsi qu'en bibliographie aux noms des périodiques scientifiques et aux titres des livres cités.

Les références bibliographiques de périodiques doivent être présentées ainsi : Simidu, U., E. Kaneko & N. Taga. 1977. – Microbial studies of Tokyo Bay. *Microbial Ecology*, 3 : 173 – 191.

Les articles à publier sont soumis à un comité de lecture dont les décisions sont sans appel.

Pour tout article proposé, l'un au moins des auteurs doit être membre de la Société et à jour de sa cotisation.

Chaque membre de la Société a droit, annuellement, à la publication gratuite (seul ou en collaboration) de 10 pages maximum, non reportables d'une année à l'autre. Les pages supplémentaires sont facturées 60 euros la page. Les clichés et planches photographiques en couleur sont facturés en supplément, au prix coûtant.

La Société d'Histoire Naturelle fournit tous les articles en fichier PDF. Des tirés-à-part éventuels sous forme papier sont à la charge des auteurs.

Le montant des cotisations annuelles est le suivant :

- membre ordinaire : 30 euros (+ 3 euros pour l'étranger).
- étudiant (sur justification) : 15 euros (+ 3 euros pour l'étranger),
- personne morale : 60 euros (+ 6 euros pour l'étranger)

Règlement par chèque bancaire / chèque postal payable en France ou transfert bancaire à l'ordre de : Société d'Histoire Naturelle de Toulouse, Université Paul Sabatier, Jardin Botanique, 2 rue Lamarck, 31400 Toulouse, France. N° de compte : 0012561V037 ; établissement : 20041 ; guichet : 01016 ; Clé RIP : 59.

Adresse pour l'expédition des périodiques en échange du bulletin
Mailing address for the sending of journal in exchange with the bulletin

Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse
Département Échanges-Promotion-Diffusion,
Service Commun de la documentation
Université Paul-Sabatier, Toulouse 3
118 route de Narbonne, F - 31062 Toulouse cedex 09 (France)

Achevé d'imprimer en juin 2020 sur les presses
de l'Imprimerie du Champ-de-Mars - 09700 Saverdun

Dépôt légal : 2^e trimestre 2020

SOMMAIRE TOME 155 – 2019

M. BILOTTE – Éditorial.....	3
J.F. GOURDOU – Isidore Guitard (1821 – 1878) Portrait de l'un des fondateurs de la S.H.N.T.	5
M. BILOTTE – La carrière du Jadet, site d'un faciès particulier du Calcaire nankin (Maastrichtien des Petites Pyrénées de la Haute-Garonne), dégradée par une exploitation mécanisée.....	9
M. BILOTTE – Des Fossiles et des Hommes.....	15
G. BRETON, M. BILOTTE & D. VISCAINO – L'ambre cénomanien de Cuquel (Aude – France)	23
R. CANTEGREL – Conséquences dynamiques et biosystématiques de la fructification Chez le Pin à crochets (<i>Pinus uncinata</i> Ramond) dans les Pyrénées	29
J.P. MAURIÈS – Les premiers Glomeridesmida découverts dans le département français de Guyane : nouvelles données sur leur ontogénèse et description de nouveaux taxa : <i>Glomeridesmoides</i> n. g. et trois espèces nouvelles, dont une termitophile (Diplopoda, Glomeridesmida)	47
L. PASSERA – Comment les fourmis se défendent contre les infections microbiennes ou fongiques..	65
H. CAP – Le Lynx boréal, <i>Lynx lynx</i> (Linnaeus, 1758) dans le sud-ouest de la France ? Complément à l'Atlas des Mammifères de Midi-Pyrénées et nouvelles données	89

ANALYSES D'OUVRAGES

M. LAURIN – Patrimoine géologique : inventaire national, par PATRICK DE WEVER GRÉGOIRE EGOROFF, ANNIE CORNÉE, PIERRE GRAVIOU, JACQUES AVOINE & LAURA BAILLET.....	111
M. LAURIN – Anatomie comparée des espèces imaginaires de Chewbacca à Totoro par JEAN-SÉBASTIEN STEYER	115

CONFÉRENCES

F. BLANC, M. NÉMOZ & L. SANTUCCI – Le Desman des Pyrénées.....	121
B. PRESSEQ & O. COCHARD – Guyane : les plantes de la forêt amazonienne	123
L. PASSERA – Un sommet adaptatif : les fourmis tropicales	125
S. BROSSE – Des poissons et des hommes en Amazonie française.....	131

NOTICE NÉCROLOGIQUE

P. DEBAT, C. MAJESTÉ-MENJOLAS, C. LUCAS & N. GUERRERO – Raymond Mirouse (1930-2019)	135
--	-----

ADDENDUM

J. VASSAL – Un demi-siècle de botanique toulousaine au 41 allées Jules Guesde (Bull. SHNT 154 – 2018)	139
--	-----

