

Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse



2020
2021
T. 156



ORGANISATION DE LA SOCIÉTÉ

POUR 2021

<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	

Nouvel adhérent : Philippe OLIVIER, géologue, CNRS, E-mail : philippe.olivier1531@orange.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

2020-2021

T.156

Éditorial

2020, une année à oublier

L'éditorial de l'année 2019 parlait d'un bilan mitigé. Que dire de 2020 ? Pourtant tout avait bien commencé : un cycle de conférences variées sur des sujets porteurs avait été établi. Confiants dans les fréquentations enregistrées l'an passé, nous nous apprêtions à recueillir les mêmes succès. Hélas, la Covid 19 en a décidé autrement. D'abord le port obligatoire du masque, la jauge à 45 puis à 70, et pour finir le confinement et la fermeture du Muséum ont réduit nos efforts à néant. Compte-tenu de la situation d'exception qui a perturbé la tenue des conférences, un seul résumé vous est proposé.

Ce tome 156, vous conduira à faire la connaissance d'un autre membre fondateur de la SHNT. Après ISIDORE GUITARD, CHARLES FOUQUE. CHARLES FOUQUE n'était pas un naturaliste, mais un de ces esprits curieux et ouvert à tout que le XIXe siècle a produit. Un amateur de sciences sous toutes leurs formes.

Pour le reste, ce bulletin est conforme aux éditions précédentes pour la production scientifique, avec davantage d'articles relevant des Sciences de la Terre (six) pour seulement deux pour les Sciences de la Vie... Mais il est considérablement étoffé en raison de l'introduction de textes aux limites des disciplines habituellement traitées dans nos pages. Même si certains pourront trouver cette ouverture « inappropriée », il nous a semblé justifié que le bulletin se fasse l'écho de l'annonce du dépôt, aux Archives Départementales 31, d'une importante masse de documents ayant appartenu aux professeurs toulousains DOMINIQUE CLOS et HENRI GAUSSEN, tous deux botanistes. De même quelques documents historiques, en relation avec la création de la SHNT en 1866, ont fait l'objet d'un dépôt, cette fois aux Archives Municipales 31.

2021 va-t-il nous permettre de rebondir ? Je l'espère. Le cycle de conférences interrompu remettra au programme les

thèmes qui n'ont pas été traités. Déjà, des bonnes volontés nous ont fait part de leur désir d'intervenir. Idem du bulletin pour lequel des articles sont sur le métier. Reste à espérer que la crise sanitaire qui nous affecte s'éloigne et que nous puissions nous retrouver pour continuer à faire vivre cette belle aventure qui depuis 1866 a fédéré tant de savoirs et de volontés, même pendant les heures sombres de deux conflits mondiaux.

Pour le présent et comme depuis de nombreuses années, le bulletin millésimé 2020 ne paraît qu'au cours de l'année 2021. Peut-être faudrait-il envisager un jour, compte-tenu de cet enjambement, de modifier la date officielle et d'y ajouter l'année de parution : par exemple 2020-21 ?

Pour le présent et comme depuis de nombreuses années, le bulletin ne paraîtra qu'au cours de l'année 2021. D'ailleurs de nombreux articles sont arrivés très tardivement, certains au début de l'année 2021. C'est la raison pour laquelle, compte-tenu de cet enjambement, ce bulletin paraîtra avec le double millésime 2020-21. Cette décision peut-être temporaire. N'oublions pas que la date de dépôt légal, que l'on trouve sur la troisième de couverture, est la seule date officielle de parution du bulletin qui confirme le dépôt à la BnF. Pour rentrer dans les normes internationales des revues scientifiques, il faudrait aussi indiquer la date de réception de chaque article, et surtout sa date d'acceptation après son « review ». Nous allons nous astreindre à ces règles.

Regardons l'avenir malgré la morosité ambiante et espérons que le tome à venir produira un « cru exceptionnel » où nos sciences, dites naturelles, retrouveront toute leur place.

Toulouse, le 24 février 2021.

Michel BILOTTE

Charles Fouque (1845 – 1930) Membre fondateur de la SHNT

par Marie-Germaine Beaux-Laffon¹

1. Chercheuse associée du laboratoire FRAMESPA, Université Toulouse Jean-Jaurès. E-mail : mg.beaux-laffon@orange.fr

RÉSUMÉ

CHARLES FOUQUE (Fig. 1) est né à Toulouse en 1845 et décédé dans cette même ville en 1930 à l'âge de 85 ans ; il se marie en janvier 1876 avec CÉLINE LOUËT née en 1851 et en novembre 1876 ils ont un fils prénommé GUSTAVE, le prénom même que son grand-père paternel, décorateur, rue de la Pomme à Toulouse. CÉLINE décède très tôt, en 1878 à l'âge de 27 ans. CHARLES FOUQUE a devant lui une longue vie où il peut accomplir différentes tâches dans plusieurs domaines, mais se rapportant principalement aux recherches dans les sciences appliquées et plus tard aux origines de la faïence dans la région toulousaine (BEAUX 2012).



Fig. 1 Photographie de CHARLES FOUQUE vers 1870 ; donnée à la Société des Toulousains de Toulouse en 1919 par ÉMILE CARTAILHAC.

Une enfance dans le milieu industriel toulousain

CHARLES est issu d'une longue lignée de faïenciers, célèbres à Moustiers-en-Provence au XVIII^e siècle. Son grand-père paternel, JOSEPH-JACQUES FOUQUE (1761-1829), s'installe à Toulouse en 1797 avec sa femme ROSALIE MOULIN. Il commence à travailler dans un atelier de céramique situé au chevet de Saint-Sernin tandis que sa femme tient un magasin de vente de faïences en centre-ville, auquel il adjoint un atelier de décoration indépendant. Grâce à l'héritage de son père et aux bénéfices du magasin, il acquiert peu à peu la totalité de l'atelier de Saint-Sernin qu'il va transformer en une manufacture importante, car il fabrique un produit nouveau et recherché, la faïence fine, une faïence qui cuit blanc, décorée par impression, à caractère industriel et à bas prix. Associé avec son gendre ANTOINE ARNOUX, il s'oriente vers la fabrication de la porcelaine, grâce à leurs prospections dans les Pyrénées où du kaolin vient d'être découvert dans les années 1820. Avec ses deux fils aînés, sa fille et son gendre, il crée alors une société, *FOUQUE, ARNOUX et Cie*, pour construire une manufacture à Saint-Gaudens où les premières pièces de porcelaine sortiront des fours en 1832 ; l'exploitation des carrières pyrénéennes, le bois de la forêt de Valentine et la force hydraulique fournie par la Garonne permettent de lancer une production variée de céramiques, en plus de la porcelaine. À son dernier fils, GUSTAVE (1807-1872), il lègue le magasin et l'atelier de décoration transféré au 64 rue de la Pomme que ce dernier va faire prospérer.

Ce préambule montre l'ambiance et le milieu dans lequel CHARLES FOUQUE va démarrer la vie, un milieu de manufacturier au cœur de l'industrialisation et toujours en quête d'innovation : recherche de terres, création de fours économiques pour cuire les céramiques, installation moderne de roue hydraulique par l'ingénieur JEAN ABADIE, mais en

même temps un milieu qui va savoir s'adapter à la bonne société toulousaine, en particulier au milieu artistique ; en plus des ouvriers, les dessinateurs, peintres et sculpteurs sont indispensables à la création des décors comme des formes des objets. Il est donc clair que CHARLES va évoluer dans un large cercle d'hommes de l'art, autant de techniciens que d'artistes. Toutefois, à sa naissance en 1845, la crise économique ne favorise pas les affaires qui tournent mal pour la société *FA et Cie*, tandis que le magasin de son père AUGUSTE reste prospère et diversifie ses marchandises et l'atelier de décoration poursuit son activité sans interruption lors des événements de 1848.

Si l'on peut évoquer l'ambiance dans laquelle CHARLES va évoluer, sa formation scolaire reste inconnue. Il est sûr qu'il fréquente le lycée impérial : le *Journal de Toulouse* annonce qu'à la distribution des prix, le 12 août 1855, âgé dix ans, il obtient le 1^{er} prix de grammaire française et de géographie et le 2^e prix de calcul ; à cet âge, il semble bon élève. L'année suivante, le même journal mentionne le 16 juin qu'il est l'un des dix-huit parrains du carillon de neuf cloches, inauguré à l'église Saint-Jérôme ; sans doute parce que sa famille, résidant dans la rue de la Pomme de ce quartier, a participé au financement. Mais nous n'en saurons pas plus sur les études qu'il a pu poursuivre. Une chaire de minéralogie a été créée en 1839 à la Faculté des Sciences, CHARLES en a-t-il suivi l'enseignement ? Il semble commencer très tôt à travailler au magasin et à l'atelier de son père, d'après les informations données dans les rapports des expositions industrielles qui ont lieu à Toulouse depuis 1827 ; ces expositions permettent aux industriels de confronter leurs productions et les FOUQUE y participent régulièrement, ainsi qu'à celles de Paris, commentées dans de précieux rapports.

CHARLES FOUQUE, de la chimie à la céramique

Pour l'Exposition toulousaine de 1865, une médaille d'or est attribuée à « M. FOUQUE (GUSTAVE) et Fils ». Depuis quarante ans « cette maison est réellement la maison-mère de la décoration à Toulouse », car là se forment tous les décorateurs issus de l'école des Beaux-Arts. L'atelier de peinture et de dorure est maintenant dirigé par M. CHARLES FOUQUE qui introduit de nouveaux procédés de décoration : la gravure chimique permet d'obtenir un produit mieux fini et moins onéreux, les couleurs en provenance des chimistes sont modifiées pour améliorer leur cuisson de façon homogène, l'argenture et la dorure sont perfectionnées, le procédé nouveau de la photographie assure la netteté des figures, tels sont les apports dus à la « coopération » de FOUQUE fils dans cet atelier de décoration. Qu'il ait suivi ou non une formation dans les écoles de Toulouse, il est certain qu'il a acquis ses connaissances au sein de sa famille, tant dans l'atelier de son père que sans doute aussi dans ceux de Saint-Gaudens qui produisent porcelaine et faïence. Il pouvait s'y rendre facilement et profiter du laboratoire de chimie créé

par LÉON ARNOUX dans les années 1840 ; les divers procédés de fabrication lui sont directement accessibles, même si à Toulouse la manufacture de Saint-Sernin a été vendue en 1850 après la faillite et celle de Saint-Gaudens en 1864. À vingt ans, il est donc responsable des travaux de chimie et récompensé par une médaille d'argent¹.

L'Exposition Universelle de Paris (1867) lui permet d'exposer à nouveau ses travaux de peinture, de gravure et de photographie sur porcelaine ; remarqués et dotés d'une récompense honorable assortie d'un brevet², la mention de celui-ci figurera sur la marque imprimée au revers des produits. Le succès obtenu est dû aux impressions chromolithographiques sur porcelaine, faïence, cristal et verre, ainsi qu'à la gravure obtenue mécaniquement par l'emploi de l'acide fluorhydrique ; Charles est en phase avec les recherches du moment, la photographie et la gravure ; Baccarat présente cette même année des gravures sur verre à l'acide. Mais ce n'est pas tout à fait une nouveauté à Toulouse puisque CASIMIR DE PUYMAURIN (1757–1841) a déjà publié ses recherches sur ce sujet à l'Académie des Sciences en 1788 et 1811 ; Charles les aurait-il lues et appliquées ? Une seule pièce peut lui être attribuée à ce jour, publiée en 1982 grâce à la clairvoyance de MARIE-LOUISE GALINIER, alors antiquaire et expert. Il s'agit d'un « plateau rond avec gravure chimique, décoré aux armes de Toulouse », exposé à Paris en 1867 et présenté comme un spécimen de porcelaine orfèvrerie³ (Fig. 2) (SAVÈS & AL. 1982) ; en 1924, il est encore en possession de CHARLES FOUQUE qui l'expose au musée Saint-Raymond (1825) ; sans doute passé aux mains d'un collectionneur averti, il reste non localisé.



Fig. 2. Plat aux armes de Toulouse exposé à Paris en 1867 par CHARLES FOUQUE

La sociabilité toulousaine permet les rencontres et les échanges au sein de sociétés culturelles et scientifiques. Son père GUSTAVE FOUQUE est membre de la Société d'Horticulture

[1] *Exposition... à Toulouse...* 1865, p. 549-551, 821.

[2] Brevet que JEAN-PIERRE SUZZONI n'a pas trouvé lors de recherches à l'INPI à Paris.

[3] *Exposition... 1867, Rapports de la délégation départementale...*, 1868, p. 72. Dans SAVÈS, GALINIER, FOUET 1982, n°244, p. 147, illustrations en couleurs.

de la Haute-Garonne, de l'Académie Agricole et Manufacturière de France, de la Société d'Agriculture et l'un des membres fondateurs, avec son frère HENRI et son beau-frère ANTOINE ARNOUX, de l'Union Artistique créée en 1861 pour soutenir les œuvres d'art en organisant des expositions. CHARLES a peut-être côtoyé là le baron DE PUYMAURIN, petit-fils de CASIMIR qui aurait pu lui faire connaître les découvertes de son aïeul. Toujours est-il qu'en 1867 ses travaux de chimiste sont consacrés à Paris⁴.

Il participe à Saragosse à l'exposition organisée par la *Real Sociedad Economica Aragonesa de amigos del país* (1868), créée pour soutenir la recherche en sciences naturelles et le développement de l'Aragon. De nombreux Toulousains sont présents, dans des domaines variés, PROVOST et TRANTOUL pour les photographies, GESTA et ses vitraux, VIREBENT et les terres cuites, ALBRIGHI pour ses conserves ou encore d'autres pour des instruments agricoles ou des œuvres littéraires. Les récompenses sont nombreuses pour les français : citons LEYMERIE et son cours de minéralogie, ROMIGUIÈRE, FILHOL. Leur nomination leur permet d'utiliser le blason de la Société ; on le retrouve en effet sur le papier à en-tête de FOUQUE, bien que son nom ne figure pas dans la liste du catalogue. D'après l'Annuaire de GODOFFRE (1870), FOUQUE semble avoir exposé hors concours, obtenant une mention d'honneur⁵ et la possibilité d'apposer le blason sur sa correspondance. Sur une photo le représentant en pied et datant peut-être des environs de 1870⁶, il porte une discrète décoration sur le col de son manteau ; s'agit-il de cette distinction, la plus importante en Espagne ?

Des arts de la table à l'expertise

CHARLES est donc responsable de l'atelier et du magasin, mais la mort de son père en 1872 va changer la situation. Le 64 rue de la Pomme passe aux mains de la Cie MASSIP ET CHARLES qui déménage dans le même quartier à deux adresses différentes, au n°29 de la rue de la Pomme traversée maintenant par la nouvelle rue Alsace où il est au n° 30 ; mais d'après un papier à en-tête, on ne trouve plus mention de travaux d'atelier et il semble se consacrer principalement à la vente, en particulier des articles de Paris, en tant que représentant de maisons parisiennes, comme Christofle pour l'argenterie ou Susse pour le bronze. Ces activités semblent durer jusque vers la fin des années 1880, car il ne figure plus dans les annuaires comme marchand de céramiques aux adresses connues. Il se marie en 1876 et sa femme décède en 1878 ; il se retrouve seul à trente-cinq ans avec un petit garçon à élever. Que fait-il ?

Sur l'envers de la photographie donnée à la Société des Toulousains de Toulouse en 1919 par ÉMILE CARTAILHAC, celui-ci a laissé une inscription « CH. FOUQUE, expert pour les ventes de livres et objets d'art à Toulouse de 1875 à 1920... » soit pendant plus de quarante ans (Fig. 3). Cette occupation

est confirmée quand il rédige en 1894 le catalogue des œuvres du naturaliste PIERRE NOULET (1802–1890)⁷ (DARAUX 1999) ou celui du poète PIERRE GOUDELIN en 1903⁸.

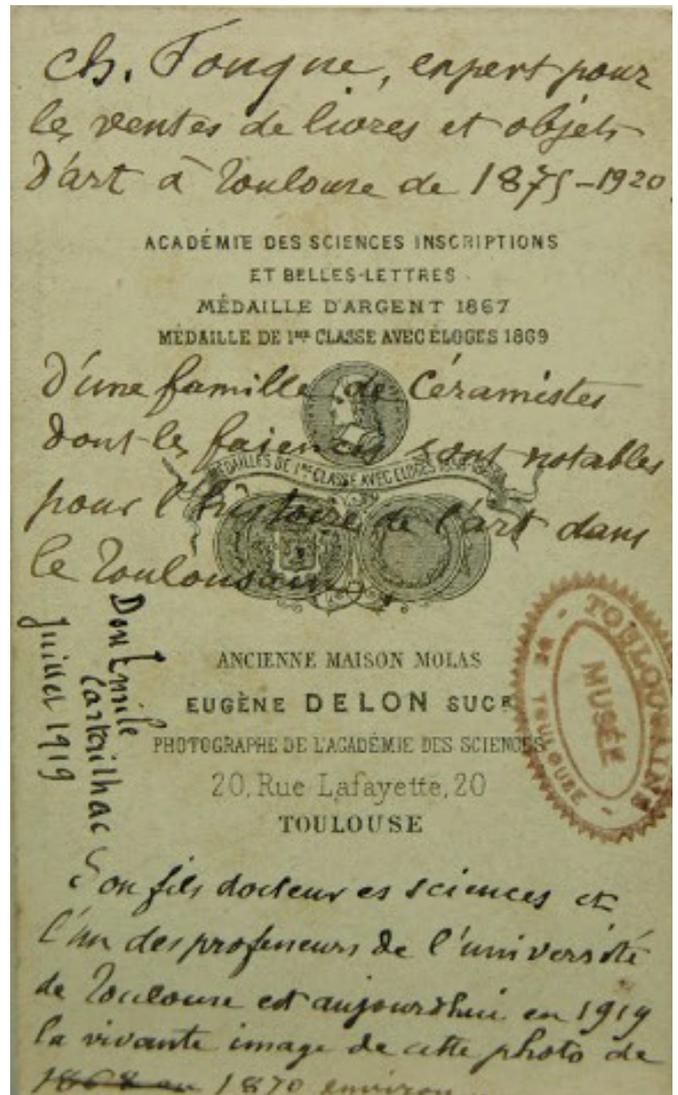


Fig. 3. Envers de la photo représentant CHARLES FOUQUE

Il est difficile de comprendre pourquoi, ayant réalisé un brillant parcours, reconnu à Paris, il arrête travaux et recherches autour de la décoration, pas seulement de la céramique, mais du verre et du cristal ; il aurait pu tout aussi bien intégrer une autre manufacture en France, ou même en Angleterre comme son cousin LEON ARNOUX, directeur artistique de Minton. Il est vrai que la concurrence est rude pour tout ce qui touche à la céramique ; les décorateurs formés dans l'atelier FOUQUE se sont installés à leur nom, les communications se sont intensifiées avec l'arrivée du chemin de fer transportant la production nationale et dans les années 1860, les goûts ont changé avec l'apparition du japonisme nécessitant une adaptation à de nouvelles esthétiques. CHARLES FOUQUE a donc choisi une

[4] *Exposition... 1867, Rapports de la délégation départementale...*, 1868, p. 62, 70-73.

[5] *Annuaire...* GODOFFRE, p. 83.

[6] MVT, dossier « Faïence, Toulouse »

[7] DARAUX 1999, p. 103

[8] *Description...* 1903

autre orientation, correspondant à son environnement culturel dans le domaine artistique et littéraire. Toutefois, dans les années 1860, il a eu d'autres activités menées conjointement.

Une curiosité intellectuelle et scientifique toujours active

C'est dans un livre récent sur l'histoire du Muséum de Toulouse (DURANTHON & MENDIETA 2015) que l'on découvre CHARLES FOUQUE en tant que naturaliste. En 1868, il est chargé par EDOUARD FILHOL, le directeur du Muséum récemment ouvert, de contacter un taxidermiste à Paris où il se rend avec EUGENE TRUTAT ; de même il est cité comme amateur éclairé en minéralogie et **membre fondateur de la Société d'Histoire Naturelle** à laquelle il fera plusieurs donations⁹. Dans le domaine de la minéralogie, CHARLES est dans la continuité de sa famille qui, dans les années 1820, avait prospecté au pied des Pyrénées centrales ; des échantillons de terre étaient envoyés à ALEXANDRE BRONGNIART, directeur de la manufacture de Sèvres, pour les analyses qui ont révélé la présence de kaolin ; en 1834, ANTOINE ARNOUX expédie une caisse des terres employées dans la composition de ses pâtes. Les relations continues avec Sèvres permettent ainsi d'affiner les connaissances. Trente ans plus tard, les procédés et les matériaux ont évolué et les centres d'intérêt se sont diversifiés.

La création des sociétés savantes dans des domaines de plus en plus précis et variés incitent l'échange et l'approfondissement des connaissances. GUSTAVE FOUQUE et ses proches en font partie et CHARLES ne peut qu'être invité à s'investir dans la création de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse. En 1865, il est déjà « aide-naturaliste » au Muséum ; il devient membre fondateur, trésorier de 1866 à 1869 (ASTRE, 1966), menant de front céramique et sciences naturelles¹⁰. Il semble être proche d'ÉMILE CARTAILHAC (1845–1921), son exact contemporain, bibliothécaire de la Société à la même époque et préhistorien réputé ; ce dernier explore les grottes de la région (Niaux, Gargas) et c'est sans doute son exemple qui pousse CHARLES FOUQUE à visiter celles de la Barousse, vallée non loin de Luchon à la hauteur de Saint-Bertrand-de-Comminges. Pourquoi la Barousse, sinon parce que son père et son beau-frère BAPTISTIN JOUET y ont acheté des forêts afin d'en exploiter le bois, le marbre, les phosphates (BEAUX-LAFFON *et al.* 2008). Dans ces grottes CHARLES trouve peu de preuves d'occupation des lieux, d'après son compte-rendu en février 1870 ; déjà en 1867, il avait communiqué au sujet de la cristallisation de minéraux et son exposé semble scientifique. Il est donc dans le courant de la recherche pour laquelle il s'investit pleinement.

Une autre affaire intéresse les FOUQUE et les sciences naturelles. Dans cette même vallée de Barousse des Hautes-Pyrénées où une maison d'habitation vient d'être construite, un troupeau de cinq *llamas*¹¹ (FOUQUE 1872) est acheminé depuis Toulouse au début de l'été 1870 ; il ne s'agit pas

là d'une fantaisie « exotique », mais bien d'un essai d'acclimatation de ces animaux. En effet, depuis le siècle des Lumières, l'idée de naturaliser des plantes et des animaux « utiles » est soutenue par BUFFON (1707–1788) et il s'en suit de nombreux essais au fil du XIX^e siècle, en Espagne, à Versailles sous l'instigation de l'Impératrice JOSÉPHINE ou de personnalités intéressées par les sciences et possédant des domaines où acclimater ces animaux. Dans les années 1850 à Paris, ISIDORE GEOFFROY SAINT-HILAIRE (1805-1861) rédige de nombreux rapports et études pour le ministère de l'Agriculture sur la naturalisation des animaux, comme les lamas, alpagas, vigognes ou chameaux. En 1854 il crée la Société Zoologique d'Acclimatation, toujours dans un but d'acclimatation, en particulier les lamas qui dans les vallées isolées pourraient transporter le bois et dont la laine et la viande seraient un apport précieux pour les habitants. À Toulouse, NICOLAS JOLY (1812-1885), médecin et professeur à l'Académie des Sciences, demande à Paris l'envoi d'un troupeau de lamas qui, au bout de nombreuses démarches, contretemps, péripéties diverses, n'arrivera en gare de Toulouse qu'en avril 1870 et de là, sera convoyé par N. JOLY lui-même jusqu'aux frais pâturages de Barousse. Malheureusement, pas plus que dans les Vosges précédemment, l'essai ne peut réussir, à cause d'une maladie de peau constatée dès leur arrivée et malgré les soins prodigués avec les moyens de l'époque. Depuis, les lamas se sont acclimatés puisqu'aujourd'hui l'on peut en rencontrer dans les prairies des Pyrénées. Cependant cet essai témoigne des échanges entre Paris et la Société d'Agriculture de Toulouse, entre NICOLAS JOLY et les membres des sociétés savantes dont font partie les FOUQUE. La dépouille de l'un des lamas sera expédiée au Muséum pour y être naturalisée, sans que l'on puisse aujourd'hui l'identifier exactement. CHARLES a pu visiter les lamas parqués en montagne et explorer les grottes ; les centres d'intérêt s'imbriquent utilement. Certains auteurs l'avaient qualifié sans référence de « *marchand d'engrais* » ; mais une correspondance familiale récemment retrouvée précise en effet qu'il sert d'intermédiaire avec ses proches qui en Barousse exploitent les phosphates transformés en engrais et cherchent à les commercialiser à Toulouse.

Vers un retour aux sources, à la redécouverte de la faïence régionale

CHARLES FOUQUE a de nombreux correspondants dans des domaines variés. Parmi eux, ERNEST LABADIE, chercheur bordelais qui s'intéresse à des faïenciers originaires de Toulouse. Il incite CHARLES FOUQUE à se documenter ; celui-ci se plonge dans les archives municipales situées dans le Donjon du Capitole et renseigne LABADIE. Il s'intéresse alors à l'histoire de sa propre famille, depuis les origines à Moustiers et il correspond à plusieurs occasions avec les directeurs de la manufacture de Sèvres. Peut-être poussé par le goût de la recherche, il participe aux concours lancés par la Société Archéologique du Midi et communique sur sa collection

[9] DURANTHON & MENDIETA 2015, p. 127.

[10] ASTRE, 1966

[11] FOUQUE, 1872, *llamas* écrit ainsi pour ne pas les confondre avec les moines, ou lamas, du Tibet.

d'assiettes imprimées par les FOUQUE, sur le sens des noms de rue de sa ville, sur les faïenciers DUMONT à Toulouse au XVIII^e siècle ou encore au sujet d'un manuscrit de JOSEPH-JACQUES FOUQUE donnant des recettes sur la dorure en 1785. Certaines de ses communications sont insérées dans le Bulletin de la Société et il reçoit des médailles, soit d'encouragement en 1901, ou d'argent en 1908 et 1909. Il communique aussi à l'Académie des Sciences où son manuscrit, non publié, est conservé ; le prix Ozenne lui est décerné.

C'est apparemment lui qui détient un certain nombre d'archives de la famille dont il cherche à entretenir l'histoire. Il s'intéresse à l'un de ses oncles, PLACIDE FOUQUE, engagé dès 1792 dans l'armée de BONAPARTE dont il a fait toutes les campagnes ; blessé en 1793 près de Perpignan et après avoir parcouru l'Europe, il est nommé dans les Pyrénées pour défendre la place forte de Vénasque, en avril 1814. CHARLES en publie le récit dans la *Revue de Comminges* en 1921. Ses écrits sont précieux, mais avec l'âge, la mémoire s'estompe et certains éléments doivent être confrontés aujourd'hui à d'autres sources. Son cercle de connaissances toulousaines s'élargit ; il devient membre de l'Association des Toulousains de Toulouse en 1922 et sa collection personnelle de faïences le rend indispensable pour participer à une grande exposition de faïences « anciennes » de Toulouse et de la région au musée Saint-Raymond en 1925, sous la présidence de M. FOURCADE et dont CARTAILHAC était directeur en 1912 ; les commentaires de la presse ont permis d'attribuer certains objets exposés, comme le plat aux armes de Toulouse déjà cité. Toutes ses démarches sur les céramiques le font considérer par les historiens d'aujourd'hui (PIQUES 2018) comme le précurseur des recherches sur l'histoire de la faïence à Toulouse¹².

À défaut d'archives publiques ou familiales disparues au gré des événements ou non encore exploitées, il est difficile d'en savoir plus sur CHARLES FOUQUE, jusque-là connu comme céramiste. Sa participation à la création de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse le montre réceptif à de nouveaux champs d'investigation intéressant sa génération, sans trop de précisions sur son rôle dans les années suivantes. Il semble vivre du commerce de gravures et côtoie le milieu des salles de vente en rédigeant les inventaires de collections importantes ; l'héritage, conséquent, de son père a été partagé et disséminé, on ne lui connaît pas de signes ostentatoires de richesse. Son fils unique, LOUIS JOSEPH GUSTAVE FOUQUE (1876-1942), marié à JULIENNE LABATUT et sans descendance, sera maître de conférences à la Faculté des Sciences de Toulouse, professeur à l'École des Beaux-Arts et des Sciences industrielles. En 1919, il est docteur en sciences et publie depuis 1897 dans le domaine de la chimie. Mais ceci est une autre histoire et la descendance des FOUQUE se poursuit par les sœurs de CHARLES, sous d'autres noms.

REMERCIEMENTS

L'auteur et la SHNT remercient M. J. KERAMBLOCH et les Toulousains de Toulouse, propriétaires du cliché représentant CHARLES FOUQUE (fig.1) de l'autorisation d'en disposer.

[12] PIQUES, p. 92-95, in MINOVEZ, PIQUES 2018.

RÉFÉRENCES

- GODOFFRE, A. 1870. – *Annuaire de la Haute-Garonne*, Toulouse.
- ASTRE, G. 1966. – Historique de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse durant son premier siècle. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 101 : 1 – 192.
- BEAUX, M.-G. 2012. – *Les entreprises en céramique des Fouque et Arnoux en Midi toulousain au XIX^e siècle, Innovation, rayonnement*. Thèse de doctorat en histoire, sous la direction de J.-M. MINOVEZ, Université de Toulouse-le-Mirail, 2 vol. (En cours de publication).
- BEAUX-LAFFON, M.-G., J.-M. CHADUC & P. MARTIN. 2008. – Un entrepreneur en Barousse, BAPTISTIN JOUET (1834–1914). *Revue de Comminges*, CXXIV, 1 : 95–120, ill.
- DARAUX, J.-P. 1999. – A propos d'une chanson patoise de l'époque des Cent Jours. *L'Auta*, 4 : 103.
- DURANTHON, F. & S. MENDIETA. 2015. – *Muséum de Toulouse, Des aventuriers pour la science*. Toulouse, éd. Privat, 184 pp. ill.
- Exposición Aragonesa de 1868* : Catálogo de los Expositores premiados a propuesta de la Junta General del Jurado [A-00209-17 (1)] ; 87 pages. Consulté en avril 2020 sur le site internet : http://bibliotecavirtual.aragon.es/bva/i18n/consulta/busqueda_referencia.cmd?campo=idtitulo&idValor=11048
- Exposition des Beaux-Arts et de l'Industrie à Toulouse...*, année 1865. Toulouse, imprimerie Viguier, 1866.
- Exposition universelle de 1867 à Paris, Catalogue général, publié par la commission impériale*, 2^e éd. rev. et corr., Paris, éd. DENTU, s. d., 1538 pp.
- Exposition universelle de 1867 à Paris, Rapports de la commission départementale déléguée pour la visite et l'étude de cette exhibition*. Toulouse, imprimerie BONNAL ET GIBRAC, 1868, 172 pp.
- FOUQUE, G. 1872. – Notice sur les Llamas du Pérou livrés en cheptel par la Société d'acclimatation de Paris à la Société d'agriculture de la Haute-Garonne, pour tenter l'acclimatation de ces animaux dans les Pyrénées, par GUSTAVE FOUQUE, membre de la Société d'agriculture, extrait du *Journal d'agriculture pratique et d'économie rurale*, janvier, Toulouse.
- L'exposition de faïences anciennes du musée Saint-Raymond, *Le Midi socialiste*, n°7–124, 13 janvier 1925.
- PIQUES, S. 2018. – Quelle faïence toulousaine au XVIII^e siècle ? p. 92-95, in J.-M. MINOVEZ & S. PIQUES, *Vaisselle peinte et imprimée en Midi toulousain (XVI^e-XIX^e siècle)*, Toulouse, Presses universitaires du Mirail.
- SAVÈS, G., M.-L. GALINIER & G. FOUET. 1982. – *La céramique toulousaine*. Albi, Atelier photographique Saint-Jean, 150 pp., ill.

DONATIONS DE CHARLES FOUQUE

D'après le *Journal de Toulouse* du 9 décembre 1866, CHARLES FOUQUE fait don de divers objets (sans précision) à la *Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, séance du 30 nov. 1866.

« Il a notamment légué au muséum la collection du colonel DUPUY, qui avait récupéré de nombreux échantillons issus de la collection de PICOT DE LAPEYROUSE », in F. DURANTHON & S. MENDIETA, 2015, p. 127, note 19.

PUBLICATIONS DE CHARLES FOUQUE

Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse :

1867. « Du prisme triangulaire dans le calcaire, sa dérivation du rhomboèdre ». 1 : 37-39.

1870. « Grottes de la Barousse ». 4 : 22.

Bulletin de la Société archéologique du Midi de la France, 2^e série, n° 29 à 31, 1901-1903. p. 82-83, séance du 2 février 1902, rapport sur le concours de 1901, CHARLES FOUQUE reçoit une médaille d'argent pour sa communication sur « Anciennes assiettes en faïence fine avec vues de Toulouse ». Son texte a été publié dans le *Bulletin de la Société archéologique*, n° 28, 1901, p. 355-357 ; communication du 28 mai 1901.

Bulletin de la Société archéologique du Midi de la France, vol. 37-39, 1906-1909. Séance du 15 mars 1908 ; p. 248-249, CHARLES FOUQUE, mémoire sur les noms de rue de Toulouse, texte non publié, commentaires du rapporteur ÉMILE CARTAILHAC ; il obtient une médaille d'argent.

Bulletin de la Société archéologique du Midi de la France, vol. 37-39, 1906-1909. Séance du 3 février 1909, mémoire sur les faïences des DUMONT à Toulouse au XVIII^e siècle. Texte non publié, commentaires du rapporteur M. DE LAHONDÈS. CHARLES FOUQUE a rappel de médaille d'argent ; il est encouragé à continuer ses recherches pour écrire une histoire de la céramique toulousaine.

Communication à la Société Archéologique du Midi de la France, au sujet d'un manuscrit de J-J FOUQUE (1785), concernant « l'art de composer et d'appliquer les couleurs, la dorure et l'argenture sur les faïences émaillées de Moustiers », sans date.

Académie des Sciences, Inscriptions et Belles-Lettres. -ms. 80.034/24, noms des rues de Toulouse, avec Prix Ozenne ou médaille d'encouragement, 31 décembre 1906 ; le texte n'est pas inséré, mais le manuscrit est archivé.

Revue de Comminges : tome XXXV, année 1921, 1^{er} trimestre, p. 9-15, « Un épisode peu connu de la Campagne de 1813-1814 dans les Pyrénées centrales. » par M. CHARLES FOUQUE.

AUTRES

FOUQUE CHARLES, La station agronomique annexée à la Faculté des Sciences de Toulouse, rapport de la commission, nommée par la Société centrale d'Agriculture de la Haute-Garonne et composée de MM. HORTENSIA ROBINET, DR GEHE, LIGNON, C. FOUQUE, rapporteur. (Lu à la séance du 19 juin 1893). Toulouse, imprimerie Marqués et Cie, [1893], in 8°, 8 p. BnF, cote Pièce 8°S 6165. (visite des nouveaux services, description des installations et des laboratoires).

Description bibliographique des Éditions connues des Œuvres de PIERRE GOUDELIN, poète toulousain, d'après les exemplaires de la Bibliothèque d'ANTOINE BÉGUÉ par CHARLES FOUQUE, Toulouse, typographie PASSEMAN ET ALQUIER, 1903, 16 p. BnF, cote 8o Q/1510.

Les termites et leurs combats contre les infections microbiennes et fongiques

par Luc Passera¹

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

RÉSUMÉ

Encore plus que les fourmis les termites sont des insectes eusociaux terricoles. Comme chez ces dernières, la vie coloniale et la promiscuité qu'elle entraîne dans un milieu riche en entomopathogènes divers est propice à des infections microbiennes et fongiques, le mycète le plus dangereux étant *Metarhizium anisopliae*. Si les épizooties sont très rares chez les termites c'est que l'évolution leur a permis d'acquérir deux systèmes de défense immunitaire.

L'immunité sociale met en jeu des comportements impliquant l'ensemble des castes. Repérée à son odeur, la moisissure est évitée. La présence d'un congénère porteur de conidies déclenche une alarme marquée par un tambourinement de la tête sur le sol. La vibration du substrat attire des soldats. La protection du nid est assurée par le dépôt de matières fécales sur les parois des galeries. Ces excréta contiennent des substances antifongiques émises par le microbiote du termite et des sécrétions salivaires. Les espèces qui construisent des nids en carton tapissent ce carton d'excréta qui servent de nourriture à l'actinobactérie *Streptomyces* qui émet des métabolites détruisant le *Metarhizium*. Si des termites contaminés par le mycète pénètrent dans le nid, les conidies dont ils sont porteurs sont léchées et arrachées par les ouvriers (le grooming). La salive contient des antifongiques d'origine salivaire et les spores sont ingérées. Au cours de leur transit dans le tube digestif elles sont inactivées par des métabolites d'origines diverses. Les termites malades peuvent aussi être cannibalisés ce qui détruit les conidies mais procure aussi aux congénères l'azote qu'ils ne trouvent pas dans le bois ingéré. Les cadavres des individus infectés émettent des acides gras qui déclenchent leur enfouissement. Les métabolites antifongiques sont essentiellement issus de la glande salivaire et de la glande sternale. La glande frontale des Nasutitermitinae émet des antifongiques. Si les termites sont faiblement contaminés ils peuvent développer une immunisation qui les protégera d'une deuxième infection.

Si les conidies ne sont pas détruites elles germent et deviennent alors la cible de l'activité immunitaire individuelle. Les spores sont porteuses d'un motif moléculaire détecté par des récepteurs spécialisés qui mettent en route la machinerie immunitaire, des enzymes détruisant les parois des hyphes du mycète qui ont pu pénétrer dans l'hémocoèle. En outre ces récepteurs moléculaires activent la production de phénoloxydases par des cellules de l'hémolymphe, les hémocytes. L'oxydation des phénoloxydases produit de la mélanine qui encapsule les hyphes. L'infection est jugulée.

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

How ants defend themselves against microbial and fungal infections

ABSTRACT

Even more than ants termites are eusocial soil dwelling insects. As in the latter, colonial life and the promiscuity it leads to in an environment rich in diverse entomopathogens is conducive to microbial and fungal infections, the most dangerous fungus being *Metarhizium anisopliae*. If epizootics are very rare in termites it is because evolution allowed them to acquire two immune defense systems.

Social immunity involves behaviours regarding all castes. Detected by its smell, the fungus is avoided. The presence of a conidia-dusted worker triggers an alarm marked by a head strikes on the substrate. The vibration of the substrate attracts soldiers who amplify the acoustic alert. Protection of the nest is ensured by the deposition of feces on the walls of the galleries. These excreta contain antifungal substances emitted by the termite microbiota and salivary secretions. The species that build nests with "carton material" lin this carton with excreta that serve as food for the actinobacteria *Streptomyces* which emits metabolites that destroy *Metarhizium*. If termites infected by the fungus enter the nest, the conidia they carry are licked and torn off by the workers (grooming). Saliva contains antifungals of salivary origin and the spores are ingested. During their transit through the alimentary tract they are inactivated by metabolites of various origins.

Disease termites can also be cannibalized, destroying conidia but also providing congeners with nitrogen that is not found in ingested wood. The corpses of infected individuals emit fatty acids that trigger their burial. Antifungal metabolites are mainly derived from the salivary and sternal glands. Nasutitermitinae frontal gland emits antifungals. The distribution of sublethal doses of pathogens among colony members might results in an higher survivorship after a second challenge with a lethal concentration of spores (immunization).

If conidia are not destroyed they germinate and then become the target of individual immune activity. The spores carry a molecular pattern detected by specialized receptors that start the immune machinery. Enzymes destroy the walls of the hyphae of the fungus that may have entered the haemocoel. In addition, these molecular receptors activate the production of phenoloxydases by haemolymph cells, haemocytes. The oxidation of the phenoloxydases produces melanin which encapsulates the hyphae. The infection is controlled.

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

Introduction

1. Généralités

Les termites tout comme les fourmis ou les abeilles sont des insectes eusociaux avec lesquels ils partagent trois caractères :

- Plusieurs générations vivent ensemble dans le même nid.
- Il existe une coopération dans les soins aux jeunes.
- Répartis en castes les individus pratiquent une division du travail. En particulier la reproduction est le fait d'individus qui sont les seuls à posséder des organes reproducteurs fonctionnels.

En plus de ces caractères les termites partagent avec les fourmis le fait d'être aptères et d'avoir une vie souterraine. Ils sont donc confrontés à la même pression des pathogènes en particulier à celle des bactéries et à des champignons entomopathogènes. Comme les fourmis ils ont développé une immunité sociale et une immunité individuelle. Pour comprendre pourquoi certains points sont communs alors que d'autres divergent au cours de la mise en œuvre de ces mécanismes défensifs, il convient de rappeler les particularités biologiques propres aux termites (BIGNELL *et al.* 2011).

Longtemps formant l'ordre des Isoptères, une analyse phylogénétique permet de classer désormais les termites dans l'ordre des Blattodea au sein duquel ils constituent l'épifamille des Termitoidae (INWARD *et al.* 2007a, 2007b). Ils sont donc très proches de blattes qui auraient acquis l'eusocialité il y a 150 millions d'années (NALEPA 2015). À la différence des fourmis qui pratiquent l'haplodiploïdie (les mâles haploïdes sont issus d'œufs non fécondés) chez les Termitoidae les deux sexes sont diploïdes. Les sociétés de termites sont donc formées d'individus des deux sexes même au sein des castes laborieuses. Les termites sont des hémimétaboles à métamorphoses incomplètes à l'origine de deux lignées : *une lignée sexuée* qui produira la caste des reproducteurs ailés, mâles et femelles. C'est la seule caste à parvenir au stade adulte après une série de mues au cours desquelles les fourreaux alaires s'allongent (Figs. 1 à 6). Ces futurs reproducteurs à fourreaux alaires sont appelés des *nymphes*, un vocable équivoque puisqu'il appartient aux insectes à métamorphoses complètes (insectes holométaboles). Une dernière mue, dite imaginale, donne naissance aux reproducteurs ailés, essaimants pourvus d'yeux composés et d'organes sexuels fonctionnels. L'autre lignée, dite aptère ou neutre, est à l'origine des ouvriers et des soldats qui comme les reproducteurs sont bisexués. Ouvrier(e) s et soldat(e)s ne parviennent jamais à l'état adulte, restant des immatures et, dans la très grande majorité des espèces, aveugles.

Chez un très grand nombre de termites inférieurs, les « nymphes » peuvent subir des mues régressives, avec réduction des fourreaux alaires et devenir alors fonctionnellement des ouvriers assurant notamment l'alimentation des reproducteurs, des larves et des soldats. Ces individus ont été qualifiés de faux-ouvriers ou de *pseudergates* par GRASSÉ & NOIROT (1947). La notion de pseudergate semble de moins en moins utilisée par

les termitologues actuels. Pour simplifier nous ne parlerons ici que de reproducteurs ailés, d'ouvriers et de soldats.

La caste des ouvriers comprend des individus aptères, non pigmentés, qui grandissent par mues successives et assurent toutes les tâches de la société : recherche de la nourriture ligno-cellulosique, alimentation par trophallaxie stomodéale (échanges alimentaires bouche à bouche) et proctodéale (échanges alimentaires anus à bouche) du couple royal et des congénères, construction du nid. Leur couleur très pâle a valu aux termites l'appellation de « fourmis blanches ». Après l'éclosion, les jeunes inactifs sont des larves qui commencent à participer au travail commun, souvent à partir du troisième stade quand elles sont capables de digérer les aliments. Le partage des tâches est souvent basé sur l'âge des individus (ROSENGAUS & TRANIELLO 1993a, DU *et al.* 2016).

La caste des soldats se différencie à partir de larves ou d'ouvriers pour donner des individus dont le seul rôle est de défendre la société. Ils sont incapables de s'alimenter par eux-mêmes. Représentant entre 1 et 50 % de la population (HAVERTY 1977) selon les espèces, leurs mandibules prennent des formes différentes. Elles sont faites pour broyer chez les termites inférieurs basiques, pour cisailier chez les termites inférieurs plus dérivés, pour claquer chez certains termites supérieurs. Elles peuvent être vestigiales, faisant place à des sécrétions chimiques produites par une glande frontale (SOBOTNIK *et al.* 2010).

La reproduction passe par l'existence d'un vol nuptial synchronisé réunissant des individus originaires de sociétés différentes (CHOUVENC *et al.* 2017). Leurs descendants seront donc non consanguins. Le mâle des termites survit, s'enterre avec la femelle qu'il féconde à intervalles réguliers. On a donc chez les termites un couple royal avec une femelle reproductrice (la reine) et un mâle fonctionnel (le roi). La longévité du couple royal, en particulier chez les Macrotermitinae, peut atteindre plusieurs dizaines d'années, une longévité exceptionnelle pour des insectes (ELSNER *et al.* 2018). La croissance de la reine est aussi extraordinaire puisque la femelle peut atteindre 12 à 15 cm de long et ceci sans aucune mue puisque cette croissance se déroule à l'état adulte (Fig. 7) (phénomène de physogastrie). Les reproducteurs peuvent aussi être des reproducteurs secondaires ou *néoténiques*. Ils apparaissent le plus souvent quand le couple royal primaire a disparu ou pour augmenter la capacité d'oviposition de la colonie. Les néoténiques peuvent être issus de la lignée ouvrière ou de la lignée sexuée. Ils s'accouplent sur place, et donnent naissance à des individus consanguins. Chez ces termites on a ainsi une succession de cycles alternant exogamie et endogamie. Chez certaines espèces, la reine se clone par parthénogenèse, gardant ainsi une relation génétique stable entre individus ($r = 0.5$) (MATSUURA 2017).

Les termites sont très anciens puisque apparus il y a environ 150 millions d'années au Crétacé inférieur. Les 3 000 espèces connues sont réparties en neuf familles (BUCEK *et al.* 2019) toutes se nourrissant de matériaux à haute teneur en cellulose : herbes sèches, humus, litière, bois des constructions... Ils sont incapables de dépolymériser la longue chaîne linéaire



Fig. 1 : Lignée sexuée ; cette « nymphe » de *Reticulitermes* avec ses fourreaux alaires va devenir un sexué ailé. © ALEX WILD



Fig. 3 : Lignée sexuée ; essaimage de *Pseudacanthotermes militaris* au-dessus d'une plantation de canne à sucre au Congo. © CHRISTIAN BORDEREAU



Fig. 5 : Lignée neutre ; larves et ouvriers de *Reticulitermes*. © ALEX WILD



Fig. 2 : Lignée sexuée ; sexués ailés de *Reticulitermes* prêts à s'envoler pour le vol nuptial. © ALEX WILD



Fig. 4 : Après l'essaimage des sexués de *Pseudacanthotermes spiniger* au Congo un couple se forme et entreprend une promenade nuptiale à la recherche d'un endroit propice à la fondation. La reine expose sa glande sternale qui émet une phéromone sexuelle. © CHRISTIAN BORDEREAU



Fig. 6 : Lignée neutre ; ouvriers et soldat de *Reticulitermes flavipes*. © J. ŠOBOTNIK

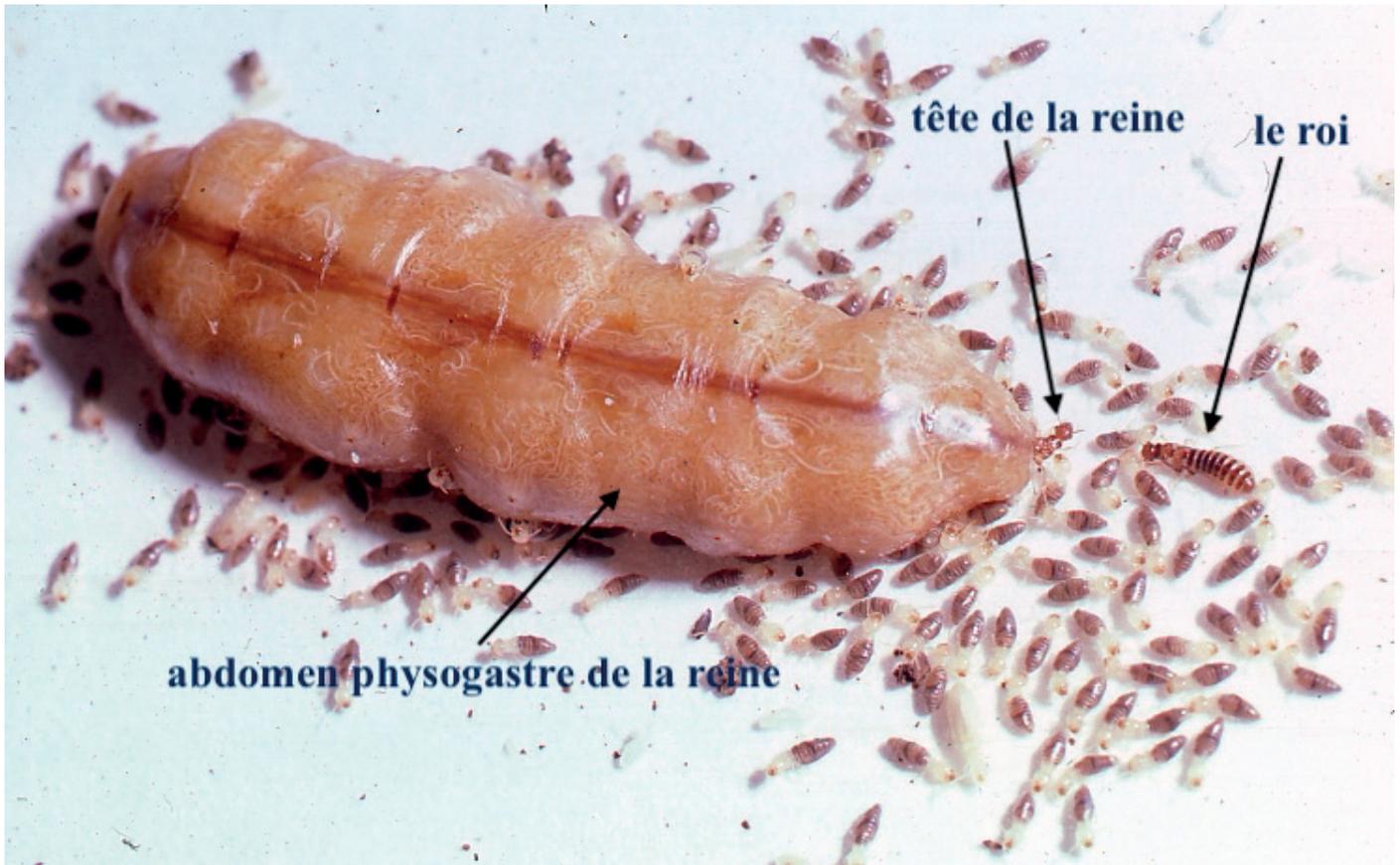


Fig. 7 : Le couple royal de *Cephalotermes rectangularis*, un « termite cathédrale » africain, extrait de sa loge royale. L'abdomen de la reine devient monstrueux (physogastrie) et peut atteindre 15 cm de long alors que la tête garde sa dimension d'origine. Le mâle (le roi) garde lui aussi sa taille d'origine. © CHRISTIAN BORDEREAU

de ce glucide souvent associé à de la lignine difficilement biodégradable. Les termites ont noué des relations symbiotiques complexes avec toute une microfaune associée. Huit des neuf familles regroupent les termites dits *inférieurs*. Leur intestin postérieur et le rectum abritent un microbiote conséquent regroupant des protistes (protozoaires flagellés) et des procaryotes (bactéries et archées). Ce microbiote symbiotique a pour tâche de phagocyter les débris de bois ingérés par les ouvriers et de les digérer. Outre la trophallaxie, ces termites inférieurs pratiquent des échanges proctodéaux (bouche à anus) qui ont pour but d'assurer la transmission des flagellés et bactéries symbiotiques d'un individu à un autre. Les termites de la dernière famille, celle des Termitidae qui regroupe 75 % des espèces, sont dits *supérieurs*. Ils ont perdu leurs flagellés et la digestion de la cellulose est assurée uniquement par des bactéries. Beaucoup d'entre eux ne mangent plus directement du bois, mais se nourrissent de la matière organique du sol. Une sous-famille des Termitidae, celle des Macrotermitinae, révèle une symbiose externe très différente mais remarquable qui a valu à ses représentants le nom de termites champignonnistes (Fig. 8). Dans des chambres du nid on trouve des meules à champignon. Ce sont des amas de boulettes fécales approvisionnées en débris végétaux et sur lesquels se développe le mycélium d'un cryptogame basidiomycète du genre *Termitomyces*.

Le champignon prédigère la cellulose des végétaux grâce à

des cellulases mais aussi approvisionne les termites en acides aminés essentiels. Une seconde symbiose unit le termite champignonniste à des bactéries anaérobies logées dans son intestin postérieur. Les bactéries finissent de dégrader totalement la cellulose. Les ouvriers rongent la partie inférieure des meules riches en aliments assimilables. Plusieurs de ces termites champignonnistes édifient des termitières épigées pouvant atteindre plusieurs mètres de haut, formant des termitières « cathédrales » en Afrique et « magnétiques » en Australie.

On considère habituellement qu'il existe quatre types de nidification selon la qualité du biotope dans lequel les nids de termites sont établis. Certaines espèces occupent un seul morceau de bois. Il peut être humide (*termites de bois humide*) et plus ou moins dégradé comme chez *Zootermopsis angusticollis* (Fig. 9). Ils logent dans ce bois dont ils se nourrissent et ne fourragent donc pas. D'autres espèces utilisent un seul morceau de bois mais bien sec (*termites de bois sec*). Eux aussi ne fourragent pas (Fig. 10) ; ils se nourrissent sur place comme une majorité des Kalotermitidae (*Kalotermites flavicollis*, *Incisitermites minor*, *I. schwarzi*, ou *Cryptotermites cavifrons*). Les *termites à nids intermédiaires* logent dans le bois mais fourragent aux alentours à la recherche d'autres sources de cellulose. Enfin les termites des espèces dites à *nids séparés* doivent sortir de leur nid pour accéder à la nourriture. Par exemple, plusieurs espèces de *Nasutitermites*



Fig. 8 : *Macrotermes michaelseni* est un termite champignonniste qui construit ses « nids cathédrales » en Afrique sub-saharienne. Les « meules » du champignon *Termitomyces* occupent le centre du nid.
© J. ŠOBOTNIK



Fig. 9 : *Zootermopsis angusticollis* est un termite de bois humide qui loge dans un seul morceau de bois dont il se nourrit. On aperçoit le couple royal et quelques larves. © REBECCA ROSENGAUS



Fig. 10 : *Incisitermes schwarsi* est un termite de bois sec qui loge lui aussi dans un seul morceau de bois sec dont il se nourrit. Soldats et ouvriers. © J. ŠOBOTNIK

construisent des nids arboricoles faits de couches de carton (Fig. 11). La partie la plus centrale du nid faite d'un carton plus épais et plus dur abrite la loge royale. Les ouvriers sont contraints d'aller chercher leur nourriture à distance. Le termite de Formose *Coptotermes formosanus* en est aussi un bon exemple. Du nid souterrain, souvent situé près d'un arbre, partent des galeries qui peuvent atteindre 150 m de long. Elles aboutissent à la source alimentaire, c'est-à-dire à des matériaux riches en cellulose tel le bois ouvré des habitations. Comme chez les *Nasutitermes* le nid est constitué d'un carton grossier réalisé à partir de particules de bois mâchées mélangées à de la matière fécale. On inclut dans les termites à nids séparés, les « termitières cathédrales » d'Afrique ou d'Asie et les « termitières magnétiques » d'Australie appelées ainsi car très souvent orientées selon un axe Nord/Sud afin de mieux réguler la température (Fig. 12). Toutes atteignent plusieurs mètres de haut. La muraille est constituée d'un mélange de terre et de salive qui « cuit » par le soleil atteint la dureté d'une cuirasse.

La France métropolitaine compte six espèces de termites inférieurs. Cinq sont des *Reticulitermes* (Rhinotermitidae) dont un importé, *R. flavipes*, en provenance des États-Unis. La sixième, *Kalotermites flavicollis* est un Kalotermitidae. Tous ces termites affectionnent les zones humides et leurs nids sont souterrains. Les *Reticulitermes* sont généralement établis dans les forêts tempérées, mais ont aussi la capacité de vivre en zone urbaine où ils commettent des dégâts aux constructions alors que le *Kalotermites* préfère la pleine nature ; dans le sud de la France on le rencontre par exemple dans les pieds de vigne et les micocouliers.

On peut penser que les divers types d'habitat que l'on vient d'évoquer, plus ou moins humides, orientent les stratégies de lutte antimicrobiennes. Un environnement humide est propice à la multiplication des pathogènes alors que les termites de bois sec, comme beaucoup de Kalotermitidae qui n'ont aucun contact avec le sol, sont moins exposés aux pathogènes.

2. *Metarhizium anisopliae*, un fungus dangereux

Le pathogène le plus étudié est l'ascomycète *Metarhizium anisopliae* (Clavicipitaceae) dont il existe de nombreuses souches plus ou moins virulentes (ZOBBERI 1995). Il est présent dans les sols depuis les zones arctiques jusqu'aux tropiques du monde entier. Ce champignon asexué sporule sur les insectes qu'il a tués, contaminant les sols, puis les autres insectes par contact (HAW & HUE 2017). Les conidies viennent se fixer sur l'épicuticule de la victime. La spore gonfle et entame une phase de germination marquée par l'apparition d'un appressorium sécrétant des protéases qui digèrent les protéines de la cuticule sous-jacente. La cuticule franchie, l'appressorium ou tube de germination émet des destruxines qui neutralisent la défense immunitaire humorale de l'hôte. Le mycète produit alors des hyphes qui envahissent l'hémocœle et émettent des toxines qui tuent l'insecte (Fig. 13).

En même temps des hyphes sortent du cadavre, forment des conidiophores qui sporulent en recouvrant le cadavre d'un dense réseau de spores vertes qui révèle clairement la maladie dite la *muscardine verte*. Le caractère létal de



Fig. 11 : Nid arboricole de *Nasutitermes* en Équateur. © ALEX WILD.

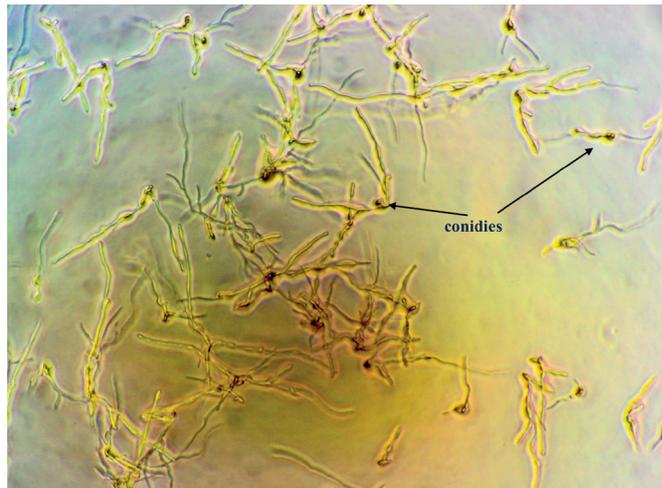


Fig. 13 : Germination de *Metarhizium anisopliae* Le réseau des hyphes porte des conidies. © S. HE



Fig. 12 : Nid "magnétique" d'*Amitermes laurensis* dans le nord de l'Australie. © CHRISTIAN BORDEREAU

Metarhizium anisopliae a été vérifié à de maintes reprises chez de nombreux insectes. Un seul exemple est suffisant pour s'en persuader. Au laboratoire, des conidies prélevées sur des cadavres de termites sont ensemencées sur un milieu de culture standard. Les conidies se développent et génèrent des spores qui sont décomptées à l'aide d'un hémocytomètre puis mises en suspension dans de l'eau stérile jusqu'à la concentration souhaitée pour être testée. Une goutte de suspension de 1×10^7 conidies/ml est déposée sur le papier

filtre servant de nourriture à 100 ouvriers de *Coptotermes formosanus* enfermés dans une boîte de Pétri. Au bout de huit jours tous les termites sont morts. D'autres champignons des sols, testés dans les mêmes conditions expérimentales s'avèrent moins dangereux : la mortalité n'est que de 60 % pour *Beauveria bassiana* et 20 % pour *Isaria* (HUSSAIN *et al.* 2010). Tous ces pathogènes ont exercé au cours de l'évolution une pression de sélection sur les termites. *Metarhizium anisopliae* s'avère le plus virulent. Sa pathogénicité est liée à la production de peptides cycliques possédant cinq acides aminés et un hydroxyacide, les *destruxines* qui ont la propriété de neutraliser les défenses immunitaires de l'hôte (WAHLMAN & DAVIDSON 1993). Ces destruxines agissent aussi en ouvrant les canaux calciques des membranes cellulaires et l'augmentation du taux de calcium qui s'ensuit provoque la léthargie puis la mort de l'insecte. Cela a été observé chez *Odontotermes formosanus* (DONG *et al.* 2009).

L'immunité sociale

Comme les autres insectes sociaux, fourmis et abeilles, les termites se défendent collectivement contre les infections. Ils mettent en œuvre des mécanismes comportementaux et émettent des substances antipathogènes. C'est ce que CREMER *et al.* 2007, CREMER & SIXT 2009, CREMER *et al.* 2018, LIU *et al.* 2019b ont appelé l'*immunité sociale*. Ils échappent ainsi grandement aux pathogènes (CHOUVENC & SU 2010).

1. La défense des frontières

1.1. Repérer et éviter le fungus

La solution la moins énergivore et la plus sûre pour échapper à une contagion est d'éviter d'entrer en contact avec un individu porteur de conidies. Cela suppose que les termites puissent repérer la menace à son odeur. Plusieurs travaux, dont certains utilisent des olfactomètres en Y, montrent qu'effectivement les ouvriers lors de leur récolte de nourriture, évitent le contact avec des porteurs de conidies ou même fuient les zones infectées expérimentalement par une suspension de spores. Plus le pathogène est dangereux et plus

l'aversion des fourrageurs est forte. Les sensilles antennaires spécialisées dans l'olfaction sont mises en action lors de ces évitements (STAPLES & MILNER 2000, CHOUVENC & SU 2010, YANAGAWA *et al.* 2012, 2015).

1.2 Donner l'alerte

À la différence des fourmis, les termites utilisent avec plus de parcimonie la communication chimique bien qu'ils possèdent de nombreuses glandes exocrines (glandes sternales, glandes abdominales tergales, glandes abdominales sternales postérieures, glandes pleurales, glandes dermiques...). Ils émettent des phéromones de piste qui conduisent les congénères sur un site alimentaire et des phéromones d'alarme utilisées dans un contexte défensif (PASTEELS & BORDEREAU 1998, BORDEREAU & PASTEELS 2011). Mais pour donner l'alerte, les termites ont une prédilection pour la communication vibratoire. C'est ainsi qu'ils tambourinent sur le sol avec leur tête quand leur nid est par exemple éventré. Au laboratoire un jet d'air dirigé sur une société de *Pseudacanthotermes spiniger* ou *P. militaris* déclenche un comportement d'alarme chez les petits soldats qui frappent le substrat avec le dessous de leur tête (Fig. 14). Les chocs sont distribués par rafales d'un à 10 coups. Le termite se dresse sur ses pattes puis fléchit brusquement jusqu'à ce que le postmentum de la tête frappe le sol. En réaction les ouvriers s'enfuient (CONNÉTABLE *et al.* 1999). Chez les espèces primitives (*Zootermopsis*, *Kaloterme*s) l'alarme est donnée par un seul ou quelques individus, ouvriers ou soldats. Chez les espèces plus évoluées, seuls les soldats donnent l'alarme ce qui déclenche immédiatement le même comportement chez les autres soldats (ŠOBOTNIK *et al.* 2010). Le tambourinement devient audible à l'oreille humaine sous la forme d'un grésillement. Les soldats de *Coptotermes acinaciformis* effectuent des mouvements oscillants quand ils sont perturbés. Leurs congénères occupés à s'alimenter cessent alors presque totalement leur activité (INTA *et al.* 2009). Les termites sont donc sensibles aux vibrations transmises par le substrat.

Cette communication vibratoire est utilisée aussi pour alerter les congénères de la présence du champignon pathogène *M. anisopliae* (ROSENGAUS *et al.* 1999a). Ces auteurs font circuler des individus de *Zootermopsis angusticollis* sur un papier filtre imbibé d'une suspension de spores du fungus. Si la concentration en spores est assez élevée les termites exécutent une chorégraphie singulière. Le corps entier oscille d'avant en arrière tandis que les pattes fléchissent et se redressent. Les congénères qui sont à proximité s'éloignent alors des danseurs. Une éventuelle phéromone n'est pas en cause car si l'on remplace le papier filtre par une couche de mousse, ce qui n'arrête pas la danse des termites au contact des spores mais supprime les vibrations du substrat, leurs voisins ne s'éloignent plus. C'est le seul exemple connu d'avertissement de la présence d'un danger pathogène chez les insectes sociaux.

Les signaux vibratoires alertent les ouvriers de l'existence d'une perturbation mais les attirent aussi vers la source dérangeante. MYLES (2002) introduit un individu porteur de conidies dans une société de *Reticulitermes flavipes*. Au bout



Fig. 14 : Petit et grand soldat de *Pseudacanthotermes militaris* (ici au Cameroun). En frappant le substrat avec leur tête les soldats déclenchent une alarme vibratoire transmise par le sol.

© J. ŠOBOTNIK.

de deux à trois minutes des ouvriers commencent leurs appels vibratoires dont l'intensité maximale est atteinte en 15 minutes et 80 % de la population vient alors entourer l'individu contaminé. Ce dernier est alors coincé, bousculé, lacéré tandis que d'autres intervenants le nettoient et enlèvent les conidies (le grooming). Des ouvriers contaminés par des espèces de *Metarhizium* inoffensives (*M. flavus*) ne déclenchent pas un tel comportement vibratoire ni d'agrégation autour de l'individu. La réponse est clairement adaptative face à une infection potentielle.

BULMER *et al.* (2019) ont étudié l'alarme vibratoire avec plus d'attention. Ils constituent des groupes de 12 ouvriers de *R. flavipes* dans lesquels ils introduisent des individus vivants contaminés par diverses souches de *Metarhizium* identifiées comme étant *M. brunneum*, *M. robertsii*, *M. guizhouense* ou un cadavre sporulant. Dans les deux minutes qui suivent, les ouvriers sains exécutent des mouvements oscillants d'alarme. Plus la fréquence de ces signaux est élevée et plus le nombre d'ouvriers alertés venant s'agréger autour des termites infectés est grand. Il s'ensuit alors un nettoyage des individus contaminés d'autant plus soutenu que le nombre d'ouvriers recrutés est important. Au cours de ce grooming les antennes transmettent des signaux olfactifs et les palpes labiaux venant au contact de la cuticule des individus contaminés transmettent d'autres informations chimiques (YANAGAWA *et al.* 2012).

La fréquence des signaux d'alarme et le nombre d'ouvriers attirés varient d'une souche de *Metarhizium* à l'autre ce qui démontre que les termites les identifient et évaluent leur dangerosité. Les conidies de *M. robertsii* sont traitées plus longuement que celles de *M. brunneum* qui s'avèrent moins dangereuses. Cette prophylaxie est bien un comportement social car elle nécessite une stimulation et une coordination entre les individus : il n'y a pas de réponse si l'on introduit un seul ouvrier dans l'arène qui contient un individu contaminé.

2. La défense du nid

Si un termite infecté pénètre dans le nid la défense sociale prend un autre aspect.

2.1. L'assainissement des galeries

Bien que leurs glandes exocrines soient plus discrètes que chez d'autres insectes sociaux, les termites utilisent beaucoup les médiateurs chimiques (NOIROT 1969, BORDEREAU & PASTEELS 2011). L'utilisation de substances bactériologiques ne doit pas interférer avec la présence obligatoire des symbiotes intestinaux indispensables à la digestion du bois.

Les termites assainissent leurs nids par d'autres voies. Les ouvriers de *Zootermopsis angusticollis* tapissent les galeries et les chambres de leurs nids de boulettes de matière fécale cimentées par des excréta liquides (Fig. 15). Ce matériel du nid étant le siège d'une intense activité microbienne (HOLT & LEPAGE 2000) ROSENGAUS *et al.* (1998a) ont étudié l'action de ces microorganismes sur le fungus pathogène. Les boulettes fécales ont été mises au contact de spores de *M. anisopliae*. Les auteurs ont ajouté à ces milieux contenant des spores à des concentrations variables, un plus ou moins grand nombre de boulettes fécales fraîches. Après incubation on compte au microscope le nombre de spores en phase de germination c'est-à-dire présentant un tube de germination. Le taux de germination dépend de la concentration en conidies et de celle des boulettes fécales. Si le pourcentage de germination est de 80 à 90 % dans un milieu dépourvu de boulettes fécales il n'est plus que de 40 % dans le milieu le plus riche en excréta. Les déjections qui tapissent les galeries du nid émettent bien des substances qui empêchent en partie le champignon de se développer. Ces métabolites actifs sont-ils issus de la digestion du bois, viennent-ils de la communauté microbienne intestinale ou sont-ils importés d'un environnement qui ne manque pas de micro-organismes ?

Pour répondre à ces questions, CHOUVENC *et al.* (2011a) ont fait construire par des ouvriers sains de *Reticulitermes flavipes* des galeries en mettant à leur disposition un sable totalement aseptisé à la suite d'un chauffage à haute température. Au bout de 90 jours les termites ont construit des tunnels de manière habituelle, c'est-à-dire que les parois sont tapissées de déjections. L'analyse du sable de ces tunnels révèle la présence de nombreuses bactéries aérobies, d'actinobactéries, de fungi non dangereux mais il n'y a pratiquement aucun champignon contagieux. La communauté bactérienne qui protège le nid des entomopathogènes est bien issue du microbiote intestinal et non pas importée de l'environnement.

2.2. L'assainissement du nid

Coptotermes formosanus fait partie de termites à nids séparés. Originnaire de Chine il est devenu une espèce invasive dans de nombreuses îles du Pacifique et dans le Sud-Est des États-Unis (CHOUVENC *et al.* 2016). Il cause en particulier de gros dégâts dans le sud-est des États-Unis installant souvent ses nids, faits de carton, dans les doubles cloisons des habitations (Fig. 16). De là, des centaines de milliers d'ouvriers établissent des galeries souterraines, longues parfois de 150 m, à la recherche de la nourriture cellulosique. Comme tous les termites, *C. formosanus* utilise des comportements hygiéniques pour se défendre contre les fungi entomopathogènes. Le matériel qui forme le carton



Fig. 15 : Les termites assainissent le nid en tapissant les galeries de leurs excréments. Ces matières fécales contiennent des substances antimicrobiennes. Ici *Coptotermes tenuis* de Guyane. © J. ŠOBOTNIK

du nid et des galeries est enduit de matières fécales. Ces matières fécales servent ici de support à des colonies de micro-organismes et à l'actinobactérie *Streptomyces* qui produisent des métabolites engagés dans la lutte contre les micro-organismes. Actinobactéries et termites réalisent ainsi une relation symbiotique différente de celle existante avec les protozoaires intestinaux puisqu'elle n'a pas un but alimentaire. CHOUVENC *et al.* (2013) ont étudié l'action de ce carton porteur de l'actinobactérie sur de nombreux pathogènes comme *Bacillus subtilis*, *Serratia marcescens*, *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Xanthophomonas maltophilia*, *Klebsiella pneumonia*, *Aspergillus nomius*, *Penicillium sp.* et *Saccharomyces cerevisiae*. Plusieurs de ces microbes sont impliqués dans des maladies nosocomiales. Ils sont tous détruits par le carton des nids de *Coptotermes formosanus*. Mais le but principal du travail de CHOUVENC *et al.* était d'étudier le rôle du carton sur *Metarhizium*. Les auteurs ont réalisé des groupes de termites sains formées de 45 ouvriers et cinq soldats. Ces groupes sont logés dans des arènes contenant du sable mélangé ou non à du carton contenant des *Streptomyces*. Certaines arènes reçoivent en outre une suspension de *Metarhizium*. Au bout de 60 jours, la mortalité atteint 90 % en présence de la moisissure parasite dans les nids privés de carton mais elle n'est que de 55 % quand le sable est mélangé au carton du nid. Les *Streptomyces* ont bien protégé les termites du *Metarhizium*. Au total ce travail démontre l'existence d'une exosymbiose non nutritionnelle sous la forme d'un mutualisme défensif qui trouve son origine dans le matériel fécal. Cette résistance symbiotique à la maladie vient s'ajouter aux autres acteurs de l'immunité sociale.

Mais d'où viennent les *Streptomyces*? De la terre dans laquelle sont creusées les galeries ou passent-ils de colonie-mère à colonie-fille lors du vol nuptial? L'étude menée par CHOUVENC *et al.* (2018) révèle que dans chaque nid la communauté des *Streptomyces* est semblable à celle de la terre qui entoure le nid mais différente de la terre qui entoure les autres nids. Le matériel fécal du carton est colonisé par les communautés de *Streptomyces* qui lui sont contiguës. L'actinobactérie trouve là un milieu nutritionnel qui lui convient. Le mutualisme n'est alors qu'une affaire d'opportunisme. Il ne s'agit pas

d'un processus coévolutif ancien. Simplement une réserve de *Streptomyces* se trouve à proximité du réseau de galeries et se trouve recrutée à chaque nouveau cycle de vie du termite. Quant aux sexués ailés qui fondent de nouvelles sociétés, si l'on trouve des *Streptomyces* de leur nid maternel sur leur cuticule, c'est en quantité extrêmement faible si bien qu'il est très rare que l'actinomycète puisse se développer à partir des sexués dans la nouvelle société.

Coptotermes formosanus double sa sécurité en ajoutant à l'action des *Streptomyces* une fumigation de son logement. Le carton de son nid est imprégné de naphthalène (deux noyaux benzéniques), mieux connu des ménagères sous le nom de naphthaline, un répulsif largement utilisé pour protéger les lainages des mites dans les armoires. Chez *C. formosanus* le naphthalène, dont on trouve de 50 à 200 µg par kg de



Fig. 16 : *Coptotermes formosanus* est une espèce envahissante qui cause beaucoup de dégâts aux habitations. © J. ŠOBOTNIK

matériel, a pour principale fonction de repousser la fourmi de feu *Solenopsis invicta*, le prédateur le plus redoutable de ce termite. Mais son spectre d'activité est bien plus large puisqu'il ralentit la prolifération des fungi pathogènes (CHEN *et al.* 1998). Le termite assainit son nid par fumigation de cette molécule dont on ignore encore l'origine et comment il s'en protège. C'est la première fois que le naphthalène est trouvé dans la nature associé à un insecte.

2.3. La gestion des conidies

2.3.a. Le nettoyage de la cuticule

L'autonettoyage ou l'allonettoyage (autogrooming ou allogrooming) est un comportement stéréotypé des termites qui prend une importance vitale en cas de contamination d'un congénère par des conidies. La contamination, c'est-à-dire la fixation des conidies sur la cuticule des ouvriers entraîne un changement brutal de comportement de ces derniers. Les expériences précédentes utilisant un tube en Y montraient que les termites s'éloignent d'un pathogène présent dans leur environnement. Mais dès qu'il est fixé sur la cuticule, l'aversion faite place un comportement de nettoyage.

Les spores infectantes repérées à leur odeur, les congénères recrutés par des signaux vibratoires, il faut alors s'employer à éliminer les conidies. Elles sont léchées puis arrachées par les ouvriers. YANAGAWA & SHIMIZU (2007) ont mis en présence une suspension de *M. anisopliae* et des ouvriers de *Coptotermes formosanus* élevés solitairement ou par groupe de 10. Il est aisé de colorer les conidies en plongeant quelques secondes les termites dans un bain contenant de l'isothiocyanate de fluoresceine. Elles deviennent alors repérables et dénombrables à l'aide d'un microscope à épifluorescence. Au bout de 24 heures, selon la concentration en conidies, 90 à 100 % des termites élevés isolément sont morts. Ils n'ont pas su pratiquer avec suffisamment d'efficacité l'autogrooming. Dans les mêmes conditions il n'y a que 10 à 20 % de mortalité chez les termites groupés par 10. Il est clair que l'allogrooming est plus efficace que l'autogrooming. Lorsque ROSENGAUS *et al.* (1998b) contaminent des ouvriers de *Zootermopsis angusticollis*, la fréquence de l'allogrooming est multipliée par 53 en 24 heures. Ce sont les espèces de moisissures les plus dangereuses, et pour une même espèce donnée ses souches les plus virulentes, qui font l'objet des plus grands efforts pour être détachées de la cuticule par les ouvriers de ce termite (YANAGAWA *et al.* 2012). Efforts qui doivent être d'autant plus violents que les conidies des souches les plus dangereuses adhèrent à la cuticule avec une force de 10 à 100 fois supérieure à celle exercée par les souches moins virulentes. Il y a de plus une corrélation entre la dangerosité de la conidie et le nombre d'ouvriers pratiquant le grooming. Les antennes et les palpes buccaux, riches en sensilles, ont la charge d'identifier la nature de la conidie et son degré de nocuité. La dimension et la forme des conidies des divers hyphomycètes étant semblables, on pense que c'est la structure de la surface des spores qui présente des particularités reconnues par des extérocepteurs de termites.

En même temps qu'elles sont arrachées, les conidies sont léchées recevant alors des substances antifongiques glandulaires qui les affaiblissent avant leur ingestion.

2.3.b. L'ingestion des conidies

Que deviennent les conidies détachées de la cuticule et affaiblies par l'action des substances antifongiques glandulaires ? Les termites n'ont pas de poche infrabuccale comme les fourmis qui leur permettraient de les stocker puis de les recracher dans quelque décharge. L'évolution a amené les termites à ingérer ces spores. Elles sont inactivées rapidement dans le tractus digestif. YANAGAWA & SHIMIZU (2007) ont étudié la viabilité de conidies de *M. anisopliae* 24 heures après avoir infecté des ouvriers de *Coptotermes formosanus*. Ces conidies sont récupérées par dissection tout au long de l'intestin. Elles sont vivantes mais ont perdu beaucoup de leur pouvoir germinatif. Elles ne mettent d'ailleurs que 24 heures pour traverser tout le tube digestif, une durée trop brève pour leur laisser le temps de germer. CHOUVENC *et al.* (2008a) trouvent moins de 0,1 % de conidies vivantes et capables de germer dans le matériel fécal émis par *Reticulitermes flavipes*.

Une autre étude de CHOUVENC *et al.* (2009b) est plus complète car c'est au niveau de chaque partie de l'intestin que la viabilité

des conidies de *M. anisopliae* est vérifiée. Des lots de 20 individus (19 ouvriers et un soldat) de *R. flavipes* sont infectés en recevant chacun une suspension de 10000 conidies. Des termites sont régulièrement sacrifiés entre 3 heures et 72 heures après leur infection. En effet les individus meurent plus ou moins vite si bien que l'on dispose régulièrement d'individus sains, mourants ou morts à toutes les heures de leur sacrifice. Le tube digestif est examiné à l'aide de coupes histologiques. Logiquement le nombre de conidies fixées à la cuticule diminue au cours du temps et après 72 heures elles ont toutes disparu sauf quelques-unes logées dans des replis cuticulaires inaccessibles au grooming. Concernant les individus sacrifiés précocement, donc encore sains, on retrouve les spores en nombre important d'abord dans l'intestin antérieur puis moyen. Peu se retrouvent dans l'intestin postérieur. Au bout de 72 heures elles ont atteint le colon ou le rectum et sont sur le point d'être excrétées avec le matériel fécal. Les conidies trouvées dans l'intestin antérieur sont attachées à la cuticule qui le borde mais ne montrent pas de signe de germination. Celles trouvées dans l'intestin moyen et postérieur sont libres et non germinatives.

Les résultats sont semblables chez les termites moribonds et morts : les conidies n'ont pas germé. On peut trouver quelques hyphes dans l'hémocœle mais ils proviennent de conidies insuffisamment encapsulées lors de l'activité immunitaire individuelle comme on le verra plus loin. En tout cas il n'y a jamais d'hyphes dans le tube digestif.

Il est donc clair que l'intestin possède des propriétés antifongiques qui ont sans doute des origines multiples. On verra dans le chapitre consacré à l'immunité individuelle que des peptides antifongiques (en particulier les termicines) ont été trouvés chez des termites supérieurs (*Pseudacanthotermes spiniger*, *Nasutitermes*) où ils sont élaborés par les glandes salivaires puis sans doute véhiculés dans l'hémolymph par les granules hémocytaires. Si ce processus biologique a été conservé par les Rhinotermitidae, la salive de *R. flavipes* possède sûrement des éléments antifongiques analogues. Concernant l'intestin postérieur, les métabolites anticryptogamiques ont sans doute été produits par les symbiotes. L'origine des substances antifongiques chez *R. flavipes* n'est pas claire mais ces métabolites sont efficaces et les conidies ingérées sont inactivées.

2.4. Le traitement des cadavres : les manger ou les enterrer

Les pratiques funéraires des termites sont différentes de celles des fourmis mais n'en sont pas moins remarquables (LÓPEZ-RIQUELME & FANJUL-MOLES 2013). Le cannibalisme est un comportement qui fait partie du mode de vie des termites car il a une valeur adaptative importante. Il fait partie intégrante du régime alimentaire de ces insectes qui se nourrissent habituellement de bois ce qui conduit à une diète déséquilibrée : le bois est riche en carbone mais pauvre en azote. Le rapport entre les deux éléments varie de 75 à 247 dans le bois alors qu'il est de 4,3 à 6,9 dans les tissus des termites (TAYASU *et al.* 1997). En dehors même de toute infection, tous les cadavres frais sont cannibalisés et ceci d'autant plus facilement que la cuticule des termites – celles

des larves, des ouvriers et de l'abdomen des soldats – est très fine (Fig. 17). Le cannibalisme se produit dès que la société est soumise au jeûne en commençant par les œufs et les larves en particulier au moment de la mue qu'une larve sous-alimentée ne peut conduire à son terme. Ce n'est que lorsque la société approche de sa fin que les cadavres sont abandonnés, les derniers ouvriers devenant trop faibles pour les manipuler. Comparés aux fourmis capables de jeûner longtemps les termites sont fragiles. Une société adulte de *Coptotermes gestroi* de 2000 individus privés de bois disparaît en 30 jours, le couple royal mourant avec les dernières ouvrières (CHOUVENC 2020). Une société de *Reticulitermes flavipes* regroupe entre 0,2 et 5 millions d'individus dont 2800 à 70000 (le turnover est estimé à 1,4 %) meurent chaque jour représentant une source très importante d'azote. Les cadavres fournissent d'autres éléments comme des glucides, des lipides et même des endosymbiotes. La salive et le tube digestif des ouvriers, comme exposé plus haut, contiennent des substances antimicrobiennes qui d'une manière concomitante au cannibalisme écartent les possibilités de contamination (LAMBERTY *et al.* 2001, CHOUVENC *et al.* 2009a). Du reste, des termites supérieurs comme *Microcerotermes crassus* ou *Globitermes sulphureus* (Fig. 18) qui se nourrissent de détritux végétaux, bien plus riches en azote que le bois, ne pratiquent que rarement le cannibalisme (NEOH *et al.* 2012).

Il n'en reste pas moins que certains cadavres peuvent être infectés et que tous, s'ils n'ont pas été mangés au bout de quelques heures, commencent à se décomposer en devenant une source d'infection. À la différence des fourmis, il n'y a pas de nécrophorèse c'est-à-dire de transport des cadavres vers l'extérieur, vers un cimetière/déchetterie. Tout au plus un déplacement pour les éloigner du centre du nid. Ils sont donc ensuite mangés ou enfouis.

Cannibalisme ou enfouissement sont tributaires de plusieurs données. Une première est liée à l'origine du cadavre. Quand SUN (2015) introduit dans une aire expérimentale de *R. flavipes* des ouvriers tués par congélation, ils sont immédiatement dévorés et ceci qu'ils proviennent de la société étudiée ou d'une autre société. Il n'y a aucun signe d'agressivité même pour des termites étrangers. Par contre si l'on introduit dans cette société de *R. flavipes* des cadavres de *R. virginicus* ces derniers suscitent un comportement d'alarme. Les ouvriers se déplacent rapidement en faisant vibrer leur corps et battent en retraite. Un soldat vient inspecter de ses antennes le cadavre étranger et l'attaque immédiatement. Dans les 10 minutes suivantes des ouvriers entreprennent de l'enfouir sous des particules de terre tandis que des soldats protègent l'opération. Au bout de 12 heures le cadavre est totalement enseveli, les particules de terre étant souvent soudées entre elles par de la salive. Manifestement les termites estiment que le cadavre d'un termite d'une espèce étrangère peut être une source d'infection. Il sera enterré (SUN & ZHOU 2013).

Le devenir du cadavre dépend aussi du rapport entre le nombre de morts et celui des termites actifs. CHOUVENC & SU (2012) ont utilisé des groupes de 50 individus de *Coptotermes formosanus* logés dans des petites arènes garnies de sable permettant le



Fig. 17 : Les termites pratiquent fréquemment le cannibalisme. Ils trouvent dans les cadavres l'azote dont manque le bois. Cet ouvrier de *Reticulitermes flavipes* mange un congénère mort depuis cinq heures. © QUIAN SUN



Fig. 18 : *Globitermes sulphureus*, un terme supérieur de Chine, se nourrit principalement de débris végétaux plus riches en azote que le bois. Il ne pratiquera que rarement le cannibalisme. Un staphylin termitophile s'est invité. © J. ŠOBOTNIK.

creusement de galeries. Les termites sont infectés par une gamme de suspensions de conidies de *M. anisopliae* allant de zéro (témoin) à 2.0×10^5 conidies par gramme de sable. Onze jours plus tard les auteurs décomptent les termites survivants et notent le devenir des cadavres. Quand la mortalité ne dépasse pas 15 % les cadavres sont cannibalisés par les survivants. Ces cadavres ingérés ne peuvent être la source d'une infestation puisque les conidies sont détruites par l'activité antifongique de l'intestin comme on l'a déjà vu. Entre 15 et 75 % de mortalité, de moins en moins de cadavres sont dévorés et de plus en plus sont enfouis. Ils sont enterrés soit sous des grains de sable liés entre eux par de la salive soit sous du matériel fécal. Ces cadavres sporulent mais les conidies restent enfouies et l'épizootie est évitée d'autant plus que les cadavres ne sont jamais enterrés dans les galeries. Quand la mortalité dépasse 75 % il n'y a plus assez de survivants pour manipuler les cadavres. Le fungus va alors sporuler à l'air libre et pourrait infecter tout le nid. Mais pour atteindre 75 % de mortalité et dépasser les possibilités d'assainissement des survivants, il faut que la suspension de conidies soit au moins de $1,1 \times 10^5$ conidies par gramme de sable, une concentration deux ou trois fois plus forte que celle qui est observée dans le sol. On voit donc qu'il est très improbable qu'une épizootie survienne dans des conditions normales.

Cannibalisme ou enfouissement dépendent de l'identité et de la quantité des cadavres mais ils dépendent surtout de leurs odeurs. Dans la demi-heure qui suit la mort d'un ouvrier de *Reticulitermes flavipes*, le cadavre émet du 3-octanone et du 3-octanol qui sont donc les signaux chimiques indiquant la mort (SUN 2015). Les congénères balaient l'air de leurs antennes et se dirigent vers la source odorante, le cadavre. Après un attouchement antennaire le cadavre frais est tirillé par des ouvriers qui font vibrer leur corps. Les molécules 3-octanone et 3-octanol constituent ainsi, outre le signal de la mort, celui qui déclenche la dévoration des cadavres.

Au bout d'environ quatre heures, si le cadavre n'a pas été consommé, il commence à se décomposer. L'octanone et l'octanol sont remplacés par du phénol, de l'indole et six acides gras (dont l'acide oléique) l'émission étant maximale vers la soixante-cinquième heure. La perception de ces composés et plus spécialement des acides gras, modifie totalement le comportement des ouvriers. À compter de la trente-quatrième heure le cadavre est enterré. Les acides gras sont le signal chimique qui initie le comportement d'enfouissement exigeant les efforts de plusieurs ouvriers. Il s'agit là d'un comportement hygiénique destiné à éviter une contamination.

Ce brusque changement comportemental a été observé chez de nombreuses espèces. On le retrouve chez deux termites souterrains *Coptotermes formosanus* et *Reticulitermes speratus*. Les ouvriers dévorent des congénères blessés ou les cadavres âgés de moins d'un jour alors qu'ils enterrent les cadavres plus âgés. Là aussi les variations des substances émises sont responsables des différents comportements (NEOH *et al.* 2012). ULYSHEN & SHELTON (2012) retrouvent le même phénomène chez *Reticulitermes virginicus*. Les termites supérieurs comme *Pseudacanthotermes spiniger* obéissent à la même règle : un cadavre frais est mangé, un cadavre âgé devenu dangereux est enterré (CHOUVENC *et al.* 2012).

Le comportement d'enfouissement est aussi pratiqué par les sexués. *Pseudacanthotermes spiniger* est un termite

champignonniste présent en Afrique dans les forêts et savanes équatoriales et tropicales (Fig. 19). Sa reproduction est le plus souvent banale avec la formation d'un couple royal qui fonde une nouvelle société. Il arrive parfois que plusieurs couples unissent leurs efforts augmentant les chances de succès si l'un des reproducteurs vient à mourir. Mais ce cadavre peut être à l'origine d'infection. Les survivants vont pratiquer un comportement hygiénique exactement comme le font les ouvriers de *Reticulitermes flavipes* (CHOUVENC *et al.* 2012). Le cadavre du sexué de *Pseudacanthotermes* est d'abord éloigné du centre du nid, toiletté et léché par les sexués survivants. Ces sexués qui ont stocké d'importantes réserves dans leur tissu adipeux avant l'essaimage n'ont pas besoin de consommer les cadavres. Ils préfèrent les enterrer (CHOUVENC *et al.* 2012). Dans l'heure qui suit, les sexués emmènent des grains de sable et entreprennent d'enfouir le cadavre ce qui est réalisé au bout d'environ six heures. La salive des sexués, outre son rôle sans doute antiseptique, sert de ciment pour agglomérer les grains de sable. La quantité de sable utilisé dépend de l'âge de la fondation. Elle est maximale dans les fondations âgées de moins de deux jours. Une cinquantaine de jours après le début de la fondation il semble moins urgent d'enterrer les morts. Peut-être la société a-t-elle alors toutes les chances de réussir sa fondation et préfère-t-elle utiliser son énergie à la reproduction pour obtenir des premiers ouvriers qui se chargeront du travail de fossoyeur. Comme pour *Reticulitermes flavipes* ce



Fig. 19 : Le champignon *Streptomyces* cultivé par *Pseudacanthotermes militaris* au Cameroun fructifie régulièrement comme on peut le voir sur cette coupe de termitière. © J. ŠOBOTNIK

sont les composés émis par le cadavre en décomposition qui induisent le comportement d'enfouissement. Ces composés ont été identifiés : on trouve de nombreux acides gras comme l'acide oléique mais aussi de l'indole et du phénol. Aucun de ces composés pris isolément ne déclenche le phénomène d'enfouissement lequel ne se réalise que sous la perception de l'ensemble des substances émises par le cadavre.

Lors de leur manipulation, les cadavres de tous les termites que l'on vient d'évoquer, sont toujours effleurés par les antennes mais aussi par les palpes buccaux des ouvriers ce qui laisse penser que la chimioréception de contact joue sans doute un rôle important. Ce contact est manifesté par les ouvriers de *Coptotermes formosanus* qui se glissent sous un tas de cadavres mis à leur disposition par NEOH *et al.* (2012). Ils ne patrouillent ainsi que sous des cadavres âgés. C'est ce qui a conduit ULYSHEN & SHELTON (2012) à penser qu'à un signal odorant doit s'ajouter un signal tactile. Ils offrent à une société de *R. virginicus* du sable et des blocs de bois percés de petits puits. Les cadavres d'ouvriers sont traînés par les ouvriers dans ces puits et largement recouverts de sable. Des petites perles de verre imprégnées d'acide oléique sont traitées exactement comme des cadavres et totalement ensevelies. Par contre des perles neutres ou une goutte d'acide oléique isolée reçoivent très peu de sable. Stimulations tactiles et olfactives doivent agir en synergie.

Au total le comportement des termites face à un individu mort est tributaire de nombreux facteurs qui tiennent compte de l'âge du cadavre, de sa dangerosité, de son origine mais aussi du régime alimentaire de l'espèce considérée (bois ou herbes sèches). Le cannibalisme, un comportement ordinaire, procure tout à la fois un supplément d'azote aux congénères et intervient avant la décomposition des corps qui est susceptible de propager une infection dans le milieu humide de la termitière. Lorsque la décomposition du cadavre commence, sa valeur nutritionnelle diminue en même temps que sa potentialité de devenir infectant augmente et dépasse les capacités d'intervention des antimicrobiens endogènes. Il est alors temps d'enfouir le cadavre, un comportement hygiénique efficace. De plus les matériaux utilisés pour recouvrir le cadavre, des particules de terre et de sable, sont mélangés avec les fèces et du bois mâché imbibés de salive ce qui contribue à stopper l'infection.

2.5. Les sécrétions antipathogènes

2.5.a. Les antifongiques d'origine glandulaire

Plusieurs recherches ont concerné le rôle de la glande sternale. Cette glande en position ventrale émet une phéromone de piste (STUART 1969) dont la nature chimique est connue chez *Zootermopsis* (BORDEREAU *et al.* 2010). Chez ces termites nidifiant dans un seul morceau de bois, elle est utilisée pour



Fig. 20 : Les soldats de *Nasutitermes* ont une tête en forme de poire qui contient une glande projetant sur l'ennemi un jet d'un liquide gluant et toxique. © ALEX WILD



Fig. 21 : *Nasutitermes triodiae* édifie en Australie des « termitières cathédrales » hautes de plusieurs mètres. © J. ŠOBOTNIK



Fig. 22 : *Mastotermes darwiniensis* est le seul représentant de la famille primitive des Mastotermitidae qui vit en Australie. Ses soldats pourvus de mandibules fonctionnelles émettent aussi une sécrétion salivaire toxique. © J. ŠOBOTNIK

tracer un rail de recrutement à très courte distance, mais aussi pour attirer les individus vers une galerie endommagée qui nécessite une réparation (STUART 1969). De plus ROSENGAUS *et al.* (2004) ont pu montrer que la sécrétion de cette glande a aussi un rôle prophylactique. Les auteurs font circuler pendant trois heures des larves de sexués de *Z. angusticollis* sur une lame de microscope sur laquelle a été déposée une suspension de conidies. Ces larves mais aussi des fragments de la cuticule ventrale prélevés au niveau de la glande sternale ainsi que la sécrétion de la glande elle-même sont incubés plusieurs heures avec une suspension de conidies. Dans tous les cas de figure la germination des conidies de *M. anisopliae* estimée par l'apparition du tube de germination est fortement diminuée par rapport aux lots témoins. Enfin si l'on vernit la cuticule au niveau de laquelle la phéromone s'écoule, on supprime tout effet sur les conidies. Par contre un papier imbibé de la sécrétion et suspendu au-dessus des conidies neutralise leur germination. C'est donc sous forme de vapeur que la substance est active en détruisant 80 % des conidies. Il n'est pas impossible que des acides gras, des lipides ou des cires tégumentaires jouent aussi un rôle positif.

Les extraits abdominaux d'un autre termite, *Nasutitermes exitiosus*, présentent aussi une activité antifongique (CRUSE 1998). Elle pourrait être due à des terpènes issus de la glande sternale.

Les glandes salivaires apportent aussi leur contribution car les termites n'arrêtent pas de se lécher. Elles délivrent des protéines antifongiques lors du léchage des conidies. Ces protéines inactivent les spores soit lorsqu'elles commencent à s'attacher à la cuticule soit lors de leur ingestion (BULMER *et al.* 2019).

La sous-famille des Nasutiterminae possède des soldats pourvus d'une glande frontale en forme de poire (Fig. 20) qui projette un liquide défensif sur les prédateurs (PASTEELS & BORDEREAU 1998). *Nasutitermes triodiae* vit en Australie où il édifie d'énormes « nids cathédrales », hauts parfois de quatre mètres (Fig. 21). La sécrétion défensive contient des diterpènes du groupe des trinervitiadiènes ; ils ont pour fonction principale le ralentissement de l'évaporation des monoterpènes de la sécrétion dont le rôle toxique est bien connu. Mais ZHAO *et al.* (2004) ont montré qu'ils présentent aussi une activité antimicrobienne quand ils sont confrontés à *Bacillus subtilis*. D'autres terpènes comme l' α -pinène et le limonène sont aussi présents dans la sécrétion. *In vitro* ils réduisent la germination des conidies de *M. anisopliae* tant par contact que sous forme de vapeur (ROSENGAUS *et al.* 2000). Les vapeurs de l' α -pinène, sont actives même à faible concentration. La vaporisation de ce terpène peut être considérée comme une véritable fumigation du nid. Si les soldats utilisent l'arme chimique pour combattre l'infection fongique, les ouvriers, dépourvus de terpènes, pratiquent l'allogrooming dont l'efficacité est supérieure à celle obtenue par les soldats et leur arsenal chimique. Ainsi la sécrétion des soldats de ces termites singuliers est active à la fois contre les bactéries et les infections fongiques. Elle représente la contribution des soldats à l'immunité sociale puisqu'ils ne pratiquent pas le grooming. Il n'en reste pas moins que leur rôle principal réside dans la défense du nid contre les prédateurs.

Incapables de pratiquer le grooming, et de s'alimenter par eux-mêmes, le rôle des soldats a longtemps été cantonné dans celui de la défense. Cette défense chez quelques espèces n'est pas seulement mécanique (mandibules). *Mastotermes darwiniensis* pratique en plus la défense chimique. Ses glandes labiales émettent une abondante sécrétion qui englue les ennemis (Fig. 22).

La sécrétion agit aussi contre le *Metarhizium*. Des paires d'ouvriers infectés par le mycète survivent mieux si on leur ajoute un soldat (HE *et al.* 2018). De même l'application d'une goutte de la sécrétion des soldats sur la cuticule de deux ouvriers infectés par le micromycète prolonge leur survie. Des essais *in vitro* montrent que la sécrétion des soldats inhibe la croissance à la fois de bactéries (*Pseudomonas entomophila*, *Escherichia coli*, *Micrococcus luteus* et *Bacillus thuringiensis*) mais aussi celle des conidies du *Metarhizium*. L'analyse de ces sécrétions révèle que pas moins de 139 protéines sont présentes, la plupart impliquées dans le métabolisme mais aussi dans des activités antimicrobiennes et antifongiques. On y trouve aussi les β -1,3-glucanes dont le rôle est important dans le processus de l'activation de l'immunité individuelle comme on le verra plus loin. Ces sécrétions à visée thérapeutique sont produites à la fois par les glandes salivaires et les glandes labiales (ŠOBOTNIK *et al.* 2010). Chez les Mastotermitidae les glandes salivaires sont énormes puisqu'elles s'étendent jusque dans l'abdomen. La sécrétion sera donc très abondante.

2.5.b. Les métabolites d'origine symbiotique

Les symbiotes intestinaux contribuent pour une faible part à la lutte antifongique. Bien que leur production devrait trouver sa place dans le cadre de l'immunité sociale il semble plus judicieux de la rapprocher de l'immunité individuelle. La production des symbiotes se produit en effet quand les conidies ont franchi la barrière cuticulaire et qu'entre alors en action la lutte immunitaire. Ils sont vraisemblablement à l'origine d'un alcaloïde, le β -carboline ou norharmane que l'on trouve dans l'hémolymphe (CHOUVENC *et al.* 2008b). Son action sur les conidies est modeste. À la concentration à laquelle l'alcaloïde se trouve dans l'hémolymphe il inhibe seulement la germination de 11,9 % des spores du *Metarhizium*. De plus, la germination de la moisissure se produisant à la surface de la cuticule, le rôle de la norharmane ne peut qu'être réduit. Elle doit attendre pour agir que l'appressorium traverse la cuticule et atteigne l'hémocœle. Ce n'est donc qu'au stade hyphe, après avoir pénétré dans l'hémocœle, que le champignon pourrait être détruit par la norharmane. CHOUVENC *et al.* (2008b) ont étudié l'effet de ce composé sur les hyphes du mycète. Effectivement la croissance des hyphes du fungus mis au contact de la norharmane est affectée. L'alcaloïde peut donc au mieux ralentir la croissance du *Metarhizium* qui produira donc moins de conidies lorsqu'après avoir tué le termite il sporulera à l'extérieur du cadavre (phase saprophytique). C'est le seul avantage que l'on peut attendre de cette molécule.

3. La prophylaxie lors de la fondation du couple royal

Lors de la constitution du couple royal après l'essaimage, la femelle ne fait pas de différence entre un mâle sain et un mâle

infecté (ROSENGAUS *et al.* 2011). Cette absence de choix n'est pas en faveur de la réussite de la fondation et peut sembler étrange. On peut l'expliquer par l'urgence à trouver un site favorable pour créer la chambre nuptiale. Plus les sexués prolongent leur vol nuptial, la recherche d'un partenaire sexuel puis leur course en tandem sur le sol, et plus ils risquent de s'infecter ou de rencontrer un prédateur. Mieux vaut pour le succès de la fondation trouver au plus vite une crevasse où s'engouffrer ce qui limite les risques d'une infection de la femelle, quitte à former le couple avec un partenaire infecté. La chance de réussir la fondation est sans doute alors supérieure même si une reine infectée développe moins d'ovocytes en vitellogenèse (CHOUVENC 2019).

Comme les ouvriers, les sexués pratiquent le grooming ce qui contribue à la réussite de la fondation. Le succès du nettoyage dépendra de divers éléments. Un sexué isolé de *Zootermopsis angusticollis* contaminé, mâle ou femelle, succombe ne parvenant pas à se débarrasser des conidies par autogrooming. S'il est mis en couple il contamine certes son partenaire avec les conidies qu'il a importées de sa colonie de naissance. La survie du couple dépendra de la charge en conidies qui font l'objet d'un nettoyage réciproque. Une fois encore l'allogrooming est supérieur à l'autogrooming. À charge égale en moisissures les sexués résistent mieux que les larves en cours de sexualisation. C'est sans doute dû au fait que les sexués sont légèrement mélanisés. Leur cuticule est plus épaisse et sclérifiée que celle des « nymphes » si bien que les conidies ont plus de difficultés à la traverser (ROSENGAUS *et al.* 2000, COLE *et al.* 2018). Si l'inoculation d'une maladie est faite de telle sorte qu'elle ne tue pas les fondateurs (une dose sub-létale de la bactérie *Serratia marcescens*) la reine effectue un compromis : pondre moins d'œufs mais sans en retarder l'émission. En quelque sorte elle privilégie la qualité à la quantité (COLE & ROSENGAUS 2019).

La fondation en couple présente des avantages. La présence d'un roi accélère le début de la ponte et augmente le nombre d'œufs pondus ainsi que le pourcentage des éclosions, toutes choses favorables au succès de la fondation puisque les ouvriers apparaîtront plus vite pour nourrir la société naissante. Il faut y ajouter la participation du mâle à la construction des premières loges du nid, les échanges proctodéaux qui fournissent à la reine des sécrétions riches en protéines supplémentaires, les trophallaxies qui permettent l'échange de facteurs immunitaires permettant de neutraliser les *Metarhizium*. Tous ces paramètres sont d'autant plus importants que le mâle est plus gros, donc plus riche en ressources métaboliques (COLE & ROSENGAUS 2019). Une fondation réussie est marquée par la physogastrie parfois démesurée de la reine, signe d'une ponte abondante (Fig. 23).

4. La diversité génétique et la résistance aux infections

Les sociétés de termites sont fondées habituellement par un seul et même couple. En conséquence les ouvriers manquent de diversité génétique. Toutefois, la fondation réussie et la colonie établie, les sociétés de plusieurs espèces sont capables de fusionner. C'est le cas de *Reticulitermes flavipes*. On trouvera donc dans ces sociétés fusionnées des ouvriers de plusieurs

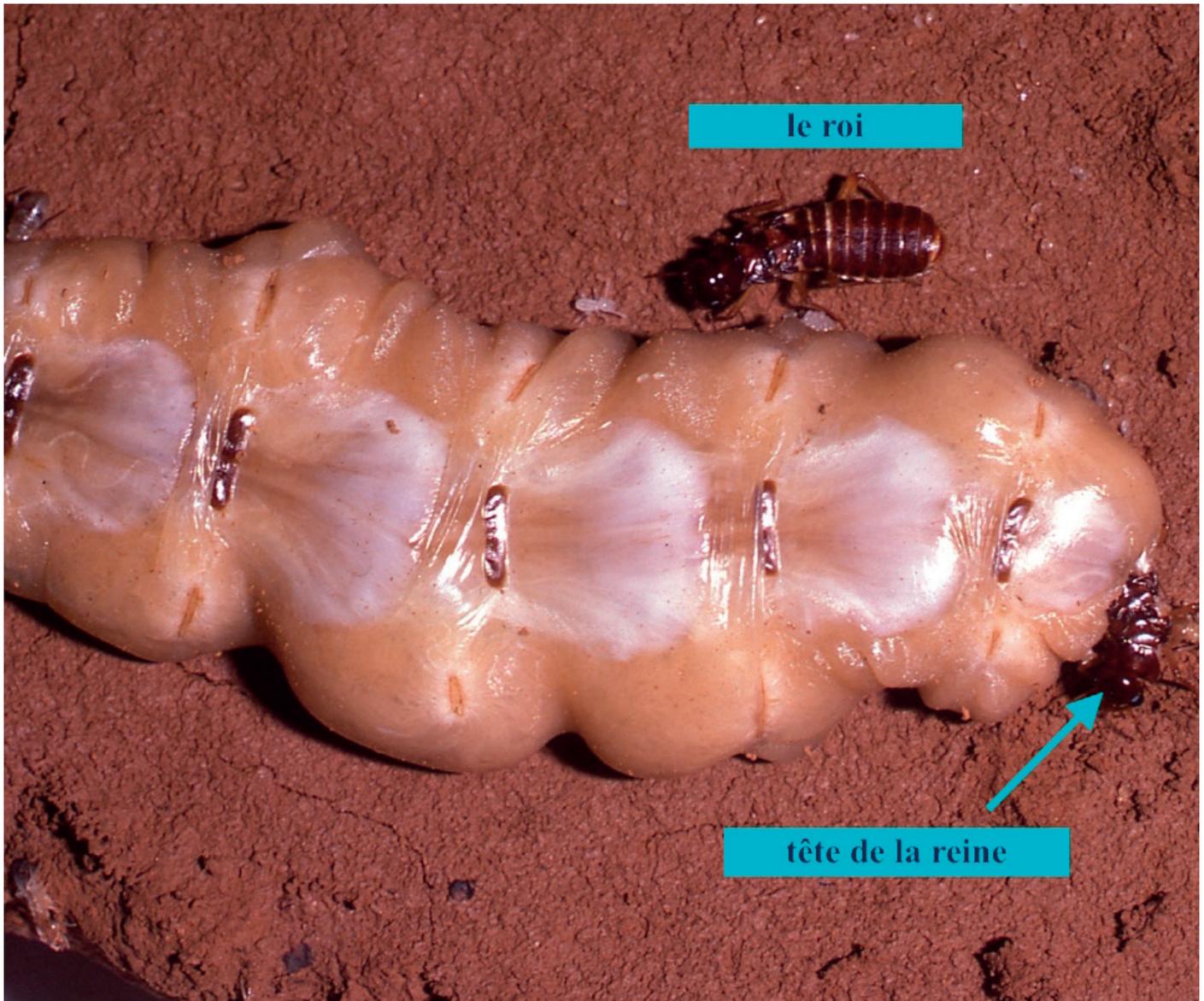


Fig. 23 : La reine de *Macrotermes bellicosus* mesure plus de 10 cm. Elle est ici dans sa loge royale, la tête minuscule est visible à droite. Le roi a gardé une taille normale. On trouve ce « termitte cathédrale » en Afrique et Asie du Sud-Est. © CHRISTIAN BORDEREAU

génotypes. AGUERO *et al.* (2020) ont fusionné artificiellement plusieurs colonies de ce termitte, les ouvriers d'origines diverses ne manifestant aucune agressivité. La précaution avait préalablement été prise de nourrir les termites avec des aliments diversement colorés afin de pouvoir identifier leur provenance. Ces colonies expérimentales ont été contaminées par une suspension de conidies de *M. robertsii*. Le grooming qui suit l'infestation ne révèle aucune préférence des ouvriers pour des congénères issus de leur propre société. Quant à la survie des sociétés fusionnées elle n'est pas supérieure à celle de sociétés non fusionnées. Elle est forte ou faible comme l'était celle des sociétés d'origine à partir desquelles elles ont été constituées. Globalement les sociétés fusionnées n'ont pas une résistance accrue au pathogène malgré la diversité génétique de leurs membres. Le système immunitaire de l'espèce a été conservé démontrant encore l'importance de la pression exercée par les pathogènes sur l'évolution sociale des termites (VELENOVSKY *et al.* 2016).

Le système immunitaire individuel

1. L'immunisation

Il est inévitable qu'au cours de la vie de la termitière quelques ouvriers ne puissent éviter à un moment ou à un autre le contact avec des conidies. Si le contact est de peu d'importance il conduira à une immunisation de l'insecte qui le protégera d'une future infection ou en diminuera l'impact. ROSENGAUS *et al.* (1999b) ont reproduit en laboratoire ce phénomène qui s'apparente à une vaccination. Ils ont fait circuler 10 individus de *Zootermopsis angusticollis* sur du papier filtre imbibé d'une suspension faiblement concentrée (9×10^{-1} spores/ml) de spores de *M. anisopliae*. À cette concentration très faible on n'observe aucune mortalité anormale chez les individus traités. Vingt jours plus tard on fait circuler ces mêmes termites et des individus naïfs sur un papier filtre imbibé cette fois d'une suspension mortelle de spores (3×10^4 spores/ml). Au

bout de 20 jours, 94 % des individus naïfs ont succombé. Par contre la mortalité des individus préalablement exposés à une très faible concentration de spores n'atteint que 70 %. C'est un chiffre considérable mais très inférieur à celui obtenu avec des termites totalement naïfs. Les termites traités ont été en partie immunisés par un phénomène qui rappelle la vaccination. La réponse immunologique fait apparaître dans l'hémolymphe des sujets infectés des protéines protectrices. Cette immunité adaptative peut d'ailleurs être transférée aux congénères par le biais des trophallaxies (TRANIELLO *et al.* 2002). L'analyse par électrophorèse de l'hémolymphe d'individus immunisés révèle que la quantité des protéines présentes naturellement dans cette hémolymphe augmente. Mais surtout il y a apparition de nouvelles protéines qui incubées avec des conidies empêchent ces dernières de germer. ROSENGAUS *et al.* (2007) pensent que ces protéines augmentent l'immunité humorale des termites.

L'immunité acquise joue un rôle important lors de la création d'une nouvelle société. ROSENGAUS & TRANIELLO (1993a) ont réalisé des fondations en prélevant les sexués dans le même nid (les sexués sont donc frère et sœur) ou dans des colonies différentes et éloignées géographiquement (sexués non consanguins). La mortalité dans les premières semaines de la fondation est plus forte chez ces derniers et de nombreux signes montrent qu'ils ont été victimes de maladies. En particulier les cadavres sont porteurs de moisissures. ROSENGAUS & TRANIELLO font l'hypothèse que les sexués apparentés, qui ont mieux résisté, ont acquis dans leur nid de naissance une immunité qui les protège de certaines souches de bactéries ou de micromycètes qu'il « fréquentent » dans leur société d'origine. Ils ont acquis par « mémorisation » une immunité spécifique à un pathogène déterminé. Ils en sont protégés au moins en partie. Par contre les couples formés de sexués étrangers se trouvent confrontés à des pathogènes de souches différentes qu'ils ne connaissent pas et contre lesquelles ils n'ont pas été immunisés. Ils résistent moins bien.

2. Récepteurs de reconnaissance et rôle des glucanases

Si la densité des bactéries et des champignons introduits dans le nid est importante l'immunisation s'avère insuffisante pour stopper l'infection. De même la barrière que représente l'immunité sociale tant comportementale que physiologique avec l'émission de métabolites anti-moisissures peut se trouver débordée.

La machinerie immunitaire va alors se mettre en route car la société est alertée de la présence de pathogènes. Concernant les bactéries, les termites comme les autres insectes et même les mammifères, possèdent une série de récepteurs de reconnaissance de forme qui ont été conservés au cours de l'évolution. Les protéines de reconnaissance, des peptidoglycanes (*PGRPs* acronyme pour protéines de reconnaissance peptidoglycane) reconnaissent les bactéries et leur composant unique de la paroi cellulaire, le peptidoglycane.

Concernant les champignons, les spores sont aussi porteuses de motifs moléculaires : les *PAMPs* (acronyme pour pathogen-associated molecular pattern). Les *PAMPs* sont des polysaccharides, les β -1,3-glucanes des cellules des parois du

fungus (HAMILTON *et al.* 2011). Des récepteurs de reconnaissance, les *GNPBs* (acronyme pour Gram-negative bacteria binding protein) détectent l'intrusion du pathogène. Ces protéines de liaison contiennent des régions ayant une homologie importante avec des glucanases, les β -1,3-glucanases.

Utilisant la technique électrophorétique, HAMILTON *et al.* (2011) ont localisé les sites de production des β -1,3-glucanases. Il s'agit des glandes salivaires et de l'intestin où elles sont sans doute produites par les bactéries et les protozoaires symbiotiques qu'il héberge. On trouve aussi les β -1,3-glucanases sur la cuticule où elles sont déposées par léchage au cours du toilettage. Des fragments de ces organes prélevés chez *Reticulitermes flavipes* et *R. virginicus* sont actifs contre des colonies de *Metarhizium*.

Les glucanases sont présentes chez *Nasutitermes corniger*, un termite pourtant phylogénétiquement éloigné des *Reticulitermes* puisqu'il s'agit d'un termite supérieur dont l'intestin ne contient que des bactéries symbiotiques (BULMER *et al.* 2010). La défense immunitaire innée est un phénomène ancien conservé au cours de l'évolution.

Le micromycète est ainsi reconnu et combattu dès qu'il s'attache à la cuticule. Concernant les matériaux du nid, ce sont les termites qui y distribuent les glucanases, sans doute là aussi au moyen de la salive. Les glucanases fonctionnent comme un détecteur embarqué qui libère des composants préparant le termite à améliorer son immunité antimicrobienne (BULMER *et al.* 2009). Ces β -1,3-glucanases ont donc un double rôle : celui de signaler la présence d'un pathogène (le *Metarhizium* par exemple) comme le ferait une sonnette et celui de l'éliminer en décomposant les glucanes β -1,3 des parois cellulaires des hyphes. Si les glucanases sont essentiellement efficaces quand les conidies viennent au contact de la cuticule, elles peuvent encore agir après la germination des spores lorsque le tube de germination a pénétré dans l'hémocœle (BULMER *et al.* 2009).

L'hydrolyse des glucanes affaiblit les parois des conidies permettant à deux peptides, la *termicine* et la *spinigérine* de pénétrer et de s'attaquer aux membranes cellulaires. La *termicine*, est un peptide à 36 résidus riche en cystéine. La *spinigérine* est un peptide linéaire à 25 aminoacides. Toutes deux ont été trouvées pour la première fois dans les glandes salivaires et les hémocytes d'un termite champignonniste *Pseudacanthotermes spiniger* (LAMBERTY *et al.* 2001). Elles sont voisines des *défensines*, des substances antifongiques connues chez les autres insectes (HOFFMANN *et al.* 1992, HOFFMANN 1995, DA SILVA *et al.* 2003). Ces peptides sont actifs aussi contre d'autres micromycètes : *Beauveria bassiana* ou *Aspergillus fumigatus* dont les hyphes sont perforés avec fuite du matériel cytosolique. De même ils sont efficaces contre les bactéries pathogènes comme l'ont montré HUSSAIN & WEN (2013). Des broyats d'ouvriers de *Coptotermes formosanus* sont infectés par *M. anisopliae* afin de susciter la formation des peptides antifongiques. Quatre heures plus tard les broyats détruisent une suspension de *Bacillus thuringiensis*. Ces *termicines* sont coûteuses à produire. LIU *et al.* (2019a) ont montré qu'un léchage vigoureux permettant un arrachage rapide des conidies permet d'en faire l'économie.

Chez les insectes non sociaux, les défensines sont habituellement élaborées par le corps gras puis déversées dans l'hémolymphe. Et surtout, elles ne sont produites qu'après une infection. Chez les termites la situation est bien différente. Termicine et spinigérine sont synthétisées par les glandes salivaires. On les trouve aussi en permanence dans les hémocytes où elles constituent une réserve immédiatement mobilisable en cas de nécessité. La termicine pourrait aussi jouer un rôle préventif antifongique lors de la ponte puisque les œufs sont enrobés de ce peptide (LAMBERTY *et al.* 2001). Léchés par les ouvriers les œufs reçoivent une partie du contenu des glandes salivaires.

En résumé, les termites utilisent les β -1,3-glucanases préventivement pour donner l'alarme qui déclenchera le grooming et l'ingestion des conidies. Si quelques conidies parviennent quand même à s'attacher à la cuticule c'est le rôle curatif des glucanases qui prend le relais : elles détruisent les glucanes des parois des conidies et les termicines et les spinigérines les empêcheront de germer puis de franchir la cuticule. Elles peuvent même intervenir plus tard, quand le tube germinatif de la conidie a franchi la cuticule.

3. La machinerie immunitaire individuelle

Des conidies peuvent échapper au grooming cuticulaire et à l'action des glucanases. L'immunité individuelle classique va intervenir. Elle a pour but la phagocytose de l'organisme étranger ou son encapsulation. Après avoir envahi l'hémocœle, la moisissure devient la cible de la défense immunitaire qui a reconnu les β -1,3-glucanes. Toutefois les hyphes du micromycète disposent d'une dernière arme pour échapper à la défense immunitaire. Ils induisent la production d'un collagène, qui formant un enduit, masque les glucanes. Les GNBP sont alors incapables de reconnaître l'ennemi. Certaines souches mutantes de *M. anisopliae* sont d'ailleurs incapables de sécréter ce collagène et leurs spores seront donc encapsulées (WANG & ST LEGER 2006, HAMILTON *et al.* 2011).

Pour suivre la marche de l'immunité individuelle CHOUVENC *et al.* (2009a) ont lourdement infecté des groupes de *Reticulitermes flavipes* formées de 20 individus. Exposé à une suspension importante de spores du micromycète, chaque individu a reçu environ 10000 conidies. Les groupes ainsi constitués sont élevés pendant neuf jours. On peut ainsi prélever au début des individus encore sains puis plus tard des individus qui présentent des stigmates de plus en plus marqués de la maladie. Tous ces individus sont sacrifiés et font l'objet de préparations histologiques. Les sociétés se défendent d'abord en pratiquant un allogrooming intense. Au bout de 24 heures on ne trouve au mieux qu'une centaine de conidies sur la cuticule ce qui montre que la plupart ont été arrachées puis ingérées. Celles qui restent sont implantées là où les ouvriers ne peuvent les atteindre : replis cuticulaires ou localisation où la cuticule en raison d'une exocuticule fine et peu tannée peut être traversée : l'articulation patte/thorax par exemple. D'ailleurs 96 % des infections se font à partir de ces conidies inaccessibles (CHOUVENC & SU 2010). À partir du deuxième jour on peut observer une mélanisation de la cuticule à l'endroit où une conidie est en train de germer.

Cette mélanisation semble provenir de la cuticule elle-même sans participation des cellules bordant l'épiderme ou celle des hémocytes. Elle suffit le plus souvent à stopper la germination de la conidie. Si cette dernière parvient quand même à poursuivre sa germination, dans les 24 heures le nombre d'hémocytes circulants dans l'hémolymphe augmente et ils commencent à se grouper sous le point de pénétration de la conidie. Quand le tube de germination franchit l'épiderme et se prépare à pénétrer ou même pénètre dans l'hémocœle, les hémocytes arrivent en nombre et suscitent la formation d'une structure mélanisée qui forme un nodule englobant le tube de germination. Conidies et hémocytes se livrent en quelque sorte à une course de vitesse.

Si les hémocytes l'emportent, le nodule s'épaissit par apport de nouvelles cellules sanguines et se transforme en une capsule étanche. Le tube de germination ou même les premiers hyphes sont emprisonnés dans la capsule mélanisée. Les hémocytes continuent d'arriver en nombre, prennent un aspect aplati en formant une enveloppe mobilisant plusieurs couches de cellules mélanisées. On a alors une capsule qui emprisonne ce qui reste du *Metarhizium*. La couche cellulaire externe de la capsule est formée de cellules épidermiques ce qui laisse penser que la capsule sera éliminée lors de la prochaine mue du termite. Parfois la capsule se détache de la cuticule et dérivera dans l'hémocœle durant la vie du termite.

La réponse immunitaire est liée à une densité élevée d'hémocytes et parmi ces derniers ce sont les plasmacytes qui jouent le rôle clé dans le déclenchement de l'encapsulation. Le succès ou l'échec de l'encapsulation dépend de leur nombre dans l'hémolymphe lui-même dépendant du nombre de conidies. On dénote dans l'hémolymphe d'individus de *Zootermopsis angusticollis* ayant reçu une dose de 2×10^6 /ml de conidies (environ 6000 conidies) une diminution des cellules sanguines entre le troisième et le septième jour qui suivent l'infestation. Une dose de 2×10^8 /ml (environ 600000 conidies) fait disparaître les plasmacytes. Le termite est condamné (WANG & ST. LEGER 2006, AVULOVA & ROSENGAUS 2011).

Cette défense immunitaire individuelle n'intervient que si la défense sociale a échoué. Or, lors de la défense immunitaire on ne compte chez le termite infecté que d'un à onze nodules et deux ou trois encapsulations. Si l'on rapporte ces chiffres aux 10000 conidies infectantes pas plus de 0,0002 % d'entre elles présentent une menace pour la survie du termite. Cela signifie que l'allogrooming est le principal moyen de lutte des termites. Il n'est sans doute pas la seule cause de la disparition des conidies. Ainsi l'humidité ambiante et les acides gras présents à la surface de l'épicuticule ne favorisent pas la germination. Enfin la salive utilisée pendant le grooming présente des propriétés antifongiques comme il a déjà été dit.

3.1. La production de phénoloxydase

Le pathogène détecté, les protéines de reconnaissance d'insectes sont impliquées dans quatre processus dont un seul nous intéresse ici : la mise en route dans les douze heures d'une cascade de réactions cellulaires et humorales. Elle a

pour but de produire des phénoloxydases responsables de la phagocytose ou de l'encapsulation du pathogène (STRAND 2008). Le rôle des hémocytes est fondamental car ils synthétisent une enzyme, la phénoloxydase. Grâce à des oxydations catalytiques de cette enzyme, ses phénols deviennent des quinones qui se polymérisent en mélanine. C'est cette mélanine qui enrobe les éléments étrangers pathogènes et les détruit (GONZÁLES-SANTOYO & CÓRDOBA-AGUILAR 2012).

La mesure de la production de phénoloxydase peut constituer un bon moyen de mesurer l'investissement des termites dans le fonctionnement de leur système immunitaire. ROSENGAUS & REICHHELD (2016) ont sélectionné quatre espèces de termites dont les conditions de nidification et les activités de fourragement diffèrent fortement. *Reticulitermes flavipes* niche dans un morceau de bois souterrain mais ses ouvriers recherchent la nourriture loin du nid en empruntant de très longs tunnels creusés dans la terre. *Zootermopsis angusticollis* est aussi un termite souterrain mais il se nourrit sur place sans quitter son morceau de bois humide qui lui sert de nid. Deux *Nasutitermes* (*N. acajutlae* et *N. corniger*) construisent des nids aériens en carton, au pied d'un arbre ou plaqués contre le tronc. Leurs ouvriers s'en éloignent pour trouver leur nourriture dans un milieu sec. La mesure de l'activité globale de la phénoloxydase révèle que celle de *R. flavipes* est trois fois supérieure à celle de *Z. angusticollis* laquelle est elle-même quatre fois supérieure à celle de *C. acajutlae* et deux fois supérieure à celle de *C. corniger*. Globalement l'activité de la phénoloxydase des deux termites à nids épigés est négligeable comparée à celle des termites à nids souterrains. L'activité de la phénoloxydase est parfaitement corrélée à la densité en moisissures que les termites rencontrent au cours de leur activité de récolte et donc aux conditions de nidification. C'est bien *R. flavipes* qui en creusant de longues galeries dans la terre humide croise dans son fourragement le plus grand nombre de fungi. En restant sur place, *Z. angusticollis* est moins exposé et les deux *Nasutitermes* nidifiant dans un milieu sec et se déplaçant aussi dans un milieu sec ont peu de chances d'en rencontrer. Ce sont les termites à nids souterrains fortement exposés à la pression des pathogènes qui consacrent le plus d'énergie à mettre en route leur système immunitaire. De plus, sauf pour *R. flavipes*, ce sont les ailés (les futurs reproducteurs) des trois autres espèces qui activent le plus leur système immunitaire. Ce sont évidemment les futurs reproducteurs que les colonies doivent le mieux protéger car c'est sur eux que repose la longévité de la société.

3.2. Le coût de la défense immunitaire amène le termite à faire des compromis

L'encapsulation représente un coût énergétique qui a ses limites. Tout dépend du nombre de conidies germant en même temps. Un termite en bonne santé ne présente jamais plus de quatre encapsulations visibles alors que chez un moribond on peut trouver jusqu'à onze capsules. C'est la preuve que le recrutement des hémocytes est limité pour un temps donné et que le termite ne peut mobiliser en même temps qu'un nombre limité de cellules sanguines (CHOUVENC *et al.* 2011b).

Ce coût physiologique peut être estimé en valeur relative en établissant le ratio dimension de la capsule en μm /poids du termite en mg (CHOUVENC *et al.* 2011b). En divisant le nombre de termites survivants (ou plus exactement la valeur de la LD_{50}) par le coût physiologique de l'élaboration des capsules, on obtient la valeur du compromis que le termite pratique entre survie des individus et énergie à y consacrer. Cette valeur a été établie pour six espèces de termites établissant leur nid dans des habitats variés, allant du bois dégradé à une savane semi-aride. Le micromycète pathogène est bien sûr beaucoup plus présent dans le premier milieu que dans le second et la pression qu'il exerce sur les termites y est beaucoup plus forte. *Hodotermopsis sjoestedti* semble être le plus efficace dans sa lutte contre le champignon. Logeant dans du bois dégradé il est effectivement très menacé par le champignon parasite et consacre donc avec succès beaucoup d'énergie à le neutraliser par encapsulation. Il est suivi par ordre décroissant par *Nasutitermes voeltzkowi*, *Reticulitermes flavipes*, *Prorhinotermes canalifrons*, *Hodotermes mossambicus*, et enfin *Kaloterme flavicollis*. Ces deux dernières espèces vivent respectivement dans une savane semi-aride et dans du bois sec, milieux où il est plus rare de rencontrer le *Metarhizium*. Il n'est pas nécessaire dans ces derniers milieux de consacrer beaucoup d'énergie à combattre le champignon pathogène.

Ces dernières recherches, ajoutées à celles de ROSENGAUS & REICHHELD (2016) rapportées plus haut, semblent montrer que c'est la pression des pathogènes, dont la présence est liée à la nature du terrain et donc aux conditions de nidification, qui est responsable de la mise en route de l'immunité individuelle. On ne peut toutefois généraliser comme le montre la comparaison de la susceptibilité de *Zootermopsis angusticollis* comparée à celle d'*Incisitermes schwarzi*. Le premier vit dans du bois humide très favorable à la prolifération de la moisissure. D'ailleurs la cuticule de ses ouvriers est fortement contaminée. Le second vit dans du bois sec qui ne favorise pas la présence du micromycète. Toutes les conditions sont remplies pour que la pression du pathogène stimule la défense immunitaire de *Z. angusticollis*. Pourtant quand il est soumis à une infection expérimentale ce termite a 1,6 fois plus de chance de mourir que *Incisitermes schwarzi* soumis au même traitement. CALLERI *et al.* (2010) en concluent que le comportement social chez ce dernier (nettoyage de la cuticule par grooming) est primordial. Il exerce une pression de sélection qui passe avant l'adaptation immunologique.

Il est intéressant de voir comment les termites gèrent une infection lors de la fondation. Ils ont deux options. La première est de pondre au plus vite afin d'obtenir des ouvriers qui alimenteront la société et assureront la réussite de la fondation en prenant le risque de négliger la maladie qui peut anéantir le couple fondateur. La seconde option est de déclencher d'abord la défense immunitaire pour vaincre la maladie et alors retarder le début de la ponte. Cette dernière option est risquée, les fondateurs ne pouvant rester trop longtemps sans être alimentés. Le choix sera fonction de l'intensité de l'infection. Un ensemble de couples de *Zootermopsis angusticollis* infectés une seule fois au jour zéro de la fondation subit des pertes mais les survivants pondent

autant en 70 jours que des couples témoins non infectés. Si ces mêmes couples reçoivent une deuxième dose de conidies au jour dix, ils diminuent le volume de leur ponte accordant la priorité à la mise en route de l'immunité individuelle. Dans les deux situations, les fondations qui ne disparaissent pas retrouvent une production d'œufs semblable à celle des sociétés contrôles au bout de 300 jours (CALLERI *et al.* 2006a). On peut aussi évaluer le compromis en implantant un fil de nylon dans les sexués reproducteurs. Encapsuler un élément étranger nécessite une dépense énergétique qui peut s'effectuer aux dépens de l'ovogenèse elle-même gourmande en énergie. La réponse immunitaire (l'encapsulation) est plus importante chez des sexués fécondés que chez des sexués vierges. Mais si l'effort immunitaire est réduit quand on implante le fil de nylon pendant la période de la copulation et celle de la croissance des ovaires, il devient prioritaire lors de la ponte. La priorité étant donnée à l'encapsulation afin de neutraliser le pathogène, les reines pondent moins d'œufs que leurs homologues non implantés. La modulation des efforts nécessaires pour neutraliser un élément étranger résulte d'un compromis avec l'effort de ponte dont dépend le succès de la fondation (CALLERI *et al.* 2007).

3.3. Consanguinité et immunité individuelle

Il arrive parfois que le cycle de vie d'un termite fait se succéder des phases au cours desquelles les individus sont non consanguins (résultant de l'accouplement entre des sexués ailés provenant de nids étrangers) et consanguins (accouplement entre néoténiques dans le nid même). Quel est le poids de la consanguinité et des variations de l'hétérozygotie dans la propagation d'une infection ?

Un premier travail réalisé par ROSENGAUS & TRANIELLO (1993b) chez *Zootermopsis angusticollis* montre que des sexués consanguins sont moins fragiles que des couples formés d'une femelle et d'un mâle originaires de sociétés étrangères et donc présentant une hétérozygotie plus forte. Le résultat est analogue si les sexués fondateurs sont infectés par une suspension de conidies de *M. anisopliae*. Un comptage au bout de 80 jours montre qu'il y a moins de mortalité chez les couples consanguins. Toutefois, concernant les sociétés issues d'individus consanguins ou non, et qui ont survécu, leur développement est identique. Un comptage réalisé 560 jours après l'appariement des sexués montre que les deux types de sociétés ont le même nombre d'œufs et de larves. Les différences d'hétérozygotie n'ont pas de conséquences sur la productivité de ces colonies (CALLERI *et al.* 2005).

Dans un autre essai avec les mêmes termites et le même protocole, les auteurs (CALLERI *et al.* 2006b) ont évalué successivement la réponse immunitaire et la réponse comportementale. Ils constituent des sociétés en partant de sexués nés dans des colonies issues de reines et rois, sœurs et frères, (sociétés consanguines) qui vont ainsi perpétuer l'endogamie. D'autres sociétés sont réalisées à partir de sexués pris dans des sociétés étrangères, l'hétérozygotie étant alors plus forte. Après trois ans d'élevage les sociétés sont devenues adultes. Des individus sont prélevés. Un fil de nylon est introduit dans des représentants des deux types

de colonies pour simuler l'introduction d'un pathogène. Les termites implantés sont élevés individuellement ou par groupe de 10. Le degré de l'encapsulation du nylon est évalué et montre qu'il est identique dans les deux situations et pour les deux types de sociétés. La réponse immunitaire n'est donc pas dépendante du degré d'hétérozygotie. Par contre si les termites sont fortement contaminés par les conidies, les termites issus de sociétés non consanguines survivent plus longtemps. Leur réaction physiologique immunitaire étant identique, la différence de longévité ne peut venir que d'un comportement différent. Les termites des sociétés qui pratiquent l'exogamie se lèchent avec plus de vigueur, détruisant davantage de conidies ce qui les préserve plus longtemps de l'infection. La baisse de l'hétérozygotie et de la diversité allélique liée à la consanguinité augmente donc le risque d'être affecté par la maladie, plus par un changement de comportement social (moins d'allogrooming), que par une variation physiologique de la réaction immunitaire ce qui a été confirmé par AGUERO *et al.* 2020.

Conclusion

Pour comprendre la résistance spectaculaire des termites aux infections microbiennes et fongiques il faut rappeler que leurs sociétés peuvent être considérées comme des superorganismes, c'est-à-dire que la société est l'équivalent d'un organisme entier. Chaque ouvrier (il est stérile) peut être comparé à la cellule d'un métazoaire dont l'action coordonnée avec celle des autres individus de l'entité coloniale assure par exemple l'alimentation par le biais des échanges trophallactiques. La perte de quelques ouvriers, comme la perte de quelques cellules chez les métazoaires est rapidement compensée par la production de nouveaux ouvriers exactement comme la cicatrisation chez un métazoaire remplace une partie lésée. Si les ouvriers peuvent être comparés au soma d'un métazoaire, les gonades d'un vertébré par exemple s'appellent chez les termites la reine et le roi, des individus qui possèdent le monopole de la reproduction.

Cette dualité entre équivalent du soma et équivalent du germen favorise la défense collective qui vise à protéger les éléments reproducteurs (la reine et le roi) sur qui repose la pérennité de la société et son succès reproducteur, sa « fitness ».

À priori, les termites ont une vie sociale qui, du fait de la promiscuité entre les individus est un facteur propice à la contagion. Pourtant les épizooties sont rares chez ces insectes sociaux. Comme chez les vertébrés, les termites possèdent un système immunitaire humoral individuel. Des cellules sanguines se portent au-devant du pathogène et le neutralisent en l'encapsulant. Une première infection non mortelle peut même induire la mise en place d'une « mémoire » à long terme de l'identité du pathogène incriminé conduisant à une immunisation.

Mais, les termites, comme les autres insectes sociaux, disposent d'un autre moyen de défense qui implique la participation de toutes les cellules du soma c'est-à-dire les

ouvriers. Cette réponse collective, qui intervient en premier, constitue ce que l'on a appelé « l'immunité sociale ». Elle permet à la société de détecter la présence de pathogènes dans l'environnement proche, de s'en prémunir et de les combattre.

Même en l'absence de pathogènes les termites maintiennent une hygiène rigoureuse dans le nid : les parois des tunnels qui leur permettent d'accéder à la nourriture sont tapissées de leurs fèces. On y trouve des bactéries aérobies et des actinobactéries. Cette communauté bactérienne antimicrobienne est issue du microbiote intestinal. Certains termites pratiquent même la fumigation en vaporisant du naphthalène qui assainit l'intérieur du nid.

Lors de leur fourragement alimentaire les termites perçoivent l'odeur du mycète *Metarhizium anisopliae*, cet ascomycète le plus dangereux dont les conidies viennent s'accrocher à la cuticule des ouvriers. Ils évitent de s'approcher de la source odorante. Malgré cette précaution il est cependant fréquent qu'une ou plusieurs conidies viennent adhérer à la cuticule du termite. L'immunité sociale met alors en route un traitement sanitaire. Il doit intervenir rapidement avant que la conidie germe et traverse la cuticule. Les termites pratiquent un nettoyage soigné en arrachant les spores du substrat. C'est le grooming qui peut être pratiqué, avec un succès limité, par le termite infecté lui-même. Il est beaucoup plus efficace si plusieurs individus nettoient collectivement le congénère atteint (allogrooming). Quelques métabolites antimycètes sont délivrés pendant le léchage mais ils sont assez peu nombreux, les termites ayant relativement peu de glandes exocrines. Les conidies ainsi détachées de la cuticule sont ingérées. Lors de leur passage dans le tube digestif elles seront inactivées sans doute par des métabolites produits par le microbiote.

Le traitement sanitaire implique un autre comportement destiné à se débarrasser d'individus contaminés. De tels termites sont mangés par leurs congénères, surtout s'ils ont mué depuis peu de temps car leur cuticule est encore mince et souple. Ce cannibalisme, outre qu'il élimine les spores du mycète, procure de l'azote indispensable à la croissance du termite, les substances ligneuses qui constituent la seule alimentation des termites sont très pauvres en azote. Si le termite infecté est plus âgé, les congénères préfèrent l'enterrer. Bien sûr le mycète sporulera, mais les conidies enfouies ne pourront pas contaminer les congénères.

Les termites ne sécrètent que peu de métabolites antipathogènes, bien que les soldats de la famille des Mastotermitidae qui, incapables comme les soldats des autres taxons des Termitoidea de pratiquer le grooming, émettent de grandes quantités de sécrétions qui détruisent les conidies.

Ce n'est que lorsque les termites ne parviennent pas à se débarrasser des conidies qu'ils ont recours à une immunité humorale plus traditionnelle. Les conidies qui ont réussi à germer émettent un tube de germination qui traverse la cuticule. Averties par des motifs moléculaires portés par les conidies, des cellules de l'hémolymphe émettent des phénoloxydases à l'origine des processus d'encapsulation. C'est une réaction physiologique coûteuse en énergie que les termites ne peuvent

pas utiliser de façon répétée. L'évitement des mycètes pathogènes, l'élimination des conidies dès leur adhésion comme l'alternative du cannibalisme ou de l'enfouissement des individus malades sont des comportements qui se rattachent à l'immunité sociale. L'immunité sociale avec ses mécanismes complexes et efficaces a évolué au cours de la diversification des termites. C'est elle qui leur assure un succès écologique malgré un environnement riche en pathogènes. Elle permet aussi de comprendre les échecs ou semi-échecs rencontrés depuis 60 ans par la lutte biologique (CHOUVENC *et al.* 2011c). Utilisant la pression microbienne elle se heurte aux parades élaborées avec succès par les termites au cours de l'évolution.

REMERCIEMENTS

Ma gratitude va à COLETTE BITSCH, CHRISTIAN BORDEREAU, THOMAS CHOUVENC, REBECCA ROSENGAUS qui m'ont fourni le matériel bibliographique nécessaire à la rédaction et m'ont aidé dans l'écriture de cette synthèse.

RÉFÉRENCES

- AGUERO, C.M., P.-A. EYER & E.L. VARGO. 2020. – Increased genetic diversity from colony merging in termites does not improve survival against a fungal pathogen. *Scientific Reports*, 10: 4212.
- AVULOVA, S., & R.B. ROSENGAUS. 2011. – Losing the battle against fungal infection: suppression of termite immune defenses during mycosis. *Journal of Insect Physiology*, 57: 966–971.
- AW, K.M.S. & S.M. HUE. 2017. – Mode of infection of *Metarhizium* spp. fungus and their potential as biological control agents. *Journal of Fungi*, 3, 2: 30.
- BIGNELL, D.E., Y. ROISIN & N. LO. 2011. – *Biology of Termites: a Modern Synthesis*. Springer, Dordrecht, 563 pp.
- BORDEREAU, C., M.J. LACEY, E. SÉMON, J.C. BRAEKMAN, J. GHOSTIN, A. ROBERT, J. SHELLMAN-SHERMAN & D. SILLAM-DUSSES. 2010. – Sex pheromones and trail-following pheromone in the basal termites *Zootermopsis nevadensis* (Hagen) and *Z. angusticollis* (Hagen) (Isoptera, Termopsidae, Termopsinae). *Biological Journal of Linnean Society*, 100: 519–530.
- BORDEREAU, C. & J. PASTEELS. 2011. – Pheromones and chemical ecology of dispersal and foraging in termites. *In Biology of Termites: a Modern Synthesis*. Springer, Dordrecht: 279–320.
- BUCEK, A., J. ŠOBOTNÍK, S. HE, M. SHI, D.P. MCMAHON, E.C. HOLMES, Y. ROISIN, N. LO & T. BOURGUIGNON. 2019. – Evolution of termite symbiosis informed by transcriptome-based phylogenies. *Current Biology*, 29, 21: 3728 – 3734.
- BULMER, M.S., I. BACHELET, R. RAMAN, R.B. ROSENGAUS & R. SASISEKHARAN. 2009. – Targeting an antimicrobial effector function in insect immunity as a pest control strategy. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 3:12652–12657.
- BULMER, M.S., L. BRUNO, A. FRANCO & E.G. FIELDS. 2019. – Subterranean termite social alarm and hygienic responses to fungal pathogens. *Insects*, 10, 8: 240.
- BULMER, M.S., F. LAY & C. HAMILTON. 2010. – Adaptive evolution in subterranean termite antifungal peptides. *Insect Molecular Biology*, 19: 669–674.

- CALLERI II, D.V., E. MCGRAIL REID, R.B. ROSENGAUS, E.L. VARGO & J.F.A. TRANIELLO. 2006b. – Inbreeding and disease resistance in a social insect: effects of heterozygosity on immunocompetence in the termite *Zootermopsis angusticollis*. *Proceedings of the Royal Society B*, 273: 2633–2640.
- CALLERI, D.V., R.B. ROSENGAUS & J.F.A. TRANIELLO. 2005. – Disease and colony foundation in the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis*: the survival advantage of nestmate pairs. *Naturwissenschaften*, 92: 300–304.
- CALLERI II, D.V., R.B. ROSENGAUS & J.F.A. TRANIELLO. 2006a. – Disease and colony establishment in the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis*: survival and fitness consequences of infection in primary reproductive. *Insectes Sociaux*, 53: 204–211.
- CALLERI II, D.V., R.B. ROSENGAUS & J.F.A. TRANIELLO. 2007. – Immunity and reproduction during colony foundation in the dampwood termite, *Zootermopsis angusticollis*. *Physiological Entomology*, 32: 136–142.
- CALLERI II, D.V., R.B. ROSENGAUS & J.F.A. TRANIELLO. 2010. – Disease resistance in the drywood termite, *Incisitermes schwarzi*: does nesting ecology affect immunocompetence? *Journal of Insect Science* 10, 44:1–12.
- CHEN J., G. HENDERSON, C.C. GRIMMS, S.W. LLOYD & R.A.L. LAINE. 1998. – Termites fumigate their nests with naphthalene. *Nature*, 392: 558–559.
- CHOUVENC, T. 2019. – The relative importance of queen and king initial weights in termite colony foundation success. *Insectes Sociaux*, 66, 2: 177–184.
- CHOUVENC, T. 2020. – Limited survival strategy in starving subterranean termite colonies. *Insectes Sociaux*, 6 :71–82.
- CHOUVENC, T., M.L. ELLIOTT, J. ŠOBOTNÍK, C.A. EFSTATHION & N.-Y. SU. 2018. – The termite fecal nest: a framework for the opportunistic acquisition of beneficial soil *Streptomyces* (Actinomycetales: Streptomycetaceae). *Environmental Entomology*, 20, 10: 1–9.
- CHOUVENC, T., C.A. EFSTATHION, M.L. ELLIOTT & N.-Y. SU. 2013. – Extended disease resistance emerging from the faecal nest of a subterranean termite. *Proceedings of the Royal Society B*, 280: 20131885.
- CHOUVENC, T., M.L. ELLIOTT & N.-Y. SU. 2011a. – Rich microbial community associated with the nest material of *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Florida Entomologist*, 94: 115–116.
- CHOUVENC, T., H.F. LI *et al.* 2016. – Revisiting *Coptotermes* (Isoptera: Rhinotermitidae): a global taxonomic road map for species validity and distribution of an economically important subterranean termite genus. *Systematic Entomology*, 41, 2: 299–306.
- CHOUVENC, T., A. ROBERT, E. SÉMON & C. BORDEREAU. – 2012. Burial behaviour by dealates of the termite *Pseudacanthotermes spiniger* (Termitidae, Macrotermitinae) induced by chemical signals from termite corpses. *Insectes sociaux*, 59: 119–125.
- CHOUVENC, T., R.H. SCHEFFRAHN, A.J. MULLINS & N.-Y. SU. 2017. – Flight phenology of two *Coptotermes* species (Isoptera: Rhinotermitidae) in Southeastern Florida. *Journal of Economic Entomology* 110, 4: 1693–1704.
- CHOUVENC, T. & N.-Y. SU. 2010. – Apparent synergy among defense mechanisms in subterranean termites (Rhinotermitidae) against epizootics events: limits and potential for biological control. *Journal of Economic Entomology*, 103, 4: 1327–1337.
- CHOUVENC, T. & N.-Y. SU. 2012. – When subterranean termites challenge the rules of fungal epizootics. *PLoS ONE*, 7, 3: e34484.
- CHOUVENC, T., N.-Y. SU & M.I. ELLIOTT. 2008a. – Interaction between *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae) and the entomopathogenic *Metarhizium anisopliae* in foraging arenas. *Journal of Economic Entomology*, 101, 3: 885–893.
- CHOUVENC, T., N.-Y. SU & M.I. ELLIOTT. 2008b. – Antifungal activity of the termite alkaloid norharmane against the mycelial growth of *Metarhizium anisopliae* and *Aspergillus nomius*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 99: 345–347.
- CHOUVENC, T., N.-Y. SU & J.K. GRACE. 2011c. – Fifty years of attempted biological control of termites – Analysis of a failure. *Biological Control*, 59, 2: 69–82.
- CHOUVENC, T., N.-Y. SU & A. ROBERT. 2009a. – Inhibition of *Metarhizium anisopliae* in the alimentary tract of the eastern subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 101:130–136.
- CHOUVENC, T., N.-Y. SU & A. ROBERT. 2009b. – Cellular encapsulation in the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes* (Isoptera), against infection by the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 101: 234–241.
- CHOUVENC, T., N.-Y. SU & A. ROBERT. 2011b. – Differences in cellular encapsulation of six termites (Isoptera) species against infection by the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*. *Florida Entomologist*, 94, 3: 389–39.
- COLE, E.L., S.I. ILIE & R.B. ROSENGAUS. 2018. – Competing physiological demands during incipient colony foundation in a social insect: consequences of pathogenic stress. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 6: 103. doi: 10.3389/fevo.2018.00103.
- COLE, E.L. & R.B. ROSENGAUS. 2019. – Pathogenic dynamics during colony ontogeny reinforce potential drivers of termite eusociality: mate assistance and biparental care. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 7 :473. doi:10.3389/fevo.2019.00473.
- CONNÉTABLE, S., A. ROBERT, F. BOUFFAULT & C. BORDEREAU. 1999. – Vibratory alarm transmission in two sympatric higher termites. *Journal of Insect Behavior*, 12: 329–342.
- CREMER, S., S.A.O. ARMITAGE & P. SCHMID-HEMPEL. 2007. – Social immunity. *Current Biology*, 17: 693–702.
- 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.
- CREMER, S. & M. SIXT. 2009. – Analogies in the evolution of individual and social immunity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364: 129–142.
- CRUSE, A., 1998. – *Termite defences against microbial pathogens*. Ph.D. Thesis, Macquarie University.
- DONG, C., J. ZHANG, H. HUANG, W. CHEN & Y. HU. 2009. – Pathogenicity of a new China variety of *Metarhizium anisopliae* (*M. anisopliae* var. *dcjhyium*) to subterranean termite *Odontotermes formosanus*. *Microbiological Research*, 164: 27–35.
- DU, H., T. CHOUVENC, W.L.A. OSBRINK & N.-Y. SU. 2016. – Social interactions in the central nest of *Coptotermes formosanus* juvenile colonies. *Insectes Sociaux*, 63, 2: 279–290.
- ELSNER, D., K. MEUSEMANN & J. KORB. 2018. – Longevity and transposon defense, the case of termite reproductives. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 22, 115, 21: 5504–5509.
- GONZÁLES-SANTOYO, I. & A. CÓRDOBA-AGUILAR. 2012. – Phenoloxydase: a component of the insect immunity system. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 142, 1: 1–16.
- GRASSÉ, P.P. & C. NOIROT, 1947. – Le polymorphisme social du termite à cou jaune *Calotermes flavicollis*. Les faux-ouvriers ou pseudergates et les mues régressives. *Comptes Rendus de*

- l'Académie des Sciences de Paris*, 224: 219–221.
- HAMILTON, C., F. LAY, M.S. BULMER. 2011. – Subterranean termite prophylactic secretions and external antifungal defenses. *Journal of Insect Physiology*, 57: 1259–1266.
- HAVERTY, M.L. 1977. – The proportion of soldiers in termite colonies: a list and a bibliography. *Sociobiology*, 2, 3: 199–216.
- HAW, K.M.S., & S.M. HUE. 2017. – Mode of infection of *Metarhizium* spp. fungus and their potential as biological control agents. *Journal of Fungus*, 3, 30: 1–20.
- HE, S., P.R. JOHNSTON, B. KUROPKA, S. LOKATIS, C. WEISE, R. PLARRE, H.-J. KUNTE & D.P. MCMAHON. 2018. – Termite soldiers contribute to social immunity by synthesizing potent oral secretions. *Insect Molecular Biology*, 27, 5: 564–576.
- HOFFMANN, J.A. 1995. – Innate immunity of insects, *Current Opinions in Immunology*, 7, 1: 4–10.
- HOFFMANN, J.A., J.-L. DIMARCO & P. BULET. 1992. – Les peptides antibactériens inductibles des insectes. *Médecine/Sciences*, 8: 132–139.
- HOLT, J.A. & M. LEPAGE. 2000. – *Termites and soil properties*. In Termite: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology. T. ABE, D.E. BIGNELL & M. HIGASHI. eds. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 389–407.
- HUSSAIN, A., M.-Y. TIAN, Y.-R. HE, J. M. BLAND & W.-X. GU. 2010. – Behavioral and electrophysiological responses of *Coptotermes formosanus* Shiraki towards entomopathogenic fungal volatiles. *Biological Control*, 55: 166–173.
- HUSSAIN, A. & S.-Y. WEN. 2013. – Induction of immune response among formosan subterranean termites, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Rhinotermitidae: Isoptera). *African Journal of Microbiology Research*, 6, 5: 995–1000.
- INTA, R., T.A. EVANS & J.C.S. LAI. 2009. – Effect of vibratory soldier alarm signals on the foraging behavior of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Economic Entomology*, 102, 1: 121–126.
- INWARD, D., G. BECCALONI & P. EGGLETON. 2007a. – Death of an order: a comprehensive phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biological Letters*, 3: 331–335.
- INWARD, D.J.G., A.P. VOGLER & P. EGGLETON. 2007b. – A comprehensive phylogenetic analysis of termites (Isoptera) illuminates key aspects of their evolutionary biology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44: 953–967.
- LAMBERTY, M., D. ZACHARY, R. LANOT, C. BORDEREAU, A. ROBERT, J.A. HOFFMANN & P. BULET. 2001. – Insect immunity. Constitutive expression of a cysteine-rich antifungal and a linear antibacterial peptide in a termite insect. *Journal of Biological Chemistry*, 276: 4085–4092.
- LIU, L., W. WANG, Y. LIU, P. SUN, C. LEI & Q. HUANG. 2019a. – The influence of allogrooming behavior on individual innate immunity in the subterranean termite *Reticulitermes chinensis* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Insect Science*, 19, 1, 6: 1–6.
- LIU, L., X.-Y. ZHAO, Q.-B. TANG, C.-L. LEI & Q.-Y. HUANG. 2019b. – The mechanisms of social immunity against fungal infections in eusocial insects. *Toxins*, 11, 5: 244.
- LÓPEZ-RIQUELME, G.O. & M.L. FANJUL-MOLES. 2013. – The funeral ways of social insects. Social strategies for corpse disposal. *Trends in Entomology*, 13: 71–129.
- MATSUURA, K. 2017. – Evolution of asexual queen succession in *Reticulitermes* termites. *Journal of Experimental Biology*, 220: 63–72.
- MYLES, T.G. 2002. – Alarm, aggregation, and defense by *Reticulitermes flavipes* in response to a naturally occurring isolate of *Metarhizium anisopliae*. *Sociobiology*, 40: 243–256.
- NALEPA, C. 2015. – Origin of termite eusociality: trophallaxis integrates the social, nutritional, and microbial environments. *Ecological entomology*, 40, 323–335.
- NEOH, K.B., B.K. YEAP, K. TSUNODA, T. YOSHIMURA, C.Y. LEE. 2012. – Do Termites avoid carcasses? Behavioral responses depend on the nature of the carcasses. *PLoS ONE*, 7, 4: e36375.
- NOIROT, C. 1969. – Glands and secretions. In K. KRISHNA & F.M. WEESNER (eds.). *Biology of Termites*. Academic Press, New York, pp. 89–123.
- PASTEELS, J.M. & C. BORDEREAU. 1998. – Releaser pheromones in termites. In: *Chemical Communication in Social Insects*. BREED, M., R.K. VANDER MEER, M. ESPELIE & M. WINSTON (eds.), Westview Press, Boulder, Col. pp. 193–215.
- ROSENGAUS, R.B., T. CORNELISSE, K. GUSCHANSKI & J.F.A. TRANIELLO. 2007. – Inducible immune proteins in the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis*. *Naturwissenschaften*, 94, 1:25–33.
- ROSENGAUS, R.B., M.R. GULDIN & J.F.A. TRANIELLO. 1998a. – Inhibitory effect of termite fecal pellets on fungal spore germination. *Journal of Chemical Ecology*, 24, 10: 1697–1706.
- ROSENGAUS, R.B., L.-T. JAMES, T.R. HARTKE & C.S. BRENT. 2011. – Mate preference and disease risk in *Zootermopsis angusticollis* (Isoptera: Termopsidae). *Environmental Entomology*, 40, 6:1554–1565.
- ROSENGAUS, R.B., C. JORDAN, M.L. LEFEBVRE & J.F.A. TRANIELLO. 1999a. – Pathogen alarm behavior in a termite: a new form of communication in social insects. *Naturwissenschaften*, 86: 544–548.
- ROSENGAUS, R.B., M.L. LEFEBVRE & J.F.A. TRANIELLO. 2000. – Inhibition of fungal spore germination by *Nasutitermes*: evidence for a possible antiseptic role of soldier defensive secretions. *Journal of Chemical Ecology*, 26: 21–39.
- ROSENGAUS, R.B., A.M. MAXMEN, L.E. COATES & J.F.A. TRANIELLO. 1998b. – Disease resistance: a benefit of sociality in the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis* (Isoptera: Termopsidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 44:125–134.
- ROSENGAUS, R.B. & J.L. REICHHELD. 2016. – Phenoloxydase activity in the infraorder Isoptera: unraveling life-history correlates of immune investment. *Naturwissenschaften*, 103,1,2:14. doi:10.1007/s00114-016-1338-3.
- ROSENGAUS, R.B. & J.F.A. TRANIELLO. 1993a. – Temporal polyethism in incipient colonies of the primitive termite *Zootermopsis angusticollis*. A single multiage caste. *Journal of Insect Behavior*, 6: 237–252.
- ROSENGAUS, R.B. & J.F.A. TRANIELLO. 1993b. – Disease risk as a cost of outbreeding in the termite *Zootermopsis angusticollis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 90: 6641–6645.
- ROSENGAUS, R.B., J.F.A. TRANIELLO, T. CHEN, & J.J. BROWN. 1999b. – Immunity in a social insect. *Naturwissenschaften*, 86: 588–591.
- ROSENGAUS, R.B., J.F.A. TRANIELLO, M.L. LEFEBVRE & D.M. CARLOCK. 2000. – The social transmission of disease between adult male and female reproductive of the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis*. *Ethology, Ecology and Evolution*, 12: 419–433.
- ROSENGAUS, R.B., J.F.A. TRANIELLO, M.L. LEFEBVRE & A.B. MAXMEN. 2004. – Fungus static activity of the sternal gland secretion of the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis*. *Insectes sociaux*, 51: 259–264.

- ŠOBOTNIK, J., A. JIROSOVA & R. HANUS. 2010. – Chemical warfare in termites. *Journal of Insect Physiology*, 56: 1012–1021.
- SILVA DA, P., L. JOUVENSAL, M. LAMBERTY, P. BULET, A. CAILLE, F. VOVELLE. 2003. – Solution structure of termicin, an antimicrobial peptide from the termite *Pseudacanthotermes spiniger*. *Protein Science* 12: 438 – 446.
- STAPLES, J.A. & R.J. MILNER. 2000. – A laboratory evaluation of the repellency of *Metarhizium anisopliae* conidia to *Coptotermes lacteus* (Isoptera, Rhinotermitidae). *Sociobiology*, 35, 1: 133-148.
- STRAND, M.R., 2008. – The insect cellular immune response. *Insect Science*, 15: 1–14.
- STUART, A.M. 1969. – Social behavior and communication. In: *Biology of Termites*, Vol. 1 (K. KRISHNA & F.M. WEESNER, eds.), Academic Press, New York. pp. 193–232.
- SUN, Q. 2015. – *A comprehensive understanding of corpse management in termites*. Theses and Dissertations-Entomology, 23, uky.edu. 127 pp.
- SUN, Q. & X. ZHOU. 2013. – Corpse management in social insects. *International Journal of Biological Sciences* 9: 313–321.
- TAYASU, I., T. ABE, P. EGGLETON & D.E. BIGNELL. 1997. – Nitrogen and carbon isotope ratios in termites: an indicator of trophic habit along the gradient from wood-feeding to soil-feeding. *Ecological Entomology*, 22: 343–351.
- 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 of the United States of America*, 99, 10: 6838–6842.
- ULYSHEN, M.D. & T.G. SHELTON. 2012. – Evidence of cue synergism in termite corpse response behavior. *Naturwissenschaften*, 99: 89–93.
- VELENOVSKY, J.F., J. KALISCH & M.S. BULMER. 2016. – Selective sweeps in *Cryptocercus* woodroach antifungal proteins. *Genetica*, 144, 5: 547–552.
- WAHLMAN, M. & B.S. DAVIDSON. 1993. – New destruxines from the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*. *Journal of Natural Products*, 56, 4: 643-647.
- WANG, G. & R.J. ST-LEGER. 2006. – A collagenous protective coat enables *Metarhizium anisopliae* to evade insect immune response. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103: 6647–6652.
- YANAGAWA, A., N. FUJIWARA-TSUIJI, T. AKINO, T. YOSHIMURA, T. YANAGAWA & S. SHIMIZU. 2012. – Odor aversion and pathogen-removal efficiency in grooming behavior of the termite *Coptotermes formosanus*. *PLoS ONE*, 7,10: e47412.
- YANAGAWA, A., T. IMAI, T. AKINO, Y. TOH & T. YOSHIMURA. 2015. – Olfactory cues from pathogenic fungus affect the direction of motion of termites, *Coptotermes formosanus*. *Journal of Chemical Ecology*, 41,12: 1118–1126.
- YANAGAWA, A. & S. SHIMIZU. 2007. – Resistance of the termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki to *Metarhizium anisopliae* due to grooming. *BioControl*, 52: 75–85.
- ZHAO, C., R.W. RICKARDS & S.C. TROWELL. 2004. – Antibiotics from Australian terrestrial invertebrates. Part 1: antibacterial trinervitadienes from the termite *Nasutitermes triodiae*. *Tetrahedron*, 60: 10753–10759.
- ZOBERI, M.H., 1995. *Metarhizium anisopliae*, a fungal pathogen of *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Mycologia*, 87: 354–359.

Les végétations d'ourlets à Avoine de Thore dans le sud-ouest de la France

par Gilles Corriol

Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées, Vallon de Salut BP 315. 65203 Bagnères de Bigorre Cedex.
E-mail : gilles.corriol@cbnmp.fr

RÉSUMÉ

Il est présenté une synthèse phytosociologique des végétations d'ourlets à *Pseudarrhenatherum longifolium* actuellement repérées dans le sud-ouest de la France incluant 29 relevés inédits. Deux associations végétales nouvelles sont décrites et rattachées à la classe des *Melampyro pratensis* – *Holcetea mollis* :

- l'*Hyperico pulchri* – *Pseudarrhenatherum longifolii*, ourlet méso-acidophile, thermo-atlantique, de lisières forestières externes de chênaies sur sol limoneux ; cette association constitue un vicariant de l'*Arenario montanae* – *Pseudarrhenatherum longifolii* décrit sur les sables du triangle landais ;
- le *Potentillo montanae* – *Pseudarrhenatherum longifolii*, ourlet acidophile héliophile, eu-à thermo-atlantique, en contexte d'extensification agro-pastorale.

En outre, un ourlet à Avoine de Thore plus hygrophile, est également présenté, sans toutefois en donner une validation formelle, étant donné sa position syntaxinomique problématique, qui est discutée.

Le tableau de relevés triés ainsi que la caractérisation floristique et la physiognomie de ces associations végétales sont présentés. Leurs propriétés synécologiques, chorologiques, phénologiques et dynamiques sont précisées. Leur classification syntaxinomique est discutée. Des illustrations en couleur de ces végétations sont présentées.

Mots clés : *Arenario montanae* – *Pseudarrhenatherum longifolii*, *Conopodio majoris* – *Teucrion scorodoniae*, dynamique forestière, *Hyperico pulchri* – *Pseudarrhenatherum longifolii*, *Melampyro* – *Holcetea*, phytosociologie, *Potentillo montanae* – *Pseudarrhenatherum longifolii*, syntaxinomie.

Thore oat forest fringes vegetations in south-western France

ABSTRACT

A phytosociological synthesis of *Pseudarrhenatherum longifolium* fringes vegetations currently found in south-western France is presented, including 32 unpublished surveys. Three new plant associations are described and linked to the *Melampyro pratensis* – *Holcetea mollis* class:

- *Hyperico pulchri* – *Pseudarrhenatherum longifolii*, meo-acidophilic, thermo-Atlantic from outer oak forest edges on silty soil; this association is a vicarious of *Arenario montanae* – *Pseudarrhenatherum longifolii* described on the sands of the Landes triangle;
- the *Potentillo montanae* – *Pseudarrhenatherum longifolii*, heliophilic acidophilic, eu- to thermo-atlantic, in the context of agro-pastoral extensification.

In addition, a more hygrophilic Thore Oat vegetation is also presented, without however giving a formal validation, given its problematic syntaxinomic position, which is discussed.

The table of sorted surveys as well as the physiognomy and floristic characterisation and of these plant associations are presented. Their synecological, chorological, phenological and dynamic properties are specified. Their syntaxinomic classification is discussed. Colour illustrations of these vegetations are presented.

Key words: *Arenario montanae* – *Pseudarrhenatherum longifolii*, *Conopodio majoris* – *Teucrion scorodoniae*, forest dynamics, *Hyperico pulchri* – *Pseudarrhenatherum longifolii*, *Melampyro* – *Holcetea*, phytosociology, *Potentillo montanae* – *Pseudarrhenatherum longifolii*, syntaxonomy.

Introduction

L'Avoine de Thore, *Pseudarrhenatherum longifolium* (Thore) Rouy (fig. 1 & 2), est une grande graminée hémicryptophyte cespiteuse à grandes feuilles, formant des touffes hautes de plusieurs dizaines de centimètres, à tiges dressées et à inflorescences en longues panicules, atteignant 1 m 50 de hauteur, à floraison en fin de printemps-début d'été, à dissémination épizoochore.

Sa répartition en fait une plante essentiellement eu-atlantique méridionale, avec une aire continue bordant largement le littoral atlantique depuis l'embouchure de la Garonne au nord, environ jusqu'à Fatima au sud, à mi-hauteur du Portugal, avec quelques stations satellites plus au nord, dont un isolat plus conséquent dans le Finistère (DUPONT 2015, SIFLORE 2020). En France, la plante pénètre depuis le littoral océanique jusqu'à environ 200 km à l'est dans les terres, ce qui correspond pour le piémont des Pyrénées à la limite orientale du département des Hautes-Pyrénées. C'est une plante thermophile, cantonnée aux faibles altitudes de la plaine et de l'étage collinéen sous fortes influences océaniques, dépassant rarement 700 m d'altitude sur son aire française.

Historiquement, d'un point de vue phytosociologique, cette espèce a été en premier lieu prise en compte dans la description de végétations de pelouses (DE FOUCAULT 1986, 2012). Ainsi, JULVE 1998, dans son référentiel Baseflor (consulté en août 2020), l'indique comme une caractéristique de l'*Agrostion curtisii*, alliance regroupant les associations de pelouses acidophiles thermo-atlantiques, vicariantes des pelouses plus orophiles ou septentrionale des *Nardetea strictae*.

Pourtant, plusieurs des caractéristiques biologiques et architecturales de l'espèce, mentionnées ci-dessus, la rapprochent d'espèces de végétations d'ourlets : feuilles caulinaires abondantes et larges, inflorescence grande et ramifiée placée haut sur la plante, fruit de type caryopse, épillets aristés renforçant l'épizoochorie sont autant de traits biologiques apparentant cette graminée aux dicotylédones d'ourlets (CATTEAU 2014). Elle est d'ailleurs reconnue dans plusieurs sources comme se trouvant dans des landes et forêts claires (chênaies, pinèdes...) (RAMEAU *et al.* 1989, DUPONT 2015, etc.), donc dans des végétations pouvant s'inscrire dans une dynamique forestière, et dans des situations quelque peu ombragées. RIVAS-MARTINEZ *et al.* 2011, pour leur part, considèrent la plante dans la péninsule ibérique comme caractéristique des landes hyperatlantiques du *Daboecion cantabricae*.

L'observation sur le terrain montre de fait que la plante est susceptible de former des végétations herbacées assez denses et élevées en situation de lisières forestières semi-ombragées, mais également en nappes plus importantes sur des espaces en déprise, de différents niveaux hydriques, éventuellement en mosaïque ou superposition avec des végétations de landes chaméphytiques. L'analyse de la composition floristique de ces végétations sur la base d'observations réalisées en particulier dans les départements des Pyrénées-Atlantiques, des Hautes-Pyrénées et du Gers entre 2008 et 2013, s'est



Fig. 1 : *Pseudarrhenatherum longifolium*, Lourdes (Hautes-Pyrénées), le 23 mai 2010, en début de floraison, photo GC.



Fig. 2 : *Pseudarrhenatherum longifolium*, Lortet (Hautes-Pyrénées), le 21 juin 2013, panicule à l'anthèse, photo CBNPMP/GC.

montrée nettement favorable à leur classification dans des végétations d'ourlets. Les observations rapportées par LAFON (2019) sur des dynamiques forestières secondaires dans les Landes de Gascogne viennent conforter nos observations visant à considérer l'Avoine de Thore comme une espèce plutôt caractéristique de végétations d'ourlets acidophiles thermo-atlantiques. Sa présence dans des végétations de pelouses (mais aussi, nous le verrons, de végétations plus hygrophiles), pourrait indiquer une certaine dynamique progressive.

Nous avons préalablement mentionné deux associations végétales identifiées à titre provisoire dans la version 0 du catalogue des végétations élémentaires du département des Hautes-Pyrénées (CORRIOL & HAMDI 2017). La présente note vise à publier une synthèse des observations réalisées et la validation des noms de nouvelles associations végétales à *Pseudarrhenatherum longifolium*.

Méthodes

Les relevés phytosociologiques inédits, ont été réalisés sur des surfaces homogènes d'un point de vue écologique, physiologique et floristique, en étendant la surface si possible jusqu'à atteindre la saturation du relevé. Le tableau des relevés a été trié selon la méthode classique des tableaux phytosociologiques. Les relevés ont été saisis et cartographiés respectivement dans les bases de données géoréférencées *Flora Pyrenaica* du CBNPMP et *Lobelia* du CBNSA.

Descriptions

1. *Hyperico pulchri* – *Pseudarrhenatherum longifolii* ass. nov. *hoc loco*

Typus nominis : rel. 16 tab. 1 *hoc loco*.

Combinaison caractéristique de taxons : *Pseudarrhenatherum longifolium*, *Hypericum pulchrum*, *Pulmonaria longifolia* subsp. *longifolia*, *Holcus mollis*, *Hieracium* sect. *Sabauda*, *Stachys officinalis*, *Luzula multiflora*, *Melampyrum pratense*.

1.a. Physionomie (voir fig. 3 & 4) : végétation herbacée de lisière forestière, plus rarement en nappe dans de grandes ouvertures intraforestières, généralement assez fermée [(60) 70-90 %] et élevée, à hauteur végétative modale de 30-50 cm, à texture assez fortement graminéenne de teinte glaucescente, à richesse spécifique variable, autour de 20-30 taxons, le plus souvent dominée par *Pseudarrhenatherum longifolium* et *Pteridium aquilinum*, parfois *Molinia caerulea*, *Deschampsia flexuosa* ou *Brachypodium rupestre*, à floraison souvent assez discrète, hormis une phénophase vernale marquée par le bleu-violet de *Pulmonaria longifolia* et parfois le blanc d'*Asphodelus albus*. Plus tardives sont les floraisons jaunes de *Hypericum pulchrum*, *Melampyrum pratense* et des *Hieracium*. La subass. *blechnetosum* est marquée par la relative abondance des fougères cespitueuses.

1.b. Synécologie : ourlet de lisière forestière externe, méso-acidophile, méso-oligotrophile, mésophile, collinéen à planitiaire, en climat thermo-atlantique ; les sols sont issus de

roche-mère siliceuse généralement pauvre en bases, formant des sols bien aérés, de texture limoneuse ; les humus sont assez peu actifs, le plus souvent de forme oligomull.

1.c. Chorologie : observé depuis la bordure des Pyrénées, jusque au moins le sud-ouest du Limousin au nord ; actuellement connu des départements des Pyrénées-Atlantiques, Hautes-Pyrénées, Haute-Garonne (très ponctuellement, en limite d'aire), Gers, Landes, Dordogne, Vienne ; probablement largement réparti sur l'ouest du bassin aquitain autour du triangle landais où il est remplacé par l'association vicariante de l'*Arenario montanae* - *Pseudarrhenatherum*.

1.d. Phénologie : optimum de développement en fin de printemps (mai-juin).

1.e. Variabilité : en plus de la sous-association *typicum*, mésophile, on observe une variations de la composition floristique exprimant un gradient de bilan hydrique, avec une sous-association *blechnetosum spicant subass. nov. hoc loco* (*typus nominis* rel. 22, tab. 1 *hoc loco*) plus hygrosociophile, différenciée par *Blechnum spicant*, *Dryopteris affinis* subsp. *affinis*, *Osmunda regalis*, *Oreopteris limbosperma*, à richesse spécifique plus élevée, autour d'une trentaine d'espèces.

En outre, nous avons regroupé à titre informatif, à droite de notre tableau, un ensemble cinq relevés floristiquement nettement plus pauvres, auxquels nous n'attribuons pas de statut formel. Cet appauvrissement pourrait s'expliquer par un défaut de saturation des relevés dû à une surface des individus insuffisante, en particulier pour les n°25 et 29, relevés sur 10 m², quand l'« aire minimale théorique » pour ce type de végétation se situe plutôt autour de 20 m², ainsi que le n°28 de 20 m² alors que l'« aire minimale adaptée », compte tenu du faible recouvrement de sa végétation (60 %), pourrait être évaluée à 33 m² (voir CATTEAU 2019). Nous n'excluons pas toutefois que l'appauvrissement constaté puisse avoir également un déterminisme stationnel, les relevés en question semblant occuper des stations plus acides et un peu plus sèches.

1.f. Syntaxinomie : L'*Hyperico pulchri* – *Pseudarrhenatherum* se positionne clairement dans la classe d'ourlets acidophiles des *Melampyro pratensis* – *Holcetea mollis* H. Passarge 1994, dont il regroupe un contingent de taxons conséquent : *Pteridium aquilinum*, *Teucrium scorodonia*, *Hypericum pulchrum*, *Holcus mollis*, *Viola riviniana*, *Solidago virgaurea*, *Lonicera periclymenum*, *Stachys officinalis*, *Deschampsia flexuosa*, *Pulmonaria longifolia* subsp. *longifolia*, *Lathyrus linifolius* subsp. *montanus*, *Carex pilulifera*, *Luzula multiflora*, *Hieracium* sect. *Sabauda*, *Veronica officinalis*, *Melampyrum pratense*, etc. On trouve également quelques taxons héliophiles de pelouses acidophiles, mais nettement minoritaires vis-à-vis des taxons d'ourlets et pouvant être considérés comme des différentielles acidophiles issues d'introgession dynamique : *Potentilla erecta*, *Agrostis capillaris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Danthonia decumbens*... Au sein de cette classe, l'*Hyperico pulchri* – *Pseudarrhenatherum* semblent devoir se positionner dans l'alliance du *Conopodio majoris* – *Teucrium scorodoniae* JULVE ex BOULLET & RAMEAU in

BARDAT *et al.* 2004 compte tenu de sa composante atlantique (*Pseudarrhenatherum longifolium*, *Pulmonaria longifolia* subsp. *longifolia*, *Euphorbia angulata*, *Asphodelus albus* subsp. *albus*...).

1.g. Dynamique : Cette végétation d'ourlet s'insère dans une série dynamique collinéenne dont la tête de série est constituée d'une chênaie caducifoliée acidophile, thermoatlantique, à *Quercus robur* et *Q. petraea*, dont elle occupe les lisières externes. Elle est liée à une lande atlantique à *Ulex minor*, *Erica cinerea*, *E. vagans* (*Ulicion minoris* Malcuit 1929).

1.h. Commentaires : l'*Hyperico pulchri* – *Pseudarrhenatherum* constitue un vicariant géographique et édaphique de l'*Arenario montanae* – *Pseudarrhenatherum* des sables du triangle landais. Il se différencie de ce dernier, par *Hypericum pulchrum*, *Holcus mollis*, *Lathyrus linifolius* subsp. *montanus*, *Stachys officinalis*, *Viola riviniana*, *Festuca heterophylla*, *Hieracium* Sect. *Sabauda* et une richesse spécifique plus élevée. L'*Arenario montanae* – *Pseudarrhenatherum* nettement plus pauvre (autour de 10-15 taxons), est essentiellement différencié positivement par *Arenaria montana* (voir tab. 2).

2. *Potentillo montanae* – *Pseudarrhenatherum longifolii* ass. Nov. hoc loco

Typus nominis : rel. 7 tab. 1 hoc loco.

Combinaison caractéristique de taxons : *Pseudarrhenatherum longifolium*, *Potentilla montana*, *Brachypodium rupestre*, *Avenula lodunensis*, *Stachys officinalis*, *Serratula inctorial* subsp. *Seoanei*, *Cruciata glabra*.

2.a. Physionomie (voir fig. 5 & 6) : végétation herbacée formant de petits noyaux ou des nappes plus importantes sur versants peu déclives, en contexte agro-pastoral, plus rarement de forme linéaire en bordure de chemins ou de boisements, fermée à très fermée (80-99 %) et élevée, à hauteur végétative principalement entre 40 et 50 cm, à texture assez fortement graminéenne de teinte glaucescente, à richesse spécifique variable (entre 15 et 32 taxons), dominée par *Pseudarrhenatherum longifolium* et *Pteridium aquilinum*, *Brachypodium rupestre*, *Potentilla montana*, *Teucrium scorodonia*, à floraison souvent discrète, hormis les touches blanches précoces de *Potentilla montana* et violacées tardives de *Centaurea*, *Serratula* et *Stachys officinalis*.

2.b. Synécologie : ourlet à tendance héliophile, secondaire,



Fig. 3 : *Hyperico pulchri* – *Pseudarrhenatherum longifolii*, à Arros-de-Nay (Pyrénées-Atlantiques), le 14 juin 2013, photo CBNPMP/GC.

de recolonisation post-défrichement ou en contexte agropastoral extensifié, parfois écobué, ou de lisière forestière externe, acidophile, oligomésotrophile, mésophile à xérocline, collinéen (entre 400 et 700 m d'altitude), eu-atlantique, le plus souvent en situation très exposée aux influences océaniques (façades occidentales de collines et plateaux non abrités au nord-ouest des Pyrénées) ; les sols sont issus de roche-mère siliceuse généralement pauvre en bases, formant des sols bien aérés, de texture limoneuse à limono-sableuse ; les humus sont assez peu actifs, le plus souvent de forme oligomull, plus rarement mésomull.

2.c. Chorologie : actuellement connu de Bigorre et de l'est du Béarn (plateaux de Lannemezan et de Ger, collines de Nay), à rechercher plus à l'ouest dans le département des Pyrénées-Atlantiques.

2.d. Phénologie : optimum de développement en fin de printemps (mai-juin).

2.e. Variabilité : Les relevés en contexte agropastoral sont plus largement pénétrés d'espèces des pelouses thermo à eu-atlantique de l'*Agrostion curtisii* : *Simethis mattiazii*, *Scilla umbellata*, *Viola lactea*, *Agrostis curtisii* qui peuvent

constituer des différentielles positives de l'association issue d'introgession dynamique. La présence de *Molinia caerulea* subsp. *caerulea* dans certains relevés suggère l'existence d'une variante avec une plus grande rétention d'eau.

2.f. Syntaxinomie : Tout comme l'association précédente, le *Potentillo montanae* – *Pseudarrhenatheretum* se positionne clairement dans la classe d'ourlets acidophiles des *Melampyro pratensis* – *Holcetea mollis* H. PASSARGE 1994, avec les taxons suivants : *Pteridium aquilinum*, *Teucrium scorodonia*, *Centaurea nemoralis* aggr., *Viola riviniana*, *Solidago virgaurea*, *Stachys officinalis*, *Deschampsia flexuosa*, *Lathyrus linifolius* subsp. *montanus*, etc. Ici aussi, les taxons héliophiles de pelouses acidophiles (*Potentilla erecta*, *Agrostis capillaris*, *Danthonia decumbens*, *Festuca nigrescens*, *Simethis mattiazii*...), restent subordonnés à ceux d'ourlets bien mieux représentés. Au sein de cette classe, le *Potentillo montanae* – *Pseudarrhenatheretum* semble devoir également se positionner dans l'alliance du *Conopodio majoris* – *Teucrium scorodoniae* JULVE ex BOULLET & RAMEAU in BARDAT et al. 2004 avec les taxons atlantiques *Pseudarrhenatherum longifolium*, *Serratula tinctoria* subsp. *seoanei*, *Euphorbia angulata*, *Potentilla montana* (issu des *Trifolio medii* –



Fig. 4 : *Hyperico pulchri* – *Pseudarrhenatheretum longifolii*, à Arcizac-Adour (Hautes-Pyrénées), le 31 mai 2020, photo GC.

Geranietea sanguinei), *Simethis mattiazii*, *Scilla umbellata* (issus des *Nardetea strictae*), *Asphodelus albus* subsp. *albus*. Toutefois, ce positionnement est moins évident que dans le cas précédent puisqu'en dehors peut-être d'*Euphorbia angulata*, de *Pseudarrhenatherum longifolium* et *Serratula tinctoria* subsp. *seoanei* dont le comportement sociologique est encore mal connu, cette association n'héberge pas de bonnes caractéristiques de l'alliance. Elle héberge au contraire *Cruciata glabra*, bien représenté dans les ourlets montagnards du *Melampyro sylvatici* – *Poion chaixii*. Des investigations supplémentaires seraient utiles pour tester l'hypothèse d'une alliance particulière, propre à l'étage montagnard du sud-ouest de l'Europe d'où proviendrait ce taxon.

2.g. Dynamique : Cette végétation d'ourlet s'insère dans une série dynamique collinéenne secondaire dont la tête de série est constituée d'une chênaie-hêtraie acidophile, collinéenne, eu-atlantique. Sur les sols les plus maigres, elle peut se développer sur une pelouse oligotrophile eu-atlantique relevant de l'*Agrostion curtisii*. Elle est liée à une lande atlantique à *Ulex minor* et *Erica vagans* à large amplitude par ailleurs très répandue au nord-ouest des Pyrénées (*Erica vagans* – *Ulicetum minoris* LAZARE 2014, *Ulicion minoris* MALCUT 1929), à un fourré à *Frangula alnus* et à une forêt

pionnière à *Betula pendula*, *Populus tremula* et *Quercus robur*.

2.h. Commentaires : Le *Potentillo montanae* – *Pseudarrhenatherum* se différencie positivement de l'association précédente en particulier par *Potentilla montana*, *Avenula lodunensis*, *Serratula tinctoria* subsp. *seoanei*, *Cruciata glabra*, *Simethis mattazii* et négativement par *Hypericum pulchrum*, *Hieracium sect. Sabauda*, *Hedera helix*, *Holcus mollis*, *Lonicera periclymenum*. Il occupe généralement une position plus éclairée en contexte agropastoral et forme plus rarement des lisières forestières. Les deux associations peuvent co-exister dans un même secteur, comme à l'Ermitage d'Asson, l'une en nappe héliophile, et l'autre en lisière forestière hémisciaphile. L'*Arenario montanae* – *Pseudarrhenatherum* des sables landais, est différencié positivement par *Arenaria montana* et *Lonicera periclymenum*, est fortement différencié négativement de la présente association par *Brachypodium rupestre*, *Avenula lodunensis*, *Cruciata glabra*, *Serratula tinctoria* subsp. *seoanei*, *Lathyrus linifolius* subsp. *montanus*, *Stachys officinalis*, *Viola riviniana*, *Danthonia decumbens*. (voir tab. 2).

3. *Lobelia urentis* – *Molinietum caeruleae* prov.

Combinaison caractéristique de taxons : *Lobelia urens*, *Pseudarrhenatherum longifolium*, *Molinia caerulea* subsp.



Fig. 5 : *Potentillo montanae* – *Pseudarrhenatherum longifolii* en nappe importante, à Labastide (Hautes-Pyrénées), le 21 juin 2013, photo CBNPMP/GC.

caerulea, *Hypericum pulchrum*, *Eupatorium cannabinum*, *Centaurea nemoralis* agr., *Carex binervis*.

3.a. Physionomie (voir photos) : végétation herbacée formant des nappes assez denses, pouvant occuper plusieurs dizaines de mètres carrés, à texture fortement graminéenne de teinte glauque marquée par la forte dominance de *Molinia caerulea*, à hauteur végétative assez élevée (30-50 cm), lorsqu'elle n'est pas broutée ou débroussaillée, à richesse spécifique assez faible (12-19 taxons), parfois co-dominée par *Pteridium aquilinum*, à floraison essentiellement marquée par les taches violacées disséminées des centaureés et de *Lobelia urens*.

3.b. Synécologie : ourlet héliophile secondaire, acidophile, oligotrophile, mésohygrophile des replats, planitiaire à collinéen, thermo-atlantique ; les sols de texture limono-sableuse à limoneuse sont temporairement engorgés ; les humus sont peu actifs (hémimoder).

3.c. Chorologie : l'aire de répartition de cette association végétale s'étend au moins depuis le plateau de Lannemezan au sud-est jusqu'à l'Armagnac gersois au nord-ouest. Il est très probable qu'elle soit plus largement distribuée dans l'ouest du bassin aquitain.

3.d. Phénologie : optimum de développement en début d'été (juin-juillet).

3.e. Variabilité : À étudier sur la base d'un plus grand nombre de relevés.

3.f. Syntaxinomie : Outre sa structure dense et élevée, la balance floristique du *Lobelio urentis* – *Molinietum* est partagée entre des taxons d'ourlets, numériquement les plus importants (voir tab. 1 & 2), des taxons de pelouses acidophiles (*Avenula lodunensis*, *Potentilla erecta*, *Agrostis capillaris*, *Danthonia decumbens*, *Viola latea*, *Polygala serpyllifolia*), assez faiblement représentés, et ponctuellement (hormis *Molinia caerulea* subsp. *caerulea*, une espèce aussi bien représentée dans les ourlets acidophiles), quelques taxons issus des prés tourbeux ou tourbières (*Carum verticillatum*, *Carex binervis*, *C. demissa*). L'appartenance sociologique de *Lobelia urens* reste à préciser étant donné le faible nombre d'associations végétales décrites la comprenant. Les taxons d'ourlets sont essentiellement issus de la classe des *Melampyro-Holcetea* (*Potentilla montana*, *Hypericum pulchrum*, *Pseudarrhenatherum longifolium*, *Pteridium aquilinum*, *Teucrium scorodonia*, *Centaurea nemoralis* agr.), avec quelques-uns, plus hygrophiles, plus discrètement représentés,



Fig. 6 : *Potentilla montanae* – *Pseudarrhenatherum longifolii* en lisière d'une forêt pionnière, à Lortet (Hautes-Pyrénées), le 21 juin 2013, photo CBNPMP/GC.

issus des *Filipendulo – Convolvuletea* GEHU & GEHU-FRANCK 1987 (*Eupatorium cannabinum*, *Cirsium palustre*, *Angelica sylvestris*). On notera que *Molinia caerulea* subsp. *caerulea*, taxon réputé appartenir aux végétations turficoles, mais ayant des traits architecturaux comparable à l'Avoine de Thore, est très bien représenté dans les ourlets acidophiles y compris non hygrophiles. Ainsi, cette association, qui se présente nettement sur le terrain comme un ourlet par sa physionomie et ses liens dynamiques, semble devoir se rattacher à la classe des *Melampyro – Holcetea*. Elle demeure toutefois difficilement classable dans le synsystème actuel, ce pourquoi nous adoptons une position d'attente dans la perspective d'une nouvelle étude sur la base d'un plus vaste jeu de relevés.

3.g. Dynamique : Cette végétation d'ourlet s'insère dans une série dynamique planitiaire acidophile, mésohygrophile dont la tête de série reste à préciser. Nos observations indiquent qu'elle entretient des liens dynamiques avec une lande à *Erica tetralix* et *Ulex minor* (*Ulicion minoris*) et avec un fourré arbustif à *Frangula alnus*, *Viburnum opulus*, *Rubus ulmifolius*, *Salix atrocinerea*, *Betula pendula*, *Populus tremula*. En fonction de la topographie du terrain, elle peut se trouver en contact avec un pré tourbeux plus hygrophile,

relevant du *Caro verticillati – Juncetum acutiflori* (LEMÉE 1937) KORNECK 1962, mais pas nécessairement.

3.h. Commentaires : Le *Lobelio urentis – Molinietum caeruleae*, par son caractère mésohygrophile marqué, est très différent des autres ourlets à Avoine de Thore. On peut chercher à le comparer au *Lobelio urentis – Agrostietum caninae* de Foucault 1984, une association plus hygrophile, de pré paratourbeux atlantiques, qui présente effectivement des similitudes écologiques et floristiques. L'association que nous décrivons ici pourrait être issue d'une ourlification de cette dernière, dont elle s'appauvrit de plusieurs taxons turficoles (*Agrostis canina*, *Carex demissa*, *C. panicea*, *Scutellaria minor*, *Cirsium dissectum*, *Juncus acutiflorus* ...), tout en gagnant un contingent d'espèces d'ourlet (*Pteridium aquilinum*, *Pseudarrhentatherum longifolium*, *Hypericum pulchrum*, *Eupatorium cannabinum*, *Teucrium scorodonia*, *Cirsium palustre*...). L'Avoine de Thore et *Avenula lodunensis*, marquent aussi une touche plus méridionale, thermo-atlantique. Il serait intéressant d'étudier la composition de l'ourlet se développant sur le *Lobelio – Agrostietum caninae* dans ses stations plus septentrionales.



Fig. 7 : : *Lobelio urentis – Molinietum caeruleae* à Montclar (Gers), le 6 août 2013, photo CBNPMP/GC.



Fig. 8 : *Lobelia urentis* – *Molinietum caeruleae* à Capvern (Hautes-Pyrénées), le 26 juin 2020, photo CBNPMP/GC.

Numéro de relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
Nardetea																													
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Rauschel	2	.	1	1	1	2	1	.	1	1	2	1	1	.	.	1	+	+	.	1	1	1	2	.	1	2	2	+	.
<i>Agrostis capillaris</i> L.	1	2	+	2	1	1	.	.	3	1	.	2	.	2	2	2	.	.	1	1	.	1	1	1	.	2	2	2	1
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	1	.	+	+	+	.	.	.	1	.	.	+	1	2	1	.	+	1	+	+	1	1	.	+
<i>Danthonia decumbens</i> (L.) DC.	1	.	.	+	+	1	.	+	.	.	.	+	1	.	.	.	+	1	.	1	1	1	.	.
<i>Scilla umbellata</i> Ramond	1	.	+	1	+	.	.
<i>Festuca nigrescens</i> ssp. <i>microphylla</i> (St.-Yves) Markgr.-Dann.	1	.	.	.	2	2	.	.	2
<i>Polygala vulgaris</i> L.	+	.	.	.	1	1
<i>Agrostis curtisii</i> Kerguélen	1	+	1
<i>Viola lactea</i> Sm.	.	.	+	1
<i>Galium saxatile</i> L.	+	1
<i>Carex caryophyllea</i> Latourr.	1	+	.	.
<i>Polygala serpyllifolia</i> Hosé	.	.	+
Autres																													
<i>Rubus</i> sp.	2	1	+	1	1	.	.	1	+	.	1	.	.	.	1	2	1	.	.	1	.	1	.	2
<i>Hedera helix</i> L.	1	.	.	1	1	1	+	.	1	.	1	.	3	.	.	1	.	.
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	1	.	.	+	+	.	+	.	+	.	+	.	+
<i>Hypochaeris radicata</i> L.	.	.	1	.	+	.	.	+	+	+	1	.	.	+
<i>Picris hieracioides</i> L. (ssp. <i>umbellata</i> (Schrank) Ces. dominante)	+	.	+	.	+	+	.	1
<i>Hieracium pilosella</i> L.	1	.	.	.	1	.	.	1	.	2	+	+
<i>Achillea millefolium</i> L.	+	.	+	1	+	+
<i>Holcus lanatus</i> L.	1	1	1	.	.	.	+
<i>Dactylis glomerata</i> L. ssp. <i>glomerata</i>	1	.	.	+	+	+	.
<i>Stellaria graminea</i> L.	1	+	.	.	.	1	+
<i>Tamus communis</i> L.	1	.	.	.	+	+	.	.	.	+
<i>Carex flacca</i> Schreber	1	.	.	.	+	.	.	.	2	+
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	+	1	1
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop. etc...	.	1	+	+
Ligneux																													
<i>Erica vagans</i> L.	x	1	x	.	.	1	x	+	.	.	1	+	.	x	x
<i>Ulex minor</i> Roth	x	x	2	.	x	2	x	x	+	1	x	.	.	x	1	x	r	+	1	.	.	.	+	.	x	.	.	3	x
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	x	+	x	.	.	1	x	.	.	.	+	x	r	2	2	.	2	1	+	x	x	.	.	2	x
<i>Erica cinerea</i> L.	x	+	x	+	+	2	.
<i>Genista pilosa</i> L.	+	.	.	.	+
<i>Erica tetralix</i> L.	x	x	+
<i>Frangula alnus</i> Miller	.	.	1	2
<i>Adenocarpus complicatus</i> (L.) Gay	+
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link	x

Tableau 1a & 1b : tableau détaillé des relevés du *Lobelio urentis* – *Molinietum caeruleae* (1 à 4), *Potentillo montanae* – *Pseudarrhenatheretum longifolii* (5 à 11) et *Potentillo montanae* – *Pseudarrhenatheretum longifolii* (12 à 32). En outre dans ce tableau 1, les taxons accidentels suivants (n°rel, coeff.) : *Brachypodium sylvaticum* (Hudson) P. Beauv. (12,+ ; 24,+), *Euphorbia dulcis* ssp. *incompta* (Ces.) Nyman (18,1 ; 21,1), *Prunella hastifolia* Brot. (6,1 ; 18,1) ; *Polygonatum multiflorum* (L.) All. (20,1 ; 16,+), *Lathyrus pratensis* L. (13,+ ; 14,+), *Succisa pratensis* Moench (6,+ ; 18,+), *Festuca rubra* L. (12,1 ; 17,+), *Scorzonera humilis* L. (12,+ ; 17,1), *Plantago lanceolata* L. (5,+ ; 18,+), *Leontodon hispidus* L. (5,+ ; 17,r), *Veronica chamaedrys* L. (20,+ ; 23,+), *Anemone nemorosa* L. (16,+ ; 21,1), *Angelica sylvestris* L. (2,1), *Angelica razulii* Gouan (2,+), *Carex demissa* Vahl ex Hartm. (2,+), *Hypericum humifusum* L. (5,+), *Vicia sepium* L. (6,+), *Vincetoxicum hirundinaria* Medik. (8,+), *Primula veris* L. (10,+), *Euphorbia amygdaloides* L. (12,+), *Rumex acetosa* L. (14,+), *Hypericum perforatum* L. (14,+), *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (19,1), *Hieracium murorum* L. (20,2), *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (21,1), *Oxalis acetosella* L. (21,1), *Polystichum setiferum* (Forssk.) T.Moore ex Woyn. (21,1), *Primula vulgaris* Huds. (21,1), *Ajuga reptans* L. (22,1), *Geranium robertianum* L. (24,1), *Roegneria canina* (L.) Nevski (24,+), *Fragaria vesca* L. (24,1), *Carex umbrosa* Host (24,+), *Potentilla sterilis* (L.) Garcke (25,1).

N°	Date	Commune	Dept	Localisation	Auteurs
1	26/06/2020	Capvern	65	Rive gauche de la Baïse Devant	GC
2	26/06/2020	Capvern	65	Rive gauche de l'étang à Hour-Bagnadé	GC
3	19/07/2013	Asson	64	Ermitage d'Asson	GC
4	06/08/2012	Monclar	32	La Clotte	GC & J. Gouzou
5	19/07/2013	Asson	64	Ermitage d'Asson	GC
6	21/06/2013	Labastide	65	Bord de la D217, lieu-dit « Lagoutère »	GC
7	21/06/2013	Avezac-Prat-Lahitte	65	A proximité de la D17 au niveau du lieu-dit « Bouperrouye »	GC
8	19/07/2013	Tarasteix	65	Bord de la D27 au niveau du lieu-dit Tachaires	GC
9	23/05/2010	Lourdes	65	La Frégate, lac de Lourdes	GC
10	21/06/2013	Lortet	65	Lindou	GC
11	20/05/2013	Izaux	65	Bord de la D77 en descendant vers Izaux depuis le plateau	GC
12	06/08/2012	Arblade-Le-Bas	32	Tulluc	GC & J. Gouzou
13	31/05/2020	Arcizac-Adour	65	Buala Dessus	GC
14	14/06/2013	Narcastet	64	Bord de route, vers Claverie	GC
15	31/08/2016	Saint-Paul-la-Roche	24	Entre la Vergnolle et Grateloube	W. Levy
16	19/07/2013	Tarasteix	65	Bord de la D27, sous l'Abbaye Notre Dame de l'Espérance	GC
17	31/05/2018	Saint-Crépin-de-Richemont	24	Pontarnaud	E. Henry
18	14/06/2013	Arros-de-Nay	64	Haut de Labède	GC
19	19/07/2013	Montaut	64	Bord de la D812, près du lieu-dit « Couhet »	GC
20	19/07/2013	Oroix	65	Bord de la D27 au lieu-dit « Pelade de la Coste »	GC
21	07/07/2006	Cagnotte	40	Barthenègue	R. Bissot
22	19/07/2013	Pontacq	64	Bord de la D412 au niveau du lieu-dit « Les Graves »	GC
23	21/06/2013	Lécussan	31	Colline à 1 km à l'est de Lécussan, en bord de route	GC
24	19/07/2013	Asson	64	Ermitage d'Asson	GC
25	14/06/2013	Beuste	64	Bois de Beuste, talus en bord de route	GC
26	22/06/2016	Saint-Paul-la-Roche	24	Vallon vers la Pouille	W. Levy
27	29/05/2008	Barbazan-Debat	65	Bois du Rebisclou	GC & L. Larrieu
28	12/07/2016	Champsac	87	Vallon vers Las Ruas	M. Mady
29	21/06/2013	Campistrous	65	Barraquès	GC

Localités des relevés du tableau 1a & 1b.

	<i>Lobelia – Molinietum</i>	<i>Potentilla montanae – Pseudarrhenatheretum</i>	<i>relevés appauvris</i>	<i>blechnetosum spicantis</i>	<i>typicum</i>	<i>Hyperico pulchri – Pseudarrhenatheretum</i>	<i>typicum</i>	<i>molinietosum</i>	<i>Arenario montanae – Pseudarrhenatheretum</i>
Numéro de colonne	A	B	C	D	E	F	G	H	I
Nb de relevés	4	7	5	4	9	13	12	11	23
<i>Lobelia urens</i> L.	4
<i>Carex binervis</i> Sm.	2
<i>Carum verticillatum</i> (L.) Koch	2	I
<i>Angelica sylvestris</i> L.	1
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.	1	.	.	.	II	I	.	.	.
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	3	III	1	.	.	r	.	.	.
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench ssp. <i>caerulea</i>	4	III	3	3	I	II	.	V	II
<i>Avenula lodunensis</i> (Delastre) Kerguélen	2	III
<i>Potentilla montana</i> Brot.	.	V	.	.	I	+	II	I	II
<i>Brachypodium rupestre</i> (Host) Roemer & Schultes	.	V	1	.	III	II	.	.	.
<i>Simethis mattiazzi</i> (Vandelli) López & Jarvis	.	III	1	1	I	I	I	II	+
<i>Cruciata glabra</i> (L.) Ehrendorfer	.	III	.	1	I	I	.	.	.
<i>Serratula tinctoria</i> L. ssp. <i>seoanei</i> (Willk.) Lainz	1	III	.	1	I	I	.	.	.
<i>Blechnum spicant</i> (L.) Roth	.	I	1	4	II	III	.	.	.
<i>Dryopteris affinis</i> (Lowe) Fraser-Jenkins ssp. <i>affinis</i>	.	.	.	3	.	II	.	.	.
<i>Oreopteris limbosperma</i> (All.) Holub	.	.	.	2	.	I	.	.	.
<i>Osmunda regalis</i> L.	.	.	.	2	.	I	.	.	.
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	.	.	.	1	.	+	.	.	.
<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.	.	.	.	2	III	III	.	.	.
<i>Pulmonaria longifolia</i> (Bast.) Boreau ssp. <i>longifolia</i>	.	I	.	1	V	IV	.	.	.
<i>Ranunculus tuberosus</i> Lapeyr.	.	I	.	.	III	II	.	.	.
<i>Tamus communis</i> L.	.	I	.	.	II	II	.	.	.
<i>Carex flacca</i> Schreber	.	I	.	.	II	II	.	.	.
<i>Rubia peregrina</i> L.	II	I	II
<i>Hypericum pulchrum</i> L.	3	I	3	4	V	V	.	.	.
<i>Holcus mollis</i> L.	1	I	4	2	IV	IV	+	.	r
<i>Lathyrus linifolius</i> ssp. <i>montanus</i> (Bernh.) Bässler	.	IV	.	2	III	III	.	.	.
<i>Stachys officinalis</i> (L.) Trévisan	.	IV	.	3	III	III	+	+	+
<i>Viola riviniana</i> Reichenb.	.	III	3	4	V	V	+	.	r
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	3	II	2	1	V	IV	+	.	r
<i>Danthonia decumbens</i> (L.) DC.	2	III	1	1	III	III	.	.	.
<i>Asphodelus albus</i> Miller ssp. <i>albus</i>	.	I	.	1	II	II	.	.	.
<i>Laserpitium prutenicum</i> L.	II	I
<i>Arenaria montana</i> L.	IV	III	III

Tableau 2a : tableau synthétique comparatif des associations et sous-associations végétales d'ourlets à *Pseudarrhenatherum longifolium* du sud-ouest de la France.

Numéro de colonne	A	B	C	D	E	F	G	H	I
<i>Lonicera periclymenum</i> L.	.	I	3	4	IV	V	V	V	V
<i>Solidago virgaurea</i> L.	.	III	1	3	IV	IV	III	III	III
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.	.	III	2	1	III	III	IV	III	IV
<i>Pseudarrhenatherum longifolium</i> (Thore) Rouy	3	V	5	3	V	V	V	V	V
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	4	V	5	3	V	V	V	V	V
<i>Centaurea nemoralis</i> Jordan / <i>C. debeauxii</i> Godron & Gren.	4	IV	3	2	III	III	II	I	II
<i>Teucrium scorodonia</i> L.	2	V	5	3	V	V	V	III	IV
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Rauschel	3	V	4	3	IV	IV	+	III	II
<i>Agrostis capillaris</i> L.	4	III	4	3	IV	IV	III	II	II
<i>Rubus</i> sp.	.	IV	3	2	III	III	IV	II	III
<i>Hedera helix</i> L.	.	.	1	2	IV	IV	I	+	I
<i>Carex pilulifera</i> L.	.	I	2	1	II	II	III	.	II
<i>Euphorbia angulata</i> Jacq.	.	II	1	1	I	I	.	.	.
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	.	II	.	1	II	II	.	.	.
<i>Melampyrum pratense</i> L.	.	.	1	2	III	III	+	.	r
<i>Veronica officinalis</i> L.	.	.	1	2	II	II	.	.	.
<i>Stellaria holostea</i> L.	.	.	1	1	I	I	.	.	.
<i>Hypericum androsaemum</i> L.	.	.	.	1	II	II	.	.	.
<i>Festuca heterophylla</i> Lam.	II	.	.	.
<i>Hieracium</i> sect. <i>Sabauda</i>	.	.	1	.	.	III	+	.	r
etc...									
Ligneux									
<i>Erica vagans</i> L.	.	IV	1	3	I	II	.	.	.
<i>Ulex minor</i> Roth	1	V	3	1	IV	III	I	III	II
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	.	IV	3	4	IV	IV	III	II	III
<i>Erica cinerea</i> L.	.	I	1	1	II	II	III	IV	IV
<i>Genista pilosa</i> L.	.	II	.	.	I	+	.	.	.
<i>Adenocarpus complicatus</i> (L.) Gay	.	.	I	.	I	+	.	.	.
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link	I	+	.	.	.
<i>Erica tetralix</i> L.	1
<i>Ulex europaeus</i> L.	I	III	II
<i>Cistus lasianthus</i> ssp. <i>alyssoides</i> (Lam.) Demoly	I	+	I
<i>Erica scoparia</i> L.	+	I	I
<i>Erica ciliaris</i> Loefl. ex L.	+	r

Tableau 2b : tableau synthétique comparatif des associations et sous-associations végétales d'ourlets à *Pseudarrhenatherum longifolium* du sud-ouest de la France.

REMERCIEMENTS

Je remercie WILLIAM LÉVY, EMILIEN HENRY et PIERRE LAFON (pour le CBNSA), MICKAËL MADY (pour le CBNMC), ROMAIN BISSOT et TANGI LE MOAL (pour le CENAq), pour les relevés qu'ils m'ont confiés. Ma reconnaissance va à EMMANUEL CATTEAU (CBN Bailleul), pour sa relecture critique, ses corrections et ses remarques judicieuses sur la synsystématique des ourlets, qui ont contribué à l'amélioration de cet article.

Ce travail a bénéficié de contributions financières de la DREAL Midi-Pyrénées (conventions d'appui Natura 2000) et de l'AFB (programme Carhab).

BIBLIOGRAPHIE

- CATTEAU, E. 2014. – Les ourlets intraforestiers eutrophiles et mésohygrophiles (*Impatiens noli tangere* – *Stachyon sylvaticae*). *Documents Phytosociologiques*, Série 3, 1 : 134 – 149.
- CATTEAU, E. 2019. – Proposition de reformulation de l'aire minimale des relevés phytosociologiques. *Bulletin de la Société Botanique de France* : 72 (1-3) : 137 – 141.
- CORRIOL, G. & E. HAMDI. 2017. – *Catalogue des types de végétations élémentaires du département des Hautes-Pyrénées version 0*. Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées, 514 pp.
- DE FOUCAULT, B. 1984. – *Systémique, structuralisme et synsystématique des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises*. Thèse, Université de Rouen, 675 pp., 248 tab. h.t.
- DE FOUCAULT, B. 1986. – Données systématiques sur la végétation prairiale mésophile du Pays basque et des Landes de Gascogne (France). *Documents Phytosociologiques*, NS, X (1) : 203 – 219.
- DE FOUCAULT, B. 2012. – Contribution au prodrome des végétations de France : les *Nardetea strictae* Rivas Goday in Rivas Goday & Rivas Mart. 1963. *Journal de Botanique de la Société de Botanique de France*, 59 : 241-344.
- DUPONT, P. 2015. – *Les plantes vasculaires atlantiques, les Pyrénéo-cantabriques et les éléments floristiques voisins dans la péninsule ibérique et en France*. Société Botanique du Centre-Ouest N° spécial 45 : 494 pp.
- JULVE, P. 1998. – Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Consulté en août 2020. <https://www.tela-botanica.org/projets/phytosociologie/porte-documents/>
- LAFON, P. 2019. – La succession végétale dans les landes de Gascogne et la position de l'Avoine de Thore (*Pseudarrhenatherum longifolium*). *Evaxiana*, 6 : 131–150.
- RAMEAU, J.-C., D. MANSION, G. DUME, J. TIMBAL, A. LECOINTE, P. DUPONT & R. KELLER R. 1989. – *Flore forestière française, guide écologique et illustré 1. Plaines et collines*. Institut pour le développement forestier, 1785 pp.
- SIFLORE, système d'information national flore, fonge, végétations et habitats, Fédération des Conservatoires botaniques nationaux : http://siflore.fcbn.fr/?cd_ref=116192&r=m metro, consulté août 2020.
- RIVAS-MARTINEZ, S. & coauteurs. 2011. – Mapa de series, geoseris y geopermaseries de vegetación de España. *Itinerera Geobotanica*, 18 : 1– 800.

Une nouvelle faune miocène à proboscidiens (Mammalia) à Cumont, Tarn-et-Garonne

par Francis Duranthon¹ & Pascal Tassy²

1. Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (AMIS, UMR 5288), 31 allées Jules Guesde, 31000 Toulouse.
E-mail : francis.duranthon@toulouse-metropole.fr
2. Muséum national d'Histoire naturelle (CR2P CNRS-MNHN-SU) et Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse.
E-mail : pascal.tassy@mnhn.fr

RÉSUMÉ

Le gisement de Cumont au lieu-dit Laclotte (Tarn-et-Garonne), au cœur de la Lomagne, a livré deux proboscidiens éléphantoïdes, un mammutidé de l'espèce *Zygalophodon turicensis* et un amébelodontidé de l'espèce *Archaeobelodon filholi*. L'âge du gisement est attribué au Langhien et plus précisément dans la stratigraphie du Miocène continental à l'Orléanien, zone mammalienne MN 5.

Mots-clés : proboscidiens, *Zygalophodon turicensis*, *Archaeobelodon filholi*, Cumont, Sud-Ouest.

A new Miocene fauna with proboscideans (Mammalia) at Cumont, Tarn-et-Garonne, France

ABSTRACT

Two elephantoid proboscideans are described from the locality of Laclotte at Cumont (Tarn-et-Garonne). One is the mammutid *Zygalophodon turicensis*, the other is the amebelodontid *Archaeobelodon filholi*. The age of the locality is Langhian, and more precisely, in the continental stratigraphy, Orléanian, mammalian zone MN5.

Key-words: proboscideans, *Zygalophodon turicensis*, *Archaeobelodon filholi*, Cumont, south-western France.

Introduction

Les gisements miocènes de Lomagne sont essentiellement gersois. Cependant, la Lomagne tarn-et-garonnaise, vient de s'enrichir d'un nouveau gisement, Cumont au lieu-dit Laclotte (DURANTHON 2020, TASSY 2020). En effet, jusqu'à présent seuls deux sites avaient été répertoriés en Tarn-et-Garonne (DURANTHON 2020). Ce troisième site, Cumont, est remarquable par la présence de deux proboscidiens, *Zygalophodon turicensis* et *Archaeobelodon filholi*. Le gisement a notamment fourni à son inventeur, M. GUIRBAL, quatre restes dentaires appartenant à ces deux espèces. Les fossiles, offerts au Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse par M. GUIRBAL font l'objet de la présente description. Des quatre spécimens dentaires seule la M2 de *Zygalophodon turicensis* est abîmée, les bords antérieur et labial ont été cassés post-mortem, sans doute au passage d'engins mécaniques puisque le sable fossilifère affleurait quasiment

dans le champ cultivé. Les fragments osseux découverts, quoique bien fossilisés et non roulés ont également soufferts des mêmes facteurs. Les trois autres spécimens dentaires sont parfaitement préservés.

1. Le gisement de Cumont

Le lieu-dit Laclotte à Cumont est situé à une altitude d'environ 250 m. Au pied d'un talus entièrement boisé, un ressaut calcaire surmonte un niveau de cailloutis sableux d'origine fluviale affleurant à la limite d'un champ cultivé. C'est dans ce niveau sableux que M. GUIRBAL a découvert les restes fossiles. La région étant peu affectée par la tectonique, les dépôts sédimentaires ne sont pas déformés et l'altitude est significative d'un point de vue chronologique. Le site est plus récent que le gisement de Beaumont-de-Lomagne connu depuis le XIX^e siècle (altitude 130 m) et très probablement celui dit de Lamothe-Cumont, deux sites d'âge Oligocène supérieur-Miocène inférieur (DURANTHON 2020).

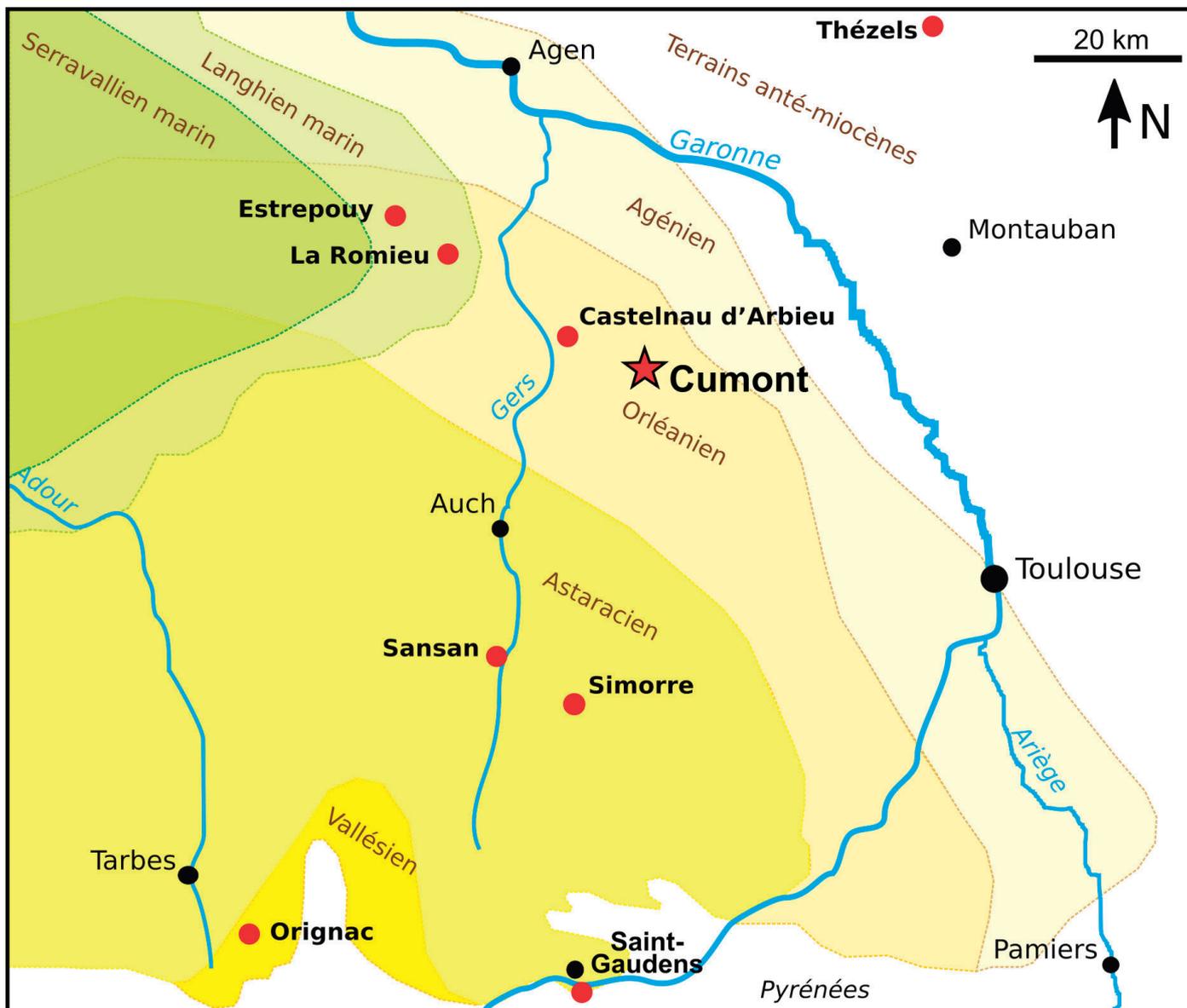


Fig. 1 : Localisation du gisement de Cumont, Tarn-et-Garonne. Les cercles rouges correspondent aux gisements-repères du Bassin d’Aquitaine. L’extension des étages marins (nomenclature marine) est en vert (vert clair : Langhien, vert foncé : Serravallien). L’extension des étages continentaux (nomenclature continentale) est en beige clair (Agénien), beige (Orléanien), jaune clair (Astaracien), jaune foncé (Vallésien). Modifié d’après ANTOINE *et al.* (1997).

Gisement	N°	Dent	Taxon	L	lmax	I=100 l/L	Hmax
Cumont	MHNT. PAL.2019.16.13	M2 sup. dr.	Zygalophodon turicensis	92,7+	70,3 ⁺⁽²⁾	-	-
Cumont	MHNT. PAL.2019.16.10	M1 sup. dr.	Archaeobelodon filholi	79,2	51,4 ⁽²⁾	69,4	38,4 ^(pre2)
Cumont	MHNT. PAL.2019.16.11	M2 sup. g.	Archaeobelodon filholi	111,4	68,9 ⁽³⁾	61,1	48,0 ^(po3)
Cumont	MHNT. PAL.2019.16.12	I inf. dr.	Archaeobelodon filholi	149,3+	45,1	-	26,6
Castelnau-d’Arbieu (Birosse)	MHNT. PAL.2020.11.3	I inf. g.	Archaeobelodon filholi	116+	49,5	-	27,8

Tableau 1 : Mensurations comparatives (en mm). L = longueur ; lmx = largeur maximale avec mention en exposant de la position du loppe ; I = indice de robustesse ; Max = hauteur maximale avec mention en exposant de la position du loppe (pre = bord pretrite, po = bord posttrite). Le signe + indique que le spécimen est incomplet. Protocole de mensurations d’après TASSY (2014).



Fig. 2 : Deuxième molaire supérieure droite de *Zygodolophodon turicensis* (MHNT.PAL.2019.16.13), vue occlusale. Miocène inférieur de Cumont, Tarn-et-Garonne. Cliché Y. LAURENT © MHNT.

Le gisement de Cumont jouxte la limite départementale séparant le Tarn-et-Garonne et le Gers. Il se situe à 15 km à l'Est de Castelnaud-d'Arbieu (Gers), le plus proche gisement miocène déjà connu (fig. 1).

2. Description systématique

Mammutidae HAY 1922

Zygodolophodon VACEK 1877

Zygodolophodon turicensis (SCHINZ 1824)

Le mammutidé *Zygodolophodon turicensis* est représenté par une M2 droite (MHNT.PAL.2019.16.13) (voir fig. 2). La dent est très usée, et les lobes sont entamés jusqu'au collet. L'émail est mince ce qui permet d'attribuer la dent, malgré son état, à un zygodolophodonte (voir mensurations dans le tableau 1). La forme des facettes d'usure des éléments prétrites dans les interlobes laisse supposer que les crêtes prétrites étaient fortes avant usure, ce qui correspond au morphe robuste des molaires zygodolophodontes (SAUNDERS & TASSY 1989).

Amebelodontidae BARBOUR 1927

Archaeobelodon TASSY 1984

Archaeobelodon filholi (FRICK 1933)

Trois spécimens récoltés à Cumont appartiennent à l'amébelodontidé *Archaeobelodon filholi*. Il s'agit d'une défense inférieure (MHNT.PAL.2019.16.12 - voir fig. 3 à 6 pages suivantes) et de deux molaires supérieures (M1g. MHNT.PAL.2019.16.10 et M2 dr. MHNT.PAL.2019.16.11 - voir fig. 7 pages suivantes).

La défense inférieure est représentée par une pointe parfaitement conservée sur une longueur de 15 cm, ce qui facilite sa détermination. La section transverse est aplatie dorso-ventralement. La face dorsale et la face ventrale sont parcourues par un sillon longitudinal (plus marqué dorsalement). Le bord médial de la dent est relativement droit. À la pointe, élargie et non effilée, la facette d'usure dorsale est plane et s'étend latéralement. La cassure de la dent laisse voir la structure lamellaire concentrique de l'ivoire. Tous les caractères morphologiques de cette dent sont de type amébelodonte et ont permis d'identifier ces proboscidiens dans le Miocène d'Europe, notamment à Sansan (TOBIEN

1973). L'étroitesse de la dent (voir tableau 1) relativement aux proportions des autres espèces connues d'amébelodontes est un trait d'*Archaeobelodon filholi*, (plésiomorphie au sein des amébelodontes) accentué par le fait que la dent n'appartient probablement pas à un vieil adulte (les défenses étant à croissance continue, les grandes défenses sont aussi plus larges (voir notamment TASSY 2014 : 109, fig. 74).

La M1 est une dent fraîche, l'émail du premier lobe n'étant qu'imperceptiblement poli. La dent devait être en phase d'éruption dans la mâchoire car la facette du cingulum antérieur est déjà marquée par le contact avec la dp4.

La M2 appartient en toute certitude à un autre individu, ses deux lobes antérieurs sont usés avec figures d'usure prétrites en trèfles visibles avec dentine apparente. Sur ces deux molaires, dans chaque interlobe les conules centraux prétrites et posttrites sont de taille comparable, le prétrite antérieur étant légèrement plus développé que l'antérieur dans le deuxième interlobe. Dans les deux cas, le deuxième lobe est pourvu de conules posttrites et le troisième lobe montre un petit conule posttrite antérieur. Le cingulum postérieur de la M1 est dédoublé dans la partie labiale. Tous ces traits morphologiques permettent d'attribuer les deux molaires à *Archaeobelodon filholi*. On sait que les molaires d'*Archaeobelodon filholi* sont difficilement distinguables de celles de *Gomphotherium angustidens*, l'espèce contemporaine et de loin majoritaire dans les gisements du Miocène moyen (TASSY 1984, 2014). Cependant les quelques détails dans la conformation des tubercules de la couronne mentionnés ci-dessus permettent de soutenir que ces dents appartiennent à la même espèce que la défense inférieure.

3. Signification de l'association *Zygodolophodon turicensis* - *Archaeobelodon filholi*

Ces deux espèces ne sont pas les plus fréquentes dans les gisements miocènes. L'espèce *Archaeobelodon filholi* est même fort rare et n'est connue en abondance que dans le gisement de Sansan dans le sud du Gers (MILLE *et al.* 2015). *Zygodolophodon turicensis* n'est jamais dominant. L'association des deux espèces à partir de quatre restes dentaires était donc imprévisible surtout en tenant compte de l'absence de *Gomphotherium angustidens*, habituellement la plus fréquente, ou de l'espèce *Gomphotherium subtapiroideum* (SCHLESINGER 1917) (au sens de GÖHLICH 2010) connue dès le Miocène inférieur. Même si l'on sait que *Zygodolophodon turicensis* est un animal de milieu plutôt fermé (TASSY 1977) la singularité de l'association ne permet pas d'en tirer plus de conséquences.

4. Position stratigraphique de Cumont

Le mammutidé *Zygodolophodon turicensis* est connu au long du Miocène, de l'Orléanien au Vallésien – MN 4 à MN 10 selon l'échelle de MEIN (1999). Ses molaires se présentent sous deux morphotypes selon le degré de développement des conules prétrites (qui chez les mammutidés ont la forme de crêtes plutôt que de conules), l'un gracile, l'autre robuste, à l'instar du dernier des mammutidés, l'espèce nord-américaine *Mammut americanum* (KERR 1792) (voir SAUNDERS & TASSY



Fig. 3 : Défense inférieure droite d'*Archaeobelodon filholi* (MHNT. PAL.2019.16.12), vue dorsale. Miocène inférieur de Cumont, Tarn-et-Garonne. Cliché Y. LAURENT © MHNT.



Fig. 4 : Défense inférieure droite d'*Archaeobelodon filholi* (MHNT. PAL.2019.16.12) vue latérale. Miocène inférieur de Cumont, Tarn-et-Garonne. Cliché Y. LAURENT © MHNT.

1989). Dans l'état actuel des connaissances, on ne connaît pas chez *Z. turicensis* de variation dans la fréquence de ces morphotypes qui serait d'un quelconque usage chronologique. La M2 découverte à Cumont ne donne donc aucune information stratigraphique intrinsèque.

Archaeobelodon filholi est décrit à l'Orléanien et à l'Astaracien (GÖHLICH 1999), il est toujours rare. La comparaison du niveau d'évolution des dents d'*Archaeobelodon filholi* de Cumont avec celui des dents connues provenant du gisement voisin

de Birosse à Castelnau-d'Arbieu dans le Gers (voir ANTOINE *et al.* 1997, GINSBURG & BULOT 2000) permet de proposer une contemporanéité des deux gisements, soit un âge Langhien en chronologie marine et Orléanien en chronologie continentale, et, plus précisément la zone chronologique MN 5 selon MEIN (1999), située vers 16 millions d'années environ. Les défenses inférieures découvertes à Cumont et à Castelnau-d'Arbieu (Birosse) sont semblables, tant du point de vue des mensurations que de la morphologie (fig. 8 et 9).



Fig. 5 : Défense inférieure droite d'*Archaeobelodon filholi* (MHNT. PAL 2019.16.12) vue médiale, Miocène inférieur de Cumont, Tarn-et-Garonne. Cliché Y. LAURENT © MHNT

La portion de défense provenant de Castelnaud-d'Arbieu MHNT.PAL. 2020.11.3 correspond à un fragment situé à l'avant un peu en arrière de la zone fonctionnelle (pas de facette d'usure). La section transverse est légèrement plus massive à l'avant de la dent (tableau 1) qu'à l'arrière (section transverse 47,0 mm x 28,4 mm prise à l'arrière du fragment). Ce trait est général sur ce type de défenses, l'aplatissement étant de plus en plus marqué de l'avant vers l'arrière.

Dans le cas d'une contemporanéité de Cumont et de



Fig. 6 : Défense inférieure droite d'*Archaeobelodon filholi* (MHNT.2019. PAL 16.12), section transverse, vue de l'arrière. Miocène inférieur de Cumont, Tarn-et-Garonne. Cliché P. TASSY © MHNT.



Fig. 7 : Première molaire supérieure droite d'*Archaeobelodon filholi* (MHNT.2019. PAL 16.10), vue occlusale (en haut) ; deuxième molaire supérieure gauche d'*Archaeobelodon filholi* (MHNT.2019.16.11), vue occlusale (en bas). Miocène inférieur de Cumont, Tarn-et-Garonne. Clichés Y. LAURENT © MHNT



Fig. 8 : Défense inférieure gauche d'*Archaeobelodon filholi* (MHNT.PAL.2020.11.3), vue dorsale. Miocène inférieur de Castelnaud-d'Arbieu (lieu-dit Birossc), Gers.
Cliché Y. LAURENT © MHNT.

Castelnaud-d'Arbieu, le niveau calcaire au-dessus des sables fossilifères à Cumont serait le calcaire inférieur de l'Astarac, niveau 8a de CROUZEL (1957). Cependant, il n'est pas exclu que la séquence calcaire-sable fluviatile corresponde aux niveaux immédiatement plus anciens, calcaire d'Auch et sables de Foissin (respectivement niveaux 7a et 6 selon CROUZEL (1957)). La faune de grands mammifères de ces gisements fluviatiles (Foissin, Navère), est encore trop mal représentée pour trancher (voir GINSBURG & BULOT 2000).

Sur le plan de la géographie du Sud-Ouest à cette époque, le gisement de Cumont était proche de la ligne de rivage de l'Atlantique (fig. 1) dont un vaste golfe s'étendait jusqu'à Lectoure (GARDÈRE *et al.* 2002). Le climat était chaud et humide, plutôt tropical. L'assèchement des milieux n'intervient progressivement qu'à partir du niveau de Sansan (MN 6).



Fig. 9 : Défense inférieure gauche d'*Archaeobelodon filholi* (MHNT.PAL.2020.11.3), section transverse vue de l'avant. Miocène inférieur de Castelnaud-d'Arbieu (lieu-dit Birossc), Gers.
Cliché Y. LAURENT © MHNT.

Conclusion

Ce nouveau gisement en Lomagne tarn-et-garonnaise souligne tout l'intérêt de cette région encore mal connue pour la paléontologie des mammifères. Par l'association d'espèces relativement rares de mastodontes, il constitue un marqueur original de la MN5 qui s'ajoute à la longue liste des gisements aquitains à mammifère (RICHARD 1948, ANTOINE *et al.* 1997). La découverte de faunes paléontologiques est souvent aléatoire, liée à des travaux divers plutôt qu'à des prospections programmées. La synergie entre propriétaires, agriculteurs, exploitants et scientifiques est indispensable pour que le travail paléontologique puisse être fait. Bien des gisements de l'Armagnac, de l'Astarac, du Comminges et aujourd'hui de la Lomagne ont été découverts de cette façon, certains devenus des localités de référence internationale telles Montréal-du-Gers d'âge Orléanien et En Péjouan d'âge Astaracien (ANTOINE *et al.* 1997, GINSBURG & BULOT 2000). C'est au prix de la confiance réciproque entre inventeurs et paléontologues que s'affinent encore et toujours les connaissances sur l'histoire géologique du Sud-Ouest.

REMERCIEMENTS

Nous remercions infiniment M. JEAN-JACQUES GUIRBAL qui nous a invités à venir à Cumont et a fait don de sa collection au Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse. Nous remercions également MM. GERARD FAURE, maire de Cumont et JEAN CASSAIGNEAU, président de l'Association « La Lomagne, Mémoire pour demain », pour leur accueil à Cumont en janvier et septembre 2019. L'élaboration de cet article a bénéficié de l'aide d'YVES LAURENT (MHNT) et de PIERRE-OLIVIER ANTOINE (ISEM).

RÉFÉRENCES

- ANTOINE, P.-O., F. DURANTHON & P. TASSY. 1997. – L'apport des grands mammifères (rhinocérotidés, suoidés, proboscidiens) à la connaissance des gisements du Miocène d'Aquitaine (France). *In: J.-P. AGUILAR, S. LEGENDRE & J. MICHAUX (éds), Actes du Congrès Biochrom'97, Mémoires et Travaux E.P.H.E., Institut de Montpellier 21 : 581–590.*
- CROUZEL, F. 1957. – Le Miocène continental du Bassin d'Aquitaine. *Bulletin du Service de la Carte géologique de France, 258 : 1–264.*
- DURANTHON, F. 2020. – Un bilan des découvertes paléontologiques en Lomagne tarn-et-garonnaise. *Les Cahiers de la Lomagne/Los Quasèrns de la Lomanha, 25 : 21–24.*
- GARDÈRE, P., J. REY & F. DURANTHON. 2002. – Les “Sables fauves”, témoins de mouvements tectoniques dans le bassin d'Aquitaine au Miocène moyen. *Comptes-Rendus Géosciences, 334 : 987–994.*
- GINSBURG, L. & C. BULOT. 2000. – Le cadre stratigraphique du site de Sansan. *In: L. GINSBURG (éd.), La faune miocène de Sansan et son environnement, Publications Scientifiques du Muséum-Mémoires du Muséum National d'Histoire naturelle 183, Paris, 39–67 pp.*
- GÖHLICH, U. B. 1999. – Order Proboscidea. *In: G. E. RÖSSNER & K. HEISSIG (eds), The Miocene Land Mammals of Europe, FRIEDRICH PFEIL, München, 157–168 pp.*
- GÖHLICH, U. B. 2010. – The Proboscidea (Mammalia) from the Miocene of Sandelzhausen (southern Germany). *Paläontologische Zeitschrift, 84: 163–204.*
- MEIN, P. 1999. – European Miocene Mammal Chronology. *In: G. E. RÖSSNER & K. HEISSIG (eds) The Miocene Land Mammals of Europe, FRIEDRICH PFEIL, München, 25–38 pp.*
- MILLE A., J.-G. MICHARD & P. TASSY. 2015. – Le secret de l'archéobélon. Deux siècles d'enquête sur un fossile mythique. Belin/Éditions du Muséum, Paris.
- SAUNDERS, J.J. & P. TASSY. 1989. – Le mastodonte américain. *La Recherche, 20 (209) : 452–461.*
- RICHARD, M. 1948. Contribution à l'étude du bassin d'Aquitaine : les gisements de mammifères tertiaires. *Mémoires de la Société Géologique de France, 24, n°52, 380 pp.*
- TASSY, P. 1977. – Découverte de *Zygodon turicensis* (SCHINZ) (Proboscidea, Mammalia) au lieu-dit Malartic à Simorre, Gers (Vindobonien moyen) ; implications paléogéographiques et biostratigraphiques. *Geobios, 10 : 655–669.*
- TASSY, P. 1984. – Le mastodonte à dents étroites, le grade trilophodonte et la radiation initiale des Amebelodontidae. *In: E. BUFFETAUT, J.-M. MAZIN & E. SALMON (eds), Actes du Symposium Paléontologique G. Cuvier, Montbéliard, 459–473 pp.*
- TASSY, P. 2014. – L'odontologie de *Gomphotherium angustidens* (CUVIER, 1817) (Proboscidea, Mammalia) : données issues du gisement d'En Péjouan (Miocène moyen du Gers, France). *Geodiversitas, 36 : 35–115.*
- TASSY, P. 2020. – Les mastodontes de Cumont (Tarn-et-Garonne). *Les Cahiers de la Lomagne/Los Quasèrns de la Lomanha, 25 : 25–30.*
- TOBIEN, H. 1973. – On the evolution of mastodonts (Proboscidea, Mammalia). Part 1: The bunodont trilophodont groups. *Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung zu Wiesbaden, 101: 202–276.*

L'histoire évolutive de notre lignée, de nos origines à l'émergence de notre espèce *Homo sapiens*

par Clément Zanolli

Univ. Bordeaux, CNRS, MCC, PACEA, UMR 5199, F-33600 Pessac, France. E-mail : clement.zanolli@gmail.com

RÉSUMÉ

Notre lignée, celle du genre *Homo*, émerge en Afrique il y a environ 2 à 3 millions d'années. La récente découverte sur le site de Ledi-Geraru, en Éthiopie, d'un fragment de mandibule attribuable à *Homo* et daté aux alentours de 2,8 millions d'années dépasse de plus de 400 000 ans les restes humains les plus anciens connus auparavant. Cependant, la caractérisation du genre *Homo*, et donc l'attribution à notre genre des restes hominines les plus anciens, reste débattue. Durant plus de 2 millions d'années, de nombreuses espèces humaines ont peuplé l'Afrique (e.g., *H. rudolfensis*, *H. erectus/ergaster*) et l'Eurasie (e.g., *H. erectus*, *H. antecessor*, les Néandertaliens), occupant parfois à la même période des territoires proches. Les progrès de la paléogénétique ont récemment révélé que certaines de ces espèces qui depuis ont disparu se sont hybridées entre elles, mais aussi avec nos ancêtres directs. Les populations non africaines portent aujourd'hui entre 1,8 et 2,6 % d'ADN néandertalien, ainsi que des traces d'ADN d'un groupe éteint connu sous le nom de Dénisovien. La dispersion et le succès évolutif des espèces anciennes du genre *Homo*, comme celle de notre propre espèce, *H. sapiens*, sont probablement liés à une grande capacité d'adaptation à des climats fluctuants et à des environnements variés, y compris lors de périodes de conditions extrêmes comme pendant les phases glaciaires. Mais où et quand notre espèce a-t-elle émergé ? Quels sont nos atouts et pourquoi, parmi les nombreux représentants du genre *Homo* ayant existé, nous sommes aujourd'hui la seule espèce vivante, atteignant une population de plus de 7.6 milliards d'individus ? Telles sont les questions fondamentales auxquelles la science cherche encore à apporter des éléments de réponse.

L'évolution des premiers hominines, ceux pré-datant les australopithèques, est considérée un sujet d'intérêt majeur en paléanthropologie. Les questions principales touchent aux origines lointaines de notre clade, à l'identité des premiers représentants de la lignée humaine et aux relations évolutives entre les taxons ayant vécu du Miocène supérieur au Pliocène. En effet, les origines de la sous-famille des Homininae (les hominines) et de la tribu des hominini (les hominini) restent obscures en raison de la rareté du matériel fossile découvert à ce jour. Durant la période correspondant à l'émergence et à la radiation initiale des hominines en Afrique, il y a environ 10 à 5 millions d'années, le registre fossile est très limité. Aujourd'hui, l'identité et la position phylogénétique de trois taxons candidats est matière de débat : *Sahelanthropus tchadensis*, *Orrorin tugenensis* et *Ardipithecus kadabba* (BEGUN 2013). Alors que des représentants fossiles de l'humanité et les australopithèques sont connus depuis la fin du XIX^e et le début du XX^e siècle, ces trois espèces ne sont connues que depuis le début des années 2000. Le fait que *Sahelanthropus*, *Orrorin* et *Ardipithecus kadabba* aient été découverts dans trois pays africains différents – respectivement le Tchad, le Kenya et l'Éthiopie – et ne soient représentés que par peu de restes, dont la plupart représentent des régions anatomiques différentes, complique les comparaisons et pose la question de leur appartenance à différents taxons hominines, ou même au clade hominini (MACCHIARELLI *et al.* 2020).

Le plus ancien taxon généralement considéré comme hominine est *Sahelanthropus tchadensis*, découvert dans les sites de Toros-Menalla, à l'Ouest du Désert du Djurab. Décrite en 2002, cette espèce est représentée par des restes cranio-dentaires issus de sédiments du Miocène supérieur (il y a environ 7–6 millions d'années) attribués de six à neuf individus. La canine relativement réduite et la morphologie des prémolaires se rapprochent plus de la condition hominine que de celle des grands singes actuels (BRUNET *et al.* 2002). De plus, la position et l'orientation du foramen magnum, un des critères utilisés pour estimer la posture et, donc, indirectement le comportement locomoteur, indiqueraient une possible adaptation à la bipédie. Cependant, le crâne de *Sahelanthropus* est très déformé et, malgré des tentatives de reconstruction « virtuelle », plusieurs aspects de sa morphologie, notamment celle du basicrâne, restent difficilement interprétables. Toutefois, afin de déterminer les habitudes locomotrices des hominines anciens, l'étude de la structure osseuse des restes postcrâniens reste essentielle (PUYMERAIL 2017). Depuis la découverte des fossiles de *Sahelanthropus*, il y a désormais plus de 18 ans, seul un reste postcrânien appartenant à ce taxon – une diaphyse fémorale – a été publié. L'étude préliminaire de ce fossile a permis d'apporter des éléments d'information sur les aspects locomoteurs de *Sahelanthropus*, indiquant plutôt des similitudes avec le chimpanzé et des différences marquées avec les fémurs connus de *Orrorin* (MACCHIARELLI *et al.* 2020).

Un autre candidat au titre de plus ancien hominine est *Orrorin tugenensis*. Un peu plus d'une douzaine de fragments osseux et dentaires représentant au moins cinq individus ont été découverts dans les collines Tugen, au Kenya, dans des sédiments datant d'environ 6 millions d'années. Comme pour *Sahelanthropus*, la couronne de la canine est relativement réduite en taille, mais présente un sillon similaire à celui des grands singes, lequel est absent chez les hominines plio-pléistocènes (SENUT *et al.* 2001). Par contre, les dents post-canines présentent des proportions et une morphologie se rapprochant de celles des représentants pliocènes du rameau humain. La morphologie de l'humérus et des phalanges de la main présentent des adaptations à l'arboricolie et au grimper, tandis que les deux fragments de fémur – labellisés BAR 1002'00 et BAR 1003'00 – se rapprochent plus de ceux des australopithèques, suggérant une bipédie habituelle chez ce taxon, même si différente de celle des humains actuels.

Finalement, *Ardipithecus kadabba* est un autre hominine potentiel, connu uniquement par une poignée de dents et fragments osseux découverts en Ethiopie dans des niveaux datant du Miocène terminal (HAILE-SELASSIE *et al.* 2004). Par rapport à *Sahelanthropus* et *Orrorin*, *Ar. kadabba* présente une configuration des canines et prémolaires qui se rapproche plutôt de celle des grands singes actuels, avec une canine supérieure peu réduite et s'aiguissant au contact de la troisième prémolaire inférieure. Cependant, les similitudes morphologiques des autres éléments indiquent une parenté avec une espèce pliocène nommée *Ar. ramidus* qui elle, montre une canine réduite similaire à celle de *Australopithecus* (WHITE *et al.* 1994). La réduction de la canine, tout comme des formes de bipédie, semblent donc avoir émergé à plusieurs reprises chez les hominidés anciens et ne constituent donc vraisemblablement pas des critères diagnostiques certains pour définir l'appartenance à ce clade.

L'ensemble des restes fauniques associés à ces trois taxons miocènes indiquent des paléoenvironnements forestiers, ou en mosaïque. De même pour *Ar. ramidus*, qui a vécu il y a environ 4,5 – 4,3 millions d'années dans un milieu forestier parsemé de rivières. Ce dernier montre aussi des adaptations à l'arboricolie (avec de longs membres thoraciques) et un squelette compatible avec une bipédie occasionnelle (incluant un bassin proche de celui des australopithèques, une lordose vertébrale, mais pas de voûte plantaire associée à un gros orteil opposable). Avec une capacité crânienne d'environ 300 – 350 cm³, *Ar. ramidus* avait un cerveau de taille semblable à celle du chimpanzé, pour une corpulence similaire (BEGUN 2013).

À partir d'environ 4 millions d'années, le nombre de restes d'hominines et leur diversité taxinomique augmentent clairement, permettant d'avoir une image moins floue de l'apparence, des aspects biologiques et des comportements de nos lointains parents. L'ouverture des paysages en Afrique de l'Est, en lien avec l'intensification des fluctuations des cycles de MILANKOVIC, a joué un rôle fondamental dans l'évolution des hominines. À ce jour, les représentants les plus anciens du genre *Australopithecus* ont été découverts en Ethiopie et au Kenya. Ils appartiennent à l'espèce *Au. anamensis* et datent

entre 4,2 et 3,8 millions d'années. Le taxon *Au. anamensis* est généralement considéré comme descendant de *Ar. ramidus*, même si les deux ont probablement coexisté pendant une courte période, il y a 4,3–4,2 millions d'années. De la même manière, l'espèce *Au. afarensis* (fig. 1), connue notamment pour sa célèbre représentante « Lucy » (AL 288-1) et dont les fossiles ont été retrouvés dans des niveaux datés de 3,9 à 2,9 millions d'années, est vue comme descendant de *Au. anamensis*. Pourtant, les premiers représentants du taxon de « Lucy » ont coexisté en Afrique de l'Est avec les derniers représentants de *Au. anamensis* (HAILE-SELASSIE *et al.* 2019). Sur la base de la distribution chrono-spatiale du registre fossile, les hypothèses évolutives linéaires, avec une transformation de type « anagénétique » d'une espèce dans une autre, se révèlent trop simplistes et il faut plutôt imaginer une diversité de groupes ayant évolué de manière différente au fil des générations, produisant un véritable buissonnement avec des phénomènes de spéciation par isolement temporaire. Ainsi, les australopithèques connaissent une radiation évolutive entre la fin du Pliocène et le début du Pléistocène. Du Tchad à l'Afrique du Sud, de nombreuses espèces du genre *Australopithecus* sont reconnues : *Au. anamensis*, *Au. afarensis*, *Au. bahrelghazali*, *Au. deyiremeda*, *Au. africanus*, *Au. garhi*, *Au. sediba* et, probablement, en Afrique du Sud aussi *Au. prometheus*. En parallèle, les australopithèques robustes habituellement regroupés sous le genre *Paranthropus* (*P. aethiopicus*, *P. boisei* et *P. robustus*) – un genre dont les relations évolutives avec les autres hominines restent débattues – le taxon *Kenyanthropus platyops* (fig. 1) et les premiers représentants du genre *Homo* complètent la tribu des hominini (HENKE & TATTERSALL 2015). Comme attesté par les empreintes de pas de Laetoli et par des études de la structure interne des os des membres inférieurs (CAZENAVE *et al.* 2019), tous ces représentants du clade présentent des caractéristiques morphologiques compatibles avec une bipédie habituelle, même si des adaptations à l'arboricolie persistent chez certains d'entre eux. Tandis que la capacité crânienne varie entre 375 et 550 cm³, la morphologie du neurocrâne (et de l'endocrâne), de la face et des dents sont diagnostiques et permettent de discriminer entre différentes espèces (fig. 2). Même si la paléodiversité au sein des hominines plio-pléistocène est indéniable, il est aussi probable que certains taxons qui sont reconnus dans une région donnée, puissent en réalité représenter une population locale d'une espèce occupant une autre région géographique. Par exemple, l'espèce *Au. afarensis*, qui est reconnue en Afrique de l'Est uniquement, pourrait être liée à l'espèce *Au. prometheus* d'Afrique du Sud, comme récemment suggéré par les similitudes crânio-dentaires révélées par l'étude du spécimen StW 573, aussi appelé « Little Foot » (CLARKE & KUMAN 2019). De la même manière, une molaire de dimensions particulièrement importantes provenant du site de Gondolin, encore en Afrique du Sud, pourrait appartenir à l'espèce *P. boisei*, alors que seule l'espèce *P. robustus* est actuellement reconnue dans cette macro-région. Au moins dans quelques cas, il est également possible que des espèces généralement attribuées à deux taxons soient en réalité une seule et même espèce, mais que les comparaisons des registres fossiles d'Afrique de l'Est et du Sud soient limitées et

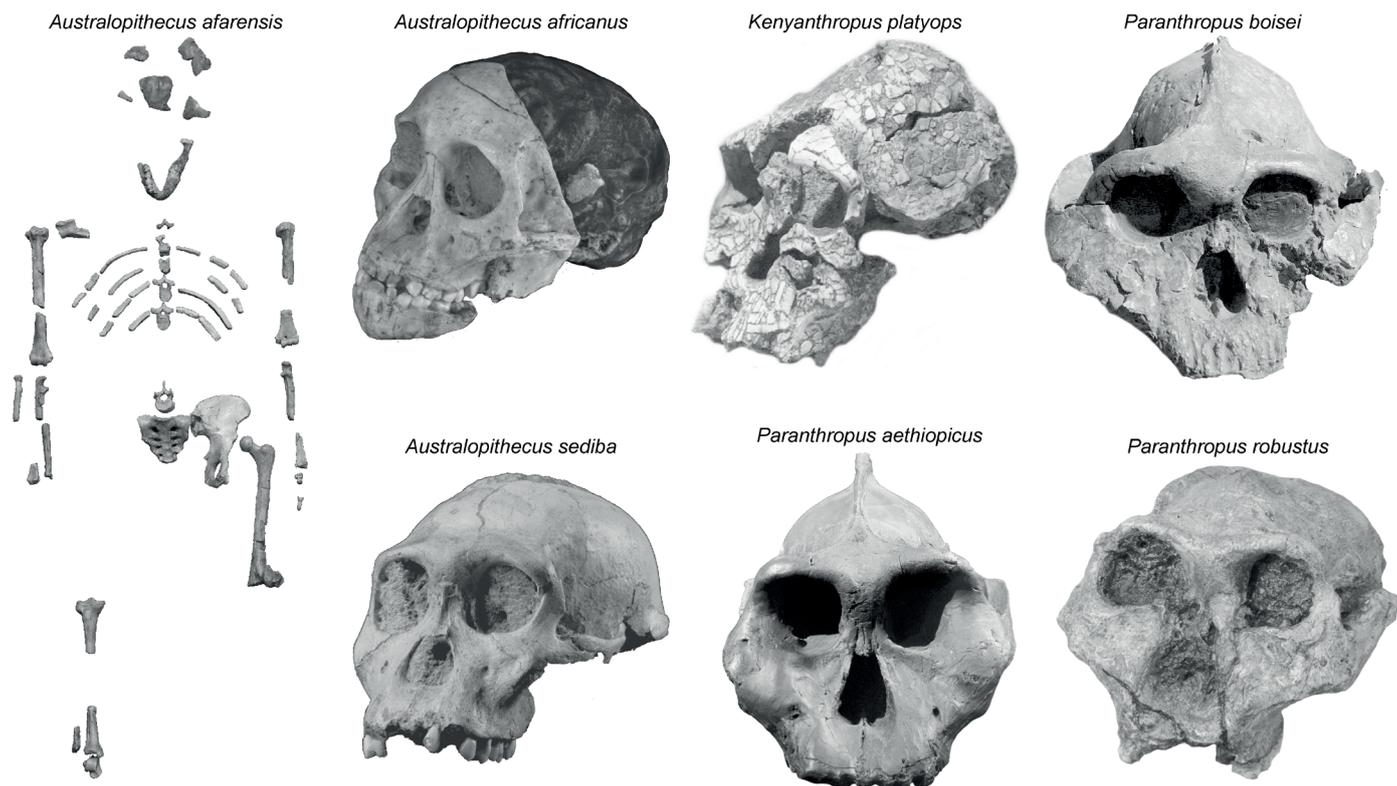


Figure 1. Sélection de restes hominines représentant *Australopithecus afarensis* (AL 288-1 aussi connu sous le nom de « Lucy »), *Au. africanus* (le crâne enfant de Taung), *Au. sediba* (MH 1), *Kenyanthropus platyops* (KNM-WT 40000), *Paranthropus aethiopicus* (KNM WT 17000), *P. boisei* (KNM-ER 406) et *P. robustus* (SK 48). Illustration créée à partir de photos libres de droits issues du site <https://en.wikipedia.org>

compliquées par les problèmes de datation des registres sud-africains et par la mécompréhension des dynamiques paléobiogéographiques entre ces deux macro-régions. En effet, des similitudes morphologiques entre des restes crânio-dentaires sud-africains attribués à *Au. africanus* et des spécimens des gorges d'Olduvai, en Tanzanie, attribués à *H. habilis*, questionnent sur l'appartenance de ces fossiles à une même espèce. Si tel était le cas, devraient-ils être considérés comme attribuables au genre *Australopithecus* ou à *Homo* ?

L'émergence du genre *Homo* est un sujet très débattu, avec seulement une poignée de fossiles disponibles permettant de discuter autour de l'identité probable et des caractéristiques distinctives des premiers représentants de notre genre. Plusieurs critères ont par le passé été proposés pour les identifier. Entre autres, une capacité crânienne plus élevée que chez les australopithèques a longtemps été considérée comme un élément diagnostique. En effet, avec un volume endocrânien variable compris entre 729 et 824 cm³, le spécimen OH 7 d'Olduvai, datant de 2,0 – 1,8 millions d'années, est l'holotype de l'espèce *H. habilis*, dépassant l'intervalle de variation du volume des australopithèques (SPOOR *et al.* 2015). Il faut toutefois nuancer cette interprétation, car une grande variation existe chez ces derniers, notamment en fonction des variations chrono-géographiques des espèces, mais aussi de leur degré de dimorphisme sexuel. De plus, le nombre de crânes appartenant à *Australopithecus* et *Paranthropus* pour lesquels la capacité crânienne est estimable de manière fiable est limité et il n'est pas exclu que des individus aient eu une

capacité crânienne plus élevée. À cet égard, il est important de noter que le volume du crâne D4500, probablement un représentant archaïque de *H. erectus* âgé de 1,8 millions d'années retrouvé à Dmanisi, en Géorgie, atteint seulement un volume de 546 cm³ ! La découverte d'outils en pierre taillée associée aux fossiles anciens du genre *Homo* a longtemps été considérée comme un signe d'émergence de culture humaine. Cependant, des outils datés de 3,3 millions d'années trouvés à Lomekwi, au Kenya (HARMAND *et al.* 2015), suggèrent que la fabrication et l'utilisation d'outils en pierre taillée ne sont pas l'apanage du genre humain mais ont été développées avant par une ou plusieurs espèces d'australopithèques.

Sur la base du registre fossile disponible à ce jour, on constate qu'il n'y a pas vraiment de critères diagnostiques fiables permettant de différencier sans ambiguïté des possibles premiers membres du genre *Homo* par rapport à certains représentants du taxon *Australopithecus*. La définition formelle du genre humain reste donc aujourd'hui un problème à résoudre. Parmi les restes dentognathiques datés entre la fin du Pliocène et le début du Pléistocène inférieur présentant une morphologie intermédiaire entre *Australopithecus* et *Homo*, mais généralement attribués à ce dernier taxon, nous pouvons citer les spécimens KNM-ER 5431, du Kenya, LD 350-1, Omo 75-14 et AL 666-1, d'Éthiopie, ainsi que UR 501, du Malawi (HENKE & TATTERSALL 2015).

Les espèces *H. rudolfensis* et *H. ergaster*, émergent toutes deux en Afrique aux alentours de 2,0 millions d'années,

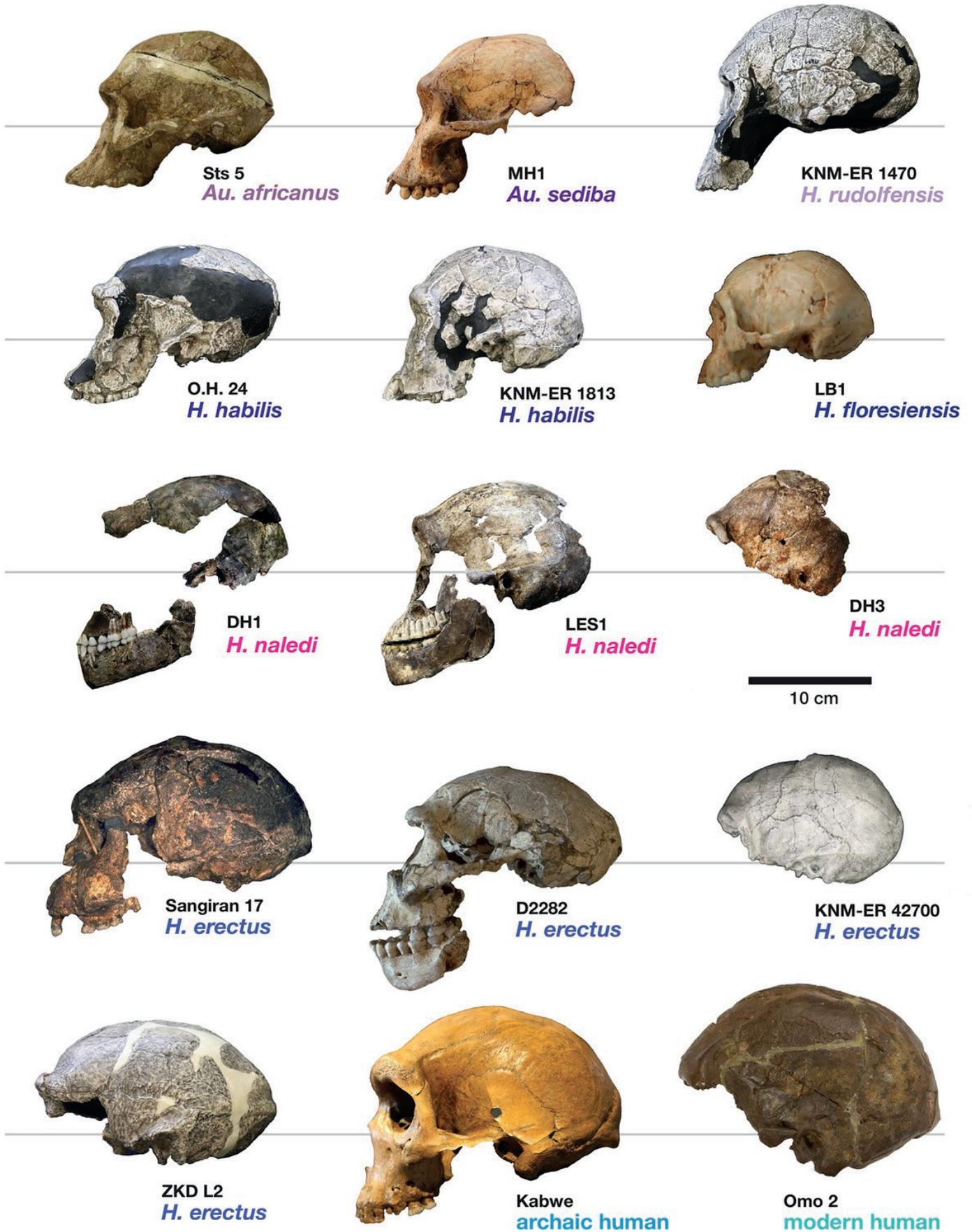


Figure 2. Comparisons de crânes hominines datant de la fin du Pliocène jusqu'à la fin du Pléistocène, montrant la variation de taille et de morphologie entre espèces, mais aussi au sein d'une même espèce. Illustration libre tirée de HAWKS *et al.* 2017.

présentent des caractéristiques indubitablement humaines (plus proches de celles des espèces humaines successives que des australopithèques ; fig. 2). Par rapport à *H. habilis*, *H. rudolfensis* et *H. ergaster* ont une mâchoire plus courte et arrondie, résultant en une face moins prognathe, même si la capacité crânienne est très largement similaire à celle de certains australopithèques et de *H. habilis*, comprise entre 600 et 900 cm³. Il y a environ 1,8 millions d'années, *H. ergaster/erectus* est peut-être la première espèce humaine à être sortie d'Afrique, comme en atteste l'assemblage de Dmanisi (dans l'actuelle Géorgie), aux portes de l'Europe sud-orientale (LORDKIPANIDZE *et al.* 2013) et à se disperser en Eurasie. Alors que des groupes hominines continuent de coexister en Afrique, *H. erectus* évolue en Asie tout au long du Pléistocène arrivant, il y a au moins 1,5–1,4 millions d'années, jusqu'aux milieux froids du nord de la Chine et aux forêts tropicales de l'Indonésie (fig. 2). Cette versatilité et capacité d'adaptation à des environnements aussi hétérogènes, accompagnées d'une panoplie d'outils – lithiques mais probablement pas seulement – et de la maîtrise du feu, sont probablement les éléments qui ont permis à *H. erectus* de conquérir des territoires si variés (HENKE & TATTERSALL 2015).

La dispersion des groupes humains sur des territoires autant étendus, parfois temporairement connectés puis isolés – comme dans le cas des archipels d'Asie du sud-est en fonction des variations eustatiques liées aux cycles glaciaires – puis leur variabilité morphologique et dimensionnelle ont longtemps été sujets à débats, même si, depuis près de 70 ans, les chercheurs ont considéré que la majorité des restes fossiles appartenait à *H. erectus*. Toutefois, grâce aux progrès des méthodes d'imagerie à rayons X et à neutrons, l'étude de la structure dentaire interne de spécimens plus robustes des assemblages fossiles indonésiens a récemment permis de démontrer que ces derniers appartiennent plus probablement à *Meganthropus palaeojavanicus*, une espèce hominidée éteinte ayant coexisté au Pléistocène inférieur avec *H. erectus*, des espèces d'orang-outan et, peut-être, aussi *Gigantopithecus* (ZANOLLI *et al.* 2019).

En Europe, la transition Pléistocène inférieur/moyen voit l'émergence de nouveaux taxons humains, tels que *H. antecessor* et *H. heidelbergensis*. L'origine de ces lignées et leurs liens avec les espèces successives restent encore flous, même si *H. heidelbergensis* est généralement considéré comme ancêtre des Néandertaliens (STRINGER 2012). Alors que les relations phylogénétiques entre Néandertaliens, Denisoviens et humains modernes commencent à être mieux comprises grâce aux progrès des analyses moléculaires, celles des taxons plus anciens restent à préciser. En effet, les analyses paléogénétiques suggèrent que le groupe ancestral commun aux Néandertaliens, Denisoviens et humains modernes a évolué aux alentours de 1,0 – 0,7 millions d'années (ROGERS *et al.* 2019). Pourtant, identifier le groupe en question n'est pas aisé. Alors qu'en Europe au moins deux espèces sont reconnues autour de cette période, des groupes *H. erectus* persistent en Asie, et il est même possible que plusieurs lignées coexistent en Afrique. Dans ces dernières, *H. rhodesiensis* pourrait être limitée à l'Afrique ou, comme le suggèrent les

ressemblances morphologiques avec des spécimens attribués à *H. heidelbergensis*, faire partie d'un groupe plus répandu (STRINGER 2012).

Un hominine intrigant, *H. naledi* a récemment été décrit à partir d'un assemblage ostéo-dentaire conséquent issu du complexe de grotte Rising Star en Afrique du Sud. Datés entre 335 et 236 mille ans, ces restes montrent une morphologie unique, combinant des caractéristiques propres aux australopithèques et d'autres plus similaires à *Homo* (HAWKS *et al.* 2017). Même si cette espèce est actuellement considérée comme humaine, la petite capacité crânienne (465 – 560 cm³), le prognathisme marqué (fig. 2), la troisième molaire plus grande que les autres (alors que chez *Homo*, c'est la plus petite des molaires), la cage thoracique divergente inférieurement, les phalanges courbées et la morphologie du bassin sont plus proches de la condition australopithèque.

À partir de la deuxième moitié du Pléistocène moyen, trois groupes humains se distinguent. Les Néandertaliens les plus anciens sont identifiés en Europe il y a environ 450 – 400 mille ans, comme en témoigne l'assemblage exceptionnel de Sima de los Huesos, en Espagne (MEYER *et al.* 2016). Durant plus de 400 mille ans, les Néandertaliens vont peupler de vastes territoires, depuis l'Europe occidentale jusqu'à l'ouest de l'Asie et le Proche-Orient. En fonction des phases climatiques liées aux cycles glaciaires et interglaciaires, ils ont vécu autant en milieu froid, comme en témoignent les restes découverts dans des grottes du nord de l'Eurasie, que dans les milieux plus tempérés ou chauds du pourtour méditerranéen. Chasseurs aguerris, par rapport aux savoir-faire précédents ils ont développé une technologie lithique très variée et performante – le Moustérien – et une culture avec des éléments symboliques originaux et complexes, incluant l'enterrement des morts (HENKE & TATTERSALL 2015). Pour des raisons encore débattues, les Néandertaliens disparaissent vers 40 mille ans, peu de temps après l'arrivée des humains modernes en Europe. Si l'hypothèse d'une compétition – directe ou indirecte – entre ces deux groupes reste une cause possible, les analyses génétiques montrent que les Néandertaliens vivaient en petits groupes très dispersés et isolés, ce qui a certainement affecté la variabilité de leur patrimoine génétique. La présence de gènes néandertaliens dans le génome des populations humaines actuelles (à hauteur de quelques pourcents chez les Européens) indique que nos ancêtres se sont hybridés avec les Néandertaliens et que, par conséquent, ces derniers ne sont pas complètement éteints, puisque certains de leurs gènes existent encore dans l'ADN humain moderne (MAFESSONI *et al.* 2020).

Les Denisoviens, cousins asiatiques des Néandertaliens, n'ont été découverts que récemment grâce à l'analyse moléculaire de restes humains du Pléistocène moyen et supérieur de la grotte de Denisova, dans l'Altaï sibérien, et du site de Xiahe, au Tibet (CHEN *et al.* 2019). Les analyses génétiques montrent que l'ADN des populations actuelles d'Asie du sud-est préserve encore les traces d'épisodes d'hybridation avec au moins trois groupes Denisoviens différents (JACOBS *et al.* 2019). Cela suggère que les Denisoviens, dont les rares

fossiles ont été pour le moment identifiés de la Sibérie à l'Asie centrale, ont dû occuper également des zones tropicales d'Asie du sud-est, où ils ont été en contact avec les humains modernes. Il y a fort à parier que des fossiles appartenant à ces groupes restent à reconnaître parmi les anciennes collections paléanthropologiques, notamment en Chine, où des restes montrant des traits néandertaliens, mais pourtant interprétés comme humains modernes archaïques, pourraient en réalité être des Denisoviens (PAN *et al.* 2020).

Les humains anatomiquement modernes émergent en Afrique, les plus anciens fossiles aux racines de notre espèce étant représentés par les spécimens de Djebel Irhoud, au Maroc, âgés d'environ 300 mille ans (HUBLIN *et al.* 2017). La variabilité morphologique et culturelle des groupes anatomiquement modernes ayant vécu en Afrique de 300 à 150 mille ans, environ, est assez troublante et pourrait indiquer un certain degré de sous-division (structuration) de populations à l'échelle continentale (SCERRI *et al.* 2018). À partir de la fin du Pléistocène moyen, les humains modernes sortent d'Afrique et se dispersent au Proche-Orient, puis vers l'Eurasie. Une première incursion en Grèce a peut-être eu lieu il y a 200 mille ans (HARVATI *et al.* 2019), mais les humains modernes ne peuplent durablement l'Europe que bien plus tard, il y a environ 50 à 40 mille ans. Il y a plus de 100 mille ans, des représentants de *H. sapiens* se dispersent aussi vers l'Asie, jusqu'en Chine, et atteignant les îles du sud-est de l'Asie vers 80 – 70 mille ans. À cette période, des groupes possiblement descendants de *H. erectus* habitaient encore ces archipels. Ayant vécu en milieu insulaire, isolés pendant des dizaines voire même des centaines de milliers d'années, ils présentent des caractéristiques assez particulières, comme une petite stature et des traits archaïques. *H. floresiensis* sur l'île de Flores, en Indonésie, et *H. luzonensis* sur l'île de Luzon, aux Philippines, ont vraisemblablement vécu jusqu'à il y a environ 50 mille ans, suggérant qu'ils ont rencontré les premiers groupes humains modernes parvenus en Asie du sud-est et ont disparu peu de temps après l'arrivée de ces derniers (DÉTROIT *et al.* 2019). Rapidement, les humains modernes atteignent aussi l'Australie, il y a 70 – 65 mille ans. Seul le nouveau monde sera conquis de manière plus tardive, il y a environ 33 mille ans (ARDELEAN *et al.* 2020), même si de possibles traces d'activité humaine en Californie laissent penser que des groupes humains auraient pu arriver il y a 140 à 120 mille ans (HOLEN *et al.* 2017).

Aujourd'hui, avec une population mondiale de près de 8 milliards d'individus (!), *H. sapiens* est la seule espèce restante du genre *Homo*, mais son impact planétaire est flagrant et sans précédents. Les progrès de la médecine et des technologies nous permettent d'allonger notre espérance de vie. Pour autant, nous sommes toujours soumis à la sélection naturelle, bien que d'une manière plus relâchée par rapport à nos ancêtres. Notre démographie croissante et notre mode de vie impactent lourdement les écosystèmes réduisant la biodiversité au-delà d'un point de non-retour et consommant les ressources naturelles comme jamais aucune espèce ne l'avait fait dans le passé et, certainement, ne le fera dans le futur. La crise pandémique de COVID-19 qui nous affecte actuellement

est également le produit d'un mode de vie en dehors des dynamiques naturelles. Pourtant, les qualités majeures de l'humain moderne sont sa résilience, son adaptation et sa capacité d'innovation, laissant espoir de renverser la tendance et retrouver, peut-être, un équilibre avec la nature.

RÉFÉRENCES

- ARDELEAN, C.F. , L. BECERRA-VALDIVIA, M.W. PEDERSEN, J.L. SCHWENNINGER, C.G. OVIATT, J.I. MACIAS-QUINTERO, J. ARROYO-CABRALES, M. SIKORA, Y.Z.E. OCAMPO-DIAZ, I.I. RUBIO-CISNERO, J.G. WATLING, V.B. DE MEDEIROS, P.E. DE OLIVEIRA, L. BARBAPINGARON, A. ORTIZ-BUTRON, J. BLANCAS-VAZQUEZ, I. RIERA-GONZALEZ, C. SOLIS-ROSALES, M. RODRIGUEZ-CEJA, D.A. GANDY, Z. NAVARRO-GUTIERREZ, J.J. DE LA ROSA-DIAZ, V. HUERTA-ARELLANO, M.B. MARROQUIN-FERNANDEZ, L.M. MARTINEZ-RIOJAS, A. LOPEZ-JIMENEZ, T. HIGHAM & E. WILLERSLEV. 2020. – Evidence of human occupation in Mexico around the Last Glacial Maximum. *Nature*, 584: 87–92.
- BEGUN, D.R. 2013. – *A Companion to Paleoanthropology*. Wiley-Blackwell, Chichester.
- BRUNET, M., F. GUY D. PILBEAM, H.T. MACKAYE, A. LIKIUS, D. AHOUNTA, A. BEAUVILAIN, C. BLONDEL, H. BOCHERENS, J.-R. BOISSERIE, L. DE BONIS, Y. COPPENS, J. DEJAX, C. DENYS, P. DURINGER, V. EISENMANN, F. GONGDIBE, P. FRONTY, D. GERAADS, T. LEHMANN, F. LIHOREAU, A. LOUCHART, A. MAHAMAT, G. MERCERON, G. MOUCHELIN, O. OTERO, P. PELÁEZ-CAMPOMANES, M.S. PONCE DE LEÓN, J.-C. RAGE, M. SAPANET, M. SCHUSTER, J. SUDRE, P. TASSY, X. VALENTIN, P. VIGNAUD, L. VIRIOT, A. ZAZZO & C. ZOLLIKOFER. 2002. – A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*, 418: 145–151.
- CAZENAVE, M., J. BRAGA, A. OETTLÉ, T.R. PICKERING, J.L. HEATON, M. NAKATSUKASA, J.F. THACKERAY, F. DE BEER, J. HOFFMAN, J. DUMONCEL & R. MACCHIARELLI. 2019. – Cortical bone distribution in the femoral neck of *Paranthropus robustus*. *Journal of Human Evolution*, 135: 102666.
- CHEN, F., F. WELKER, C.-C. SHEN, S.E. BAILEY, I. BERGMANN, S. DAVIS, H. XIA, H. WANG, R. FISCHER, S.E. FREIDLINE, T.-L. YU, M.M. SKINNER, S. STELZER, G. DONG, Q. FU G. DONG, J. WANG, D. ZHANG, D. & J.J. HUBLIN. 2019. – A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau. *Nature*, 569: 409 – 412.
- CLARKE, R.J. & K. KUMAN. 2019. – The skull of StW 573, a 3.67 Ma *Australopithecus prometheus* skeleton from Sterkfontein Caves, South Africa. *Journal of Human Evolution*, 134: 102634.
- DÉTROIT, F., A.S. MIJARES, J. CORNY, G. DAVER, C. ZANOLLI, E. DIZON, E. ROBLES, R. GRÜN & P.J. PIPER. 2019. – A new species of *Homo* from the Late Pleistocene of the Philippines. *Nature*, 568: 181–186.
- HAILE-SELLASIE, Y. , S.M. MELILLO, A. VAZZANA, S. BENAZZI & T.M. RYAN. 2019. – A 3.8-million-year-old hominin cranium from Woranso-Mille, Ethiopia. *Nature*, 573: 214 – 219.
- HAILE-SELLASIE, Y. , G. SUWA & T.D. WHITE. 2004. – Late Miocene teeth from Middle Awash, Ethiopia, and early hominid dental evolution. *Science*, 303: 1503–1505.
- HARMAND, S. , J.E. LEWIS, C.S. FEIBEL, C.J. LEPRE, S. PRAT, A. LENOBLE, X. BOES, R.L. QUINN, M. BRENET M., A. ARROYO, N. TAYLOR, S. CLÉMENT, G. DAVER, J.P. BRUGAL, L. LEAKEY, R.A. MORTLOCK, J.D. WRIGHT, S. LOKORODI, C. KIRWA, D.V. KENT, D.V. & H. ROCHE. 2015. – 3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya. *Nature*, 521: 310–315.

- HARVATI, K., C. RÖDING, A.M. BOSMAN, F.A. KARAKOSTIS, R. GRÜN, C. STRINGER, P. KARKANAS, N.C. THOMPSON, V. KOUTOULIDIS, L.A. MOULOPOULOS, V.G. GORGOLIS & M. KOULOUKOUSSA. 2019. – Apidima Cave fossils provide earliest evidence of *Homo sapiens* in Eurasia. *Nature*, 571: 500–504.
- HAWKS, J., M. ELLIOTT, P. SCHMID, S.E. CHURCHILL, D.J. DE RUITER, E.M. ROBERTS, H. HILBERT-WOLF, H.M. GARVIN, S.A. WILLIAMS, L.K. DELEZENE, E.M. FEUERRIEGEL, P. RANDOLPH-QUINNEY, T.L. KIVELL, M.F. LAIRD, G. TAWANE, J.M. DESILVA, S.E. BAILEY, J.K. BROPHY, M.R. MEYER, M.M. SKINNER, M.W. TOCHERI, C. VANSICKLE, C.S. WALKER, T.L. CAMPBELL, B. KUHN, A. KRUGER, S. TUCKER, A. GURTOV, N. HLOPHE, R. HUNTER, H. MORRIS, B. PEIXOTTO, M. RAMALEPA, D. VAN ROOYEN, M. TSIKOANE, P. BOSHOFF, P.H.G.M. DIRKS & L.R. BERGER. 2017. – New fossil remains of *Homo naledi* from the Lesedi Chamber, South Africa. *eLife*, 6: e24232.
- HENKE, W. & I. TATTERSALL. 2015. – *Handbook of Paleoanthropology. Second Edition*. Springer, Heidelberg.
- HOLEN, S.R., T.A. DEMÉRÉ, D.C. FISHER, R. FULLAGAR, J.B. PACES, G.T. JEFFERSON, J.M. BEETON, R.A. CERUTTI, A.N. ROUNTREY, L. VESCERA & K.A. HOLEN. 2017. – A 130,000-year-old archaeological site in southern California, USA. *Nature*, 544: 479–483.
- HUBLIN, J.-J., A. BEN-NCER, S.E. BAILEY, S.E. FREIDLINE, S. NEUBAUER, M.M. SKINNER, I. BERGMANN, A. LE CABEC, S. BENAZZI, K. HARVATI & P. GUNZ. – 2017. New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*. *Nature*, 546: 289–292.
- JACOBS, G.S., G. HUDJASHOV, L. SAAG, P. KUSUMA, C.C. DARUSALLAM, D.J. LAWSON, M. MONDAL, L. PAGANI, F.-X. RICAUT, M. STONEKING, M. METSPALU, H. SUDOYO., J.S. LANSING, M.P. & COX. 2019. – Multiple deeply divergent Denisovan ancestries in Papuans. *Cell*, 177: 1010–1021.
- LORDKIPANIDZE, D., M.S. PONCE DE LEÓN, A. MARGVELASHVILI, Y. RAK, G.P. RIGHTMIRE, A. VEKUA, A. & C.P.E. ZOLLIKOFER. 2013. – A complete skull from Dmanisi, Georgia, and the evolutionary biology of early *Homo*. *Science*, 342: 326–331.
- MACCHIARELLI, R., A. BERGERET-MEDINA, D. MARCHI, B.A. & B. WOOD. 2020. – Nature and relationships of *Sahelanthropus tchadensis*. *Journal of Human Evolution*, 49: 102898.
- MAFESSONI, F., V. SLON, K.A. KOLOBOVA, K.A. B. VIOLA, S.V. MARKIN, M. CHINTALAPATI, S. PEYRÉNE, L. SKOV, P. SKOGLUND, A.I. KRIVOSHAPKIN, A.P. DEREVIANKO, M. MEYER, J. KELSO, B. PETER, K. PRÜFER & S. PÄÄBO. 2020. – A high-coverage Neandertal genome from Chagyrskaya Cave. *Proceedings of the National Academy of Sciences. USA*, 117: 15132–15136.
- MEYER, M., J.-L. ARSUAGA, C. DE FILIPPO, S. NAGEL, A. AXIMU-PETRI, B. NICKEL, I. MARTÍNEZ, A. GRACIA, J.M. BERMÚDEZ DE CASTRO, E. CARBONELL, B. VIOLA, J. KELSO, K. PRÜFER & S. PÄÄBO. 2016. – Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins. *Nature*, 531: 504–507.
- PAN, L., J. DUMONCEL, A. MAZURIER, A. & C. ZANOLLI. 2020. – Hominin diversity in East Asia during the Middle Pleistocene: A premolar endostructural perspective. *Journal of Human Evolution*, 148: 102888.
- PUYMERAIL, L. 2017. – The structural and mechanical properties of the *Orrorin tugenensis* femoral shaft and the assessment of bipedalism in early hominins. In: MACCHIARELLI, R. & C. ZANOLLI, eds, *Hominin Biomechanics, Virtual Anatomy and Inner Structural Morphology: From Head to Toe. A Tribute to LAURENT PUYMERAIL. Comptes Rendus Palevol*, 16 : 493–498.
- ROGERS, A.R., N.S. HARRIS & A. ACHENBACH. 2019. – Neanderthal-Denisovan ancestors interbred with a distantly related hominin. *Science Advances*, 6: eaay5483.
- SCERRI, E.M.L., M.G. THOMAS, A. MANICA, P. GUNZ, J.T. STOCK, C. STRINGER, M. GROVE, H.S. GROUCUTT, A. TIMMERMANN, G.P. RIGHTMIRE, F. D'ERRICO, C.A. TRYON, N.A. DRAKE, A.S. BROOKS, R.W. DENNELL, R. DURBIN, B.M. HENN, J. LEE-THORP, P. DE MENOCAL, M.D. PETRAGLIA, J.C. THOMPSON, A. SCALLY & L. CHIKHI. 2018. – Did our species evolve in subdivided populations across Africa, and why does it matter? *Trend in Ecology & Evolution*, 33: 582–594.
- SENU, B., M. PICKFORD, D. GOMMERY, P. MEIN, K. CHEBOI & Y. COPPENS. 2001. – First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *Comptes-Rendus Académie des Sciences Paris*, 332: 137–144.
- SPOOR, F., P. GUNZ, S. NEUBAEUR, S. STELZER, N. SCOTT, A. KWEKASON & M.C. DEAN. 2015. – Reconstructed *Homo habilis* type OH 7 suggests deep-rooted species diversity in early *Homo*. *Nature*, 519: 83–86.
- STRINGER, C. 2012. – The status of *Homo heidelbergensis* (Schoetensack 1908). *Evolutionary Anthropology*, 21: 101–107.
- WHITE, T.D., G. SUWA & B. ASFAW. 1994. – *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature*, 371: 306–312.
- ZANOLLI, C., O. KULLMER, J. KELLEY, A.-M. BACON, F. DEMETER, J. DUMONCEL, L. FIORENZA, F.E. GRINE, J.-J. HUBLIN, A.T. NGUYEN, T.M.H. NGUYEN, L. PAN, B. SCHILLINGER, F. SCHRENK, M.M. SKINNER, X. JI & R. MACCHIARELLI. 2019. – Evidence for increased hominid diversity in the Early-Middle Pleistocene of Indonesia. *Nature Ecology & Evolution*, 3: 755–764.

Le Jurassique du bassin de Bédarieux (Hérault, France)

par Philippe Fauré

Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse, allées Jules-Guesdes, 31000, Toulouse. E-mail : philipfaure@wanadoo.fr

RÉSUMÉ

Situé à l'extrémité orientale de la Montagne Noire, le bassin de Bédarieux offre une série mésozoïque représentative de l'extrémité méridionale du Bassin des Grands-Causse. Le Jurassique y est peu connu. Le Sinémurien supérieur (chronozone à *Raricostatum*) et le Pliensbachien (chronozones à *Jamesoni*, *Ibex* et *Davoei*) sont ici étalonnés par de riches associations d'ammonites qui sont décrites et figurées dans l'annexe paléontologique. Avec ses faciès particulièrement condensés, le Jurassique de Bédarieux s'intègre parfaitement dans le dispositif du Seuil cévenol dont il constitue le prolongement méridional.

ABSTRACT

Located at the eastern end of the Montagne Noire, the Bédarieux Basin offers a Mesozoic serie representative of the southern end of the Grand-Causse Basin. The Jurassic is little known here. The Upper Sinemurian (*Raricostatum* chronozone) and the Pliensbachian (*Jamesoni*, *Ibex* and *Davoei* chronozones) are here calibrated by rich associations of ammonites which are described and illustrated in the paleontological appendix. With its particularly condensed facies, the Jurassic of Bédarieux fits perfectly into the system of the Cévennes Threshold, of which it constitutes the southern extension.

Introduction

Dans la partie orientale du Massif de l'Espinouse, une épaisse couverture mésozoïque est conservée autour de Bédarieux à la faveur de trois failles principales qui délimitent un effondrement triangulaire, le Fossé de Bédarieux (Fig. 1) : à l'ouest, la faille minéralisée de Bousquet d'Orb – Lamalou ; au nord, la faille de Tour d'Orb – Carlencas qui place le Jurassique en contrebas du Permien et du Stéphanien du Bassin houiller de Graissessac ; au sud, la Grande faille Mazamet – Tantajo, décrochement tardi-hercynien à rejeu alpin chevauchant, qui limite la Montagne Noire (*s.st.*) au nord sur une longueur de 125 km et est l'élément structurant majeur de l'extrémité méridionale du Massif Central (DEMANGE & JAMET 1986).

Le Jurassique du bassin de Bédarieux se situe dans le prolongement méridional du Mésozoïque des Plateaux de Gabriac, de l'Escandorgue, de Parlatges et de Guilhaumard qui sont les appendices méridionaux du Larzac, mais qui le dominent topographiquement par suite de son effondrement de plusieurs centaines de mètres. Il peut ainsi être considéré comme le témoin sédimentaire le plus méridional du Jurassique du bassin caussenard. Le Jurassique y affleure en série sub-horizontale (Fig. 1), tout au plus basculé de quelques degrés

vers l'est. Il s'étale au niveau de deux causses, le causse du Mont Mal, établi sur les formations calcaréo-dolomitiques du Jurassique inférieur, et le Causse de Carlencas, sur les dolomies du Jurassique moyen. Entre, les formations argilo-calcaires tendres dessinent une dépression méridienne empruntée par le cours de l'Orb. Au sud du bassin de Bédarieux, les couches se verticalisent sous le chevauchement de la faille bordière méridionale. À l'est, le Jurassique disparaît dans la convergence des failles bordières qui délimitaient le fossé au nord et au sud. Il réapparaît plus à l'est, à la hauteur de Salsac et de Mourèze, pour se prolonger jusqu'à Clermont-l'Hérault. Situé à l'extrémité nord-occidentale du fossé de Bédarieux, le témoin de Pliensbachien et de Toarcien de Boussagues, reste très peu connu et mérite une mention spéciale en raison de l'originalité de sa composition stratigraphique.

Le Jurassique du bassin de Bédarieux est pour la première fois figuré sur la carte géologique du département de l'Hérault par DE ROUVILLE 1876, qui sépare les trois grands ensembles sédimentaires : Infra-Lias et Lias inférieur carbonaté – Lias moyen et marnes supraliasiques – calcaires de l'Oolithe inférieure et dolomies de la Grande Oolithe. C'est à NICKLÉS que revient ensuite le lever des contours des terrains triasiques et jurassiques de la carte géologique de Bédarieux (n°232)

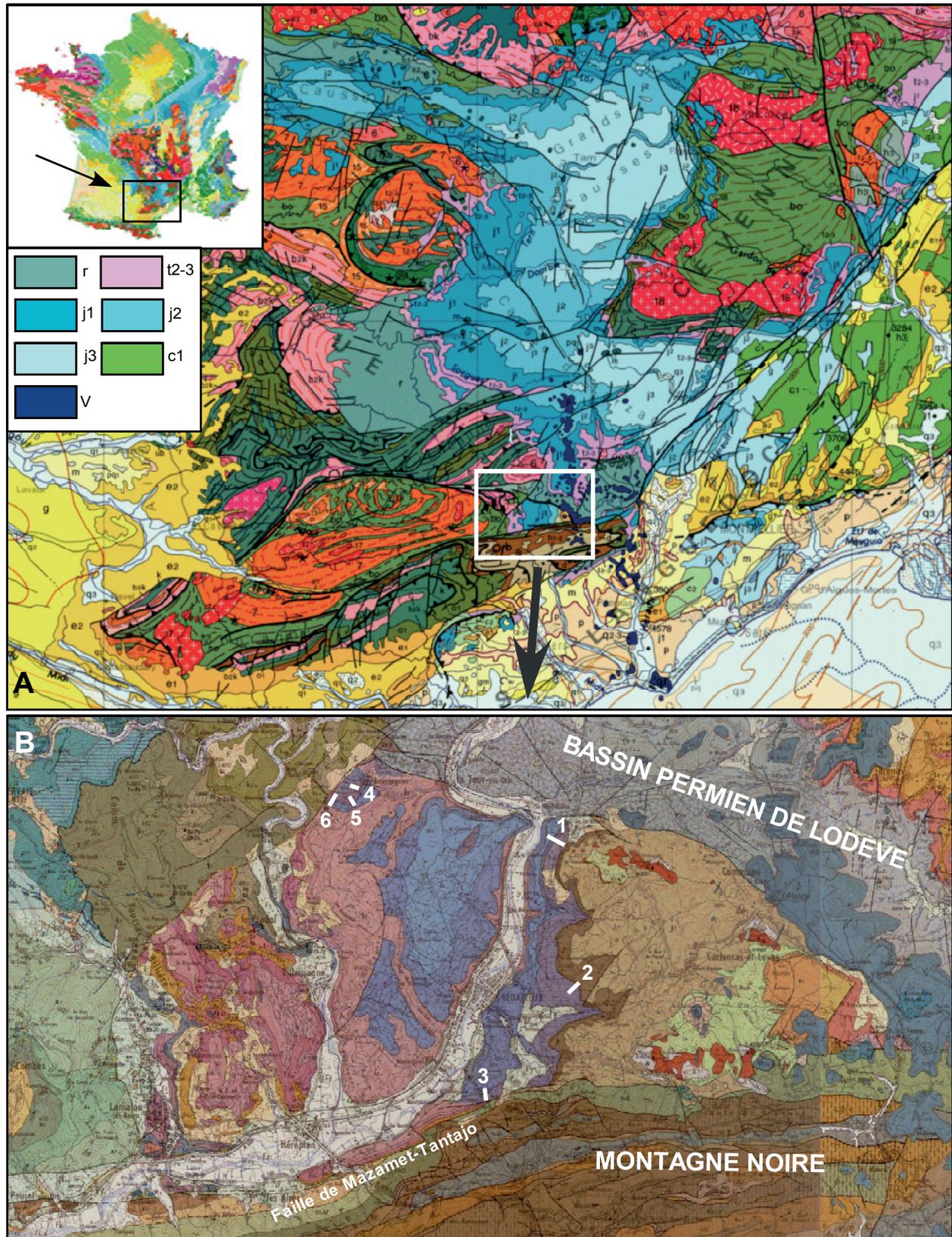


Fig. 1. A. Carte géologique simplifiée de la région des Grands-Causse et du Languedoc, d'après la Carte géologique de France au 1.000.000° (Éditions du B.R.G.M.). Légende : r. Permo-Trias ; t2-3. Trias supérieur ; j1. Jurassique inférieur (Lias) ; j2. Jurassique moyen (Dogger) ; j3. Jurassique supérieur (Malm) ; c1. Crétacé inférieur ; V. volcanisme quaternaire.

B. Extrait de la Carte géologique de Bédarieux au 1.50.000° (BOGDANOFF *et al.* 1984). **Localisation des coupes.** 1. Lacan ; 2. Marnière de Boubals ; 3. Marnière de Palagret ; 4. Boussagues, plantation située à l'ouest du point 343 ; 5. Boussagues, ouest du Vieux Cimetière ; 6. Boussagues, au nord de la Croix de Clairac.

(NICKLÉS *in* DEPÉRET *et al.* 1900). Il décrit ces terrains plus en détail à l'occasion de la Réunion extraordinaire de la Société géologique de France sur le versant méridional de la Montagne Noire (NICKLÉS 1899). Le « Charmouthien » (= Pliensbachien supérieur) y est bien identifié grâce à de nombreuses ammonites de cet âge : « *Harpoceras cf. normanianum*, *H. nitescens*, *H. algovianum*, *Amaltheus margaritatus*, *Lytoceras fimbriatum* » (NICKLÉS 1899, 1907a, b). Sa description d'une « grande quantité de bélemnites (dans) des couches enduites de pyrite » rend compte du caractère condensé des dépôts. ROQUEFORT 1932 en précisera ensuite la succession et les âges. Le témoin de « Charmouthien » de Boussagues avait été identifié par NICKLÉS 1899, mais c'est ROQUEFORT 1932 qui en fait connaître le faciès particulier de calcaire à pentacrines. Il y identifie également le Toarcien.

La stratigraphie du Jurassique de Bédarieux sera révisée à l'occasion du lever de la carte géologique de Bédarieux au 1/50 000 (BOGDANOFF *et al.* 1984). Citons enfin, les observations récentes, ponctuelles, de MATTEI *et al.* 1971 sur le Pliensbachien supérieur et celles de CHARCOSSET 1998 sur le Jurassique moyen. Le « Domérien supérieur » n'y est pas caractérisé à ce jour.

Dans le cadre de la révision systématique de la stratigraphie du Jurassique inférieur languedocien, nous avons entrepris de nouvelles recherches systématiques sur le Pliensbachien et le Toarcien des environs de Bédarieux et de Boussagues. La macrofaune s'est révélée particulièrement riche au niveau d'un intervalle condensé dont les couches s'échelonnent du Sinémurien supérieur au Pliensbachien supérieur. Sa description sera le principal sujet de ce travail. Les associations de brachiopodes et, surtout, d'ammonites, s'y sont révélées particulièrement diversifiées et bien conservées. Nous les décrivons et les figurons ci-après.

Stratigraphie

Le Mésozoïque du bassin de Bédarieux repose en discordance sur le Paléozoïque (en l'absence de dépôts permien). Il débute par une épaisse formation argilo-dolomitique d'âge triasique. Sans en donner le détail, une trilogie Argilites vertes et rouges – Grès carbonatés et dolomies en plaquettes (faciès Muschelkalk) – Argiles rouges et gypses (faciès Keuper) y est surmontée par une alternance de marnes vertes, de dolomies litées et de grès microconglomératiques, la **Formation des Grés et argiles bariolées**, qui a fourni quelques fossiles (dont *Rhaeticula contorta*, *Bactryllium*) permettant d'affirmer la présence du Rhétien (BERNET-ROLLANDE 1972). Lui succède une épaisse formation calcaréo-dolomitique que tous les auteurs s'accordent à attribuer au Lias inférieur (Hettangien à Sinémurien). Ces assises sont assez bien connues depuis les travaux de NICKLÉS 1899 et de ROQUEFORT 1932, repris par BOGDANOFF *et al.* 1984. Nous ne ferons qu'en synthétiser la succession.

1. La formation dolomitique

Trois ensembles lithologiques sont distingués.

1.1. Les dolomies saccharoïdes (20–30 m).

Dolomies noires, recristallisées, à texture grenue, en strates épaisses et compactes, d'épaisseur plurimétrique.

Il est à noter que les calcaires à stratifications ondulées dits à « faciès de Partlatges », qui ont par ailleurs fourni la faune classique de l'Hettangien basal à *Psiloceras planorbis* (SOWERBY), sont ici absents, vraisemblablement secondairement dolomitisés. Il n'est pas possible de préciser la position de la limite Trias-Jurassique.

1.2. « Dolomies cubiques » (plus de 120 m).

Dolomies grises ou jaunâtres, bien stratifiées, à débit polyédrique ou parallélépipédique, d'où leur dénomination. Les bancs, d'épaisseur décimétrique à métrique, parfois organisés en fines plaquettes, peuvent contenir des lamines cryptoagaires. Ils sont parfois intercalés de lits de marne verte ou grise. Cet ensemble est sans argument biostratigraphique attribué à l'Hettangien moyen.

1.3. Dolomies marneuses à plantes (30 m).

Dolomies litées grises, bleutées, en bancs compacts à cassure conchoïdale ou délités en plaquettes, alternant avec des lits de marnes sombres à débris ligniteux et renfermant des accumulations de cuticules végétales. La flore, identifiée par NICKLÉS 1899, se compose principalement des conifères *Brachyphyllum paparelii* DE SAPORTA, *Pagiophyllum peregrinum* (DE SAPORTA) et du Ptéridosperme *Thinnfeldia rhomboïdalis* (ETTINGSH).

C'est le « niveau à plantes » de ROQUEFORT 1934. À Bédarieux, NICKLÉS 1899 le plaçait dans le Rhétien et ROQUEFORT 1932 dans le Sinémurien. Il est reconnu dans de nombreuses régions des Causses (Lozère, Aveyron, Gard, Hérault) où il est classiquement rapporté à l'Hettangien supérieur (ROQUEFORT 1934, MÉLAS 1982, MOREAU *et al.* 2017).

2. La formation des calcaires oolitiques

2.1. Calcaires biodétritiques et oolitiques (30 m).

Calcaires clairs à niveaux de chailles et de dolomies litées, que NICKLÉS rapporte à l'Hettangien, ROQUEFORT au Lotharingien et BOGDANOFF *et al.* 1984 au Sinémurien inférieur, ce qui est l'âge communément admis pour cette assise sur la bordure méridionale des Causses (ARRONDEAU 1982, MÉLAS 1982). Sur la bordure méridionale des Causses, la discontinuité qui sépare cette première assise a été choisie comme limite entre Sinémurien inférieur et Sinémurien supérieur.

2.2. Calcaires blancs massifs (30–40 m).

Ils renferment les premières macrofaunes marines, pentacrines, débris d'échinodermes, bivalves, gastéropodes et, localement, de nombreux polypiers.

Cette assise détermine un important relief dont le sommet est marqué par une discontinuité nette sédimentaire d'extension régionale qui fossilise un niveau ferrugineux, karstifié, témoin d'un long arrêt de sédimentation.

2.3. Le « Niveau de Lacan » (0,40 m) (Fig. 2)

Cette couche n'est que très rarement visible et n'a pu être observée que sur le plateau de Lacan, au sud du Bousquet de la Balme. Dans ce secteur, la partie supérieure des Calcaires blancs massifs est bien dégagée des éboulis que la recouvre habituellement. Cependant, en l'absence d'affleurement continu, cette couche, comme les niveaux plienschachiens directement sus-jacents, ne peut être observée qu'au niveau de murs et d'accumulations anthropiques de pierres sèches (Fig. 2).

L'âge Sinémurien supérieur du sommet des Calcaires blancs avait été reconnu par NICKLÉS (1907b) qui y avait trouvé « *Oxynoticeras cf. lotharingicum* (REYNES) » (= *Gleviceras gr. subguibalianum* ?). De ce même niveau provient l'association

d'ammonites signalée par J. MATTEI in BOGDANOFF *et al.* 1984 qui y identifie les trois zones d'ammonites du « Lotharingien », avec « *Eoderoceras armatum* SOWERBY, *Paltechioceras angustilobatum* (TRUEMAN & WILLAM), *Echioceras cf. raricostatum* ZIETEN, *Oxynoticeras oxynotum* QUENSTEDT, O. (*Gleviceras*) *subguibalianum* PIA et *Xipheroceras cf. rasinodum* (QUENSTEDT) ».

Le Niveau de Lacan est un unique banc compact de calcaire gréseux gris, grenu, biodétritique, particulièrement bioturbé, enduit d'une épaisse croûte de limonite qui le pénètre assez profondément. Cette couche est particulièrement riche en macrofaune dont les éléments sont disposés en tous sens. Certains sont entiers et particulièrement bien conservés, d'autres sont fragmentés ou altérés par des organismes

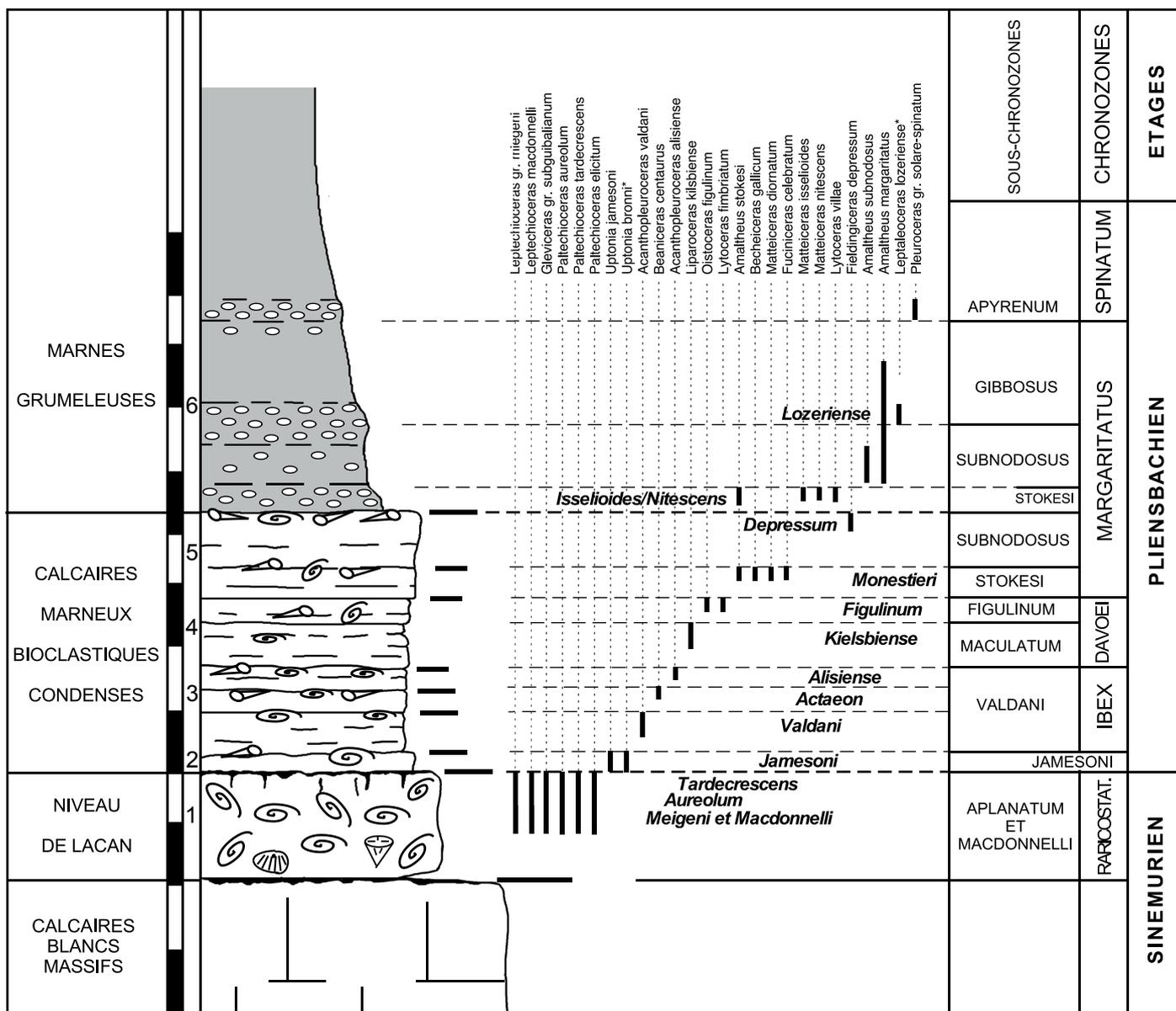


Fig. 2 : Log stratigraphique reconstitué indicatif du Sinémurien supérieur et du Plienschachien de la coupe de Lacan (sud de Bousquet de la Balme). De gauche à droite : Ensembles lithostratigraphiques ; échelle. Chaque tiret équivaut à 0,40 m, environ ; log stratigraphique reconstitué ; succession reconstituée des taxons d'ammonites (avec astérisque, ammonites provenant du secteur de Bousagues ; en lettres gras, italiques, biohorizons stratigraphiques d'ammonites localement reconnus ; comparaison avec la zonation standard à l'échelon de la chronozone et de la sous-chronozone d'ammonites ; étages.

lithophages, d'autres encore sont usés sur l'une de leur face. Tous ces aspects résultent d'un contexte taphonomique complexe. Nous y avons relevé (**Lac niv. 1**) :

- **Cépalopodes** : *Leptechioceras* gr. *meigeni* (HUG), *L. macdonnelli* (PORTLOCK), *Paltechioceras aureolum* (SIMPSON), *Paltechioceras tardecrescens* (HAUER), *Paltechioceras elicatum* BUCKMAN, *Gleviceras* gr. *subguibalianum* PIA et des phragmocones de bélemnites.

- **Brachiopodes** : *Lobothyris* gr. *sinemuriensis* (OPPEL), *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT), *Tetrarhynchia dunrobinensis* (ROLLIER), *Spiriferina betacalcis* (QUENSTEDT), *Callospiriferina rupestris* (DESLONGCHAMPS) et *Zeilleria* cf. *quiaiosensis* (CHOFFAT).

- **Bivalves** : nombreuses *Gryphaea* (*G.*) *mccullochi* (J. DE C. SOWERBY), *Pleuromya striatula* AGASSIZ et *Pleuromya liasina* SCHLUBERT, avec *Pholadomya glabra* AGASSIZ, *Cardina philea* D'ORBIGNY, *Cardinia* cf. *hybrida* (SOWERBY), *Pinna* sp., *Gervillella* sp., *Antiquilima succincta* (SCHLOTHEIM), *Pseudolimea hettangiensis* (TERQUEM) et *Pseudolimea* sp.

- **Gastéropodes** : *Pleurotomaria* cf. *charmassei* DUMORTIER, *Talantodiscus* cf. *humberti* (DUMORTIER), *Angulomphalus expansus* (SOWERBY), *Cryptaenia* sp., *Eucyclus* sp., *Epulotrochus* gr. *actaeon* (D'ORBIGNY) et *Macroschiza seignettei* (DUMORTIER & FONTANNES).

- **Polypiers solitaires**

Ces faunes, en particulier les ammonites, ne relèvent pas des trois chronozones du Sinémurien supérieur comme évoqué par J. MATTEI (*in* BOGDANOFF *et al.* 1984) mais de la seule chronozone à *Raricostatum* et de ses deux sous-chronozone à *Macdonnelli* et à *Aplanatum*, condensées et remaniées en un unique banc.

3. Les Calcaires marneux roux condensés

3.1 Á Lacan (Bousquet de la Balme) (Fig. 2)

Plusieurs bancs de calcaire marneux légèrement gréseux, très bioclastiques (environ 1,5 m), affleurent dans les mêmes conditions que le Niveau de Lacan, mais ses éléments s'en distinguent à leur teinte rousse, aux épaisses croûtes ferrugineuses visibles à leur surface et à l'abondance des bélemnites. Le détail de la succession stratigraphique ne peut être relevée *in situ*, à l'exception du banc sommital, et c'est encore dans des blocs de pierres sèches que l'essentiel des faunes a été récolté. Celles-ci ne montrent aucun mélange au sein même de divers blocs étudiés. Elles rendent compte de plusieurs horizons carbonatés de faible épaisseur, très bioturbés et très condensés, séparés par des croûtes ferrugineuses. Avec l'appui des faunes, en particulier des ammonites, il est possible de distinguer les niveaux paléontologiques suivants (Fig. 2) :

- Calcaire marneux ferrugineux (**Lac niv. 2**). *Uptonia jamesoni* (SOWERBY). Pliensbachien inférieur, chronozone, sous-chronozone à *Jamesoni*.

- Calcaire gris à entroques, patine ferrugineuse, riche en bélemnites (**Lac niv. 3**), dont les blocs renferment des ammonites, non mélangées, provenant de trois horizons

chronostratigraphiques successifs de la chronozone à *Ibex*, sous-chronozone à *Valdani* :

- a/ *Acanthopleuroceras valdani* (D'ORBIGNY).

- b/ *Beaniceras centaurus* (D'ORBIGNY).

- c/ *Acanthopleuroceras alisense* (REYNÈS *in* HAUG).

- Calcaire ferrugineux à entroques et bélemnites (**Lac niv. 4**) dont les blocs représentent la chronozone à *Davoei* :

- a/ *Liparoceras kilsbiense* SPATH, sous-chronozone à *Maculatum* probable,

- b/ *Oistoceras figulinum* (SIMPSON), sous-chronozone à *Figulinum*. *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY) provient très vraisemblablement de ce niveau.

- Calcaire marneux, ferrugineux, à bélemnites (**Lac niv. 5**) à faune du Pliensbachien supérieur, chronozone à *Margaritatus*, sous-chronozone à *Stokesi* avec (**Lac niv. 5a**) : *Amaltheus stokesi* (SOWERBY), *Matteiceras* gr. *diornatum* (DOMMERGUES, MEISTER & FAURÉ), *Becheiceras gallicum* SPATH et, vraisemblablement, *Fuciniceras celebratum* (FUCINI). Le dernier banc est le seul bien visible en place (**Lac niv. 5b**). Sa surface est un hard-ground enduit de limonite, parsemé de très nombreuses bélemnites, correspondant à un clair arrêt de sédimentation. L'Harpoceratinae *Fieldingiceras depressum* (QUENSTEDT) de la sous-chronozone à *Subnodosus* en est la seule ammonite.

Les Calcaires roux condensés ont en outre fourni les brachiopodes *Gibbirhynchia curviceps* (QUENSTEDT) et *Tetrarhynchia* sp., plusieurs bivalves, *Gryphaea regularis* DESHAYE, *Pseudolimea* sp., *Pleuromya unioides* ROEMER et un gastéropode *Pleurotomaridé*.

3.2. Á Boussagues

Les calcaires oolithiques gris qui forment le substratum de l'ancien château sont recouverts par 2,5 m de calcaires biodétritiques en bancs irréguliers, ondulés, séparés par des joints de marne. L'ensemble appartient au Sinémurien supérieur, et non au Pliensbachien comme porté sur la carte géologique (BOGDANOFF *et al.* 1984). Les mauvaises conditions d'affleurement ne permettent pas le lever en continu la succession des couches sus-jacentes.

À *Pouest du vieux cimetière*, une plantation nous a permis cependant de récolter, hors place, dans un calcaire marneux clair, bioturbé et d'allure condensée, les ammonites phosphatées *Uptonia* gr. *bronnii* (ROEMER), les brachiopodes *Gibbirhynchia Cirpa fronto* (QUENSTEDT) sp., *Lobothyris punctata* (SOWERBY) et *Lobothyris lata* (DUBAR), et divers mollusques dont *Gryphaea mccullochi*. Cette association appartient au Pliensbachien inférieur, chronozone, sous-chronozone à *Jamesoni*.

4. Les Marnes grumeleuses

4.1 Á Lacan (Bousquet de la Balme)

Ce sont 1 à 2 m de marnes rousses, grumeleuses, à nodules de limonite, bélemnites (**Lac niv. 6**) devenant ensuite grises. Elles renferment un mélange de fragments d'ammonites phosphatées blanches du Pliensbachien supérieur au sein

duquel on pourrait séparer les associations suivantes :

a/ *Amaltheus stokesi* (SOWERBY), *Matteiceras isselioides* (DOMMERS, MEISTER & FAURÉ), *Matteiceras nitescens* (YOUNG & BIRD), *Lytoceras villae* MENEGHINI. Chronozone à Margaritatus, sous-chronozone à Stokesi.

b/ *Amaltheus subnodosus* (YOUNG & BIRD). Sous-chronozone à Subnodosus.

c/ *Pleuroceras* gr. *solare-spinatum*. Chronozone à Spinatum.

Le brachiopode *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY) y est également récolté.

Au sud de Lacan, la partie inférieure des vignes (aujourd'hui en jachère) nous a fourni des éléments de la même faune de la sous-chronozone à Stokesi avec *Amaltheus stokesi* (SOWERBY) et *Matteiceras isselioides* (DOMMERS, MEISTER & FAURÉ).

4.2. Á Boussagues

Á l'ouest du point 343, un verger permet la récolte hors place, dans un sédiment marneux, des ammonites phosphatées *Amaltheus margaritatus* DE MONTFORT et *Leptaleoceras lozeriense* (MONESTIER), avec les brachiopodes *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY) et *Liospiriferina rostrata* (SCHLOTHEIM). Cette association relève de la chronozone à Margaritatus, partie inférieure de la sous-chronozone à Gibbosus.

Au nord de la Croix de Clairac, la vigne la plus élevée en altitude sur les flancs du Mont Coudour et la piste forestière qui la longe dégagent un faciès du Pliensbachien non observé par ailleurs dans le bassin de Bédarieux. Il s'agit d'une succession de bancs de calcaire argileux bioclastique roux séparés par d'épais lits de marne indurée. Ces bancs sont une véritable encrinite, très riche en segments et en tiges de pentacrines. La macrofaune se compose, outre de nombreuses bélemnites, de radioles et de fragments de Cidaridés, de rares bivalves [*Chlamys textoria* (SCHLOTHEIM)], gastéropodes [*Anticonulus* gr. *delta* (DUMORTIER), *Eucyclus* ? sp.] et de brachiopodes dont *Tetrarhynchia tetrahedra* (SOWERBY) et *Lobothyris punctata* (SOWERBY). Une ammonite, *Amaltheus margaritatus* DE MONTFORT, permet de s'assurer qu'il s'agit d'un faciès particulier de la chronozone à Margaritatus (Pliensbachien supérieur).

5. Les Marnes grises

Ce sont les marnes supra-liasiques de DE ROUVILLE 1876, que NICKLÉS 1899 place dans le Toarcien. Elles forment un talus oblique, le plus souvent recouverts par les éboulis de la falaise du Dogger, qui peut se suivre de Bousquet de la Balme à la Papèterie-Vieille. Ensuite, elles s'infléchissent vers l'ouest, comme l'ensemble de la série jurassique, puis se redressent pour disparaître, à l'ouest de Palagret, sous le chevauchement de la Faille de Mazamet–Tantajo.

5.1. L'ancienne marnière de Palagret

Elle permet les meilleures observations (sud de Bédarieux). À partir des bancs marno-calcaires ferrugineux à bélemnites et « Grammocerotoides du groupe de *fieldingii* REYNES » signalés par MATTEI *et al.* 1971 (Pliensbachien inférieur et supérieur basal) :

– Argilites litées noires à faciès « schiste carton » (0,4 m), à empreintes d'*Harpoceras* du groupe de *H. serpentinum-falciferum*.

– Marnes grises (80 m environ), avec :

- 1,5 m : marnes rouges, grumeleuses, d'aspect condensé, à quelques ammonites phosphatées. Ce niveau, avait livré une faunule d'ammonite du Toarcien moyen à ROQUEFORT 1932. Nous avons bien retrouvé des ammonites de cet âge : *Hildoceras* gr. *bifrons* (BRUGUIERE), *Brodiceras* gr. *primarium* (LEHMAN), *Catacoeloceras dumortieri* (DE BRUN) et *Mucrodactylites mucronatus* (D'ORBIGNY). Chronozones à Bifrons et à Variabilis.

- 50 m environ : marnes grises, fines, qui ne nous ont pas fourni de fossiles, mais dans lesquelles ROQUEFORT 1932 signale plusieurs niveaux d'ammonites qu'il place dans l'Aalénien inférieur (*sensu* Haug) :

- *Dumortieria* sp. Toarcien supérieur, chronozone à Pseudoradiosa.

- *Pleydellia subcompta* (BRANCO) et *Cotteswoldia* sp. chronozone à Aalensis (partie inférieure vraisemblable). Des ammonites du même âge sont aussi signalées par cet auteur dans le ravin du Ruisseau des Canals avec : *Pleydellia aalensis* (ZIETEN), *P. fluitans* (DUMORTIER) et *Cotteswoldia distans* (BUCKMAN).

5.2. Á l'ouest de Boussagues

La présence du Toarcien avait été remarquée par ROQUEFORT 1932 qui y avait identifié les ammonites *Dumortieria* cf. *rhodanica* (HAUG), *Dumortieria* sp. et *Lucina* (= ? *Mesomiltha*) *plana* (ZIETEN), association du Toarcien supérieur, chronozone à Pseudoradiosa.

À l'ouest du point 343, les ammonites *Grammoceras penstriatum* BUCKMAN et *Podagrosites* gr. *quadratum* (QUENSTEDT), trouvées hors place, avec plusieurs bélemnites, attestent de la présence d'un faciès marneux condensé du Toarcien supérieur, chronozone à Thouarsense, sous-chronozone à Fascigerum.

6. L'ensemble calcaréo-dolomitique supérieur

Il forme le long escarpement méridien qui domine les dépôts liasiques, à l'est de Bédarieux, et s'étale au niveau du Causse de Carlencas.

C'est la « falaise bajocienne » de DE ROUVILLE. À sa partie inférieure, un banc à « rhynchonelles de grande taille » avait été remarqué par NICKLÉS 1899 qui y signalait également de nombreux échinodermes et polypiers. ROQUEFORT 1932 identifie la rhynchonelle aux espèces *R. quadriplicata* (ZIETEN) et *R. walkeri* (ROLLIER) et les place dans l'Aalénien supérieur qui viendrait ici en parfaite continuité sur l'Aalénien inférieur-moyen présent dans les marnes noires. BOGDANOFF *et al.* 1984 ne changent pas cette attribution. PEYBERNÉS & PÉLISSÉ 1985 puis CHARCOSSET *et al.* 1996 reconnaissent un important hiatus sédimentaire entre les marnes toarciennes et la première formation carbonatée du Dogger qui renferme des brachiopodes du Bathonien supérieur. C'est donc à la Formation des Calcaires à Stipites qu'ils attribuent la reprise de sédimentation, après la lacune de l'Aalénien et du Bajocien.

La corniche qui surblombe la **marnière de Boubals** (est de Bédarieux) permet de reconnaître, au-dessus des « marnes noires » :

6.1. Les Calcaires à stipites (13 m)

– Calcaires jaunes à entroques et radioles d'oursins (4 m) à lamines obliques.

– Lit marneux renfermant un biostrome de *Burmihynchia turgida* BUCKMAN, interprété comme un niveau d'inondation maximale.

– Calcaires lités gris ou jaunes (peltmicrite et peltsparite) à entroques, polypiers, sections de Nérinées, et les foraminifères *Alzonella cuvillieri*, *Kilianella blancheti*, *Orbitammina elliptica*. Cette assise se termine par un niveau de brèche polygénique situé au mur d'une discontinuité nette (Discontinuité D4 de CHARCOSSET). Cet ensemble est attribué au Bathonien supérieur (séquence Bt 3 de CHARCOSSET 1998).

6.2 Les Dolomies II (CHARCOSSET 1998) (environ 70 m), sans fossiles, noires, massives, cristallines et grenues, souvent pulvérulentes. Elles sont responsables des reliefs ruiniformes des plateaux (Cirque de Mourèze, par exemple). NICKLÉS 1899 y voyait déjà du Bajocien. Aucun fossile ne permet d'affiner l'âge Bathonien supérieur à Callovien inférieur avancé par CHARCOSSET 1998. Très karstifiées, en surface, elles forment le mur des Bauxites.

Biostratigraphie

1. Sinémurien supérieur (*partim*)

Nous nous référons aux biozonations établies par CORNA *et al.* 1997, BLAU & MEISTER 2000 et MEISTER 2010. Le niveau de condensation de Lacan renferme des ammonites appartenant aux deux sous-chronozones à Macdonnelli et à Aplanatum. Elles y sont mélangées dans un épais niveau de remaniement et de condensation dont le démantèlement en blocs ne permet aucune classification stratigraphique. Les associations permettent d'identifier les niveaux standards suivants (Fig. 2, 3) :

1.1. Chronozone à *Raricostatum* (*partim*)

1.1.1. Sous-chronozone à *Macdonnelli*

La population dominante de *Leptechioceras* gr. *meigeni* caractérise la sous-chronozone. La présence de *L. macdonnelli*, bien que rare, est évocatrice de sa partie supérieure correspondant à la zonule à *Macdonnelli* du standard, ou biohorizon à *Leptechioceras meigeni* et *L. macdonnelli* de BLAU & MEISTER 2000 et de MEISTER *et al.* 2012. *Gleviceras* gr. *subguibalianum* et *Eteoderoceras armatum* (SOWERBY), signalé par MATTEI (*in* BOGDANOFF *et al.* 1984), proviennent très vraisemblablement de ce niveau.

1.1.2. Sous-chronozone à *Aplanatum*

– Zonule à *Aureolum* : l'espèce indice *Paltechioceras aureolum*, permet d'attester de la présence de ce niveau à Bédarieux.

– Zonule à *Tardecrecens* : elle est bien exprimée par l'association *Paltechioceras tardecrecens* et *P. elicium* et correspond très vraisemblablement au biohorizon à *Paltechioceras tardecrecens*, *P. oosteri* et *P. reticostatum* de BLAU & MEISTER 2000 et MEISTER *et al.* 2012. *G. subguibalianum* peut également provenir dans ce niveau.

2. Pliensbachien inférieur

Rappelons que les populations d'ammonites du Pliensbachien inférieur ne sont, pour la plupart d'entre elles, pas trouvées *in situ*, mais dans des accumulations anthropiques de blocs qui renferment des associations non ou peu mélangées. La confrontation avec la biozonation standard du nord-ouest de l'Europe (DOMMERGUES *et al.* 1997, PAGE 2003) nous permet d'en reconstituer la succession (Fig. 2, 3).

2.2. Chronozone à *Jamesoni*

2.2.1. Sous-chronozone à *Jamesoni* : *Uptonia jamesoni* forme *jamesoni* (du Bousquet de la Balme) et *Uptonia bronni* (de Boussagues) proviennent de la même zonule à *Jamesoni* du standard.

2.3. Chronozone à *Ibex*

2.3.1. Sous-chronozone à *Valdani* : trois des cinq horizons standards (zonules) de la sous-chronozone sont identifiés à Bédarieux :

– Zonule à *Valdani*, avec la présence de l'espèce indice *Acanthopleuroceras valdani*.

– Zonule à *Actaeon*, représenté ici par la seule présence de *Beaniceras centaurus*. *A. actaeon* (D'ORBIGNY) n'y est pas identifié et l'on peut aussi noter l'absence du genre *Metaderoceras*, qui est pourtant classique à ce niveau dans les Causses (SCIAU 2004) et les Pyrénées (FAURÉ 2002, FAURÉ & TÉODORI 2019).

– Zonule à *Alisiense*, avec l'espèce indice *A. alisiense* qui semble ici assez abondante.

Aucun représentant de la **sous-chronozone à *Luridum*** n'y est identifié, évoquant son absence de dépôt.

2.4. Chronozone à *Davoei*

2.4.1. Sous-chronozone à *Maculatum* : *Liparoceras kilsbiense* est la seule ammonite pouvant de façon assez fiable attester de la présence de la sous-chronozone à Bédarieux. L'absence du genre *Aegoceras* à Bédarieux est plus singulière. La sous-chronozone à *Capricornus* n'y est pas représentée.

2.4.2. Sous-chronozone à *Figulinum* : Elle est bien caractérisée par l'espèce indice *Oistoceras figulinum* qui caractérise aussi la zonule à *Figulinum*. Comme dans les Grands-Causses et les Corbières, *Lytoceras fimbriatum* provient très vraisemblablement de ce niveau.

3. Pliensbachien supérieur

3.1. Chronozone à *Margaritatus*

ETAGES	CHRONOZONES	STANDARD ZONAL D'EUROPE OCCIDENTALE Dommergues <i>et al.</i> (1997) ; Corna <i>et al.</i> (1997) ; Blau & Meister (2000) ; Page (2003) ; Meister (2010) ; Fauré & Bohain (2017)			FORMATIONS LITHOLOGIQUES	ETAGES
		SOUS-CHRONOZONES	ZONULES	BIOHORIZONS REGIONAUX RECONNUS		
PLIENSBACHIEN SUPERIEUR	SPINATUM	APYRENUM		Pleuroceras apyrenum/spinatum	MARNES GRUMELEUSES	PLIENSBACHIEN SUPERIEUR
	MARGARITATUS	GIBBOSUS	Algovianum	Leptaleoceras lozeriense*		
			Kurrianum/Bertrandi			
			Ugdulenai			
			Macrum			
			Ragazzoni			
	SUBNODOSUS	Boscense	Fieldingiceras depressum			
		Depressum				
	STOKESI	Celebratum	Fuciniceras celebratum			
		Nitescens	Matteiceras isselioides/nitescens			
		Monestieri	Matteiceras diornatum			
		Occidentale				
PLIENSBACHIEN INFÉRIEUR	DAVOEI	FIGULINUM	Figulinum	Oistoceras figulinum	CALCAIRES MARNEUX BIOCLASTIQUES CONDENSES	PLIENSBACHIEN INFÉRIEUR
			Angulatum			
		CAPRICORNUS	Gamma			
	Capricornus					
	Lataecosta					
	MACULATUM	Maculatum	Liparoceras kilsbiense			
		Truemani				
	IBEX	LURIDUM	Luridum			
			Crassum			
			Rotundum			
		VALDANI	Alisiense	Acanthopleuroceras alisiense		
			Actaeon	Beaniceras crassum		
Valdani			Acanthopleuroceras valdani			
Maugenesti						
Arietiforme						
MASSEANUM	Masseanum					
JAMESONI	JAMESONI	Regnardi/Pettos	Uptonia jamesoni/bronni *			
		Jamesoni				
	BREVISPIINA	Submuticum				
		Brevispina				
	POLYMORPHUS	Polymorphus				
	TAYLORI	Taylori				
		Nodogigas				
Donavani						
SINEMURIEN	RARICOSTATUM	Romanicum	Paltechioceras tardecrescens et P. elicium	NIVEAU DE LACAN	SINEMURIEN	
		Tardecrescens				
		Aureolum	Paltechioceras aureolum			
	MACDONNELLI	Macdonnelli	Leptechioceras meigeni et L. macdonnelli			
		Meigeni				
	RARICOSTATUM	Charpentieri				
		Boehmi				

Fig. 3 : Succession des biohorizons d'ammonites du Sinémurien supérieur et du Pliensbachien reconnu régionalement dans le bassin de Bédarieux. Comparaison avec le standard établi en Europe du Nord-Ouest à l'échelle de la chronozone, de la sous-chronozone et de la zonule. **Légende.** Astérisque : Ammonites présentes dans le seul secteur de Boussagues ; la **flèche** matérialise le remaniement des ammonites de la zonule à Nitescens dans les Marnes grumeleuses.

3.1.1. Sous-chronozone à Stokesi

Amaltheus stokesi, en est l'espèce indice. Trois de ses quatre horizons standards y sont représentés :

- Zonule à Monestieri : avec *Matteiceras diornatum* et *Amaltheus stokesi*.
- Zonule à Nitescens : avec *Matteiceras nitescens*, *Matteiceras isselioides*, *Lytoceras villae* et *Amaltheus stokesi*.
- Zonule à Celebratum : avec l'espèce indice *Fuciniceras celebratum*.

3.1.2. Sous-chronozone à Subnodosus :

– Zonule à Depressum : l'espèce indice *Fieldingiceras depressum*, est présente dans le banc qui clôture les Calcaires marneux roux condensés alors que *Amaltheus subnodosus* est observé dans les Marnes grumeleuses sus-jacentes.

3.1.3. Sous-chronozone à Gibbosus

Elle est représentée, très condensée, dans les Marnes grumeleuses de la région de Boussagues où les ammonites identifiées, *Leptaleoceras lozeriense* et *Amaltheus margaritatus* sont représentatives d'un biohorizon à *Leptaleoceras lozeriense* équivalent à la zonule à Ugduleni du standard.

3.1.4. Chronozone à Spinatum

Plusieurs fragments de *Pleuroceras* gr. *solare-spinatum* permettent pour la première fois à Bédarioux, d'identifier le Pliensbachien terminal (sous-chronozone à *Apyrenum* vraisemblable).

4. Observations sur le Toarcien

À l'exception de la chronozone à *Tenuicostatum*, dont l'absence rend compte d'une importante lacune à la base du Toarcien, toutes les chronozones standards du Toarcien (ELMI *et al.* 1997, PAGE 2003) ont pu être identifiées à Bédarioux :

Chronozone à Serpentinum, sous faciès Schiste Carton, avec *Harpoceras* gr. *serpentinum-falciferum*.

Chronozone à Bifrons, sous-chronozone à Bifrons, avec l'espèce indice *Hildoceras bifrons*.

Chronozone à Variabilis, sous-chronozone à Variabilis avec un *Brodiceras* gr. *primarium* le *Phymatoceratinae* microconche de *Haugia*, gr. *primarium* et plusieurs *Dactylioceratidae*, *Catacoeloceras dumortieri* et *Mucrodactylites mucronatus*.

Chronozone à Thouarsense, sous-chronozone à Fascigerum, avec *Grammoceras penestriatum* et *Podagrosites* cf. *quadratum*.

Chronozone à Pseudoradiosa

Chronozone à Aalensis, sous-chronozone à Mactra.

Paléobiogéographie

Le bassin de Bédarioux est peuplé, du Sinémurien supérieur au Pliensbachien, d'ammonites appartenant clairement au Domaine paléobiogéographique euroboréal. La présence de rares espèces que l'on peut qualifier d'ubiquistes et d'exceptionnels taxons présentant un cachet purement téthysien, ne saurait pas mettre en cause le provincialisme paléobiogéographique accusé des ammonites.

1. Au Sinémurien supérieur

Alors que *Leptechioceras* gr. *meigeni*, *L. macdonnelli*, *Paltechioceras aureolum*, *P. elicatum* et *Eteoderoceras armatum* expriment des affinités nord-ouest européennes très marquées, *Paltechioceras tardecrescens* et *Gleviceras subguibalianum* présentent au contraire une distribution plus ubiquiste, étendue à la Téthys méditerranéenne (Austro-alpin, Maghreb), voire aux régions pacifiques.

2. Au Pliensbachien inférieur

Les affinités paléobiogéographiques euro-boréales sont particulièrement évidentes et toutes les espèces répertoriées à Bédarioux appartiennent à des familles dont l'histoire évolutive s'est en totalité déroulée sur les plates-formes ouest-européennes. C'est le cas des Polymorphitidae (genre *Uptonia*) de la chronozone à Jamesoni, des Acanthopleuroceratidae (genre *Acanthopleuroceras*) de la chronozone à Ibex et des Liparoceratidae (genres *Liparoceras*, *Beaniceras*, *Oistoceras*) des chronozones à Ibex et à Davoei. Seule exception, *Lytoceras fimbriatum* montre, durant la chronozone à Davoei, une répartition plus large, étendue à la Téthys méditerranéenne.

3. Au Pliensbachien supérieur

Les populations dominantes d'Amaltheidae (genres *Amaltheus*, *Pleuroceras*) sont également des formes typiquement euro-boréales. La sous-chronozone à Stokesi et la partie inférieure de la sous-chronozone à Subnodosus font cependant figures d'exception, car les Amaltheidae y sont surclassés par des Harpoceratinae nombreux présentant de fortes affinités morphologiques avec les Harpoceratinae qui s'épanouissent à la même période dans la Province méditerranéenne. Il est bien établi que les Harpoceratinae répertoriées à ce niveau, ici regroupées dans les genres *Matteiceras* et *Fieldingiceras*, sont représentés par des espèces totalement endémiques à la Province nord-ouest européenne et qu'elles prédominent dans les confins méridionaux du craton européen où leur présence donne un cachet « méridional » aux associations d'ammonites. Au sein de leur aire de répartition maximale, nous citerons les Pyrénées (FAURÉ 2002), les Corbières (FAURÉ 2002, 2006), la Provence (LANQUINE 1929), les Chaînes ibériques (COMAS-RENGIFO 1985), les Asturies (SUAREZ-VEGA 1974, RODRIGUEZ-LUENGO *et al.* 2012), les Chaînes cantabriques (COMAS-RENGIFO & GOY 2010) et le Bassin lusitanien (DOMMARGUES & MOUTERDE 1980). L'expansion de ces taxons peut cependant atteindre le Lyonnais (RULLEAU 2007), la Bourgogne (DOMMARGUES & MOUTERDE 1980), la Lorraine (MAUBEUGE 1974) et la Vendée (com. orale P. BOHAIN). Elles atteignent également l'Angleterre (HOWARTH 1955, 1992) et l'Allemagne méridionale (FISCHER 1975). Il s'agit alors d'exemplaires peu nombreux, voire d'individus isolés, qui se mêlent à une majorité d'Amaltheidés. Seule exception, *Fuciniceras celebratum*, qui est aussi présent dans les Causses (MEISTER 1989) et les Corbières (FAURÉ 2002, 2006), est la seule espèce de la chronozone à Stokesi à présenter un cachet téthysien très affirmé.

La sous-chronozone à Gibbosus montre la même association entre les Amaltheidae franchement nord-ouest européens et

des Arieticeratinae d'affinité téthysienne (genres *Arieticeras* et *Leptaleoceras*) durablement installés dans la partie méridionale de l'archipel européen, témoignant d'influences méridionales persistantes.

Évolution sédimentaire et paléogéographique

1. À l'Hettangien

Les « Dolomies cubiques » à lamines cryptalgaires suggèrent des zones intertidales et supratidales périodiquement émergées sur lesquelles se développent des tapis microbiens sous une très faible tranche d'eau. Des empreintes de dinosaures y sont connues. L'ensemble évoque un milieu margino-littoral de marais maritime très plat. À l'Hettangien supérieur, l'apparition de calcarénites et de marnes marque une accélération de la tendance transgressive et les premières influences marines. Les niveaux riches en accumulations de débris de bois et de plantes attestent d'un milieu côtier saumâtre, calme et protégé, de type baie ou lagune, sous forte influence continentale. Ils témoignent d'un couvert végétal dominé par une flore arborescente en grande majorité constituée de conifères. Un même constat est fait dans d'autres régions des Causses, qui suggère un climat tropical, moyennement humide, très sec, « écologiquement difficile et instable » (MOREAU *et al.* 2019).

2. Au Sinémurien

L'apparition de calcaires oolitiques marque un changement radical dans la sédimentation avec la généralisation de milieux à la fois plus ouverts et plus profonds, avec une faible subsidence et un fort hydrodynamisme qui génère des épandages de sables oolitiques et bioclastiques, parfois érigés en barres ou en barrières. Les végétaux y sont désormais absents alors qu'apparaissent les premiers organismes benthiques tels les brachiopodes, les crinoïdes et les pectinidés. Ces conditions vont persister durant le Sinémurien inférieur et, partiellement, supérieur. Elles traduisent une transgression, vraisemblablement due à une élévation progressive du niveau eustatique moyen. L'ensemble culmine dans une discontinuité (I3, intra-sinémurienne de FAURÉ 2002) qui traduit une exondation de la plate-forme marquée par un pic de régression eustatique.

Les dépôts du Sinémurien terminal (chronozone à *Raricostatum*) sont représentés par le Niveau de Lacan, horizon pelliculaire de condensation qui remanie et mélange, dans un contexte taphonomique très complexe, des ammonites des zonules à *Macdonnelli*, *Aureolum* et *Tardecrescens*. Ce dépôt est l'équivalent latéral de la dernière séquence du Sinémurien, qui s'exprime en Languedoc – Corbières, à partir de la zonule à *Boehmi*, par la Fm. Montredon-des-Corbières (FAURÉ & ALMÉRAS 2006) et a pu être individualisée dans de nombreuses localités des Causses (MICHARD & CORMOUL 1978, MICHARD *et al.* 1979, MEISTER *et al.* 2012). Cette séquence voit l'installation définitive de conditions de plate-forme distale très ouverte aux influences marines externes, comme en témoigne l'abondance des mollusques, notamment des céphalopodes. Elle résulte d'une différenciation paléogéographique profonde au-dessus de la discontinuité I3, avec une reprise diachrone de la sédimentation à partir des zones subsidentes issues des remodelages post-

hercyniens (CURNELLE & DUBOIS 1986), comme le bassin Languedocien ou le bassin des Causses qui se dessine désormais durant la chronozone à *Raricostatum* (MICHARD *et al.* 1979). Cette séquence est particulièrement réduite sur ce que l'on peut considérer comme la première expression du Seuil cévenol (BAUDRIMONT & DUBOIS 1977) ou seuil caussenard (MICHARD & CORMOUL 1978, LEFAVRAIS-RAYMOND 1984, LEFAVRAIS-RAYMOND & LABLANCHE 1985), région sur laquelle, elle peut totalement disparaître (« paléobosse de Murène » de MICHARD *et al.* 1979). Elle se termine invariablement par un hard-ground karstifié qui matérialise une importante lacune du Pliensbachien basal.

3. Au Pliensbachien

La sédimentation ne reprendra pas, dans le bassin de Bédarieux, avant la partie supérieure de la chronozone à *Jamesoni* (sous-chronozone à *Jamesoni*). Jusqu'à la sous-chronozone à *Subnodosus* (*partim*) (chronozone à *Margaritatus*), la sédimentation argilo-carbonatée reste particulièrement condensée, avec des dépôts discontinus, lenticulaires, dont les bancs sont séparés par une succession de hard-grounds et dont les successions d'ammonites incomplètes témoignent bien de l'existence de nombreuses lacunes sédimentaires (Fig. 2, 3). La première séquence sédimentaire plienschbachienne se termine par un arrêt de sédimentation bien marqué situé au-dessus de la zonule à *Depressum* (sous-chronozone à *Subnodosus*).

À partir de la partie supérieure de la sous-chronozone à *Subnodosus*, le sédiment devient argileux. Il n'en est pas moins particulièrement très condensée (1 à 2 m environ, pour le Pliensbachien supérieur), avec des cordons discontinus d'ammonites phosphatées, remaniées et resédimentées, comme en témoigne par exemple l'inversion stratigraphique apparente de certains niveaux d'ammonites : les Calcaires marneux roux à bélemnites se terminent avec la zonule à *Depressum*, sous-chronozone à *Subnodosus*, alors que les Marnes grumeleuses sus-jacentes débutent avec des ammonites resédimentées de la zonule à *Nitescens*, sous-chronozone à *Stokesi*. Un cordon d'ammonites phosphatées situé dans un niveau non basal de cette assise livre des *Pleuroceras* resédimentés du Pliensbachien terminal. Les mauvaises conditions d'affleurement ne permettent pas de repérer de discontinuité sédimentaire au sommet du Pliensbachien.

Cette réduction sédimentaire est encore l'expression d'une zone de haut-fond qui, dans le prolongement méridional du Seuil cévenol, sépare les régions subsidentes du bassin des Causses, au nord, du bassin languedocien, au sud.

Le faciès de calcaire marneux à encrines qui affecte les dépôts du Pliensbachien supérieur (chronozone à *Margaritatus*) de la partie occidentale du fossé de Bédarieux dans le secteur de Boussagues, n'a pas d'équivalent latéral bien identifié dans le reste du bassin, et les seuls niveaux de l'on puisse placer en équivalence latérale sont des marnes grumeleuses, condensées et partiellement lacunaires, à ammonites phosphatées de Bousquet de la Balme, qui ont un âge identique. Ce faciès, de type plate-forme peu profonde soumise à une forte énergie, apparaît ainsi développé dans la seule extrémité occidentale

du bassin de Bédarieux où, sur les flancs du Mont Coudour sa présence pourrait être mise en relation avec un jeu synsédimentaire ancien de la faille minéralisée de Bousquet d'Orb – Lamalou, toute proche, qui limite à l'ouest les dépôts du bassin jurassique. Un faciès à encrines sensiblement identique se retrouve plus au nord dans le témoin de Bernagues (ouest du Jurassique de l'Escandorgue) (ROQUEFORT 1932) que l'on peut placer dans le prolongement nord de cette même faille et dont l'activité au Jurassique peut être corrélée avec celle du Seuil cévenol.

4. Le Toarcien

Il connaît la généralisation des faciès argileux. Après un court épisode euxinique durant la chronozone à *Serpentinum*, la sédimentation du Toarcien moyen, et partiellement supérieur, reste particulièrement condensée, réduite à moins d'un mètre d'argile à cordons d'ammonites phosphatées appartenant aux sous-chronozones à *Bifrons*, à *Variabilis* et à *Thouarsense*, avec une succession et des faciès identiques à ceux observés sur les versants du Seuil cévenol ; versant nord-occidental (coupes de la vallée de la Vis, environs de Murène et des Sièges, environs de Roqueredonde) (LEFAVRAIS-RAYMOND & LABLANCHE 1985, FAURÉ & GUIBERT 2017) ; versant méridional (Dôme de Gornières) (AUBAGUES & LEFAVRAIS-RAYMOND 1974). À Bédarieux, comme partout à l'aplomb et sur les marges du Seuil cévenol, c'est à partir de la chronozone à *Pseudoradiosa* que les structures préexistantes s'annoient sous la sédimentation argileuse qui va perdurer jusque dans un niveau élevé de la chronozone à *Aalensis* (ROQUEFORT & DAGUIN 1929, LEFAVRAIS-RAYMOND & LABLANCHE 1985, FAURÉ & GUIBERT 2017). Le Toarcien du fossé de Bédarieux exprime ainsi une succession identique à celle de la retombée occidentale du Seuil cévenol. La sédimentation y subit un arrêt, ou une importante érosion, sous les dépôts carbonatés du Bathonien supérieur (CHARCOSSET 2000).

5. Au Jurassique moyen

Nous retrouvons une série réduite de Calcaires à *Stipites* (Bathonien supérieur) reposant directement sur les marnes toarciennes (CHARCOSSET *et al.* 1996). Cette succession est identique à celle observée dans plusieurs localités de l'axe du Seuil cévenol (CHARCOSSET 1998, 2000).

Conclusion

Le Jurassique du bassin de Bédarieux offre une trilogie sédimentaire jurassique classique : à la partie inférieure une épaisse série calcaréo-dolomitique, Hettangien à Sinémurien – une assise médiane à dominante argileuse, Pliensbachien à Toarcien – une dalle calcaréo-dolomitique supérieure, Bathonien à Callovien (?). Les couches de passage aux deux premières de ces assises se sont révélées très fossilifères et ont fourni de nombreuses ammonites permettant d'en préciser la chronostratigraphie, à ce jour peu connue, qui fait l'objet de cette présente étude. Il s'agit en fait d'une superposition de niveaux calcaires et argilo-calcaires condensés, très remaniés, séparés par des surfaces d'arrêt de sédimentation, qui témoignent, du Sinémurien supérieur au Pliensbachien

supérieur, d'une sédimentation très discontinue, représentative d'une zone de haut-fond. Les ammonites y sont fréquemment resédimentées et leur fossilisation révèle la complexité du contexte taphonomique.

Dans ce contexte de seuil paléogéographique, la présence du Sinémurien supérieur bien daté par ammonites de la chronozone à *Raricostatum* (sous-chronozones à *Macdonnelli* et à *Aplanatum*) est remarquable et le « Niveau de Lacan » s'est révélé très fossilifère, avec des associations particulièrement diversifiées de bivalves, gastéropodes, brachiopodes et ammonites dont les espèces appartenant aux genres *Leptechioceras* et *Paltechioceras* s'avèrent toujours rares dans le sud de la France (FAURÉ & ALMÉRAS 2006, MEISTER *et al.* 2012).

Le Pliensbachien inférieur y est également bien daté par des ammonites appartenant aux trois chronozones à *Jamesoni*, à *Ibex* et à *Davoei*, mais l'absence de nombreux taxons ou groupes de taxons témoigne du caractère très discontinu de la sédimentation. À partir de la sous-chronozone à *Subnodosus* (chronozone à *Margaritatus*, Pliensbachien supérieur), un retour brutal à la sédimentation argileuse s'accompagne d'irrégularités sédimentaires particulièrement marquées, de lacunes et de phénomènes d'érosion-resédimentation à l'origine de l'inversion stratigraphique observée à Bousquet de la Balme.

Après un épisode euxinique peu épais, les dépôts uniformément argileux et schistoïdes du Toarcien pouvaient suggérer une période de calme sédimentaire. Il n'en est rien car cette période représentée par des argiles noires, épaisses et homogènes, se limite au seul intervalle chronozone à *Pseudoradiosa* – chronozone à *Aalensis* (Toarcien supérieur *pars*), les chronozones à *Bifrons*, à *Variabilis* et à *Thouarsense* étant encore représentées par des dépôts lenticulaires, condensés, resédimentés, à ammonites phosphatées.

Il est de plus maintenant établi qu'une importante lacune affecte, au passage Lias-Dogger, les dépôts du Toarcien terminal, de l'Aalénien, du Bajocien et du Bathonien inférieur à moyen, le Bathonien supérieur (Calcaire à *Stipites*) reposant directement à Bédarieux, sur les argiles noires du Toarcien.

L'évolution tectono-sédimentaire du bassin jurassique de Bédarieux est, tout au long de son histoire, soumise à l'influence d'une zone d'instabilité tectonique à sédimentation réduite en épaisseur et du fait d'importantes lacunes identifiées tout au long du Jurassique inférieur et Jurassique moyen. Ce haut-fond, s'inscrit dans l'actuel faisceau cévenol et correspond au Seuil cévenol de BAUDRIMONT & DUBOIS 1977 ou Seuil caussenard de MICHARD & CORMOUL 1978. Il a été bien démontré par ces auteurs que plusieurs gradins limités par des failles synsédimentaires délimitaient autant de blocs basculés sur lesquels le Jurassique est discordant et sur les marges desquelles, et au-delà, il se développe en épaisseur, avec un caractère plus marneux et plus ouvert, en direction du graben des Grand-Causse vers le nord, et du Bassin languedocien, vers le sud, avec lequel il assure vraisemblablement une transition ménagée.

Étude systématique des ammonites

Classe Cephalopoda CUVIER, 1795

Sous-classe Ammonoidea ZITTEL, 1884

Ordre Psiloceratida HOUSA, 1965

Super-famille Lytoceratoidea NEUMAYR, 1875

Famille Lytoceratidae NEUMAYR, 1875

Sous-famille Lytoceratinae NEUMAYR, 1875

Genre *Lytoceras* SUESS, 1865

Espèce-type : *Ammonites fimbriatus* J. SOWERBY, 1817

Lytoceras fimbriatum (J. SOWERBY, 1817)

Pl. 3, Fig. 1 – 2

1817. *Ammonites fimbriatus* J. SOWERBY, Pl. 164.

2015. *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY). HOFFMANN, Fig. 6a–b (figuration de l'holotype).

2017. *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY). FAURÉ & BOHAIN, Pl. 2, Fig. 5, Pl. 3 Fig. 1, Pl. 4, Fig. 1, Pl. 5, Fig. 11, avec la synonymie.

2019. *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY). KNIGHT *et al.*, Fig. 6.1C.

2019. *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY). FAURÉ & TÉODORI, p. 282.

Ce *Lytoceras* de grande taille habituelle, est bien reconnaissable à sa coquille évolutive, sa section subcirculaire et sa costulation faite de côtes simples, fines et serrées, radiales ou légèrement proverses. L'ornementation des premiers tours peut présenter des « collerettes » aléatoirement espacées plus ou moins suivies de constrictions.

Âge : Cette espèce, très commune dans le Pliensbachien inférieur, est peu informative en biostratigraphie en raison de l'importance de son extension stratigraphique. Elle présente un acmé dans la partie supérieure de la sous-chronozone à Figulinum (FAURÉ, 2002). C'est l'âge que nous avons assigné à nos spécimens.

Répartition : *Lytoceras fimbriatum* est une espèce ubiquiste, largement répandue dans l'ensemble du Domaine nord-ouest européen (France, Angleterre, Allemagne, Portugal, Chaînes ibériques), mais également sur les marges de la Téthys, voire du Domaine franchement téthysien (Maroc, Sicile, Dorsale tunisienne).

Matériel : Calcaires marneux roux condensés. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 4b : 3 ex. MHNT.PAL.2021.1.16–17.

Superfamille Arietitoidea HYATT, 1875

Famille Oxynoticeratidae HYATT, 1875

Sous-famille Gleviceratinae GUEX, RAKUS, MORARD & QUARTIER-LA-TENTE, 2008

Genre *Gleviceras* BUCKMAN, 1918

Espèce-type : *Gleviceras glevense* BUCKMAN, 1918 [= *Oxynoticerus subguibalianum* PIA, 1914 *nov. nom. pro Amaltheus guibalianus* (D'ORBIGNY, 1844) *in* WRIGHT (1881)]

Gleviceras gr. subguibalianum (PIA, 1914)

Pl. 1, Fig. 1-3

1881. *Amaltheus Guibalianus* D'ORBIGNY. Wright, Pl. 45, Fig. 1-2, 6-7, seuls.

? 1907b. *Oxynoticerus cf. lotharingicum* REYNÈS. NICKLÈS, p. 595.

1914. *Oxynoticerus subguibalianum* *nov. nom.* PIA, Pl. 5 Fig. 5 ; Pl. 6, Fig. 9 ; Pl. 9, Fig. 1a, d – e.

1918. *Gleviceras glevense* *nom. nov.* BUCKMAN, Pl. 27, Fig. 3 ; Pl. 28, Fig. 2 ; Pl. 29, Fig. 3 ; Pl. 30, Fig. 4.

Citations récentes :

1997. *Gleviceras subguibalianum* (PIA). CASSEL, Pl. 9, Fig. 1.

2003. *Gleviceras gr. subguibalianum* (PIA). MEISTER & FRIEBE, Pl. 10, Fig. 1, 2, 4, avec la synonymie.

2007. *Gleviceras gr. subguibalianum* (PIA). BRANGER, Fig. 4.

2007. *Gleviceras gr. subguibalianum* (PIA). GECZY & MEISTER, Pl. 26, Fig. 2–4, 7, avec la synonymie.

2007. *Gleviceras subguibalianum* (PIA). RULLEAU, Pl. 18, Fig. 3a – b ; Pl. 19, Fig. 1, 2a–b.

2008. *Gleviceras gr. subguibalianum* (PIA). GUEX *et al.*, Pl. 14, Fig. 1, 2 ; Pl. 15, Fig. 1, 2 ; Pl. 16, Fig. 9, avec la synonymie.

2012. *Gleviceras gr. subguibalianum* (PIA). MEISTER *et al.*, Pl. 1, Fig. 2 ; Pl. 2, Fig. 1, 2.

2013. *Gleviceras subguibalianum* (PIA). HOWARTH, Fig. 24 a – e.

2017. *Gleviceras gr. subguibalianum* (PIA). DOMMARGUES & MEISTER, Fig. 99.

Nous disposons de trois spécimens de cet Oxynoticeratidae suboxycône, à ombilic profond assez ouvert, de grande taille, dont le plus volumineux, pourvu du début de la loge d'habitation, atteint 250 mm de diamètre (Pl. 2, Fig. 3). Tous montrent une importante modification de la morphologie au cours de l'ontogénèse. Les tours internes sont nettement oxycônes, avec une section ogivale haute et une aire ventrale aiguë, très étroite, qui porte une carène tranchante. L'ornementation, bien marquée et assez dense, y est faite de côtes fines, flexueuses, confusément intercalées de côtes plus fines, faiblement projetées vers l'avant à la périphérie du tour. Au-delà, d'un diamètre de 100 mm environ, la section devient ogivale assez épaisse, avec une aire ventrale arrondie, non carénée. L'ornementation y est très variable et seulement présente sur le pseudo-test, les moules internes étant totalement lisses (Pl. 2, Fig. 3). L'ornementation du spécimen Pl. 2, Fig. 1 se réduit à des ondulations mousses, assez rigides, intéressant les deux tiers inférieurs du tour, le tiers supérieur étant lisse. Le spécimen Pl. 2 Fig. 3 est par contre encore orné, à plus de 200 mm de diamètre, de fortes côtes espacées au relief peu marqué, projetées en avant sur le tiers supérieur du flanc (Pl. 2, Fig. 3). Toute costulation disparaît au-delà après 200 mm de diamètre.

Comparaisons : *Gleviceras guibalianum* (D'ORBIGNY), sensiblement du même âge, présente des tours plus larges et son ornementation est plus forte et plus espacée. *G. doris* (REYNÈS) est une forme plus ancienne (chronozone à Oxynotum) dont la coquille est épaisse, à costulation grossière, très rigide, à l'aire ventrale large et l'ombilic particulièrement profond. Au

contraire, *Gleviceras victoris* (DUMORTIER), *G. lotharingum* (REYNÈS), *G. rigidum* (PIA) et *G. iridescens* TUTCHER & TRUEMAN appartiennent à un même groupe de *Gleviceras* plus oxycônes et plus comprimés que *G. subguibalianum*, à l'ombilic plus fermé et la costulation plus fine et plus flexueuse dans les tours internes. Ces espèces pourraient représenter des formes de transition avec le genre *Radstockiceras* (EDMUNDS *et al.* 2003).

Âge et répartition : L'espèce offre une répartition stratigraphique assez large au sein de la chronozone à *Raricostatum* dans laquelle elle est présente dans les deux sous-chronozones à *Macdonnelli* et à *Aplanatum* (DOMMERMUES 1993). Dans les Causses, elle est reconnue, à la fois, dans les sous-chronozones à *Macdonnelli* et à *Aplanatum* (MEISTER *et al.* 2012), ce qui correspond aux âges représentés dans le Niveau de Lacan. Sa répartition est aussi très large dans le Domaine euro-boréal (France, Angleterre, Allemagne) mais aussi dans le Domaine téthysien (Austro-alpin hongrois et autrichien) (GECZY & MEISTER 2007), le Haut-Atlas marocain (GUEX *et al.* 2008) et le Domaine pacifique.

Matériel : Niveau de Lacan, Bousquet de la Balme, Lacan niv. 1 : 3 ex. MHNT.PAL.2021.13–15.

Famille Echioceratidae BUCKMAN, 1913

Genre *Paltechioceras* BUCKMAN, 1924

Espèce-type : *Paltechioceras elicitum* BUCKMAN, 1924

***Paltechioceras tardecrescens* (HAUER, 1856)**

Pl. 2, Fig. 1

1856. *Ammonites tardecrescens* HAUER, Pl. 3, Fig. 10–11.
 1924. *Leptechioceras aplanatum* (HYATT). BUCKMAN, Pl. 482.
 1926. *Euechioceras nobile* TRUEMAN & WILLIAMS. BUCKMAN, Pl. 443.

Citations récentes :

2003. *Paltechioceras tardecrescens* (HAUER). MEISTER & FREIBE, Pl. 11, Fig. 10, 1, avec la synonymie.
 2003. *Paltechioceras tardecrescens* (HAUER). BLAU *et al.*, Pl. 1, Fig. 18 ; Pl. 3, Fig. 20, 22, 24–27, Pl. 4, Fig. 10–12. Part 3, avec la synonymie concernant les citations pacifiques.
 2010. *Paltechioceras tardecrescens* (HAUER). COMAS-RENGIFO & GOY, Pl. 2, Fig. 3. Asturies.
 2010. *Paltechioceras tardecrescens* (HAUER). VENTURI *et al.*, Fig. p. 20.
 2017. *Paltechioceras* gr. *tardecrescens* (HAUER). DOMMERMUES & MEISTER, Fig. 116, avec la synonymie concernant les citations sud-téthysiennes.
 2019. *Paltechioceras tardecrescens* (HAUER). KNIGHT *et al.*, text–Fig. 6.5A–B.

Citations régionales :

1936. *Coroniceras parthenope* REYNÈS. ROQUEFORT, p. 78, Pl. I et II.
 1978. *Paltechioceras* cf. *elicitum* BUCKMAN. LEFAVRAIS-RAYMOND, p. 25.
 ?1986. *Paltechioceras aplanatum* (HYATT). MATTEI, p. 354.
 1997. *Paltechioceras elicitum* BUCKMAN. CASSEL, Pl. 7, Fig. 6.

2002. *Paltechioceras tardecrescens* (HAUER). FAURÉ, p. 697, Pl. 2, Fig. 11.

2004. *Paltechioceras elicitum* (BUCKMAN.). SCIAU, Pl. 14, Fig. 5–6.

2004. *Paltechioceras* sp. ind., SCIAU, Pl. 14, Fig. 7–8.

2006. *Paltechioceras tardecrescens* (HAUER). FAURÉ, Pl. Fig. 20a–b, 21, avec la synonymie des citations régionales.

2012. *Paltechioceras tardecrescens* (HAUER). MEISTER *et al.*, Pl. 7,1, 3 ; Pl. 10, Fig. 3, 4, 6 ; Pl. 11, Fig. 1–3, avec la synonymie.

Un spécimen pourvu de la loge d'habitation et plusieurs empreintes sont rapportés à ce *Paltechioceras* qui regroupe des formes très serpenticônes, à costulation régulière, fine, rigide et subradiaire. Sa coquille présente une section subelliptique, légèrement comprimée, des flancs à peine bombés et une aire ventrale aplatie, dont la forte carène est bordée par deux sillons de profondeur moyenne qui lui donnent une section faiblement tricaréné. Les côtes de notre spécimen sont cependant légèrement proverses et cintrées et leur densité inférieure à celle de la forme type, autant de caractères qui le rapprochent d'une autre espèce, très voisine et du même âge, *P. flexicostatum* (TRUEMAN & WILLIAMS).

Autres formes très proches avec lesquelles il faut comparer notre spécimen, *P. insigne* (TRUEMAN & WILLIAMS) à la section nettement quadrangulaire et la costulation plus lâche, nettement proverse, et *P. elicitum* BUCKMAN, à l'aire ventrale plus large et plus nettement tricarénée. Par contre, *Paltechioceras nobile*, qui présente une plus forte densité de costulation, et *P. aplanatum*, dont les côtes sont au contraire plus espacées, sont considérés comme des variants de *P. tardecrescens* (BLAU *et al.* 2003, EDMUNDS *et al.* 2003).

Âge et répartition : *P. tardecrescens* est une forme très caractéristique de la partie sommitale du Sinémurien où, partout, elle caractérise le sommet de la chronozone à *Raricostatum*, sous-chronozone à *Aplanatum*, zonules à *Tardescrescens* et à *Romanicum*. Sa diffusion paléogéographique est particulièrement large, Domaine euro-boréal (Angleterre, France, Ibérie), Biome téthysien (Austro-Alpin autrichien et hongrois, Italie, Maghreb) et Pacifique (Amérique du Nord et du Sud). Elle est un des rares exemples d'ammonite à la répartition ubiquiste.

Matériel : Niveau de Lacan, Bousquet de la Balme, Lacan niv. 1 : 2 ex. MHNT.PAL.2021.1.1.

***Paltechioceras elicitum* BUCKMAN, 1924**

Pl. 2, Fig. 2

1924. *Paltechioceras elicitum* BUCKMAN, Pl. 483.
 1925. *Paltechioceras elicitum* BUCKMAN. TRUEMAN & WILLIAM, p. 728.
 1961. *Paltechioceras* sp., LEFAVRAIS-RAYMOND, Pl. 3.
 ? 1965. *Paltechioceras elicitum* BUCKMAN. BREMER, Pl. 12, Fig. 6.
 ? 1990. *Paltechioceras elicitum* BUCKMAN. TOPCHISHVILI, Pl. 2, Fig. 1–2.
 1997. *Paltechioceras elicitum* BUCKMAN. CASSEL, Pl. 7, Fig. 6.

- non 2004. *Paltechioceras elicitum* BUCKMAN. SCIAU, Pl. 14, Fig. 5–6.
2003. *Paltechioceras elicitum* BUCKMAN. EDMUNDS *et al.*, p. 71, Fig. 5.4.
- ? 2006. *Paltechioceras elicitum* BUCKMAN. TOPCHISHVILI *et al.*, Pl. 4, Fig. Fig. 1–3.
2012. *Paltechioceras* cf. *elicitum* BUCKMAN. MEISTER *et al.*, Pl. 8, Fig. 1, 2, avec la synonymie.
2013. *Paltechioceras elicitum* BUCKMAN. HOWARTH, Fig. 22, 2a–b.

Ce *Paltechioceras* dont nous possédons un unique exemplaire bien conservé est une forme très proche de *P. tardecrescens* dont il se différencie, à taille égale, par une costulation plus espacée, une section plus large et plus épaulée. L'aire ventrale, plus surbaissée, présente une carène, plus forte, bordée de deux sillons plus profonds qui lui donnent un aspect plus nettement tricaréné. La rigidité de la costulation et sa densité dans les tours internes le rapprochent toutefois de *P. tardecrescens* dont l'âge est identique.

Comparaisons : *Paltechioceras reticostatum* est encore une forme voisine, à la costulation encore plus lâche, en particulier dans les tours internes.

Âge et répartition : L'espèce n'est que rarement citée dans la chronozone à *Raricostatum*, sous-chronozone à *Aplanatum*, d'Angleterre et de France et sa répartition paléogéographique est apparemment seulement euroboréale. Les coupes les mieux documentées (EDMUNDS *et al.* 2003 ; MEISTER *et al.* 2012) la placent dans la partie inférieure à moyenne de la sous-chronozone à *Aplanatum*.

Matériel : Niveau de Lacan. Bousquet de la Balme, Lacan niv. 1 : 1 ex. MHNT.PAL.2021.1.2.

***Paltechioceras aureolum* (SIMPSON, 1855)**

Pl. 2, Fig. 11–12

1855. *Ammonites aureolus* SIMPSON, p. 94.
1867. *Arietites raricostatus* ZIETEN. WRIGHT, Pl. 26, Fig. 12–14.
1914. *Echioceras aureolus* (SIMPSON). BUCKMAN, Pl. 96, Fig. 1–3.
1973. *Paltechioceras aureolus* (SIMPSON). GETTY, Pl. 5, Fig. 3, 4.
1981. *Echioceras* (*Paltechioceras*) cf. *aureolum* (SIMPSON). MOUTERDE & ROCHA, Pl. 3, Fig. 2.
- ? 1990. *Paltechioceras aureolum* (SIMPSON). TOPCHISHVILI, Pl. 5, Fig. 2, non 3.
2003. *Paltechioceras aureolum* (SIMPSON). EDMUNDS *et al.*, Fig. 4.4–5.
2012. *Paltechioceras aureolus* (SIMPSON). MEISTER *et al.*, Pl. 6, Fig. 2a, b ; Pl. 7, Fig. 2, avec la synonymie.

Nous disposons de cinq spécimens de ce *Paltechioceras* très atypique, mal conservés ou à l'état d'empreintes, mais facilement reconnaissables avec leur morphologie proche de celle d'un *Echioceras*. Comme les représentants de ce genre, avec lequel *P. aureolum* a souvent été confondu, la costulation est forte, espacée, faite de côtes radiales, pincées et tranchantes

qui s'effacent, après une légère projection vers l'avant, sur une aire ventrale arrondie, légèrement surbaissée, centrée par une carène mousse, à peine visible, rarement bordée de l'amorce de deux dépressions. Par ailleurs, la coquille présente un enroulement serpenticône et des tours légèrement déprimés, à section plus larges que haute.

Âge et répartition : Les citations les mieux documentées de l'espèce la placent à la base de la sous-chronozone à *Aplanatum*, où elle marque la zonule à *Aureolum*. Il s'agit d'une espèce purement euroboréale, connue en Angleterre, France, Portugal et possiblement en Géorgie.

Matériel : Niveau de Lacan. Bousquet de la Balme, Lacan niv. 1 : 5 ex. MHNT.PAL.2021.1.11–12, 45–46.

Genre *Leptechioceras* BUCKMAN, 1923

***Leptechioceras* gr. *meigeni* (HUG, 1899)**

Pl. 2, Fig. 3–9

1899. *Arietites meigeni* HUG, Pl. 11, Fig. 2, 3.
1914. *Echioceras hugi* BUCKMAN, Pl. 96c.

Citations récentes :

2003. *Leptechioceras* gr. *meigeni* (HUG). MEISTER & FRIEBE, p. 38, Pl. 11, Fig. 5, 9, avec la synonymie.
2003. *Leptechioceras meigeni* (HUG). EDMUNDS *et al.*, p. 69, Figs., 3.1, 3.2, 3.3.
2007. *Leptechioceras meigeni* (HUG). BRANGER, Fig. 3.
2007. *Leptechioceras meigeni* (HUG). DOMMERGUES & BONNOT, Fig. 4.
2018. *Leptechioceras meigeni* (HUG). LUKENEDER & LUKENEDER, Fig. 8d–g.

Citations locales :

1979. *Paltechioceras* MICHARD *et al.*, Texte–Planche 1, Fig. 1.
1979. *Leptechioceras* MICHARD *et al.*, Texte–Planche 1, Fig. 2.
1979. *Leptechioceras* cf. *nodotianum* (D'ORBIGNY). MICHARD *et al.*, Texte–Planche 1, Fig. 5.
1981. *Leptechioceras* cf. *hugi* (BUCKMAN). FAURÉ, p. 143, Pl. 1, Fig. 1.
2002. *Leptechioceras meigeni* (HUG). FAURÉ, p. 697, Pl. 2, Fig. 2, 3.
2002. *Leptechioceras nodotianum* (D'ORBIGNY.). FAURÉ, p. 697, Pl. 2, Fig. 5.
2004. *Leptechioceras nodotianum* (D'ORBIGNY.). SCIAU, p. 42, Pl. XIV, Fig. 9, 10–11.
2006. *Leptechioceras* gr. *meigeni* (HUG). FAURÉ & ALMÉRAS, Pl. 18, Fig. 5–14, avec la synonymie locale.
2012. *Leptechioceras* gr. *meigeni* (HUG). MEISTER *et al.*, Pl. 11, Fig. 7, 8 ; Pl. 12, Fig. 1–6, Pl. 13, Fig. 1–4 ; Pl. 14, Fig. 2, 4 ; Pl. 15, Fig. 1–4 ; Pl. 16, Fig. 1–3 ; Pl. 17, Fig. 1, 2, 4 ; Pl. 18, Fig. 2, 3.

Les *Leptechioceras* sont nombreux dans le niv. 1 de Lacan, et plusieurs individus pourvus de la loge d'habitation peuvent excéder 70 mm de diamètre. Conformément au génotype, il s'agit d'*Echioceratidae* évolutés, à coquille comprimée, section ovale et aire ventrale étroite. Les côtes sont rigides et bien marquées dans les deux tiers inférieurs du flanc, puis elles

s'infléchissent vers l'avant et s'effacent progressivement sur l'arrondi ventral. La population du Niveau de Lacan exprime toutefois une assez large variabilité, et tous les intermédiaires existent entre des individus à costulation bien marquée, aire ventrale arrondie et carène bordée par l'amorce de larges sillons (Pl. 1, Fig. 1, 3), et des spécimens à costulation fine (Pl. 1, Fig. 4, 7, 8) pouvant devenir évanescence, à section ogivale comprimée et aire ventrale étroite, pincée, dont la carène est tout au plus bordée de deux méplats obliques (Pl. 1, Fig. 4, 9).

Remarque : Nous conservons dans la variabilité de *L. meigeni*, l'espèce *L. hugi* BUCKMAN (1914, p. 96c), caractérisée selon TRUEMAN & WILLIAMS (1925), par sa plus petite taille et ses sillons ventraux plus marqués. Nous avons également conservé dans le spectre de l'espèce tout un ensemble de formes (FAURÉ & ALMÉRAS, 2006) présentant des sillons péricarénaux évasés plus ou moins marqués, que nous avons considéré comme des caractères ancestraux. De tels caractères se retrouvent également chez *L. subplicatum* TRUEMAN & WILLIAMS, espèce de plus petite taille, à la costulation plus dense dans les tours internes et à la section plus arrondie, que DOMMERGUES (1993) et MEISTER & FRIEBE (2003) considéraient comme une forme de transition entre les *Paltechioceras* anciens du groupe de *P. boehmi-favrei* et le genre *Leptechioceras*.

Comparaisons : *Leptechioceras macdonnelli* (PORTLOCK) présente la même morphologie générale que les variants les plus comprimés de *L. meigeni* et n'en diffère que par l'apparition d'un stade à ornementation lisse, succédant vers 17–20 mm de diamètre à un stade costulé, la costulation reprenant le plus souvent dans les tours externes (BLAU 1998). *Leptechioceras nodotianum* (D'ORBIGNY) est une forme rarement signalée (figuration de l'original de D'ORBIGNY dans FISCHER, 1994), dont la grande ressemblance avec *L. meigeni* avait été soulignée par TRUEMAN & WILLIAMS (1925, p. 730). Ce taxon ne différerait de *L. meigeni*, dont est considéré comme un variant extrême, que par son enroulement plus lâche, sa section ogivale plus pincée dès les tours internes et son aire ventrale étroite et tranchante, totalement dépourvue de méplats péri-carénaux.

Âge et répartition : L'extension stratigraphique de l'espèce est celle de la sous-chronozone à Macdonnelli. Sa répartition est surtout nord-ouest européenne (Angleterre, France, Espagne, Allemagne, Géorgie) et elle s'avère fréquente sur la marge alpine de la Téthys (Austro-alpin supérieur et moyen).

Matériel : Niveau de Lacan. Bousquet de la Balme, Lacan niv. 1 : 11 ex. MHNT.PAL.2021.1.3-9, 41–44.

***Leptechioceras macdonnelli* (PORTLOCK, 1843)**

Pl. 2, Fig. 10

1843. *Ammonites macdonnelli* PORTLOCK, Pl. 29A, Fig. 12.
 1998. *Leptechioceras macdonnelli* (PORTLOCK). BLAU, Pl. 8, Fig. 9–10 ; Pl. 9, Fig. 1–5, 7, 9–18 ; Pl. 14, Fig. 5, avec la synonymie.
 2012. *Leptechioceras macdonnelli* (PORTLOCK). MEISTER *et al.*, Fig. 13 ; Pl. 11, Fig. 6 ; Pl. 12, Fig. 7 ; Pl. 14, Fig. 1, 3 ; Pl. 17, Fig. 3 ; Pl. 18, Fig. 1, avec la synonymie.

BLAU 1998 et MEISTER *et al.* 2012 placent dans l'espèce *L. macdonnelli* tous les *Leptechioceras* à ornementation fine et évanescence qui possèdent un stade lisse plus ou moins long. Il s'agit habituellement de formes comprimées, à section ogivale, aire ventrale pincée et costulation fine, qui ont souvent été considérées par les auteurs comme des variants extrêmes de *L. meigeni*, voire comme des microconches de cette espèce. Un seul de nos spécimens possède un tel stade lisse entre, environ, 2,5 et 4 cm de diamètre (Pl. 1, Fig. 10), suivi d'un stade costulé à la morphologie identique à celle de *L. meigeni* (comparer avec Pl. 1, Fig. 6). Plusieurs spécimens, qui possèdent une ornementation particulièrement fine et évanescence (Pl. 1, Fig. 4, 9), ne sont ici attribués à *L. meigeni* qu'en raison de l'absence de stade lisse net.

Âge et répartition : L'espèce est l'indice la sous-chronozone à Macdonnelli mais ne serait présente, d'après BLAU 1998 que dans la partie supérieure de la sous-chronozone, zonule à Macdonnelli, dans laquelle elle est encore associée à *L. meigeni* (BLAU 1998, MEISTER *et al.* 2012) et qui correspond au biohorizon à *Leptechioceras meigeni* et à *L. macdonnelli* de BLAU & MEISTER 2000. Sa répartition paléogéographique est identique à celle de *L. meigeni*.

Matériel : Niveau de Lacan. Bousquet de la Balme, Lacan niv. 1 : 1 ex. MHNT.PAL.2021.1.10.

Famille Polymorphitidae HAUG, 1887

Sous-famille Polymorphitinae HAUG, 1887

Genre *Uptonia* BUCKMAN, 1887

Espèce-type : *Ammonites jamesoni* J. DE SOWERBY, 1827

***Uptonia jamesoni* forme *jamesoni* (J. DE C. SOWERBY, 1827)**

1827. *Ammonites jamesoni* J. DE C. SOWERBY, p. 105, Pl. 555, Fig. 1.
 1973. *Uptonia jamesoni* (J. DE C. SOWERBY). DONOVAN & FORSEY, Pl. 4, Fig. 3. Désignation d'un néotype.
 2017. *Uptonia jamesoni* (J. DE C. SOWERBY). FAURÉ & BOHAIN, Pl. 27, Fig. 1, Pl. 28, figs. 1–2, Pl. 29, Fig. 1, Pl. 30, figs. 1, 2, 3, 7, Pl. 31, Fig. 1, Pl. 32, avec synonymie.
 2019. *Uptonia jamesoni* forme *jamesoni* (J. DE C. SOWERBY). FAURÉ & TEODORI, Pl. 6, Fig. 1–5 ; Pl. 7, Fig. 1–5 ; Pl. 8, Fig. 1–3 ; Pl. 9, Fig. 1–6 ; Pl. 10, Fig. 1–3 ; Pl. 11, Fig. 1–2 ; Pl. 12, Fig. 4.

Plusieurs empreintes d'individus de taille supérieure à 200 mm, appartiennent à ce taxon très caractéristique du Pliensbachien inférieur. Son ornementation forte et rigide, faite de côtes simples qui passent sur l'aire ventrale en dessinant un chevron proverse en relief, en font l'une des espèces les plus faciles à reconnaître.

Âge et répartition : *Uptonia jamesoni* est très commune dans le Pliensbachien inférieur des plates-formes nord-ouest européennes où elle caractérise la chronozone, sous-chronozone à Jamesoni. Elle est rare sur la marge nord de la

Téthys (Austro-Alpin autrichien, Pontides turques, Hongrie, Italie).

Matériel : Calcaires marneux roux condensés. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 2 : 2 ex. MHNT.PAL.2021.1.75.

***Uptonia bronni* (ROEMER, 1836)**

Pl. 3, Fig. 3–4

1836. *Ammonites Bronnii* ROEMER, Pl. 12, Fig. 8.

2002. *Polymorphites bronni* (ROEMER). FAURÉ, Pl. 4, Figs. 2–4.

2017. *Uptonia bronni* (ROEMER). FAURÉ & BOHAIN, Pl. 30, Figs. 4–6, avec la synonymie.

2019. *Uptonia bronni* (ROEMER). FAURÉ & TÉODORI, Pl. 19, Fig. 3–16.

Deux fragments se rapportent à ce Polymorphitidé micromorphe, homologue microconche des *Uptonia* du groupe de *U. jamesoni*, et dont l'ornementation est caractéristique. Elle est faite de côtes fortes, radiales ou rétroverses qui marquent sur le rebord ventro-latéral une angulosité saillante à partir de laquelle elles forment un chevron proverse qui converge vers une carène basse. L'aire ventrale est basse, tectiforme, les flancs aplatis et la section quadratique.

Âge et répartition : Comme son homologue macroconche, l'espèce est partout présente sur les plates-formes ouest-européennes où elle caractérise la chronozone, sous-chronozone à Jamesoni. Elle est également connue dans quelques rares localités de la marge nord-téthysienne (Austro-alpin autrichien).

Matériel : Calcaires marneux roux condensés. Boussagues, plantation à l'ouest du vieux cimetière : 2 ex. MHNT.PAL.2021.1.18-19.

Famille Tropicoceratidae HYATT, 1900

Sous-famille Tropicoceratinae HYATT, 1900

Genre *Acanthopleuroceras* HYATT, 1900

Espèce type : *Ammonites valdani* D'ORBIGNY, 1844

***Acanthopleuroceras valdani* (D'ORBIGNY, 1844)**

Pl. 3, Fig. 5

1844. *Ammonites valdani* D'ORBIGNY, Pl. 71, Fig. 1–3.

2002. *Acanthopleuroceras valdani* (D'ORBIGNY). FAURÉ, Pl. 5, figs. 8–9.

2017. *Acanthopleuroceras valdani* (D'ORBIGNY). FAURÉ & BOHAIN, Pl. 42, Fig. 3, Pl. 43, figs. 1–6 ; Pl. 44, figs. 1–2, Pl. 45, figs. 1–7, Pl. 46, Fig. 1, avec la synonymie.

2019. *Acanthopleuroceras valdani* (D'ORBIGNY). FAURÉ & TÉODORI, Pl. 21, Fig. 1–10.

Un unique spécimen est rapporté à cette espèce facilement reconnaissable, avec sa coquille platycône, évolutive, son aire ventrale tectiforme comportant deux versants lisses et obliques situés de part et d'autre d'une carène basse bien marquée. Son ornementation est constituée de côtes radiales rigides, tendues entre deux forts tubercules de force à peu près égale.

Âge et répartition : *A. valdani* permet, par sa présence, de bien repérer la chronozone à Ibex, dans laquelle elle marque la sous-chronozone à Valdani (zonule à Valdani) du standard. L'espèce présente une répartition exclusivement nord-ouest européenne. Elle est totalement absente du Domaine téthysien.

Matériel : Calcaires marneux roux condensés. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 3a : 1 ex. MHNT.PAL.2021.1.20.

***Acanthopleuroceras alisiense* (REYNÈS in HAUG, 1885)**

(= *A. lepidum* TUTCHER & TRUEMAN, 1925, Pl. 40)

Pl. 3, Fig. 7–8

1885. *Harpoceras alisiense* REYNÈS in HAUG, p. 604 [= *Harpoceras stalhi* (OPPEL). HAUG, Pl. 13, Fig. 1].

1925. *Acanthopleuroceras lepidum* TUTCHER & TRUEMAN, Pl. 40, Fig. 1a–b.

2017. *Acanthopleuroceras alisiense* (REYNÈS in HAUG). FAURÉ & BOHAIN, Pl. 46, figs. 5–7, Pl. 47, figs. 1–4, avec la synonymie.

2019. *Acanthopleuroceras alisiense* (REYNÈS in HAUG). FAURÉ & TÉODORI, Pl. 21, Fig. 11–12.

Plusieurs spécimens s'intègrent bien dans le spectre de cet *Acanthopleuroceras* tardif, à l'ornementation atypique pour un représentant de ce genre, caractérisée par une costulation radiale forte, qui s'infléchit vers l'avant au niveau du bord ventro-latéral au-delà duquel les côtes dessinent un chevron proverse au relief atténué au passage d'une carène basse, à peine visible. La coquille est évolutive, les tours assez épais, avec une section elliptique haute et un ventre arrondi.

Âge et répartition : *A. alisiense* est une ammonite du sommet de la sous-chronozone à Valdani qui marque la zonule Alisiense du standard. Sa répartition géographique est restreinte à la partie occidentale des plates-formes nord-ouest européennes : France (toutes régions), Portugal (Bassin lusitanien), sud de l'Angleterre (Dorset). L'espèce est rare en Allemagne du sud-ouest et dans le Yorkshire. Elle est inconnue dans la région ibérique, dans la partie orientale de l'Europe et dans le Domaine téthysien, en particulier sur sa marge nord.

Matériel : Calcaires marneux roux condensés. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 4 : 2 ex. MHNT.PAL.2021.1.22-23.

Famille Liparoceratidae HYATT, 1867

Genre *Liparoceras* HYATT, 1867

Espèce type : *Liparoceras bronni* SPATH, 1938

***Liparoceras kilsbiense* SPATH, 1938**

Pl. 3, fig 10

1828. *Ammonites heptanguaris* YOUNG & BIRD, Pl. 14, Fig. 1.

2017. *Liparoceras kilsbiense* SPATH. FAURÉ & BOHAIN, Pl. 48, Figs. 3–4, Pl. 49, Fig. 1, avec la synonymie.

2017. *Liparoceras kilsbiense* SPATH. FAURÉ & TÉODORI, Pl. 22, Fig. 1.

Un individu complet, mal conservé mais très caractéristique de l'espèce, avec son enroulement moyennement involute et sa section subhexagonale dont l'épaisseur maximale se situe au niveau des tubercules internes. L'ombilic, profond, est

dominé par une aire ombilicale haute et convexe. Les flancs sont peu élevés et délimités par deux forts tubercules reliés entre eux par des côtes légèrement rétroverses. Au-delà du tubercule ventro-latéral, les côtes se dédoublent et traversent une aire ventrale légèrement convexe en marquant une nette projection vers l'avant.

Âge et répartition : *L. kilsbiense* est une espèce très répandue sur les plates-formes nord-ouest européennes où son âge s'échelonne classiquement de la sous-chronozone à Luridum (chronozone à Ibex) à la sous-chronozone à Maculatum (chronozone à Davoei). Elle est rarement citée sur la marge nord-téthysienne et est totalement absente des régions méditerranéennes.

Matériel : Calcaires marneux roux condensés. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 4a : 1 ex. MHNT.PAL.2021.1.25.

Genre *Beaniceras* BUCKMAN, 1913

Espèce type : *Ammonites luridus* SIMPSON, 1855
in BUCKMAN, 1913

***Beaniceras centaurus* (D'ORBIGNY, 1844)**

Pl. 3, Fig. 6

1844. *Ammonites centaurus* D'ORBIGNY, Pl. 76, Figs. 3–4, 5–6.

2017. *Beaniceras centaurus* (D'ORBIGNY). FAURÉ & BOHAIN, Pl. 52, Fig. 1–2, avec la synonymie.

2019. *Beaniceras centaurus* (D'ORBIGNY). FAURÉ & TÉODORI, Pl. 22, Fig. 11–12.

Ce taxon micromorphe, qui n'excède pas 13 mm de diamètre, présente une morphologie très caractéristique, avec sa coquille subcadicône, sa section trapézoïdale déprimée, son aire ventrale aplatie et ses flancs légèrement divergents vers le haut du tour où l'épaisseur maximale se situe au niveau de l'angle ventro-latéral. L'ornementation est faite de côtes radiales fortes, pincées, très saillantes au niveau du rebord latéro-ventral, mais non véritablement tuberculées. L'aire ventrale est ici quasiment lisse.

Âge et répartition : Ce taxon à la répartition strictement nord-ouest européenne est connu en France où son acmé est invariablement situé au niveau de la sous-chronozone à Valdani, zonule à Actaeon du standard.

Matériel : Calcaires marneux roux condensés. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 3b : 2 ex. MHNT.PAL.2021.1.21.

Genre *Oistoceras* BUCKMAN, 1911

Espèce-type : *Ammonites figulinus* SIMPSON, 1855

***Oistoceras figulinum* (SIMPSON, 1855)**

Pl. 3, Fig. 9

1855. *Ammonites figulinus* SIMPSON, p. 47.

1911. *Oistoceras figulinum* (SIMPSON). BUCKMAN, Pl. 26A. Figuration de l'holotype.

1967. *Oistoceras* sp. BERNET-ROLLANDE. Pl. 9, Fig. 4.

2017. *Oistoceras figulinum* (SIMPSON). FAURÉ & BOHAIN, Pl. 60, figs. 5, 6, 10, avec synonymie.

2019. *Oistoceras figulinum* (SIMPSON). FAURÉ & TÉODORI, Pl. 23, Fig. 7.

2019. *Oistoceras figulinum* (SIMPSON). KNIGHT *et al.*, text–Fig.6.6 E–F.

Son ornementation est faite de côtes radiales fines, légèrement proverses qui dessinent un chevron proverse très marquée sur l'aire ventrale. Par ailleurs, ce spécimen présente une forte densité de costulation, une section subquadratique, des flancs et une aire ventrale aplatis, sans bituberculation, qui justifient un rapprochement avec l'espèce *O. figulinum*.

Âge et répartition : L'espèce est très fréquente dans tout le Domaine nord-ouest européen où elle caractérise la partie supérieure de la sous-chronozone à Figulinum (chronozone Davoei) du standard. Elle est présente en France (toutes localités), Angleterre, Allemagne (Württemberg, Hanovre), Portugal (Bassin lusitanien). Elle est rarement signalée sur la marge nord-téthysienne et est totalement absente de la Téthys méditerranéenne.

Matériel : Calcaires marneux roux condensés. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 4b : 1 ex. MHNT.PAL.2021.1.24.

Super-famille Eoderoceratoidea SPATH, 1929

Famille Amaltheidae HYATT, 1867

Genre *Amaltheus* DE MONTFORT, 1808

Espèce-type : *Amaltheus margaritatus* DE MONTFORT, 1808

***Amaltheus stokesi* (J. SOWERBY, 1818)**

Pl. 4, Fig. 8–10

1818. *Ammonites stokesi* J. SOWERBY, 1818.

1822. *Ammonites clevelandicum* YOUNG & BIRD, Pl. 13, Fig. 11.

1958. *Amaltheus stokesi* (J. SOWERBY). HOWARTH, Pl. 1, Fig. 5, 7, 12–14; Pl. 2, Fig. 1, 3, 10, avec la synonymie.

2019. *Amaltheus stokesi* (J. SOWERBY). FAURÉ & BRUNEL, Pl. 1, Fig. 1–2, avec la synonymie.

2019. *Amaltheus stokesi* (J. SOWERBY). FAURÉ, Pl. 1, Fig. 1–2, avec la synonymie.

2019. *Amaltheus stokesi* (J. SOWERBY). KNIGHT *et al.*, text–Fig. 6.6I–J.

Plusieurs *Amaltheus* mal conservés, sont rapportés à cette espèce, la plus ancienne du groupe, dont les côtes se raccordent de façon évidente, dans la partie haute du flanc, aux chevrons de la carène cordée. Ce caractère est présent à tous les stades de l'ontogénèse. Les formes adultes présentent une coquille comprimée et involute, une section ogivale et des flancs hauts, légèrement bombés dont la costulation est fine et flexueuse. Dans les tours internes, la section est plus épaisse, elliptique et le relief de la costulation plus marquée, mais jamais tuberculée. Un individu montre l'exagération de ces caractères qui le rapprochent de l'espèce *A. bifurcus* Frenzen (Pl. 4, Fig. 10).

Âge et répartition : l'intervalle d'existence de *A. stokesi* est celui de la sous-chronozone à Stokesi (chronozone à Margaritatus) du standard zonal. L'espèce offre une très large répartition sur les plates-formes nord-ouest européennes et elle est fréquemment signalée sur la marge nord-téthysienne

(Austro-alpin autrichien et hongrois, Iran). Son aire de répartition s'étend aux régions boréales (Sibérie, Colombie britannique).

Matériel :

– Calcaires marneux roux condensés. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 5a : 2 ex. MHNT.PAL.2021.1.33-34.

– Marnes grumeleuses. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 6a : 1 ex. ; Sud de Lacan : 1 ex. MHNT.PAL.2021.1.81.

***Amaltheus margaritatus* DE MONTFORT, 1808**

Pl. 4, Fig. 13

1808. *Amaltheus margaritatus* DE MONTFORT. Fig. 90.

1958. *Amaltheus margaritatus* DE MONTFORT. HOWARTH, text-Fig. 8 (néotype), avec la synonymie.

2019. *Amaltheus margaritatus* DE MONTFORT. FAURÉ & BRUNEL, Pl. 1, Fig. 7-9, avec la synonymie.

2019. *Amaltheus margaritatus* DE MONTFORT. KNIGHT *et al.*, text-Fig. 6.6 G-H.

Cet *Amaltheus* est l'une des espèces les plus fréquentes et les plus faciles à déterminer du Pliensbachien supérieur. Contrairement à *A. stokesi*, qui l'a précédée dans le temps, sa costulation latérale disparaît dans le haut du flanc et n'atteint pas la carène cordée qui est bordée par deux méplats lisses étroits qui séparent nettement la côte du chevron. Par ailleurs, l'espèce possède une coquille comprimée, une section ogivale haute, un enroulement involute, suboxycône et une aire ventrale étroite et aiguë.

Âge et répartition : Cette espèce à long intervalle d'existence apparaît dès la base de la sous-chronozone à Subnodosus (chronozone à Margaritatus) et disparaît dans la partie inférieure de la chronozone à Spinatum (sous-chronozone à Apyrenum). Elle est fréquente dans toutes les régions de l'Europe du nord-ouest, mais également dans les régions boréales (Sibérie, Colombie britannique, Alberta) et dans le Domaine téthysien, en particulier sur sa marge nord (Austro-alpin d'Autriche et de Hongrie, Bulgarie, Caucase, Iran) et sur sa marge sud (Alpes calcaires méridionales, Sicile, Tunisie, Algérie, Chaînes bétiques).

Matériel :

– Marnes grumeleuses. Boussagues, ouest du point 343 : 2 ex. MHNT.PAL.2021.1.88.

– Calcaires marneux et marnes à crinoïdes. Boussagues, nord de la Croix de Clairac : 1 ex. coll. Guibert.

***Amaltheus subnodosus* (YOUNG & BIRD, 1828)**

Pl. 1, Fig. 11

1828. *Ammonites subnodosus* YOUNG & BIRD, Pl. 13, Fig. 3.

1828. *Ammonites nodulosus* YOUNG & BIRD, Pl. 12, Fig. 4.

1958. *Amaltheus subnodosus* (YOUNG & BIRD). HOWARTH, Pl. 2, Fig. 11-18, avec la synonymie.

2019. *Amaltheus subnodosus* (YOUNG & BIRD). FAURÉ & BRUNEL, Pl. 1, Fig. 4, avec la synonymie.

2019. *Amaltheus subnodosus* (YOUNG & BIRD). KNIGHT *et al.* text-Fig. 6.7A-B.

Cet *Amaltheus* se démarque de *A. margaritatus* par son enroulement plus évolutive, sa section ogivale plus épaisse à tous les stades de l'ontogénèse et ses flancs plus bombés, portant une costulation plus forte et plus rigide, en particulier dans les tours internes dont la costulation est grossière. Des tubercules ventro-latéraux bien marqués sont encore présents à 25 mm de diamètre. Comme chez *A. margaritatus*, un méplat bien marqué sépare les côtes d'une carène cordée aux chevrons très bien marqués.

Âge et répartition : L'intervalle d'existence de l'espèce se limite à la sous-chronozone à Subnodosus (chronozone à Margaritatus). Comme *A. margaritatus*, l'espèce offre une large répartition paléogéographique sur les plates-formes nord-ouest européennes. Elle n'est présente que dans de rares stations de la marge nord-téthysienne (Bulgarie, Géorgie, Iran) et est absente de sa marge sud.

Matériel : Marnes grumeleuses. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 6b : 3 ex. MHNT.PAL.2021.1.36, 82.1-2.

Super famille Hildoceratoidea HYATT, 1867

Famille Hildoceratidae HYATT, 1867

Sous-famille Harpoceratinae NEUMAYR, 1875

La nomenclature des Harpoceratinae du Pliensbachien s'articule autour de deux genres contemporains principaux *Fucinieras* (HAAS 1913) et *Protogrammoceras* (SPATH 1913) dont la distinction repose sur des critères essentiellement morphologiques. Les *Fucinieras* regroupent classiquement des forme plutôt évolutives, à aire ventrale aplatie, voire tricarénée, et à costulation angulirursiradiée, alors que les *Protogrammoceras* regroupent des morphotypes plutôt involutes, à section ogivale, aire ventrale aigüe et costulation falciradiée.

Ces critères de détermination purement typologiques se heurtent cependant à l'existence de morphotypes à la morphologie mixte ou à des formes de transition que l'on ne peut formellement attribuer à l'un ou à l'autre de ces deux genres (DOMMERMUES *et al.* 2002). De plus, il a été maintenant bien montré que ces caractères morphologiques n'étaient liés à aucune tendance évolutive évidente et pouvaient apparaître puis disparaître de façon aléatoire et itérative au cours du Pliensbachien (MOUTERDE & FERRETI 1986, DOMMERMUES *et al.* 1990, FERRETI 1991, 2002).

Il revient à DOMMERMUES *et al.* 2002 d'avoir démontré l'antériorité de la définition du genre *Fucinieras*, pour représenter les Harpoceratinae du Pliensbachien et d'avoir démontré que l'usage de ce genre était moins ambigu que celui du genre *Protogrammoceras* qui était auparavant privilégié. Cette conception, qui regroupe sous le seul genre *Fucinieras* tous les Harpoceratinae du Pliensbachien supérieur, est commode et permet de s'affranchir de toute connotation d'ordre phylétique.

Pour rendre compte de ce large spectre et de la très large variabilité de morphotypes qu'elle regroupe, de multiples sous-groupes morphologiques ont été distingués par les auteurs, conduisant à une multiplication des sous-genres (CANTALUPPI

1970, WIEDENMAYER 1980). L'usage de certains d'entre eux est cependant maintenant bien admis, par exemple :

- le sous-genre *Protogrammocer* s.st. SPATH 1913 pour désigner les formes du groupe de *F. (P.) bassanii* FUCINI ;
- le sous-genre *Paltarpites* (BUCKMAN 1922) pour désigner les Harpoceratinae toarciens du groupe de *F. (P.) paltus* Buckman ;
- le sous genre *Argutarpites* (BUCKMAN 1923) pour désigner les Harpoceratinae oxycônes du Pliensbachien supérieur du groupe de *F. (A.) kurrianum* (OPPEL) ;
- le sous-genre *Matteiceras* (WIEDENMAYER 1980) pour désigner les formes du groupe de *F. (M.) monestieri-nitescens* ;
- le sous-genre *Fieldingiceras* (WIEDENMAYER 1980) pour désigner les formes du groupe de *F. (Fieldingiceras) depressum-fieldingii*.

Genre *Fuciniceras* HAAS, 1913

Espèce-type : *Hildoceras lavinianum* MENEGHINI in FUCINI, 1900

Fuciniceras celebratum (FUCINI, 1900)

Pl. 4, Fig. 1

1900. *Grammoceras celebratum* FUCINI, Pl. 10, Fig. 1–2.
 1900. *Grammoceras celebratum* FUCINI var *italica* FUCINI, FUCINI, Pl. 10, Fig. 3., Pl. 10, Fig. 1.
 1980. *Protogrammocer* *celebratum* (FUCINI). DOMMERGUES & MOUTERDE, Pl. 6, Fig. 12–15.
 1983. *Protogrammocer* *celebratum* (FUCINI). BRAGA, Pl. 4, Fig. 2–6, avec la synonymie.
 2017. *Fuciniceras (Fuciniceras) gr. celebratum* (FUCINI, 1900). DOMMERGUES & MEISTER, Fig. 196, avec la synonymie.

Citations régionales :

1929. *Grammoceras celebratum* FUCINI. LANQUINE, Pl. 3, Fig. 5.
 1934. *Harpoceras celebratum* FUCINI. MONESTIER, Pl. 2, Fig. 4.
 1934. *Harpoceras exiguum* FUCINI. MONESTIER, Pl. 2, Fig. 2–3.
 1937. *Grammoceras celebratum* FUCINI. STCHEPINSKY, Pl. 28, Fig. 4.
 1986. *Protogrammocer* *celebratum* (FUCINI). MEISTER, Pl. 20, Fig. 11.
 1989. *P. (Protogrammocer)* *celebratum* (FUCINI). MEISTER, Pl. 3, Fig. 14–15 ; Pl. 4, Fig. 1.
 2002. *Protogrammocer* *celebratum* (FUCINI). FAURÉ, Pl. 10, Fig. 12.
 2004. *Protogrammocer* *celebratum* (FUCINI). SCIAU, Pl. 45, Fig. 8–9.
 2006. *Fuciniceras (F. ?) gr. celebratum* (FUCINI). FAURÉ, Fig. 6.10.

Un spécimen unique ce rapporte à ce taxon à la costulation nettement falciforme très projeté vers l'avant à l'approche de la carène. Il s'agit d'une coquille oxycône, assez involute, à section nettement ogivale comprimée, aire ventrale pincée, aiguë portant une carène haute qui n'est bordée d'aucun méplat, ni ébauche de sillon.

Comparaison : Parmi les Harpoceratinae du Pliensbachien supérieur européen, *Matteiceras isselioides* est la forme la plus homéomorphe de *F. celebratum*. Elle en diffère par une costulation plus irrégulière, moins flexueuse et retroverse, nettement moins infléchie vers l'avant à la périphérie du tour.

Répartition : Cette espèce de la chronozone à Margaritatus téthysienne est un des rares Harpoceratinae à gagner la partie méridionale du Domaine euroboréal (Grands-Causse, Languedoc, Pyrénées, Provence, Chaînes ibériques, Portugal) où sa présence très brève marque la zonule à *Celebratum*, dans la partie supérieure de la sous-chronozone à Stokesi (chronozone à Margaritatus).

Matériel : Calcaires marneux roux condensés. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 5a : 1 ex. MHNT.PAL.2021.1.26.

Genre *Matteiceras* WIEDENMAYER, 1980

Espèce-type : *Ammonites nitescens* YOUNG & BIRD, 1828

Les Harpoceratinae de la sous-chronozone à Stokesi nord-ouest européenne sont par commodité regroupés depuis WIEDENMAYER 1980 dans le sous-genre *Matteiceras*. Ses représentants apparaissent à la base du Pliensbachien supérieur avec *Matteiceras occidentale* (DOMMERGUES) et plusieurs espèces se succèdent durant les parties inférieure et moyenne de la sous-chronozone à Stokesi. Outre une répartition paléogéographique commune, qui se limite aux seules régions méridionales du craton européen, ces formes possèdent des traits morphologiques communs et expriment des tendances évolutives qui leur sont propres. Elles se démarquent parfaitement des *Fuciniceras* téthysiens, dont elles sont issues, après une ou plusieurs migrations en direction des plates-formes européennes. Il a été bien démontré que les Harpoceratinae regroupés sous le taxon *Matteiceras* représentaient un groupe paraphylétique totalement autonome, isolé géographiquement (DOMMERGUES *et al.* 1985, DOMMERGUES 1987). Rien ne s'oppose à le placer au rang de genre à part entière, selon une conception proche de celles déjà énoncées par BRAGA 1983 et FERRETI 2002.

Matteiceras isselioides

(DOMMERGUES, MEISTER & FAURÉ, 1985)

Pl. 4, Fig. 2–3

1980. *Protogrammocer* *isseli* Fucini. DOMMERGUES & MOUTERDE, Pl. 1, Fig. 21–23 ; Pl. 2, Fig. 1–8.
 1985. *Protogrammocer* (*Matteiceras*) *isselioides* DOMMERGUES, MEISTER & FAURÉ, Pl. 2, Fig. 3 ; Pl. 3, Fig. 2 ; Pl. 4, Fig. 1, 2, avec la synonymie.
 1985. *Protogrammocer* *isseli* (FUCINI). COMAS-RENGIFO, Pl. 14, Fig. 8, 9 seules.
 1986. *Protogrammocer* (*Matteiceras*) *isselioides* DOMMERGUES *et al.*, MEISTER, Pl. 21, Fig. 6 ; Pl. 22, Fig. 6.
 1997. *Protogrammocer* (*Matteiceras*) *isselioides* DOMMERGUES *et al.*, CASSEL, Pl. 16, Fig. 4.
 2002. *Protogrammocer* (*Matteiceras*) *isselioides* DOMMERGUES *et al.*, FAURÉ, Pl. 10, Fig. 14.
 2004. *Protogrammocer* (*Matteiceras*) *isselioides* DOMMERGUES *et al.*, SCIAU Pl. 47, Fig. 3–6.

2006. *Protogrammoceras* (*Matteiceras*) *isselioides* DOMMERMUES *et al.*, FAURÉ Fig. 6.11–12.
 2007. *Protogrammoceras* (*Matteiceras*) *isselioides* DOMMERMUES *et al.*, MOUTERDE *et al.* Pl. 3, Fig. 13–18.
 2007. *Protogrammoceras* aff. *isselioides* DOMMERMUES *et al.*, RULLEAU *et al.* Pl. 34, Fig. 6a–b.
 2012. *Matteiceras isselioides* DOMMERMUES *et al.*, RODRIGUEZ-LUENGO, COMAS-RENGIFO & GOY, Fig.2 B.4.

Plusieurs fragments se rapportent clairement à cette espèce à la costulation fine, flexueuse et dense à tous les stades de l'ontogénèse, faite de côtes sigmoïdales, radiaires, à légèrement rétroverses, parfois fasciculées. La section de la coquille est subogivale, comprimée et l'aire ventrale, étroite, plus ou moins tabulée, parfois bordée par deux méplats.

Comparaisons : *P. celebratum* présente une costulation plus régulière et plus flexueuse, une section ogivale plus comprimée et une aire ventrale plus étroite, aigüe. La costulation de *Fieldingiceras depressum* est plus irrégulière et plus flexueuse.

Âge et répartition : L'espèce est présente dans la partie moyenne de la sous-chronozone à Stokesi et son acmé se situe dans la zonule à *Nitescens*. Sa présence se limite aux régions méridionales du craton européen où l'espèce est signalée dans les Bas-Languedoc, les Grands-Causse, les Corbières, les deux versants des Pyrénées, les Chaînes ibériques et les Asturies. Elle est rarement observée en Vendée, en Bourgogne, dans le Lyonnais et au Portugal.

Matériel : Marnes grumeleuses. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 6a : 7 ex. MHNT.PAL.2021.1.27, 80.1–6 ; Sud de Lacan : 1 ex. MHNT.PAL.2021.1.28.

***Matteiceras gr. diornatum* (DOMMERMUES, MEISTER & FAURÉ, 1985)**

1985. *Protogrammoceras* (*Matteiceras*) *diornatum* DOMMERMUES, MEISTER & FAURÉ, Pl. 1, Fig. 2 a–b ; Pl. 2, Fig. 2 a FAURÉ b ; Pl. 3, Fig. 1, avec la synonymie.
 2019. *Matteiceras diornatum* DOMMERMUES, MEISTER & FAURÉ. FAURÉ, Pl. 2, Fig. 10, avec la synonymie.

Un spécimen mal conservé (non figuré) est à rapprocher de cette espèce à la coquille évolutive, large ombilic peu profond et aire ventrale légèrement tabulée. La costulation est faite de côtes sigmoïdales rétroverses qui se projettent vers l'avant à l'approche de la région ventrale. Elle est lâche dans les tours internes et se densifie dans les tours externes de la coquille.

Âge et répartition : L'espèce est présente dans la partie inférieure de la sous-chronozone à Stokesi où son extension semble se limiter à la zonule à Monestieri du standard. Sa répartition est sensiblement la même que celle de *M. isselioides*.

Matériel : Marnes grumeleuses. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 6a : 7 ex. ; Sud de Lacan : 1 ex. MHNT.PAL.2021.1.77.

***Matteiceras nitescens* (YOUNG & BIRD)**

Pl. 4, Fig. 6–7

1828. *Ammonites nitescens* YOUNG & BIRD, p. 257.
 1992. *Protogrammoceras* (*Matteiceras*) *nitescens* (YOUNG & BIRD). HOWARTH, p. 66, Pl. 4, Fig. 4–6 ; Pl. 5, Fig. 2, avec la synonymie.
 2002. *Protogrammoceras* (*Matteiceras*) *nitescens* (YOUNG & BIRD). FAURÉ, Pl. 10, Fig. 8.
 2003. *Fuciniceras* (*Matteiceras*) *nitescens* (YOUNG & BIRD). MEISTER & FREIBE, Pl. 16, Fig. 13, avec la synonymie.
 2004. *Protogrammoceras* (*Matteiceras*) *nitescens* (YOUNG & BIRD). SCIAU, Pl. 47, Fig. 7, 7a.
 2006. *Protogrammoceras* (*Matteiceras*) *nitescens* (YOUNG & BIRD). FAURÉ, Fig. 6 (7–8).
 2007. *Protogrammoceras* (*Matteiceras*) *nitescens* (YOUNG & BIRD). MOUTERDE *et al.*, Pl. 4, Fig. 6–7.
 2008. *Protogrammoceras* (*Matteiceras*) cf. *nitescens* (YOUNG & BIRD). SEYED-EMANI *et al.*, Fig. 4K.

C'est le plus fortement costulé des *Matteiceras* et le dernier représentant du genre, dans la partie supérieure de la sous-chronozone à Stokesi où l'espèce permet de définir la zonule à *Nitescens* du standard. Ses côtes sont espacées, fortes, rigides, nettement rétroverses et particulièrement saillantes au niveau de l'arrondi ventro-latéral de la coquille. La section est subquadrangulaire et l'aire ventrale, tectiforme et carénée.

Âge et répartition : Comme les *Matteiceras* étudiés plus hauts, *M. nitescens* offre une large répartition dans la sous-chronozone à Stokesi de la partie méridionale du Domaine nord-ouest européen (Bas-Languedoc, Grands-Causse, Corbières, Pyrénées, Provence, Asturies, Chaînes Cantabriques, Chaînes Ibériques et Bassin lusitanien) où elle marque la zonule à *Nitescens* du standard. En France, l'espèce atteint la Vendée, la Bourgogne et la Lorraine, vers le nord. Son aire de diffusion s'étend à l'Allemagne méridionale (Württemberg) et à l'Angleterre. Elle a été plusieurs fois signalée sur la marge nord-téthysienne (Autro-alpin autrichien et hongrois, Iran).

Matériel : Marnes grumeleuses. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 6a : 2 ex. MHNT.PAL.2021.1.31–32.

Genre *Fieldingiceras* WIEDENMAYER, 1980

Espèce-type *Ammonites Fieldingii* REYNÈS, 1868

Un même souci de simplification de nomenclature nous amène à adopter une même position envers le taxon *Fieldingiceras* que nous élèverons aussi au rang de genre à part entière.

***Fieldingiceras depressum* (QUENSTEDT, 1883)**

Pl. 4, Fig. 4–5

1883. *Ammonites radians* ? *depressus* QUENSTEDT, Pl. 42, Fig. 42, non 40–41.
 2019. *Fuciniceras* (*Fieldingiceras*) *depressum* (QUENSTEDT). FAURÉ & TÉODORI, Pl. 23, Fig. 10, 11, 12, 13, avec la synonymie.

Cet Harpoceratinae présente une coquille évolutive, comprimée, une section ovigale haute, des flancs peu convexes et une aire ventrale aiguë, tranchante, centrée par une carène élevée. L'ornementation est faite de côtes fines, falciformes, flexueuses, fortement infléchies au niveau du rebord ventral. Elle est très variable en intensité et en densité, effacée sur les tours internes alors que les tours externes sont ornés de côtes falciformes irrégulières, assez fortes, qui deviennent plus fines, parfois confusément fasciculées, au-delà de 40 mm de diamètre.

Âge et répartition : *Fieldingiceras depressum* est l'espèce indice de la zonule à *Depressum* située à la partie inférieure de la sous-chronozone à *Subnodosus*. C'est dans les confins méridionaux de l'Europe qu'elle est la plus fréquente (Grands-Causse, Corbières, Pyrénées, Chaînes ibériques, Chaînes cantabriques, Asturies, Pyrénées méridionales). Elle est aussi très commune dans le sud-ouest de l'Allemagne (Württemberg). Au Portugal (Bassin lusitanien), elle est fréquemment désignée sous l'appellation synonyme de *Fieldingiceras lusitanicum* (CHOFFAT-MOUTERDE).

Matériel : Calcaires marneux roux condensés. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 5b : 4 ex. MHNT.PAL.2021.1.29–30, 78.

Arieticeratinae HOWARTH, 1955
Genre *Leptaleoceras* BUCKMAN, 1918

Ce genre téthysien n'est que rarement identifié sur les plates-formes européennes où sa présence se limite à de rares localités de ses confins méridionaux, comme les Grands-Causse, où une courte lignée, alimentée par des migrations d'origine téthysienne, s'est épisodiquement implantée durant la partie inférieure de la sous-chronozone à *Gibbosus* (MEISTER 1989). Les deux espèces successives, *L. macrum* (MONESTIER) et *L. lozeriense* (MONESTIER), sont les seuls taxons que l'on puisse rattacher au genre *Leptaleoceras*.

***Leptaleoceras lozeriense* (MONESTIER, 1934)**
Pl. 4, Fig. 12

1934. *Arieticeras lozeriense* MONESTIER, Pl. 9, Fig. 8–11, 14–17, 18 ; Pl. 11, Fig. 4.

1989. *Arieticeras ugduleni* (GEMMELLARO). MEISTER, Pl. 5, Fig. 15, 17.

2004. *Arieticeras ugduleni* (GEMMELLARO). SCIAU, Pl. 49, Fig. 11 seule.

Ce fragment appartient à un Arieticeratinae de petite taille, à section subelliptique, comprimée, assez haute, ombilic peu profond et aire ventrale étroite, dont la carène n'est pas bordée de sillons, comme chez la plupart des Arieticeratinae, mais de deux méplats. Avec ses côtes peu flexueuses, effacées autour de la région péri-ombilicale, qui prennent du relief dans la partie haute du tour, son ornementation est très caractéristique de l'espèce.

Remarque : *Leptaleoceras lozeriense* est depuis WIENDENMAYER 1980 placé dans la synonymie de *L. ugduleni* (GEMMELLARO) et cette classification a été depuis suivie par tous les auteurs (BRAGA 1983, MEISTER 1989, GÉCZY & MEISTER

1998, MACCHIONI & MEISTER 2003...). Bien que l'analogie entre deux taxons soit évidente, la comparaison entre *L. lozeriense* et une population téthysienne contemporaine de *L. ugduleni* provenant de la dorsale tunisienne (voir FAURÉ *et al.* 2007, 2020) nous montre une variabilité différente, pour les crières les plus évidents : la costulation de *L. lozeriense* est plus fine et plus flexueuse que celle de *L. ugduleni* dont la rigidité du trait costal est une constante ; la petite taille habituelle de *L. lozeriense* alors que *L. ugduleni* est une espèce de grande taille, ... De plus, les études stratigraphiques les plus documentées montrent la coexistence constante de ses représentants téthysiens avec les espèces du genre *Arieticeras* des groupes de *A. bertrandi* (KILIAN) (BRAGA 1983, MACCHIONI & MEISTER 2003) alors que, dans les Causse, *L. lozeriense* précède l'apparition de ses mêmes *Arieticeras* avec lesquels il ne semble pas associé (MEISTER 1989). Il existe un léger décalage dans le temps des deux occurrences. Pour toutes ses raisons, nous avons considéré *L. lozeriense* et *L. ugduleni* comme des espèces distinctes.

Âge et répartition : *L. lozeriense* est une ammonite de la sous-chronozone à *Gibbosus* (chronozone à *Margaritatus*) des Grands-Causse où elle marque localement la zonule à *Ugduleni* du standard. Elle semble à ce jour endémique à la région occitane.

Matériel : Marnes grumeleuses. Boussagues, ouest du point 343 : 1 ex. MHNT.PAL.2021.1.37.

RÉFÉRENCES

- ARRONDEAU, J.P. 1982. – Étude sédimentologique du Lias inférieur carbonaté du Seuil caussenard et de ses abords (Languedoc). Thèse 3^e cycle, Institut des Sciences de la nature de l'Université de Nantes. 210 pp.
- AUBAGUES, M. & A. LEFAVRAIS-RAYMOND. 1974. – Lias et Dogger de la bordure cévenole (retombée orientale du Dôme de Gorniès). Implications paléogéographiques. *Bulletin du B.R.G.M.*, Orléans, 2^e sér., 2 : 49–64.
- BAUDRIMONT, A.F. & P. DUBOIS. 1977. – Un bassin mésogéen du domaine péri-alpin. Le sud-est de la France. *Bulletin des Centres de recherche Pau – SNPA*, 1, 1 : 261–308.
- BERNET-ROLANDE, M.-C. 1967. – « Lias calcaire » du chaînon de Saint-Chinian (Hérault). Subdivisions stratigraphiques et corrélations régionales. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 7, IX : 198–211.
- BERNET-ROLANDE, M.-C. 1972. – Étude stratigraphique du Rhétien du Sud Est de la France. Thèse Sciences, Orsay.
- BLAU, J. 1998. – Monographie der Ammoniten des Obersinemurium (Lotharingium, Lias) der Lienzer Dolomiten (Österreich) : Biostratigraphie, Systematik and Paläobiogeographie. *Revue de Paléobiologie*, 17, 1 : 177–285.
- BLAU, J. & C. MEISTER. 2000. – Upper Sinemurian Ammonites Successions Based on 41 Faunal Horizons : an Attempt at Worldwide Correlation. *GeoResearch Forum*, 6 : 3–12.
- BLAU, J., C. MEISTER, R. SCHLATTER & R. SCHMIDT-EFFING. 2003. – Ammonites from the Lower Jurassic (Sinemurian) of Tenango de Doria (Sierra Madre Oriental, Mexico) Part III: Echioceratidae. *Revue de Paléobiologie*, 22, 1 : 421–437.

- BOGDANOFF, S., M. DONNOT & F. ELLENBERGER. 1984. – Notice explicative de la feuille de Bédarieux à 1/50 000. *Éditions du B.R.G.M.* 105 pp.
- BRAGA, J.-C. 1983. – Ammonites del Domerense de la zona subbetica (Cordilleras beticas, Sur de España). Tesis doctoral, Universidad de Granada. 410 pp.
- BRANGER, P. 2010. – Le Lias et le Dogger du Seuil du Poitou. *Bulletin d'Information des géologues du Bassin de Paris*, 47, 3 : 16–23.
- BREMER, H. 1965. – Zur Ammonitenfauna und Stratigraphie des unteren Lias (Sinemurium bis Carixium) in des Umgebung von Ankara (Türkei). *Neues Jahrbuch für Geology und Paläontology. Abh.* 122, 2 : 127–221.
- BRUN, P. DE & M. BROUSSE. 1936. – Le Lias de Valz près d'Alès (Gard). *Travaux des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 27, 332. 68 pp.
- BRUN, P. DE & L. VEDEL. 1926. – Étude géologique et paléontologique des environs de Saint-Ambroix. Deuxième partie (Lias inférieur et moyen). *Imprimerie Générale*, Nîmes. 134 pp.
- BUCKMAN, S.S. 1909–1930. – Yorkshire Type Ammonites. *Welseyand Son ed.*, Londres, vol. I – II, p. i–xvi et 1–121, Pl.1–130 ; suivi de Type Ammonites, *Weldon and Welsey ed.*, Londres, vol. III–VII.
- CANTALUPPI, G. 1970. – Le Hildoceratidae del Lias medio delle regioni mediterranee. Loro successione e modificazioni del tempo riflessi biostratigrafici e sistemica. *Memorie della Societa italiana di Scienze naturali et del museo civico di storia naturale di Milano*, XIX, 1. 46 pp.
- CASSEL, Y.J. 1997. – Évolution géodynamique de la marge cévenole entre Saint-Ambroix et Anduze (Gard Septentrional) de L'Hettangien au Bajocien inférieur. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, 144. 313 pp.
- CHARCOSSET, P. 1998. – Reconstitution d'un segment de la marge ouest-téthysienne au Bathonien dans les Grands Causses et le Bas-Languedoc : analyse séquentielle à divers ordres et dynamique de bassin. *Strata*, 2, 31. 311 pp. <https://strata.fr/pdf/strata1998-2.31.t1-bathoniencausses-charcosset.pdf>
- CHARCOSSET, P. 2000. – Synthèse paléogéographique et dynamique du bassin caussenard (Sud de la France) au cours du Bathonien (Jurassique moyen). *Eclogae geologicae Helvetiae*, 93 : 53–64.
- CHARCOSSET, P., R. CISZAK, B. PEYBERNÈS & J.-P. GARCIA. 1996. – Modalités de la transgression bathonienne sur le « Seuil cévenol » (Grands Causses). *Comptes-rendus de l'Académie des sciences*, Paris, 323, IIA : 419–426.
- CHOFFAT, P. 1880. – Étude stratigraphique et paléontologique des terrains jurassiques du Portugal. Première livraison : Le Lias et le Dogger au Nord du Tage. *Mémorias da Secção dos Trabalhos Geologicos de Portugal*. 72 pp.
- COMAS-RENGIFO, M.-J. 1985. – El Pliensbachiense de la Cordillera Iberica. *Thèse de Doctorat, Universidad Complutense de Madrid*. 591 pp.
- COMAS-RENGIFO, M.-J. & A. GOY. 2010. – Caracterización biocronostratigráfica del Sinemuriense Superior y el Pliensbachiense entre los afloramientos de la Playa Vega y Lastres (Asturias). Vè Congreso del Jurásico de Espana. GARCIA-RAMOS J.C. coord., *Guia de campo (excursion A)* : 10–16.
- CORNA, M., J.-L. DOMMERGUES, C. MEISTER & R. MOUTERDE. 1997. – Le Sinémurien. In. *Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen : zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles* : CARIOU E. & HANTZPERGUES P. (coord.). *Bulletin des Centres de Recherche Elf Exploration - Production, Pau*, 17 : 9–14.
- CURNELLE, R. & P. DUBOIS. 1986. – Évolution mésozoïque des grands bassins sédimentaires français ; bassins de Paris, d'Aquitaine et du Sud-Est. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 8, 4 : 529–546.
- DEMANGE, M. & P. JAMET. 1986. – L'accident majeur Mazamet-Tantajo (Montagne Noire) : décrochement tardi-hercynien et faille inverse pyrénéenne. *Géologie de la France*, 3 : 273–280.
- DOMMERGUES, J.-L. 1987. – L'évolution chez les Ammonitina du Lias moyen (Carixien, Domérien basal) en Europe occidentale. *Documents des Laboratoires de Géologie Lyon*, 98. 297 pp.
- DOMMERGUES, J.-L. 1993. – Les ammonites du Sinémurien supérieur de Bourgogne (France) : biostratigraphie et remarques paléontologiques. *Revue de Paléobiologie*, 12, 1 : 67–173.
- DOMMERGUES, J.-L. & N. BONNOT. 2007. – Présence en Bourgogne d'*Epideroceras hugi* DONOVAN, 1985, une ammonite rare du Sinémurien supérieur : ontogénèse, statut spécifique et parenté. *Revue scientifique de Bourgogne*, 6 : 76–84.
- DOMMERGUES, J.-L. & C. MEISTER. 1990. – De la « Grosse Pierre des Encombres » aux klippen de Suisse centrale : un test d'homogénéité des paléoenvironnements subbriançonnais et des contraintes paléobiogéographiques alpines par les ammonites du Lias moyen (Jurassique inférieur). *Bulletin de la Société géologique de France*, 8, VI, 4 : 635–646.
- DOMMERGUES, J.-L. & C. MEISTER. 2017. – Ammonites du Jurassique inférieur (Hettangien, Sinémurien, Pliensbachien) d'Afrique du Nord (Algérie, Maroc et Tunisie). Atlas d'identification des espèces. *Revue de Paléobiologie*, 36, 2 : 189–367.
- DOMMERGUES, J.-L. & R. MOUTERDE. 1980. – Modalités d'installation et d'évolution des Harpoceratinae (Ammonitina) au Domérien inférieur dans le sud-ouest de l'Europe (France, Portugal). *Géobios*, 13, 3 : 285–325.
- DOMMERGUES, J.-L., A. FERRETI & R. MOUTERDE. 1990. – Des morphologies « *Fucinieras* » platycônes aux morphologies « *Protogrammoceras* » sub-oxycônes ; réflexions sur les rôles des transformations de l'ontogénèse et de leur implications morphofonctionnelles. *Fossili, Evoluzione, Ambiente, Atti II convegno internazionale Pergola 25-30 ottobre 1987. Pallini et alii cur* : 229–251.
- DOMMERGUES, J.-L., C. MEISTER & Ph. FAURÉ. 1985. – Trois espèces nouvelles d'Harpoceratinae du Carixien supérieur et du Domérien basal du Nord-Ouest de l'Europe. *Cahiers de l'Institut Catholique de Lyon*, 14 : 153–173.
- DOMMERGUES, J.-L., C. MEISTER & R. MOUTERDE. 1997. – Pliensbachien, in Cariou E.P.H. (eds), *Biostratigraphie du jurassique ouest-européen et méditerranéen : Zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles*. *Bulletin des Centres de Recherche Elf, Exploration – Production*, 17 : 15–23.
- DOMMERGUES, J.-L., C. MEISTER & R. MOUTERDE. 2002. – *Fucinieras paradoxus* (Harpoceratinae, Ammonitina) du Domérien portugais. Réflexion sur le sens taxonomique d'un assemblage paradoxal de caractères. *Geobios*, 35 : 457–468.
- DONOVAN, D.T. & G.F. FORSEY. 1973. – Systematics of Lower Liassic Ammonitina. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, 64 : 1–18.
- EDMUNDS, M., M. VARAH & A. BENTLEY. 2003. – The ammonite biostratigraphy of the lower Lias « *Armatum Bed* » (Upper Sinemurian-Lower Pliensbachian) at St Peter's Field, Radstock, Somerset. *Proceedings of the Geologists Association*, 114 : 65–96.
- ELMI, S., L. RULLEAU, J. GABILLY & R. MOUTERDE. 1997. – Toarcien, in CARIOU E.P.H. (eds), *Biostratigraphie du jurassique ouest-européen et méditerranéen : zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles*. *Bulletin des Centres de Recherche Elf, Exploration – Production*, 17 : 25–36.

- FAURÉ, Ph. 1981. – Le Lias de la nappe des Corbières orientales (Pyrénées navarro-languedociennes) (feuilles de Capendu, Leucate, Narbonne, Tuchan). *Bulletin du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, Orléans, 1, 2 : 149–151.
- FAURÉ, Ph. 2002. – Le Lias des Pyrénées. Thèse Université Toulouse III, *Strata*, Toulouse, sér. II, 39. 761 pp.
- FAURÉ, Ph. 2006. – Le Pliensbachien supérieur des Corbières (Aude, France). Biostratigraphie, évolution sédimentaire et paléogéographie. *Bulletin de la société d'Études scientifiques de l'Aude*, Carcassonne, CVI : 29–44.
- FAURÉ, Ph. & Y. ALMÉRAS. 2006. – Le Sinémurien terminal (chronozone à *Raricostatum*) des Pyrénées et des chaînons du Bas-Languedoc (France) : Biostratigraphie, évolution sédimentaire et paléogéographie. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 142 : 5–25.
- FAURÉ, Ph. & P. BOHAIN. 2017. – Les ammonites du Pliensbachien inférieur de la Vendée méridionale (France). Étude taxonomique. Implications stratigraphiques et paléobiogéographiques. *Strata*, 2, 54, 147 pp.
- FAURÉ, Ph. & B. GUIBBERT. 2017. – Présence de l'ammonite téthysienne *Alocolytoceras ophioneum* (BENECKE, 1865) (Psilocerataceae, Lytoceratida) dans le Toarcien supérieur des Grands-Causse (Hérault, France). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 153 : 85–93.
- FAURÉ, Ph. & F. BRUNEL. 2019. – Le Pliensbachien supérieur du Quercy septentrional (environs de Gramat, Lot, Corrèze). Stratigraphie et paléontologie des ammonites. *Carnets natures*, 6 : 15–34. https://carnetsnatures.fr/volume%206/pliensbachien-gramat_faure-brunel.pdf
- FAURÉ, Ph. & D. TÉODORI. 2019. – Les Ammonites du Pliensbachien des Pyrénées ariégeoises (zone nord-pyrénéenne, France). Taxonomie, stratigraphie et implications paléogéographiques. *Revue de Paléobiologie*, 38, 2 : 269–361.
- FAURÉ, Ph., Y. ALMÉRAS, N. SEKATNI & F. ZARGOUNI. 2007. – Le Pliensbachien de Jebel Zaghuan (Tunisie). Nouvelles données fauniques. Implications biostratigraphiques et paléobiogéographiques. *Geodiversitas*, 29 : 473–506.
- FAURÉ, Ph., N. SEKATNI, M.S. ARFAOUI & R. ALOUANI. 2021. – Le Jurassique du Jebel Ressay (Tunisie). Identification du Sinémurien supérieur dans la Formation Zaghuan. Précisions stratigraphiques et paléobiogéographiques sur le Sinémurien de Tunisie. *Geodiversitas*, 43, 3 : 95–119.
- FERRETI, A. 2002. – The genera *Fucinieras* HAAS, 1913 and *Protogrammoceras* SPATH, 1913. *Revue de Paléobiologie*, 21, 1 : 199–221.
- FERRETI, A. 1991. – Introduzione ad uno studio morfometrico degli ammoniti pliensbachiani della catena del Catria (Appennino Marchigiano). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 97 : 49–98.
- FISCHER, J.-C. (coord.) 1994. – Révision critique de la Paléontologie Française d'Alcide d'Orbigny. vol. I, Céphalopodes jurassiques. *Éditions Masson*. 340 pp.
- FISCHER, R. 1975. – Die deutschen Mittellias-Falcciferen (Ammonoidea, *Protogrammoceras*, *Fucinieras*, *Arietieras*). *Palaeontographica* A, 151 : 47–101.
- FUCINI, A. (1899–1900) – Ammoniti del Lias medio dell'Appennino centrale esistenti nel Museo di Pisa. *Palaeontographia italica. Memorie di Palaeontologia*, Pisa, 5 : 15–185 ; 6 : 17–78.
- GÉCZY, B. & C. MEISTER. 1998. – Les ammonites du Domérien de la montagne du Bakony (Hongrie). *Revue de Paléobiologie*, 17, 1 : 69–161.
- GÉCZY, B. & C. MEISTER. 2007. – Les ammonites du Sinémurien et du Pliensbachien inférieur de la Montagne du Bakony (Hongrie). *Revue de Paléobiologie*, 26, 1 : 137–305.
- GEMMELLARO, G.G. 1884. – Sui fossili degli strati a *Terebratula aspasia* della contrada Rocche Rosse presso Galati (Provincia di Messina). *Giornale di Scienze Naturali ed Economiche*, 16 : 167–218.
- GETTY, T.A. 1973. – A revision of the generic classification of the family Echioceratidae (Cephalopoda, Ammonoidea) (Lower Jurassic). *The University of Kansas. Paleontological Contributions*, 64. 32 pp.
- GUÉX, J., M. RAKUS, A. MORARD & M. QUARTIER-LA-TENTE. 2008. – Ammonites sinémuriennes du Haut-Atlas marocain. *Mémoires de Géologie*. 99 pp.
- HAAS, O. 1913. – Die Fauna des Mittleren Lias von Ballino in Südtirol. II Teil. Cephalopoda. *Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und Orients*, Wien, 26. 161 pp.
- HAUER, F. 1856. – Über die Cephalopoden aus dem Lias der nordöstlichen Alpen. *Denkschrift der Mathematisch-Naturwissenschaften Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, Wien, 11. 86 pp.
- HAUG, E. 1885. – Beiträge zu einer Monographie des Ammonitengattung *Harpoceras*. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, 3 : 585–782.
- HOFFMANN, R. 2015. – Treatise on line, number 70, part L. Revised, Volume 3B, Chapter 3 : Lytoceratoidea *Kansas University Palaeontological Institute*. 34 pp.
- HOWARTH, M.K. 1955. – Domesian of the Yorkshire Coast. *Proceeding of the Yorkshire Geological Society*, 30, 2, 10 : 147–175.
- HOWARTH, M.K. 1958. – A Monograph of the Ammonites of the Liassic Family Amaltheidae in Britain. *Palaeontographical Society* (Part.1) 111 (= 1957) : 1–26 ; (Part 2) 112 : 27–53.
- HOWARTH, M.K. 1992. – The ammonite family Hildoceratidae in the Lower Jurassic of Britain. *The Palaeontographical Society*, part 1 : 1–106 ; part 2 : 107–200.
- HOWARTH, M.K. 2013. – Treatise on Line, number 57, part L, Revised, Volume 3B, Chapter 4 : Psiloceratidae, Eoderoceratoidea, Hildoceratoidea. *Palaeontological Institute*. 139 pp.
- HUG, O. 1899. – Beiträge zur Kenntnis der Lias und Dogger-Ammoniten aus der Zone des Freiburger Alpen. Teil 2 : Die Unter- und Mittellias Ammoniten fauna von Blumensteinallmend and Langeneckgrat am Stockhorn. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, Zürich, 26 : 1–39.
- KNIGHT, R.L., B. BLESSED, N.J. MORRIS & M.C. MUNT. 2019. – Fossils from the Lias of the Yorkshire Coast. *Palaeontological Association*, Lord A.R. edit. Field Guide to Fossils number 15. 6 Mollusca – Ammonites : 41–79.
- LANQUINE, A. 1929. – Le Lias et le Jurassique des Chaînes Provençales. Recherches stratigraphiques et paléontologiques. 1^{re} partie. Le Lias et le Jurassique inférieur. *Bulletin des Services de la carte géologique de France*, 32, 173. 385 pp.
- LEFAVRAIS-RAYMOND, A. 1978. – Le Lias in Géologie du Quercy. *Supplément de Quercy-Recherche, série études et travaux*, 4 : 19–31.
- LEFAVRAIS-RAYMOND, A. 1984. – Causse-Languedoc in MOUTERDE coord., chapitre Lias, Synthèse géologique du Sud-Est de la France. Stratigraphie et Paléogéographie. *Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*. 125 : 146 – 149.
- LEFAVRAIS-RAYMOND, A. & G. LABLANCHE. 1985. – Contrôle tectonique de la sédimentation du Lotharingien à l'Aalénien sur le seuil caussenard. *Les Cahiers de l'Institut Catholique de Lyon*, 14 : 191–201.
- LUKENEDER, P. & A. LUKENEDER. 2018. – Sinemurian biostratigraphy of the Tannscharten section near Reichraming (Lower Jurassic, Schneeberg Syncline, Northern Calcareous Alps). *Austrian Journal of Earth Sciences*, Vienna, 111/1 : 92–110.

- MACCHIONI, F. & C. MEISTER. 2003. – Ammonite biostratigraphy of some mediterranean sections. 2 : the succession of the Gola de F. Burano (Umbrai-Machigiano Basin, Appennine), a reference section for the Tethys Domain. *Revue de Paléobiologie*, 22 : 363–420.
- MATTEI, J. 1986. – Le Brachyantoclinal du Pic Saint-Loup (Hérault, Languedoc). Stratigraphie détaillée des terrains jurassiques et évolution tectonique pour servir de notice explicative à la carte géologique à 1/25 000 de cette structure. *Géologie de la France*, Orléans, 4 : 349–376.
- MATTEI, J., S. ELMI, R. MOUTERDE, H. TINTANT & J. GABILLY. 1971. – Le Domérien dans quelques régions du Centre et du Sud de la France. Colloque du Jurassique, Luxembourg, 1967 *Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, 175 : 567–580.
- MAUBEUGE, P.L. 1974. – Nouvelles découvertes à propos des éléments faunistiques méditerranéens dans le Jurassique inférieur du Bassin de Paris. *Bulletin de l'Académie et Société Lorraines des Sciences*, XIII, 1. 8 pp.
- MEISTER, C. 1986. – Les ammonites du Carixien des Causses (France). *Mémoire de Paléontologie suisse*, Basel, 109, 209 pp.
- MEISTER, C. 1989. – Les ammonites du Domérien des Causses (France). *Cahiers de Paléontologie. Éditions du CNRS*. 80 pp.
- MEISTER, C. 2010. – Worldwide ammonite correlation at the Pliensbachian Stage and Substage Boundaries (Lower Jurassic). *Stratigraphy*, 7, 1 : 83–101.
- MEISTER, C. & J.G. FREIBE. 2003. – Austroalpine Liassic Ammonites from Vorarlberg (Austria, Northern Calcareous Alps). *Beitäge zur Paläontologie*, Wien, 28 : 9–99.
- MEISTER, C., G. LAFAURIE & A. MARSHAL. 2012. – Les ammonites du Sinémurien supérieur et du Pliensbachien basal dans les Causses (Lot, Aveyron, Lozère), France. *Revue de Paléobiologie*, 31, 2 : 347–423.
- MÉLAS, P. 1982. – Étude sédimentologique, paléogéographique et géochimique du Lias carbonaté du nord-Lodevois. Application à la reconnaissance et à l'interprétation d'amas métallifères. *Mémoires du Centre d'Études et de Recherches Géologiques et Hydrogéologiques*, Montpellier, XIX, tome 1. 419 pp. tome 2. 37 pl.
- MICHARD, A.G. & A. CORMOUL. 1978. – La sédimentation liasique dans les Causses : contrôle des minéralisations Zn-Pb associées au Lotharingien. *Bulletin du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, sect. II, 2 : 57–120.
- MICHARD, A.G., M. AUBAGUE, A. LEFAVRAIS-RAYMOND & A. L'HOMER. 1979. – Le Lotharingien supérieur dans le bassin des Causses : stratigraphie et évolution du bassin. *Bulletin de la Société géologique de France*, 7, XXI, 1 : 3–10.
- MONESTIER, J. 1934. – Ammonites du Domérien de la région au sud-est de l'Aveyron et de quelques régions de la Lozère, à l'exclusion des Amalthéidés. *Mémoires de la Société géologique de France*, NS, 23. 102 pp.
- MONTFORT, P. DE. 1808. – Conchyliologie systématique et classification méthodique des coquilles. Frédéric Schoell, Paris, 410 pp.
- MOREAU, J.D., M. PHILIPPE & F. THEVENARD. 2019. – Flore du Jurassique basal de la ville de Mende (Lozère) : synthèse des gisements historiques, nouvelles données sédimentologiques, paléontologiques et paléoenvironnementales. *Comptes Rendus Palevol*, 18, 2 : 159–177.
- MOUTERDE, R. 1970. – Le Lias moyen de São Pedro de Muel (Portugal) (2^e partie : Paléontologie). I. Céphalopodes : *Communications du Service géologique du Portugal*, LIV : 39–74.
- MOUTERDE, R. & A. FERRETI. 1986. – Les ammonites. Caractères et intérêt. Exemple de l'évolution des Harpoceratidés du Lias moyen mésogéen (Apennin des Marches). *Fossili, Evoluzione, Ambiente. Atti I convegno internazionale. Pergola 25-30 ottobre 1984. Pallini et alii cur* : 73–77.
- MOUTERDE, R. & R. B. ROCHA. 1981. – Atlas des fossiles caractéristiques du Lias portugais. I - Lias inférieur. *Ciencias da Terra*, Lisboa, 6 : 49–76.
- MOUTERDE, R., J.-L. DOMMERGUES, C. MEISTER & R.B. ROCHA. 2007. – Atlas des fossiles caractéristiques du Lias portugais. IIIa Domérien (Ammonites). *Ciêncas da Terra*, Lisboa, 16 : 67–111.
- NICKLÉS, R. 1899. – Compte-rendu de l'excursion du 10 septembre à Bédarieux. Réunion extraordinaire sur le versant méridional de la Montagne Noire. *Bulletin de la Société géologique de France*, 3, XXVII : 731–738.
- NICKLÉS, R. in C. DEPÉRET, J. BERGERON & R. NICKLÉS. 1900. – Bédarieux. Carte géologique n° 232.
- NICKLÉS, R. 1907a. – La série liasique dans la région de Tournemire (Aveyron). *Bulletin de la Société géologique de France*, 4, VII : 569–583.
- NICKLÉS, R. 1907b. – L'Hettangien et le Sinémurien du Cernon et de Nant. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4, VII : 584–595.
- ORBIGNY, A. D'. 1842–1849. – Paléontologie française. Terrains jurassiques. Masson éditeur, Paris. t. I : Céphalopodes ; texte : 642 pp., atlas : 234 pl.
- PAGE, K.N. 2003. – The Lower Jurassic of Europe : its subdivision and correlation. *Geological Survey of Denmark and Greenland Bulletin*, 1 : 23–59.
- PIA, J. von. 1914. – Untersuchungen über die Gattung *Oxynoticeras* und einige damit zusammenhängende allgemeine Fragen. *Abhandlungen der K. K. geologischen Reichsanstalt.*, Wien, XXII, 1. 179 pp.
- PEYBERNÉS, B. & T. PÉLISSIÉ. 1985. – Essai de reconstitution des dépôts contemporains de la fin du rifting téthysien avant la transgression bathonienne sur le « Haut-Fond occitan ». *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 301, 8 : 533–538.
- QUENSTEDT, F.A. 1883–1888. – Die Ammoniten des schwabischen Jura. *Schweizerbart ed.*, Stuttgart, 3 vol., 1140 pp., 126 pl.
- RODRIGUEZ-LUENGO, E., M.J. COMAS-RENGIFO & A. GOY. 2012. – Caracterización de *Matteiceras* Wiedenmayer, 1980 (Ammonoidea, Hildoceratidae) en el Pliensbachiano superior de Cordillera Cantábrica. In XXVIII Jornadas SEP 2012. Homenaje a Guillem Colom Casanovas (1900–1993). Libro de Resúmenes : 187–190.
- ROEMER, F.A. 1836. – Die Versteinerungen des Norddeutschen Oolithen-Gebirges, Hahn, Hannover, 218 pp.
- ROQUEFORT, C. 1924. – Note préliminaire sur la stratigraphie du lambeau jurassique de Fouzilhon (Hérault). *Comptes-rendus sommaires de la Société géologique de France*, 7 : 66–67.
- ROQUEFORT, C. 1932. – Le Lias et le Jurassique de la région de Bédarieux (Hérault). *Bulletin de la Société d'étude des Sciences naturelles de Béziers*, 36 : 59–76.
- ROQUEFORT, C. 1934. – Contribution à l'Étude de l'Infralias et du Lias inférieur des Causses Cévenols. *Bulletin de la Société géologique de France*, 5, 4 : 573–594.
- ROQUEFORT, C. 1936. – Monographie du Lias et du Jurassique de la région de Fouzilhon (Hérault). *Bulletin de la Société d'étude des Sciences naturelles de Béziers*, 39 : 68–84.
- ROQUEFORT, C. & F. DAGUIN. 1929. – Le Lias moyen et supérieur du versant sud du Causse du Larzac. Étude d'une faune de l'Aalénien inférieur. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4, 29 : 254–262.
- ROUVILLE, P. DE. 1876. – Introduction à la description géologique du département de l'Hérault. Montpellier, Typographie et lithographie de Boehm & fils. 222 pp.

- RULLEAU, L., A. GUIFFRAY & J.-L. DOMMERGUES. 2007. – Biostratigraphie et paléontologie de la région lyonnaise, Tome II : du socle au Lias moyen. 229 pp.
- SCIAU, J., 2004. – Coup d'œil sur les Fossiles des Causses. Du Primaire au Lias moyen. (2e édition). *Association paléontologique des Causses*. 142 p.
- SEYED-EMAMI, K., F.T. FÜRSICH, M. WILMSEN, M.R., MAJIDIFARD & A. SHEKARIFARD. 2008. – Lower and Middle Jurassic ammonoids of the Shemshak Group in Alborz, Iran and their palaeobiogeographical and biostratigraphical importance. *Acta Palaeontologica Polonica* 53, 2 : 237–260.
- SIMPSON, M. 1855. – The fossils of the Yorkshire Lias described from nature. London and Whitby. 2 vol., XXIV et 256 pp.
- SOWERBY, J. 1812–1829. – The Mineral Conchology of Great Britain. London, 7 vols.
- SOWERBY, J. 1812–1822. – The Mineral Conchology of Great Britain; or coloured figures and descriptions of those remains of testaceous animals or shells, which have been preserved at various times and depths in the earth, 1–3, 4 pars : 1–383 pl.
- SOWERBY, J. DE C. 1823–1846. – The Mineral Conchology of Great Britain. 4 (fin) –7 : 384–648 pl.
- SPATH, L.F. 1913. – On Jurassic Ammonites from Jebel Zaghouan (Tunisia). *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 69: 540–580.
- SPATH, L.F. 1938. – A catalogue of the ammonites of the Liassic Family Liparoceratidae in the British Museum (Natural History). *British Museum (Natural History)*, London. 191 pp.
- STCHEPINSKY, V. 1937. – Le Lias de Durfort (Gard). *Bulletin de la Société géologique de France*, 5, 5 : 593–614.
- SUAREZ-VEGA, L.C. 1974. – Estratigrafía del Jurássico en Asturias. *Cuadernos de Geología ibérica*, 1, 3. 304 pp.
- TOPCHISHVILI, M. 1990. – Lower Jurassic-Aalenian ammonites of the greater Caucasus within the territory of Georgia. *Proceeding of the Georgian Academy of Sciences*, 100. 108 pp.
- TOPCHISHVILI, M., T. LOMINADZE, I. TSÉRETELI, V.TODRIA & NADAREISHVILI. 2006. – Stratigraphy of the Jurassic deposits of Georgia. *Proceeding of the Georgian Academy of Sciences*, 122. 453 pp.
- TRUEMAN, A.E. & D.S. WILLIAMS. 1925. – Studies in the Ammonites of the Family Echioceratidae. *Transactions of the Royal Society of Edimburg*, LIII, 3 : 699–739.
- TUTCHER, J.W. & A.E. TRUEMAN. 1925. – The Liassic rocks of the Radstock district, Somerset. *Quarterly Journal of the geological Society of London*, 81 : 595–666.
- VENTURI, F., G. REA, G. SILVESTRINI & M. BILOTTA. 2010. – Ammoniti. Un viaggio geologico nelle montagne appenniniche. *Porzi ed.*, Perugia. 367 pp.
- WIEDENMAYER, F. 1980. – Die Ammoniten der mediterranen Provinz im Pliensbachian und unteren Toarcian aufgrund neuer Untersuchungen im Generoso-Becken (Lombardische Alpen). *Mémoires de la Société helvétique des Sciences naturelles*. 43, 197 pp.
- WRIGHT, T. 1878–1886. – Monograph on the Lias Ammonites of the British Islands. *Palaeontographical Society*, London, 32–39. 503 pp.
- YOUNG, G. A. M. & J. BIRD. 1828. – A Geological Survey of the Yorkshire Coast. Clark, Whitby, 367 pp.

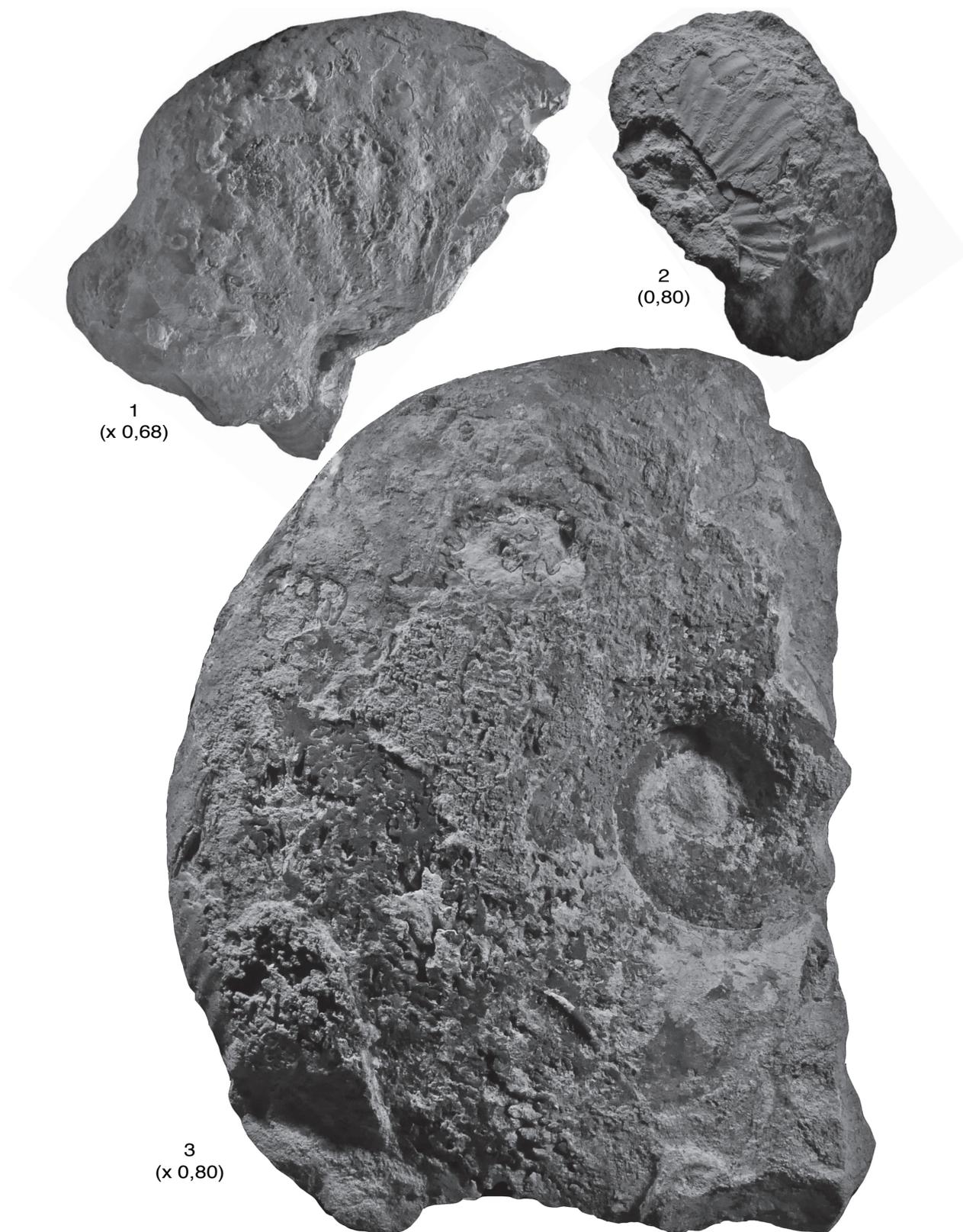
**Planche 1**

Fig. 1–3. *Gleviceras* gr. *subguibalianum* (P1A). Chronozone à *Raricostatum*, sous-chronozone à *Macdonnelli*. Niveau de Lacan. Bousquet de la Balme, Lacan niv. 1. MHNT.PAL.2021.1.13–15.



Planche 2

Fig. 1. *Paltechioceras tardecrescens* (HAUER). Chronozone à *Raricostatum*, sous-chronozone à *Aplanatum*. Niveau de Lacan, Bousquet de la Balme, Lacan niv. 1. MHNT.PAL.2021.1.1.

Fig. 2. *Paltechioceras elicatum* BUCKMAN. Chronozone à *Raricostatum*, sous-chronozone à *Aplanatum*. Niveau de Lacan, Bousquet de la Balme, Lacan niv. 1. MHNT.PAL.2021.1.2.

Fig. 3–9. *Leptechioceras* gr. *meigeni* (HUG). Chronozone à *Raricostatum*, sous-chronozone à *Macdonnelli*. Niveau de Lacan, Bousquet de la Balme, Lacan niv. 1. MHNT.PAL.2021.1.3–9

Fig. 10. *Leptechioceras macdonnelli* (PORTLOCK). Chronozone à *Raricostatum*, sous-chronozone à *Macdonnelli*. Niveau de Lacan, Bousquet de la Balme, Lacan niv. 1. MHNT.PAL.2021.1.10.

Fig. 11–12. *Paltechioceras aureolum* (SIMPSON). Chronozone à *Raricostatum*, sous-chronozone à *Aplanatum*. Niveau de Lacan, Bousquet de la Balme, Lacan niv. 1. MHNT.PAL.2021.1.11–12

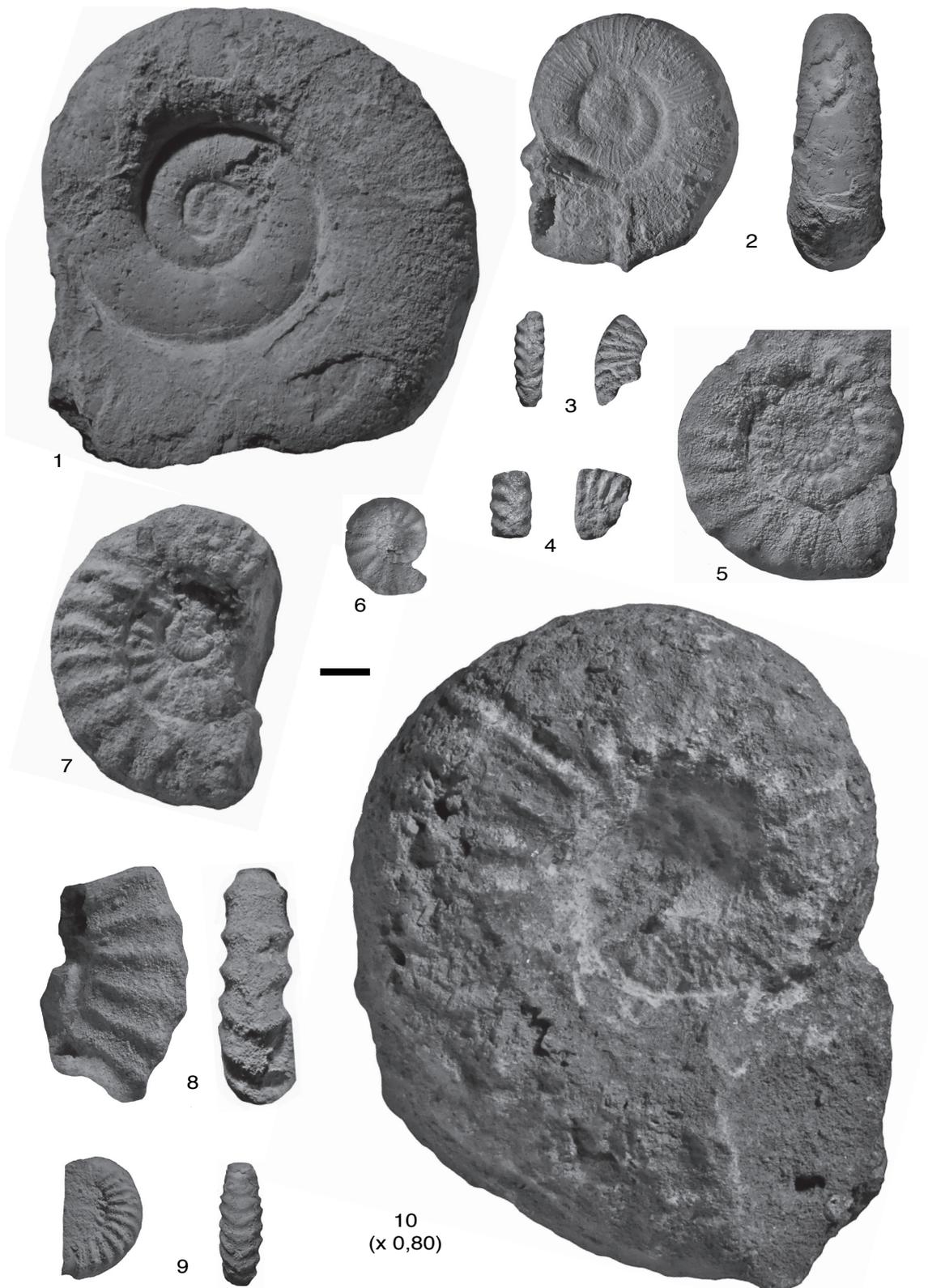


Planche 3

Fig. 1–2. *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY). Chronozone à Davoei. Calcaires marneux roux condensés. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 4b. MHNT. PAL.2021.1.16–17.

Fig. 3–4. *Uptonia bronni* (ROEMER). Chronozone à Jamesoni. Calcaires marneux roux condensés. Boussagues, plantation à l'ouest du vieux cimetière. MHNT. PAL.2021.1.18–19.

Fig. 5. *Acanthopleuroceras valdani* (D'ORBIGNY). Chronozone à Ibex, sous-chronozone à Valdani. Calcaires marneux roux condensés. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 3a. MHNT.PAL.2021.1.20.

Fig. 6. *Beaniceras centaurus* (D'ORBIGNY). Chronozone à Ibex, sous-chronozone à Valdani. Calcaires marneux roux condensés. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 3b. MHNT.PAL.2021.1.21.

Fig. 7–8. *Acanthopleuroceras alisiense* (REYNÈS in HAUG). Chronozone à Ibex, sous-chronozone à Valdani. Calcaires marneux roux condensés. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 3c. MHNT.PAL.2021.1.22–23.

Fig. 9. *Oistoceras figulinum* (SIMPSON). Chronozone à Davoei, sous-chronozone à Figulinum. Calcaires marneux roux condensés. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 4b. MHNT.PAL.2021.1.24.

Fig. 10. *Liparoceras kilsbiense* SPATH. Chronozone à Davoei. Calcaires marneux roux condensés. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 4a. MHNT.PAL.2021.1.25.



Planche 4

Fig. 1. *Fuciniceras celebratum* (FUCINI). Chronozone à Margaritatus, sous-chronozone à Stokesi. Calcaires marneux roux condensés. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 5a. MHNT.PAL.2021.1.26.

Fig. 2-3. *Matteiceras isselioides* (DOMMERMUES, MEISTER & FAURE). Chronozone à Margaritatus, sous-chronozone à Stokesi. Marnes grumeleuses. Fig. 2. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 6a ; Fig. 3. Sud de Lacan. MHNT.PAL.2021.1.27-28.

Fig. 4-5. *Fieldingiceras depressum* (QUENSTEDT). Chronozone à Margaritatus, sous-chronozone à Subnodosus. Calcaires marneux roux condensés. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 5b. MHNT.PAL.2021.1.29-30.

Fig. 6-7. *Matteiceras nitescens* (YOUNG & BIRD). Chronozone à Margaritatus, sous-chronozone à Stokesi. Marnes grumeleuses. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 6a. MHNT.PAL.2021.1.31-32.

Fig. 8-10. *Amaltheus stokesi* (J. SOWERBY). Chronozone à Margaritatus, sous-chronozone à Stokesi. Fig. 8-9. Calcaires marneux roux condensés. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 5a. MHNT.PAL.2021.1.33-34 ; Fig. 10. Marnes grumeleuses. Sud de Lacan. MHNT.PAL.2021.1.35.

Fig. 11. *Amaltheus subnodosus* (YOUNG & BIRD). Chronozone à Margaritatus, sous-chronozone à Subnodosus. Marnes grumeleuses. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 6b. MHNT.PAL.2021.1.36.

Fig. 12. *Leptaleoceras lozeriense* (MONESTIER). Chronozone à Margaritatus, sous-chronozone à Gibbosus. Marnes grumeleuses. Boussagues, ouest du point 343. MHNT.PAL.2021.1.37.

Fig. 13. *Amaltheus margaritatus* DE MONTFORT. Chronozone à Margaritatus. Calcaires marneux et marnes à crinoïdes. Boussagues, nord de la Croix de Clairac. Coll. Guibert.

Fig. 14-15. *Pleuroceras* gr. *solare-spinatum*. Chronozone à Spinatum, Marnes grumeleuses. Bousquet de la Balme, Lacan, niv. 6c. MHNT.PAL.2021.1.38-39.

Découverte de *Thecidiopsis tetragona*, brachiopode Thecideidae, dans le Crétacé inférieur des Pyrénées ariégeoises

par Danièle Gaspard² & Michel Bilotte³

2. UMR 7207, CNRS-MNHN-Sorbonne Université, Museum national d'Histoire naturelle, Département origines et Évolution, 8 rue Buffon, F-75005 Paris France. E-mail : danièle.gaspard@mnhn.fr

3. Faculté des Sciences et Ingénierie, Université de Toulouse 3, France. E-mail : geoloc.meb@gmail.com

RÉSUMÉ

Rares sont les Thecideidae qui ont été mentionnés dans les séries sédimentaires du Méso-Cénozoïque des Pyrénées françaises. Les quelques espèces déjà citées proviennent du Crétacé supérieur et de l'Eocène inférieur. La découverte de représentants de l'espèce *Thecidiopsis tetragona* (Roemer) dans le Crétacé inférieur des Pyrénées (Ariège) est un fait nouveau qui mérite d'être souligné et qui permet d'étendre sa zone d'existence dans ce contexte géologique local.

Mots-clés : Brachiopode, Thecideidae, Thecidiopsis, Crétacé inférieur, Pyrénées.

Discovery of *Thecidiopsis tetragona* (Thecideide brachiopod) in the Lower Cretaceous of Pyrenees (Ariège, France)

ABSTRACT

Rare Thecideidae brachiopods were reported from the sediments of the Meso-Cenozoic of the French Pyrenees. The few species yet evoked come from the Upper Cretaceous and the Lower Eocene. The detection of a *Thecidiopsis tetragona* (Roemer) is new in the Lower Cretaceous of this area and gives the opportunity to enlarge its geologic occurrence there.

Keywords: Brachiopod, Thecideidae, Thecidiopsis, Lower Cretaceous, Pyrenees

Introduction

Dans les Pyrénées françaises, les mentions de Thecideidae sont rares ; le premier, LEYMERIE (1881) cite dans les séries sous-pyrénéennes « des fossiles les plus caractéristiques de la craie de Maëstricht » : *Thecidea radiata* DEFRANCE et *Crania archnites* Leymerie. Ces deux espèces sont figurées dans l'Atlas, publié antérieurement (LEYMERIE 1878). Dans une étude sur les brachiopodes du « Sparnacien » des Petites Pyrénées et du Plantaurel, PAJAUD & TAMBAREAU (1970) décrivent une nouvelle espèce de Thécidées, *Thecidellina dragonensis*. La mention « Thécidéidés » se retrouve encore dans une énumération de faune, classique des Marnes à *Micraster* (Coniacien à Santonien inférieur) des Corbières méridionales (BILOTTE 1985). Hormis, ces quelques citations, il ne semble pas que les Thecideidae aient été observés

dans des séries plus anciennes que le Crétacé supérieur. La découverte d'une faunule relativement abondante attribuable au genre *Thecidiopsis* dans l'Urgonien (Aptien-Albien) nord-pyrénéen permet, pour la première fois, d'étendre localement leur présence à partir du Crétacé inférieur.

L'important travail de PAJAUD (1970) précisant notamment la migration des faunes de Thécidées, particulièrement au Crétacé inférieur (1970 : p. 269–270) ne souligne pas davantage l'extension du genre dans les Pyrénées. Une espèce du genre *Thecidiopsis* : *T. tetragona* (ROEMER 1839), a par contre été signalée en Suisse, dans le Crétacé inférieur (Valanginien) d'Auberson (BAKER 1991) et dans le Barrémien de la Drôme provençale (GASPARD 2011), mais les données pour d'autres contrées du sud de la France sont rares.

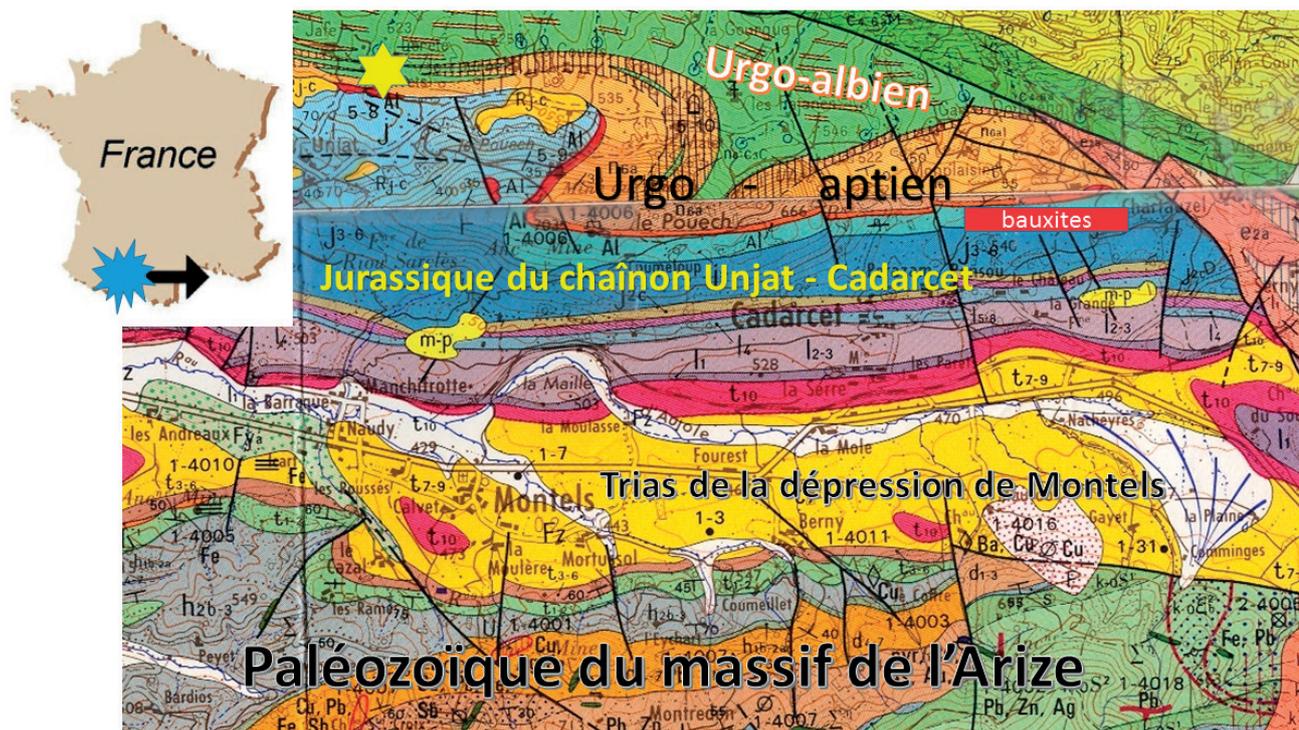


Fig. 1. L'étoile jaune indique la localisation présumée du gisement ayant livré *Thecidiopsis tetragona* (Cartographie géologique empruntée aux feuilles de Foix et de Pamiers à 1/50 000).

Fig. 1. The yellow star highlights the presumed location of the deposits that yielded the *Thecidiopsis tetragona*. (Geological mapping extracted from the sheets of Foix and Pamiers at 1/50 000).

Cadre géologique du gisement

Dans la Zone nord-pyrénéenne, entre Saint-Girons, à l'ouest, et Foix à l'est, s'étend l'important massif paléozoïque de l'Arize (Fig. 1) ; il est constitué de granitoïdes, de migmatites et de terrains métamorphiques anté-siluriens ; la succession se complète de terrains sédimentaires peu ou pas métamorphiques qui vont du Silurien au Carbonifère (Carte géologique de Foix, 1986). La couverture mésozoïque qui fait suite est composée de terrains sédimentaires étagés du Trias à l'Albien ; les argiles du Trias supérieur (Keuper) y sont particulièrement développées ; elles ont servi de niveau de décollement à cette couverture sédimentaire et l'amplitude de ce décollement va croissant d'ouest en est. Au-dessus du Keuper, le Jurassique (Lias, Dogger et Malm) est carbonaté – dolomies, calcaires & calcaires oolithiques – et a livré de nombreux éléments de datation [ammonites, dasycladacées, foraminifères benthiques, ostracodes, ...] (PEYBERNÈS 1976). Le Jurassique constitue le mur de nombreuses poches de bauxites qui traduisent un épisode émergatif important et généralisé. Ces bauxites sont à leur tour recouvertes par une nouvelle série carbonatée hétérochrone de faciès « urgonien ». C'est de ce contexte faciologique que provient la faune de Thecideidae décrite ci-après.

1. L'« urgonien » d'Unjat et de Cadarcet

Deux noms de localités voisines du Séronais sont indiqués sur le matériel qui nous a été communiqué par MICHEL HANSOTTE † : Cadarcet et Unjat. Ces deux localités sont situées à l'est de Labastide-de-Sérou et desservies par la

départementale D 211. D'un point de vue géologique, elles sont situées sur le Jurassique dolomitique qui forme le mur de nombreuses poches de bauxites. Ces bauxites ont pour toit, aux environs d'Unjat, des calcaires du Gargasien supérieur [U4b] in PEYBERNÈS (1976) et Cartes géologiques de Pamiers (1976) et de Foix (1986). Ces calcaires du Gargasien supérieur « reposent sur les bauxites par l'intermédiaire de minces horizons calcaréo-marneux ou ligniteux, d'épaisseur variable (de 0,40 à 1,50 m) » ; ils renferment des rudistes, dont *Polyconites verneuilli*, et une microfaune diversifiée et caractéristique : *Pseudochofatella cuvillieri*, *Orbitolinopsis* cf. *carochi*, *Mesorbitolina minuta*, *Pseudocyclammina hedbergi*, et algues codiacées » (PEYBERNÈS 1976). Toujours selon cet auteur, ces dépôts, qualifiés d'urgo-aptien, seraient directement surmontés, à partir de Cadarcet et vers l'est jusqu'au Pech Saint-Sauveur, par les calcaires urgo-albiens [U6] à *Simplorbitolina conulus* qui, à leur tour, forment le toit des poches de bauxites (Fig. 2).

MICHEL HANSOTTE † n'a malheureusement pas laissé d'indications précises des lieux des collectes, mais c'est vraisemblablement des séries calcaréo – marneuses que proviennent les Thecideidae étudiés ci-après, les calcaires francs de l'urgo-calcaire ne permettant pas l'extraction du moindre fossile. En outre, depuis leur collecte dans les années 1980, le site a subi de profonds bouleversements en raison des travaux qui ont précédés l'ouverture sur ce territoire, en 1986, de l'Eco-golf Ariège-Pyrénées. Il est actuellement devenu totalement illusoire d'espérer retrouver sur ce site le moindre gisement.

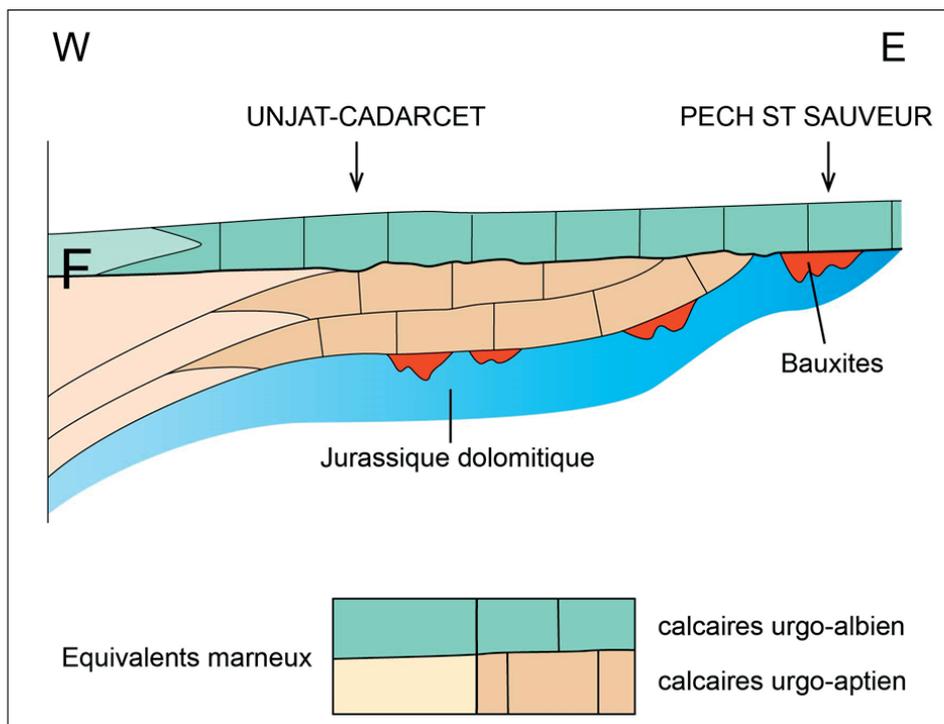


Fig. 2. Coupe schématique montrant les relations probables entre les calcaires de l'urgo-aptien et de l'urgo-albien dans le chaînon d'Unjat-Cadarcet (d'après PEYBERNÈS 1976, modifié) ; F indique la position supposée des *Thecidiopsis* à l'articulation calcaires-marnes.

Fig. 2. Schematic section showing the probable relationships between urgo-aptian and urgo-albian limestones in the Unjat-Cadarcet range (after PEYBERNÈS 1976, modified; F shows the supposed position of *Thecidiopsis* at the limestone-marl joint.

2. Systématique

Les caractéristiques externes (taille, forme globale, terminaison postérieure de la valve ventrale) et internes des valves (ventrale/pédonculaire et dorsale/brachiale) des spécimens récoltés tendent à les placer au sein du genre *Thecidiopsis*, sous-famille Thecideinae (famille des Thecideidae).

Superfamille : **Thecideoidea** GRAY, 1840

Famille : **Thecideidae** GRAY, 1840

Sous-famille : **Thecideinae** GRAY, 1840

Genus : *Thecidiopsis* MUNIER-CHALMAS, 1887

Espèce type: *Thecidiopsis digitatum* (G.B. SOWERBY, 1823)

Thecidiopsis tetragona (ROEMER, 1839)

Le type de cette espèce ayant disparu, un « hypotype » désigné par PAJAUD (1970) se trouve dans les collections du Musée de Lausanne (planchette 17 103, n° 19).

Localité-type : Hilsconglomerat : Hauterivien : zone à *Neocomites noricum* de Schöppenstedt (Allemagne).

Répartition : L'espèce est fréquente dans le Valanginien du Jura (DE LORIOU in PICTET 1872), de Wassy (Haute-Marne, France) (pas idéalement illustré par D'ORBIGNY, 1841-1847) et d'Allemagne et, de façon plus douteuse dans le Valanginien de Stramberg (Tchéquie) selon NEKVASILOVA (1966) ; elle est aussi mentionnée dans l'Hauterivien inférieur d'Allemagne et de Russie et le Barrémien inférieur de la Drôme (France) (GASPARD 2011) et de Russie (SMIRNOVA 1962). Sa

reconnaissance dans le Crétacé inférieur pyrénéen constitue une première qui confirme sa large répartition.

3. Description du matériel observé

Contrairement aux autres brachiopodes rhynchonelliformes, les Thécidées vivent fixées par toute ou partie de leur valve ventrale. Les spécimens récoltés par M. HANSOTTE † s'observent parfois dans cette position avec les deux valves fermées ou presque, ou largement entrebâillées, fixés sur leur substrat (bryzoaire ou autre organisme) (Fig. 3A-B), ou entiers mais détachés de leur support et portant la cicatrice de la zone d'attache. Ils se trouvent aussi avec seulement la valve ventrale fixée par la partie postérieure (Fig. 3C). Les autres spécimens ont des valves dorsales et ventrales libres ou isolées (désarticulées), ce qui permet aisément l'observation des caractéristiques internes (Fig. 3D-I). Les prélèvements d'Unjat sont moins riches que ceux de Cadarcet.

Les spécimens de petite taille jusqu'à 5-6 mm de large, coquille légèrement transverse de couleur assez grise en fonction du gisement, sont fixés sur le substrat par la partie postérieure de la valve ventrale (Fig. 3A-C), ce qui est leur position normale de vie.

3.a. La valve ventrale

Vue de l'extérieur, la valve ventrale présente une partie non fixée apparemment lisse et un pseudodeltidium bien délimité, très peu convexe (Fig. 3C-D). Vue de l'intérieur la cavité palléale est profonde. Sous la ligne cardinale s'observe deux petites dents, et un hemispondylium bien

détaché du plancher de la valve par une élévation médiane du plancher (Fig. 3C-D) : ce septum se poursuit antérieurement de façon brève en s'élargissant un peu. Le fond de la valve est ondulé par de très légères dépressions rayonnantes à partir de la région postérieure vers les bords, observation correspondant à l'illustration de PAJAUD (1970 : fig. 88A). Ces légères dépressions correspondent aux contre-empreintes du brachiosquelette de la valve dorsale.

3.b. La valve dorsale

Cette valve, arrondie à transverse en fonction de son stade de croissance, est relativement épaisse, avec un aspect extérieur plus ou moins plan avec un très léger bombement postérieur. Les observations les plus informatives sont dues aux caractéristiques du brachiosquelette visible à la face interne. Le bord cardinal de la valve est droit et assez long, le processus cardinal, large et saillant, est bordé par les fossettes dentales profondes, elles-mêmes limitées antéro-latéralement par de larges champs musculaires s'appuyant vers l'avant sur la crête cardinale interne (Fig. 3E, G). Le limbe, bien que limité tout le long du bord marginal interne, est d'aspect granuleux (Fig. 3 E-I), et s'étend sur les septes latéraux simples par rapport au septum médian divisé de façon de plus en plus complexe au cours de la croissance (Fig. 3F-I). Une bande calcifiée, généralement rompue au cours de la croissance, surplombe un profond creux sous-cardinal. Les septes latéraux alternent avec les lobes brachiaux (Fig. 3E-I). Il faut souligner l'apparition des premiers septes à partir de la région frontale, alors que les autres se forment au fur et à mesure de la division du septum médian en septules. Il est bon de garder en mémoire que le septum médian peut quelques fois se diviser précocement ou inversement rester indivis assez longtemps.

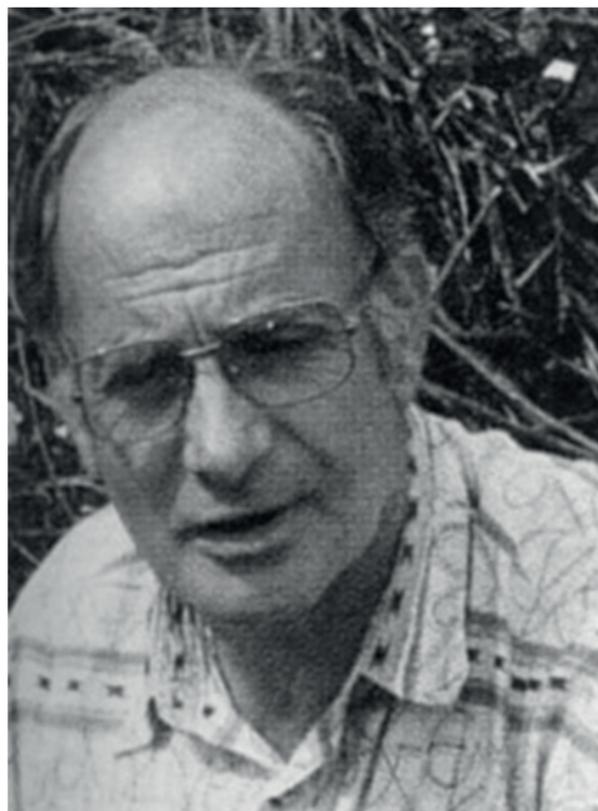
3.c. Microstructure

L'état de conservation des spécimens (diagenèse plus ou moins prononcée) ainsi que la nature du sédiment rend difficile l'observation des éléments microstructuraux ; les observations de SMIRNOVA (1979), BAKER (1991), BAKER *in* KAESLER (2006 : fig. 1292), BAKER & LOGAN (2011), puis LOGAN & BAKER (2013) ont permis de souligner des aspects structuraux et microstructuraux ainsi que des étapes de résorption de certaines parties de la coquille au cours de l'ontogénèse.

Conclusion

Les valves dorsales observées sont apparemment mieux conservées (plus complètes) que celles illustrées par PAJAUD (1970). L'espèce *Thecidiopsis tetragona* semble avoir une assez large répartition géographique et stratigraphique et il ne serait pas étonnant que des variations apparaissent en fonction des conditions de milieu et au cours du temps. Les espèces *Thecidiopsis essenensis* (ROEMER, 1841) du Cénomaniens d'Essen et *Thecidiopsis bohémica* BACKHAUS, 1959 du Cénomaniens-Turonien peuvent, à certains stades, présenter quelques petites ressemblances avec *Thecidiopsis tetragona*.

La découverte de *Thecidiopsis tetragona* dans le Crétacé inférieur des Pyrénées françaises (Ariège), est un point positif qui nous a donné l'opportunité de pouvoir souligner, d'une part une plus large répartition (géographique et stratigraphique) de l'espèce, et d'autre part sa présence dans des environnements « récifaux » qui sont la caractéristique des faciès urgoniens.



Hommage

MICHEL HANSOTTE était passionné par la recherche des fossiles et la paléontologie. Cette passion contrariée il avait pu l'assouvir tardivement en intégrant, en 1996, l'équipe du Musée de l'Ariège à Foix. Sa disparition brutale, en mai 2000, a mis fin à une collaboration engagée dans les années 80 et qui s'était révélée féconde. Les projets que nous avons « sous le coude » en attendant l'âge de sa retraite, ont été réduits à néant. Malgré les imprécisions stratigraphiques qui découlent de cette disparition nous avons tenu à présenter ce travail qui porte à l'actif de MICHEL HANSOTTE la reconnaissance d'un genre jamais signalé jusqu'à ce jour dans le Crétacé inférieur ariégeois.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient très chaleureusement LILIAN CAZES et PHILIPPE LOUBRY (UMR 7207, MNHN-CNRS-Sorbonne Université) pour les prises de vues, M^{me} ANNE-MARIE COUSIN (GET Toulouse) pour son aide dans la réalisation de l'illustration graphique.

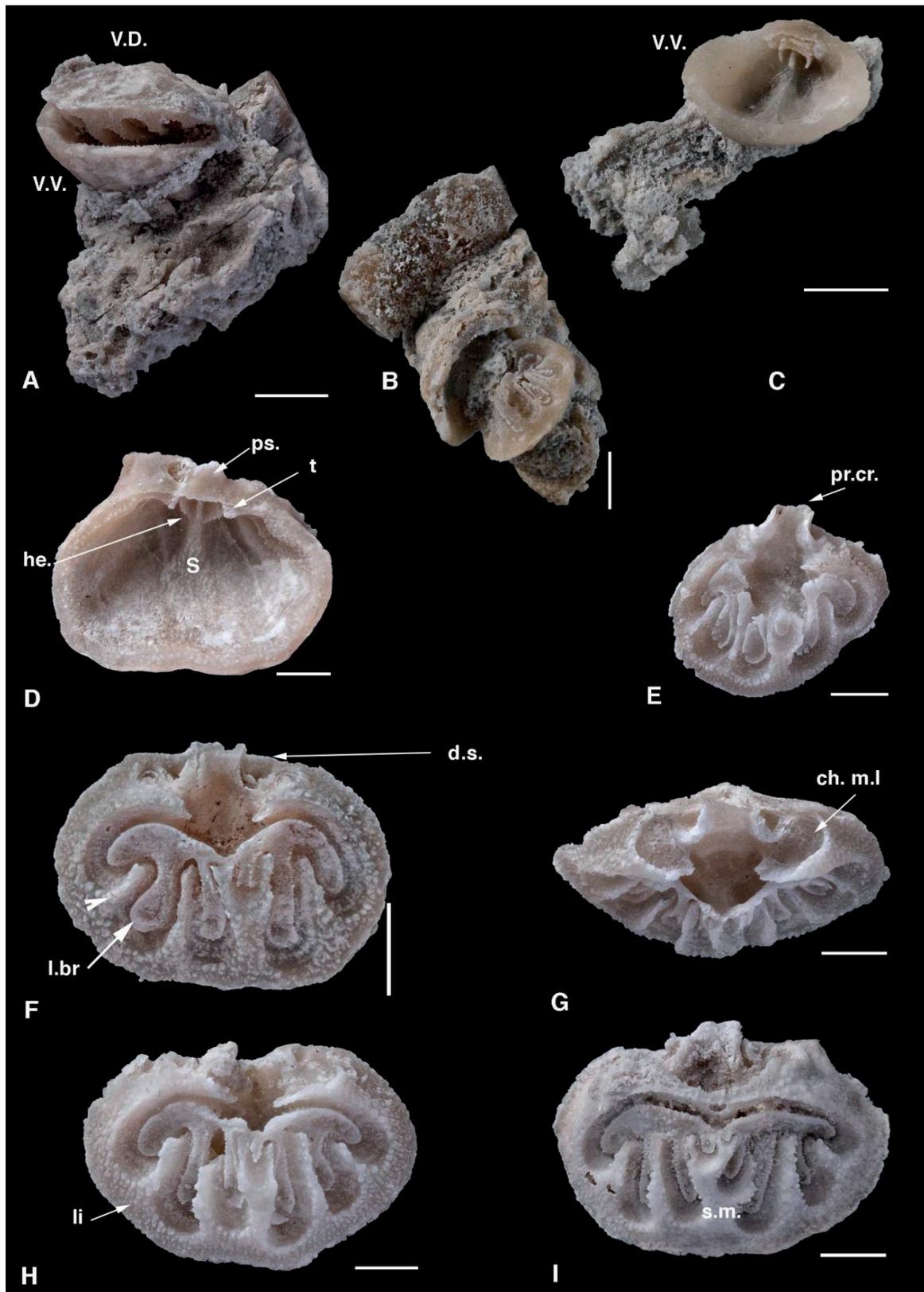


Fig. 3. *Thecidiopsis tetragona* (ROEMER, 1839). **A–B.** Spécimens de Cadarcet fixés par la valve ventrale (V.V.) en position à peine entrouverte, MNHN.F.A81135 (A) et largement entrebâillée, MNHN.F.A81136 (B). **C.** Valve ventrale fixée sur un substrat révélant sa face interne très creuse et son hemispondylium, MNHN.F.A81137. **D.** Valve ventrale isolée vue par la face interne révélant le pseudodeltitiium (ps), l'interarea, les dents (d), l'hemispondylium (he) supporté par le septum ventral (S) et les légères contre-empreintes du brachiosquelette de la valve dorsale (V.D), MNHN.F.A81138. **E–I.** Différents stades ontogénétiques de la valve dorsale vus par la face interne : processus cardinal (pr.ca), fossettes dentales (f.d.), lobes brachiaux (l.br.), septes latéraux (tête de flèche), septé médian (s.m.), respectivement : MNHN.F.A81139 – MNHN.F.A81143.

Fig. 3. *Thecidiopsis tetragona* (ROEMER, 1839). **A–B.** Cadarcet specimens attached by the ventral valve (V.V.) in a position lightly open, MNHN.F.A1135 (A) and largely open, MNHN.F.A81136 (B). **C.** Ventral valve attached to the substrate revealing its very concave inner side and its hemispondylium, MNHN.F.A81137. **D.** Isolated ventral valve revealing the inner side with the pseudodeltitiium (ps), interarea, teeth (d), hemispondylium (he) supported by the ventral septum (S) and the slight counterprints of the brachioskeleton of the dorsal valve (DV), MNHN.F.A81138. **E–I.** Inner side of different ontogenetic stages of the dorsal valve: cardinal process (pr.ca), dental sockets (f.d.), brachial lobes (l.br.), interdigitating with septa (arrowhead), median septum (s.m.), MNHN.F.A81139 - MNHN.F.A81143.

RÉFÉRENCES

- BAKER, P.G. 1991. – Morphology and shell microstructure of Cretaceous Thecideidine brachiopods and their bearing on Thecideidine phylogeny. *Palaeontology*, 34 (4) : 815–836, 5 pls.
- BAKER, P.G. 2006. – Thecideida, in KAESLER R.I. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, part H, Brachiopoda Revised, Vol. 5, The Geological Society of America and the University of Kansas, Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas: 1938 – 1943. XXXX.
- BAKER, P.G. & A. LOGAN. 2011. – Support from early juvenile Jurassic, Cretaceous and Holocene thecideoid species for a postulated common early ontogenetic development pattern in thecideoid brachiopods. *Palaeontology*, 54 (1): 111–131.
- BILOTTE, M. 1985. – Le Crétacé supérieur des plates-formes est-pyrénéennes. *Strata, Toulouse*, 2 ; 5 : 1– 438.
- FOIX. 1986. – Carte géologique de la France à 1/50 000. *Bureau des Recherches géologiques et minières, éd.*
- GASPARD, D. 2011. – Brachiopods from the Barremian turbiditic formation of Serre de Bleyton, Drôme (SE. France). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, Serie A113* : 655–673.
- LEYMERIE, A. 1878. – Description géologique et paléontologique des Pyrénées de la Haute-Garonne. Atlas : 49 pls., Privat éd. Toulouse.
- LEYMERIE, A. 1881. – Description géologique et paléontologique des Pyrénées de la Haute-Garonne. Texte : 1– 1010, Privat éd. Toulouse.
- LOGAN, A. & P. BAKER. 2013. – The development and shell microstructure of the pseudodeltidium and interarea in Thecideida brachiopods. *Palaeontology*, 56 (2): 433–455.
- NEKVASILOVA, O. 1966. – A Thecidean brachiopod new to the Lower Cretaceous of Czechoslovakia. *Vestník Ustredniho Ustavu Geologickeho Prague* 41(3): 193–194.
- ORBIGNY D', A. 1841–1847. – Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de France. Terrains crétacés (Tome 4). Brachiopodes : Texte : 1–157p, Arthus Bertrand Libraire-Éditeur ; Atlas : pls. 490–525, Victor Masson Libraire-Éditeur, Paris.
- PAJAUD, D. 1970. – Monographie des Théciées (Brachiopodes). *Mémoire de la Société Géologique de France*. NS, Tome XLIX, Mémoire 112, Paris : 1–349, 16 pls.
- PAJAUD, D. & Y. TAMBAREAU. 1970. – Brachiopodes nouveau du « Sparnacien » des Petites Pyrénées et du Plantaurel. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 106 (3–4) : 312–327.
- PAMIERS. 1976. – Carte géologique de la France à 1/50 000. *Bureau des Recherches géologiques et minières, éd.*
- PEYBERNÈS, B. 1976. – Le Jurassique et le Crétacé inférieur des Pyrénées franco-espagnoles entre la Garonne et la Méditerranée. *Thèse de doctorat ès Sciences naturelles, Toulouse* : 1–459, Imp. C.R.D.P.
- PICTET, F.J. 1872. – Description des fossiles du terrain Crétacé des environs de Sainte-Croix. 5ème partie terminée par P. DE LORIOU. Matériaux pour la Paléontologie Suisse, series 6. H. GEORG Libraire, Genève, Bâle, Lyon : pp. 1–158 ; pls. CXCv–CCviii.
- ROEMER, F. 1839. – Die Versteinerungen des norddeutschen Oolith-Gebirges, *Nachtrag, Hannover* : 1–22.
- SMIRNOVA, T.N. 1962. – A new subspecies, *Thecidiopsis (Thecidiopsis) tetragona* (ROEMER). *Bulletin de l'Université de Moscou*, 3 (en Russe). Moscou.
- SMIRNOVA, T.N. 1979. – Shell microstructure in Early Cretaceous thecidean brachiopods. *Paleontological Journal*, 13: 339–344.

La place des rudistes dans le concert des disparitions fini-crétacé : l'exemple pyrénéen

par Michel Bilotte

Faculté des Sciences et Ingénierie. Université Toulouse 3, France. E-mail : geoloc.meb@gmail.com

RÉSUMÉ

Dans le domaine sous-pyrénéen, les derniers rudistes connus se rencontrent dans les environnements paraliques des Marnes d'Auzas et cohabitent avec des microfaunes benthiques et des microflores du Maastrichtien supérieur (Garumnien inférieur de LEYMERIE, 1878) ; les rapports isotopiques Sr 87/86 obtenus à partir de l'étude de quelques tests, confirment cet âge. Faunes et flores disparaissent avant ou lors du net changement lithologique qui se marque par le remplacement brutal des faciès terrigènes des Marnes d'Auzas par les calcaires francs attribués au Paléocène ; ce changement radical peut prétendre représenter la limite K/T identifiée plus à l'ouest, à Larcen et dans les Dômes annexes, par une faible concentration en Iridium.

The place of the rudists in the concert of the K/T disappearances: the Pyrenean example

ABSTRACT

In the sub-Pyrenean domain, the last known rudists are located in the paralic environments of the Marnes d'Auzas and coexist with benthic microfauna and microflora of the Upper Maastrichtian (Lower Garumnian of LEYMERIE, 1881); Sr 87/86 isotopic reports from the study of some tests confirm this age. Fauna and flora disappear before or during the clear lithological change that is marked by the abrupt replacement of the terrigenous facies of the Marnes d'Auzas by the limestones attributed to the Paleocene; this radical change can claim to represent the K/T limit.

Introduction

À une date pas si lointaine (1952) les rudistes étaient encore considérés s'éteindre au Danien. Cette attribution relevait d'une mauvaise datation des derniers gisements de rudistes au sein des terrains dits « garumniens » des Pyrénées. Il a été depuis établi l'âge encore maastrichtien de ces faunes. Par la suite, et sans qu'aucun contrôle chronologique ne vienne en apporter la preuve, l'idée s'était répandue que les rudistes s'éteignaient à la fin du Maastrichtien, à la limite K/T, en même temps que les dinosaures, les ammonites, les globotruncanidés, ... Cette opinion est généralement abandonnée et de nombreuses productions spécialisées sur ce groupe situent la disparition des rudistes un peu avant cette limite (PHILIP 1985, MASSE & PHILIP 1986). Malheureusement les données chronologiques sont encore imprécises, aussi bien dans la province caraïbes que dans les provinces centrale et orientale de la Téthys. C'est dans le domaine pyrénéen (province occidentale téthysienne) que semblent se situer actuellement les meilleurs arguments quant à cette disparition intra-maastrichtienne.

Les Rudistes

La systématique actuelle, classe les rudistes dans l'Embranchement Mollusca, Classe Bivalvia, Ordre Hippuritida, Superfamille Hippuritacea. Tous les représentants de cet ordre sont fossiles ; ils furent les mollusques emblématiques de l'océan téthysien entre leur apparition au Jurassique supérieur (-154 Ma) et leur disparition à la fin du Crétacé. Dans la base de données établie par STEUBER (2002), c'est près de 200 genres de rudistes, qui sont répertoriés ; ce nombre n'est certainement pas exact, car aucune étude sur leur validité n'accompagne cet inventaire qui témoigne malgré tout de l'importance de ce groupe et de la variabilité morphologique de leur forme, seul critère utilisé lors de la création des genres. Si quelques rares genres sont monospécifiques, la majorité est plurispécifique, ce qui porterait à près de mille huit cent le nombre d'espèces décrites. Un endémisme poussé caractérise les rudistes ce qui a permis la distinction de provinces paléobiogéographiques au sein de la Téthys. Chacune d'elles étant caractérisée, en plus d'un fond générique commun, de

groupes de rudistes génériquement et spécifiquement propres ; ceci entraîne des regroupements en familles différentes (7 à 12) d'une province à l'autre ; les plus riches étant les provinces caraïbes, européenne et arabo-africaine. Des relations phylogénétiques entre ces différentes familles ont été avancées (SKELTON & SMITH 1978, 2000 ; BILOTTE 1985 ; CESTARI & SARTORIO 1995). Dans la province européenne où se situe le domaine (aquitano)-pyrénéen étudié ici, genres et espèces se répartissent au sein de 7 familles principales : Requieriidae, Caprotinidae, Monopleuridae, Caprinidae, Radiolitidae, Hippuritidae et Plagiptychidae.

Les Rudistes du Crétacé supérieur pyrénéen

L'inventaire exhaustif des faunes de rudistes du Crétacé supérieur pyrénéen a bénéficié des travaux précurseurs de DOUVILLÉ (1890 -1897), TOUCAS (1903, 1907), VIDAL (1874-1921), ... suivis et complétés de ceux de ASTRE (1932, 1954, 1957) et de SÉNESSE (1946, 1952). Dans la décennie 1980 et jusqu'à une date récente de nouvelles études régionales ont complété ces inventaires paléontologiques, précisé les contextes stratigraphiques, sédimentologiques et paléocéologiques des peuplements. Sur le versant sud des Pyrénées citons les travaux de PONS 1977, BILOTTE 1978, GALLEMI *et al.* 1983, PONS *et al.* 2014... et plus récemment TROYA 2016. Sur le versant nord, ceux de ASTRE 1968, BILOTTE 1981, 1985 [une bibliographie exhaustive des travaux sur les rudistes pyrénéens, jusqu'à la date de 1985, peut être consultée dans ce dernier ouvrage]. Il en ressort que l'acmé des Caprinidés sensu stricto se situe au Cénomanién et leur disparition au passage Cénomanién – Turonien. Au cours du Turonien moyen-supérieur les stocks de rudistes se reconstituent, avec la domination de deux familles : Hippuritidés et Radiolitidés. Cette domination atteindra son maximum au cours du Santonien, avant une diminution progressive au Campanien puis au Maastrichtien et avant une disparition totale peu avant la limite K/T. C'est cette période de décroissance progressive qui va être présentée à partir des données pyrénéennes.

Le contexte géodynamique

À partir du Santonien supérieur le domaine pyrénéen s'organise autour de trois entités. Au centre, un bassin profond dans lequel s'accumuleront au cours du temps plusieurs milliers de mètres de sédiments finement terrigènes (marnes et silts) ; il est représenté sur le versant nord des Pyrénées (zones sous-pyrénéennes) par le sillon sous-pyrénéen. Au nord, la bordure nord-aquitaine est le siège d'une sédimentation deltaïque qui alimente le bassin de sédiments terrigènes. Au sud, la marge sud correspondait à une vaste plate-forme qui couvrait le bâti central pyrénéen. Tectoniquement déplacée de sa position originelle, elle est à rechercher dans l'Unité sud-pyrénéenne centrale décollée et son prolongement oriental, la Nappe de la Pedraforca. Quelques témoins autochtones ou parautochtones sont conservés à Amélie-les-Bains (Vallespir) et en Catalogne, dans les Sierras de Port del Compte et de Oden, ainsi que dans la Sierra del Cadi, d'Adrahent à l'ouest à Castellar de Nuch à l'est. Alors que dans l'Unité sud-pyrénéenne centrale et la

Nappe de Pedraforca, les dépôts témoignent d'environnement de plate-forme néritique ouverte, ceux des localités où l'autochtone est conservé, attestent d'environnements beaucoup plus confinés, confirmant leur situation marginale par rapport aux précédents. C'est dans cette frange littorale que se développent de nombreux gisements de rudistes. Pour compléter le schéma paléogéographique, l'unique témoin visible du passage de la plate-forme sud au sillon sous-pyrénéen paraît devoir se situer dans le « bassin de Nalzen » où s'observe, au Campanien, la transition entre formations carbonatées à rudistes (Villeneuve d'Olmes, Bénaix, ...) et Marnes de Saint-Cirac, censées représenter les dépôts de bassin (BILOTTE 1985).

Les rudistes Pyrénéens, du Santonien au Maastrichtien

1. Santonien (- 86 à - 83,5 Ma)

Au Santonien, les peuplements du versant nord (Massif de Fontfroide et Corbières méridionales) sont établis sur la marge nord-aquitaine orientale ; ceux du versant sud (unité sud-pyrénéenne centrale décollée) ont leur origine sur la Haute-Chaîne. Malgré cet éloignement géographique apparent, leur composition est très voisine. Neuf genres sont dominants dans les associations représentées par les quatre genres classiques d'Hippuritidés (*Vaccinites*, *Pseudovaccinites*, *Hippurites* et *Hippuritella*) et cinq genres de Radiolitidés (*Radiolites*, *Praeradiolites*, *Biradiolites*, *Sauvagesia* et *Bournonia*). De manière plus ponctuelle on note la présence de quelques rares représentant des Requieridés, Plagiptychidés, Monopleuridés et des premiers Bayleidés.

Quarante-cinq espèces différentes ont été recensées dans les peuplements nord-pyrénéens pour environ 38 dans ceux du versant sud. Ce sont essentiellement quelques-unes des espèces du Santonien terminal des Corbières (niveau de la Montagne des Cornes) qui sont absentes des gisements du versant sud, comme d'ailleurs de ceux de Provence (PHILIP & BILOTTE 1983), qui sont responsables de cette différence. Si l'on fait abstraction de cette faune composée de : *Hippurites* (*Batolites*) *organisans*, *Vaccinites* *sulcatus*, *Hippuritella* *variabilis*, *Hella* *sulcatissima*, *Hella* *sarthacensis*, *Hippurites* *striatus*, *H. crassicostatus*, *Radiolites* *angeoides*, le nombre d'espèces se réduit à 37. Toutes les espèces d'Hippuritidés sont communes au Santonien nord et sud-pyrénéen. Quelques différences, peu significatives, concernent les Radiolitidés.

2. Campanien (- 83,5 à - 71 Ma)

Les travaux de KENNEDY (1986) ont apporté la preuve de l'âge Campanien terminal de la faune de rudistes dite « dordonienne » qui se développe sur la plate-forme nord-aquitaine (PLATEL 1987). En conséquence, l'attribution au Maastrichtien inférieur des rudistes du Dordonien (PHILIP & BILOTTE 1983) s'est avérée inexacte, mais cette modification stratigraphique n'a en rien rendu obsolète le contenu de la faune « dordonienne », qu'elle soit aquitaine ou pyrénéenne.

Le comblement par progradation vers l'ouest du sillon sous-

pyrénéen, qui a débuté au Santonien supérieur, concentre les dépôts du bassin campanien et s'accompagne, au cours du Campanien supérieur, du développement de plates-formes carbonatées. Alors que sur la marge sud leur développement est considérable (formation Calcaires de Terradets), sur la marge nord la première à atteindre une taille conséquente est celle connue dans les Petites Pyrénées de la Haute-Garonne par la faune de Paillon (BILOTTE 2012).

Dans l'actuelle zonation tripartite du Campanien, les gisements ariègeois (Villeneuve-d'Olmes, Benaix, Bédeille), ont été précisément datés de la partie inférieure du Campanien moyen [zone à *Hoplitoplacenticeras* (H.) *marroti* (ammonites) et zone CC18B (nannoplancton calcaire)] (KENNEDY *et al.* 1992). Les gisements de la frange littorale méridionale sud-pyrénéenne ainsi que celui de Paillon, procèdent du Campanien terminal, attribution formulée soit par la présence d'éléments de la faune du Dordonien, soit par des arguments paléontologiques directs (BILOTTE & FERRÉ, 2011).

2.1. Les gisements ariègeois

Leurs faunes furent étudiées par de nombreux spécialistes du groupe tels, DOUVILLÉ, MUNIER-CHALMAS, TOUCAS, ASTRE, ... Ils ont contribué à en dresser un inventaire exhaustif que l'on retrouvera dans le travail de BILOTTE (1985). Il en ressort que les Hippuritidés (genres *Hippurites*, *Hippuritella*, *Pseudovaccinites*, *Vaccinites*) ne sont représentés que par un petit nombre d'espèce (5), alors que les Radiolitidés (*Radiolites*, *Praeradiolites*, *Biradiolites*) montrent une diversification plus importante avec 13 espèces différentes recensées. On note aussi la présence de deux espèces différentes de Plagiptychidés (*Plagiptychus ersi* et *Mitrocaprina vidali*) et de deux espèces de Requienidés (*Apricardia toucasiana* et *Bayleia pouechi*).

2.2. Les gisements catalans

Les premières études des gisements catalans sont l'œuvre de LUIS MARIANO VIDAL, dans une suite de travaux réalisés entre 1878 et 1921 (PONS *et al.* 2014). Le riche matériel récolté est conservé au Musée de Géologie de Barcelone. Il provient essentiellement de l'Unité sud-Pyrénéenne centrale (Montsec). Il a fait l'objet d'une révision récente ((PONS *et al.* 2014). Ultérieurement ASTRE (1932) a complété le registre de ces faunes de pachyodontes lors de son étude du Crétacé supérieur à l'est de la vallée du Ségre (Nappes de la Pedraforca). Enfin, BILOTTE (1985) les a replacées dans un contexte stratigraphique. Il ressort de ces travaux que seules les associations relevées dans la frange littorale autochtone se distinguent des faunes antérieures par la reconnaissance en particulier d'Hippuritidés caractéristiques du Dordonien aquitain, à savoir : *Hippurites radiosus*, *H. lamarcki*, *Hippuritella lapeyrousei*. Tout en conservant un fond de Radiolitidés classique du Campanien moyen ariègeois (*Radiolites* aff. *aurigerensis*, *R. nouleti*, *Praeradiolites* aff. *aristidis*, *Pr. echennensis*, *Biradiolites* aff. *siracensis*), on constate l'apparition d'un nombre significatif d'espèces nouvelles (5) : *Radiolites jovis*, *R. alsinianus*, *R. aff. albonensis*, *Praeradiolites boucheroni*, *Biradiolites similivalvis*. *Apricardia sicoris* complète cette association

faunistique (BILOTTE 1978, 1985). Dans ces zones littorales, cette suprématie des Radiolitidés sur les Hippuritidés confirme leur meilleure adaptation aux environnements confinés.

2.3. Le gisement de Paillon

Récemment révisée (BILOTTE 2012), la faune silicifiée de Paillon se compose de : *Hippurites radiosus*, *Hippuritella lapeyrousei*, de rares radiolitidés indéterminables, de Monopleuridés proches de ? *Petalondontia* sp. et du taxon *Pseudocaprinnula incerta* (BILOTTE 2015). L'intérêt de cette faune réside pour beaucoup dans la présence de ce nouveau taxon et son association avec des hippuritidés du Dordonien. Les éléments micro et macropaléontologiques associés (BILOTTE & FERRÉ, 2011), confirment l'âge Campanien sommital de ce gisement et donc de sa faune de rudistes.

3. Maastrichtien (- 71 à - 65 Ma)

Au cours du Maastrichtien, le domaine pyrénéen poursuit son comblement, débuté à l'est au Santonien supérieur. Les plates-formes qui bordent, tant au nord qu'au sud, le bassin médian, se révèlent dans leur ensemble défavorables au développement de grandes constructions à rudistes. La cause en est vraisemblablement le caractère terrigène des dépôts, peu compatible avec le développement d'organismes filtreurs tels les rudistes, et l'importance de l'hydrodynamisme.

Au nord, le comblement diachrone du sillon sous-pyrénéen, se réalise sous les avancées successives d'ensembles sédimentaires progradants regroupés sous le vocable de « **Calcaire nankin** ». Au sud, un rôle comparable est tenu par les séries de la **formation Grès d'Aren**. La progradation continue des systèmes sédimentaires favorise l'arrivée de conditions de plus en plus littorales qui conduiront aux dépôts des **Marnes d'Auzas**, au nord, et des **Marnes de Tremp**, au sud. C'est dans ces environnements margino-littoraux, que se développeront les derniers rudistes pyrénéens.

À la transition Calcaire nankin – Marnes d'Auzas, les conditions deviennent brièvement favorables à l'implantation de quelques modestes peuplements de rudistes [Le Couzeranès, Biouès, Cadi] (DE GROSSOUVRE 1893 –1901, SÉGURA 1979). La composition des peuplements est réduite à *Hippurites radiosus*, *Hippurites lamarcki*, et quelques représentants du genre *Praeradiolites* : *Pr. toucasi*, *Pr. subtoucasi* et *Pr. boucheroni*.

L'organisation complexe des Marnes d'Auzas a été démontrée (BILOTTE 1980) et précisée lors de différentes études (LEPICARD 1985, BILOTTE & ANDREU 2006). Les faunes qui avaient conduit LEYMERIE (1878) à considérer cette formation comme marine, se concentrent dans des systèmes de chenaux de marée soumis à des cycles immersion – émergence successifs. Cet épisode « marin » correspond à la dernière transgression enregistrée dans le Crétacé supérieur sous-pyrénéen. Elle est antérieure au changement qui accompagne l'arrêt de la sédimentation argileuse des Marnes d'Auzas. La faune de rudistes qui a subsisté dans ces chenaux de marée se compose de *Praeradiolites leymeriei*, *Agriopleura ? garumnica*, *Monopleura* sp. (ALIBERT 1933, BILOTTE 1985).

Sur le versant sud-pyrénéen, c'est essentiellement des Grès d'Aren du Montsech et des Sierras Catalanes que proviennent les quelques citations connues de rudistes. L'épaisseur considérable de ces séries, les difficultés de datation liées à la seule présence des grands foraminifères benthiques, le caractère ponctuel et discontinu des gisements de rudistes, rendent difficile la réalisation d'un inventaire exhaustif et consensuel. La majeure partie des travaux paléontologiques réalisés sur ces séries s'accordent sur la présence d'au moins *Hippurites radiosus* et parfois *Apricardia sicoris*.

Les Marnes de Tremp ont fait l'objet d'une étude extrêmement détaillée de la part de LIEBAU (1973) qui y distingue trois incursions marines dont seules les deux premières fournissent des rudistes ; dans l'inférieure, il note la présence de *Praeradiolites* ? (*Radiolitella pulchelus*, *Hippurites* cf. *lapeyrousei* et *Gyropleura coquandi*). L'incursion médiane livre *Hippurites castroi* et *Agriopleura moroi*. Ultérieurement, la présence d'*H. lapeyrousei*, est confirmée et l'inventaire complété de *Praeradiolites boucheroni* et *Radiolites* ? *moroi*. (PONS 1977, PONS *et al.* 2014).

Marnes d'Auzas et Marnes de Tremp présentent de très nombreuses similitudes, tant du point de vue des faunes et microfaunes que du point de vue lithologique. Pourtant, sur ces seuls arguments, les propositions de datation sont restées incertaines. Ainsi, les Marnes d'Auzas sont attribuées au Maastrichtien supérieur alors que les Marnes de Tremp débuteraient dans le Maastrichtien inférieur. Les deux premières incursions marines qui renferment les rudistes y seraient d'âge Maastrichtien inférieur à moyen pour LIEBAU (1973), Maastrichtien moyen pour PONS (1977). L'application de méthodes de corrélation chemostratigraphiques apportent des précisions intéressantes.

Les données de la chemostratigraphie

L'étude du rapport isotopique $87\text{Sr}/86\text{Sr}$, dans des tests de rudistes provenant des Marnes d'Auzas (*Monopleura* sp.) et des Marnes de Tremp a été réalisée par SWINBURNE (1990). Cette étude confirme qu'effectivement les rudistes des Marnes de Tremp s'étagent sur le Maastrichtien inférieur à « moyen » et qu'ils sont antérieurs à ceux des Marnes d'Auzas, pour lesquels l'âge Maastrichtien supérieur serait confirmé (Fig.1).

Les derniers rudistes des Pyrénées

Les derniers rudistes pyrénéens ont survécu dans des environnements confinés. Les derniers Hippuritidés, *Hippuritella castroi* et *Ha lapeyrousei* n'ont persisté que dans les Marnes de Tremp. Les Radiolitidés sont plus diversifiés avec trois genres, *Radiolitella*, ? *Radiolites*, et *Praeradiolites*. *P. leymerie* des Marnes d'Auzas, s'impose comme le dernier représentant des Radiolitidés. Monopleuridés et ? Agriopleuridés, sont représentés par des populations assez abondantes dans les Marnes de Tremp. Ces formes, que l'on peut qualifier de primitives, sont plus adaptées à ces environnements confinés, d'où leur prolifération. Elles répondent au statut de « taxons lazars », taxons dont la

disparition n'est qu'apparente et liée à la non conservation des zones littorales qui sont leur milieu de vie habituel. Le retour de ces conditions de vie s'accompagne de leur retour, preuve qu'elles n'avaient pas disparu.

La limite K/T

Dans les Marnes d'Auzas, le niveau « marin » est surmonté par près d'une centaine de mètres de marnes grises à ocres, parcourues de chenaux fluviaux gréseux et de bancs de calcaires lacustres. Ces marnes ont livré d'abondantes flores de charophytes dont *Septorella ultima*, *Septorella brachycera*, *Microchara leiocarpa*, *Peckichara sertulata*, *Microchara cristata*, ... (MASSIEUX *et al.* 1985). Toutes ces espèces sont réputées maastrichtiennes.

Le changement de lithologie qui s'observe au toit des Marnes d'Auzas est net puisqu'à la sédimentation terrigène de cette unité lithologique succède la formation carbonatée des Evaporites de Cassagnau, qui précède elle-même les Calcaires lacustres d'Aurignac (LEPICARD 1985). Ces calcaires lacustres renferment avec *Dughiella bacillaris*, *Sphaerochara edda*, *Maedleriella michelina* une flore Paléocène (LEPICARD *et al.*, 1985). La partie inférieure de cette unité lithologique, dans l'anticlinal de Plagne (Petites Pyrénées), a livré de riches microfiores et microfaunes de pollens, spores et dinoflagellés qui la datent du Danien inférieur non basal ce qui implique que la limite Crétacé-Tertiaire est donc à rechercher dans la partie supérieure des Marnes d'Auzas (GRUAS-CAVAGNETTO *et al.* 1992).

Conclusion

Du Santonien supérieur à la fin du Maastrichtien, les rudistes pyrénéens ont connu un déclin progressif. D'abord très abondants en nombre d'espèces et d'individus, ils ont largement colonisé pendant le Santonien supérieur, les plates-formes carbonatées ou modérément terrigènes des bordures du bassin pyrénéen. Les stocks génériques et spécifiques présentent sur l'ensemble de ces aires une bonne homogénéité. Pendant le Campanien *s.l.*, les gisements semblent se localiser sur la bordure nord de la plate-forme méridionale (Ariège), non soumise aux arrivées terrigènes des systèmes deltaïques de la marge aquitaine du sillon pyrénéen. On y constate une nette diminution de la diversité spécifique des Hippuritidés, ce qui n'est pas le cas des Radiolitidés. Dans le Campanien supérieur (Dordonien), cette tendance est encore plus marquée et même si les Radiolitidés deviennent prédominants, des genres emblématiques du Dordonien aquitain tels *Lapeyrousia* ou *Bournonia*, n'y sont présents. L'apparition de nouveaux taxons tels *Pseudocaprinula* ou *Rousselia*, n'aura aucune incidence dans le déclin qui se précise. Les derniers rudistes pyrénéens s'observent dans le Maastrichtien « moyen » – supérieur. Les rares Hippuritidés (*castroi*, *lapeyrousei*) sont présents dans les Marnes de Tremp, mais absents des Marnes d'Auzas où les derniers radiolitidés voisinent avec des taxons primitifs (*Agriopleura*, *Monopleura*, ...) dont on constate la réapparition (taxons lazars). Un âge de - 66 Ma, peut être

		87/86 Sr		PALEOCENE <i>Danea californica,</i> <i>Dughiella bacillaris,</i> <i>Sphaerochara edda,</i> <i>Maedleriella michelina</i>	Calcaires lacustres d'Aurignac Evaporites de Cassagnau
		0,707890 Ma 100		T	
M A S T R I C H T I E N E	SUPERIEUR	0,707846 Ma 74		K <i>Microchara cristata,</i> <i>Peckichara sertulata,</i> <i>Septorella ultima,</i> <i>Septorella brachycera,</i> <i>Microchara leiocarpa</i> <i>Monopleura sp.,</i> <i>Agriopleura garumnica,</i> <i>Praeradiolites leymerie</i>	BASSIN SOUS-PYRENEEN Marnes d' Auzas
		0,707833		<i>Septorella ultima,</i> <i>Peckichara sertulata,</i> <i>Microchara cristata,</i> <i>Microchara leiocarpa,</i> <i>Porochara malladae</i>	
	MOYEN	0,707783 Ma 37		<i>Hippuritella castroi,</i> <i>Agriopleura moroi</i>	BASSIN SUD-PYRENEEN Marnes de Tresp
		0,707777			
INFERIEUR	0,707772 Ma 31		<i>Radiolitella pulchellus,</i> <i>Hippuritella lapeirousei,</i> <i>Gyropleura coquandi</i>		
	0,707720				
Swinburne (1989)				Liebau (1973), Pons (1977), Bilotte (1985)	

Fig. 1. Position relative des gisements de rudistes des bassins sud (Marnes de Tresp) et sous-pyrénéens (Marnes d'Auzas), d'après les données isotopiques 87/86 Sr

attribué à la faune d'Auzas. La limite K/T (- 65 Ma), en l'absence de traces d'Iridium se situe entre cette faune et la base des calcaires paléocènes datés du Danien basal. De façon pratique on peut considérer que la limite K/T coïncide avec le changement radical de lithologie qui conduit au remplacement des Marnes d'Auzas par les carbonates tertiaires. Un schéma comparable paraît pouvoir s'appliquer au bassin de Tresp, sur le versant sud des Pyrénées.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie M^{me} ANNE-MARIE COUSIN (GET Toulouse) pour son aide dans la réalisation de l'illustration graphique.

RÉFÉRENCES

- ALIBERT, M. 1933. – Les rudistes du Garummién inférieur des Pyrénées. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 65 : 171–189.
- ASTRE, G. 1932. – Les faunes de Pachyodontes de la province catalane entre Sègre et Fraser. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 64 : 31–154.
- ASTRE, G. 1954. – Radiolitidés nord-pyrénéens. *Mémoires de la Société géologique de France*, 71, 33 : 1–140.
- ASTRE, G. 1957. – Faunes fossiles des gisements à Radiolitidés dans les Corbières méridionales. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 92 : 189–196.
- ASTRE, G. 1968. – Les Hippurites et leur mode d'association. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 104 : 110–124.
- BILOTTE, M. 1978. – Le Crétacé supérieur des Sierras del Cadí, de Port del Compte et de Oden (Tronçon Catalan-Pyrénées). *Compte-rendu de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève*, 13, 1 : 16–22.
- BILOTTE, M. 1980. – Le gisement d'Auzas (Maastrichtien des Petites Pyrénées). Stratigraphie-environnements. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 116, 1–2 : 57–63.
- BILOTTE, M. 1981. – Quelques biotopes à rudistes pendant le Crétacé supérieur pyrénéen. *106^e Congrès national des Sociétés Savantes*, Perpignan, sciences, 1 : 167–175.
- BILOTTE, M. 1985. – Le Crétacé des plates-formes est-pyrénéennes. *Strata*, Toulouse, 2, 5 : 1–438.
- BILOTTE, M. 2012. – La faune de rudistes du gisement de Paillon (Petites Pyrénées de la Haute-Garonne, France). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 148 : 67–72.
- BILOTTE, M. 2015. – Révision de *Caprina incerta* LEYMERIE, 1878, rudiste du Crétacé supérieur pyrénéen et attribution au nouveau genre *Pseudocaprinula*. *Annales de Paléontologie*, 101 : 119–126.
- 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. & R. FERRÉ. 2011. – Le site paléontologique de Paillon (Petites Pyrénées, France). *Revue de Comminges et des Pyrénées centrales*, 127, 1 : 217–225.
- CESTARI R. & D. SARTORIO. 1995. – Rudists and facies of the Periadriatic Domain. *Agip Ed.* 207 pp.
- DOUVILLÉ, H. 1890–1897. – Étude sur les Rudistes. Révision des principales espèces d'Hippurites. *Mémoires de la Société géologique de France*, Paléontologie, 6. 1–236, fig. 1–71, pl. 1–34.
- GALLEMI, J., R. MARTINEZ & J.-M. PONS. 1983. – Coniacian – Maastrichtian of the Tresp Area (South Central Pyrenees). *Newsletter Stratigraphy*, 12, 1, 1–17.
- GROSSOUVRE, A. DE. 1893–1901. – Recherches sur la Craie supérieure. Paléontologie – Stratigraphie générale. *Mémoire de la Carte géologique détaillée de la France*. 1–1013.
- GRUAS-CAVAGNETTO, C., Y. TAMBAREAU & J. VILLATTE. 1992. – Découverte de pollens, dinoflagellés et foraminifères dans le Danien des Petites Pyrénées : implication sur la position de la limite Crétacé/Tertiaire. *Géobios*, 14 : 19–28.
- KENNEDY, W. J. 1986. – Campanian and Maastrichtian ammonites from Northern Aquitaine, France. *Special Papers in Paleontology*, 36 : 1–145.
- KENNEDY, W. J., M. HANSOTTE, M. BILOTTE & J. BURNETT. 1992. – Ammonites and nannofossils from the Campanian of Nalzen (Ariège, France). *Géobios*, 25, 2 : 263–278.
- LEPICARD, B. 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, M. MASSIEUX, Y. TAMBAREAU & J. VILLATTE. 1985. – Faunes et flores au passage Crétacé-Tertiaire en faciès continental dans les Petites Pyrénées (Zone sous-pyrénéenne). *Géobios*, 18, 6 : 787–800.
- LEYMERIE, A. 1878. – Mémoire sur le type garummién. *Annales des Sciences géologiques*, IX.
- LIEBAU, A. 1973. – El Maastrichtiense lagunar (“Garummiense”) de Isona. *XIII Coloquio Europeo de Micropaleontologia. España* : 75–100.
- MASSE, J.-P. & J. PHILIP. 1986. – L'évolution des rudistes au regard des principaux événements géologiques du Crétacé. *Bulletin des Centres de Recherche et Exploration-Production Elf-Aquitaine*, 10, 2 : 437–456.
- MASSIEUX, M., M. BILOTTE, Y. TAMBAREAU & J. VILLATTE. 1985. – Données préliminaires sur les charophytes du Campanien et du Maastrichtien du versant nord-pyrénéen. *110^e Congrès national des Sociétés savantes*, Montpellier, sciences, Paléobotanique, V : 79–86.
- PHILIP, J. 1985. – Sur les relations des marges téthysiennes au Campanien et au Maastrichtien déduites de la distribution des Rudistes. *Bulletin de la Société géologique de France*, I, 5 : 723–731.
- PHILIP, J. & M. BILOTTE. 1983. – Les Rudistes de Sénonien de France. Précisions stratigraphiques sur le Dordonnien. *Géologie méditerranéenne*, X, 34 : 183–192.
- PLATEL, J.P. 1987. – Le Crétacé supérieur de la plate-forme septentrionale du Bassin d'Aquitaine : stratigraphie et évolution géodynamique. *Document du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, 164 : 1–572.
- PONS, J. M. 1977. – Estudio estratigráfico y paleontológico de los yacimientos de Rudistas del Cretacico superior del prepirineo de la provincia de Lerida. *Publicacion de la Universidad Autonoma de Barcelona*, 3 : 1–105, pl. 1–87.
- PONS, J.M., E. VICENS, L. TROYA & G. LUCENA. 2014. – LUIS MARIANI VIDAL (1842–1922) rudist taxa revisited. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 20 : 45–72.
- SÉGURA, F. 1979. – Étude géologique de la partie orientale des Petites Pyrénées – zones sous-pyrénéennes (Ariège, Haute-Garonne). *Thèse 3^e cycle, Université de Toulouse* : 143 pp, fig. 1–35, pl. 1–8.

- SÉNESSE, P. 1946. – Variations et classification chez les Hippurites pyrénéens. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 81 : 17–74.
- SÉNESSE, P. 1952. – Hippuritidés et faciès récifaux des Corbières méridionales. *Recueil des travaux des laboratoires de Botanique, Zoologie et Géologie de la Faculté des Sciences de Montpellier*, 2 : 1–72, fig. 1–20, pl. 1.
- SKELTON, P.-W. 1978. – The evolution of functional design in rudist (Hippuritacea) and its taxonomic implication. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B. 284 : 305–318.
- SKELTON, P. W. & A.B. SMITH. 2000. – A preliminary phylogeny for rudist bivalves : sifting clades from grades. *Geological Society London, Special Publications*, 177 : 97–127.
- STEUBER, T. 2002. – A paleontological database of rudist bivalves. Taxonomic database. <<http://www.paleotax.de/rudists/index.htm>>
- SWINBURNE, N. H. M. 1990. – The extinction of the rudist bivalves. PhD thesis. The Open University : 161 pp, <https://doi.org/10.21954/ou.ro.0000d48f>
- TOUCAS, A. 1903. – Étude sur la classification et l'évolution des hippurites. *Mémoires de la société géologique de France. Paléontologie*. 30 : 1–128, pl. 1–17, tab. 1–3.
- TOUCAS, A. 1907. – Étude sur la classification et l'évolution des Radiolitidés. *Mémoires de la société géologique de France. Paléontologie*. 36 ; 1–132, pl. 1–24, tab. 1–4.
- TROYA, 2016. – Rudistas (Hippuritida, Bivalvia) del Cenomaniense-Coniaciense (Cretácico superior) del Pirineo meridional-central. Paleontologia y bioestratigrafía. *Tesis doctoral de la Universitat Autònoma de Barcelona*, Departamento de Geologia, Unitat de Paleontologia : 1–519, Fig. 1–254.
- VIDAL, L. M. 1874–1921. – Voir liste détaillée in PONS *et al.* 2014.

Âge ordovicien moyen et caractéristiques chimiques du gneiss de la Rivérole (Massif de l'Agly, Pyrénées orientales)

par Jean-Louis Paquette², Pierre Barbey³ & Philippe Olivier⁴

2. Université Clermont Auvergne, CNRS, IRD, OPGC, Laboratoire Magmas et Volcans, 63000 Clermont-Ferrand, France.

E-mail : J.L.Paquette@opgc.univ-bpclermont.fr

3. Université de Lorraine, CNRS, CRPG, F-54000 Nancy, France. E-mail : prbarbey@gmail.com

4. 54 impasse de la Bergeronnette, 31240 l'Union, France. E-mail : philippe.olivier1531@orange.fr

RÉSUMÉ

La série gneissique de la Rivérole, dans le Massif de l'Agly (Pyrénées-Orientales), est datée par U-Pb sur zircon à $461,3 \pm 2,1$ Ma, c'est-à-dire de l'Ordovicien moyen, étage Darriwilien. Cette date est interprétée comme l'âge de mise en place du protolithe granitique sous forme d'un laccolithe dans une série métapélitique probablement du Cambrien – Ordovicien inférieur. Les caractéristiques pétrographiques et chimiques montrent que ce gneiss a une forte affinité avec les orthogneiss ordoviciens G1 du massif du Canigou (Zone Axiale) de nature calco-alkaline fortement potassique. Ces résultats contribuent à mieux caractériser une des phases de la croissance crustale du domaine pyrénéen au cours du Paléozoïque.

Mots-clés : gneiss de la Rivérole, Massif de l'Agly, U-Pb sur zircon, granite, Ordovicien moyen.

Middle Ordovician dating and chemical characteristics of the Rivérole gneiss (Agly Massif, Eastern Pyrenees).

ABSTRACT

The Rivérole gneiss series from the Agly Massif (Eastern Pyrenees) is dated by U-Pb on zircon technique at $461,3 \pm 2,1$ Ma, i.e. Middle Ordovician, Darriwilian stage. This date is interpreted as the emplacement age of the granitic protolith as a laccolith in metapelites of the Cambrian - Lower Ordovician age. Its petrographic and chemical features show that it is akin to the G1 Ordovician orthogneisses from the Canigou massif (Axial Zone), characterized by high-K calc-alkaline chemistry. These results contribute to better define one of the phases of crustal growth in the Pyrenean domain during the Paleozoic.

Key-words : Rivérole orthogneiss, Agly Massif, U-Pb zircon dating, granite, Middle Ordovician

Introduction

Les Pyrénées actuelles se sont formées lors de l'orogénèse alpine, entre le Crétacé supérieur et l'Eocène moyen pour les phases compressives majeures. Cette chaîne, constituée pour une part importante de roches du Paléozoïque, a aussi enregistré le cycle orogénique hercynien, essentiellement Carbonifère à Permien inférieur, connu dans toute l'Europe occidentale. Des données encore trop peu nombreuses montrent que des cycles antérieurs ont aussi affecté cette chaîne.

On subdivise la chaîne pyrénéenne en plusieurs zones d'orientation est-ouest en fonction d'évolutions sédimentaires,

notamment crétacées, et tectoniques distinctes, soit, du nord au sud : la Zone Sous-Pyrénéenne, la Zone Nord-Pyrénéenne, la Zone Axiale et la Zone Sud-Pyrénéenne (Fig. 1a).

Le gneiss de la Rivérole qui fait l'objet de la présente étude se trouve dans le Massif de l'Agly, le plus oriental des massifs de la Zone Nord-Pyrénéenne (Fig. 1b). Un grand nombre de publications ont été consacrées à ce massif ces dernières années en raison de la grande variété de formations géologiques, notamment plutoniques et métamorphiques, qu'on y rencontre et de son évolution tectonique complexe. Plusieurs de ces publications ont porté sur l'évolution éo-alpine du massif avec des interprétations souvent contradictoires (voir CLERC

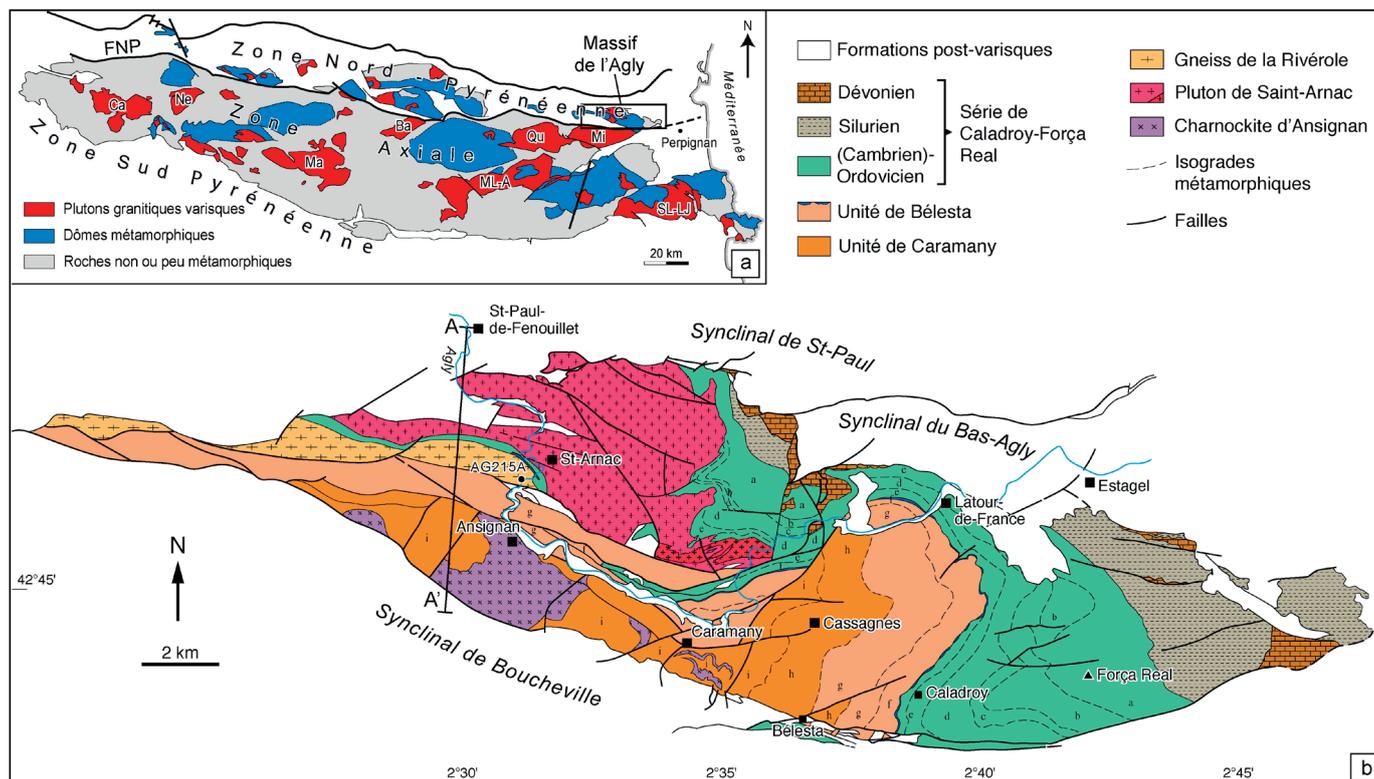


Fig. 1 : a) Localisation du Massif de l'Agly dans la chaîne des Pyrénées. FNP : faille nord-pyrénéenne. b) Le Massif de l'Agly. AG215A : échantillon du gneiss de la Rivérole ayant fait l'objet d'une analyse dans le présent article. AA' : trace de la coupe de la Fig. 2. Isogrades métamorphiques : a : zone à chlorite ; b : zone à biotite ; c : zone à cordiérite ; d : zone à andalousite ; e : zone à sillimanite + muscovite ; f : zone à sillimanite + feldspath potassique ; g : zone à cummingtonite ; h : zone à hypersthène + hornblende ; i : zone à hypersthène.

& LAGABRIELLE 2014, OLIVIER 2015). Les périodes préalpines ont été moins étudiées bien que les roches anté-triasiques représentent l'essentiel des affleurements de ce massif (voir une liste des travaux les plus récents dans VANARDOIS *et al.* 2020). De nombreux progrès dans la connaissance des roches plutoniques d'origine profondes ont été obtenus ces dernières années grâce à de nouvelles datations absolues (OLIVIER *et al.* 2008, TOURNAIRE GUILLE *et al.* 2018). Le gneiss de la Rivérole est la seule formation ancienne importante du Massif de l'Agly dont l'âge restait inconnu, même si un âge ordovicien était parfois proposé avec doute (BERGER *et al.* 1993). Nous présentons ici la première datation de cette formation gneissique accompagnée d'une caractérisation pétrographique et géochimique.

Contexte géologique

Le massif de l'Agly est limité au nord par les synclinaux de Saint-Paul et du Bas-Agly, et au sud par le synclinal de Boucheville, tous les trois à matériel essentiellement albaoptien, légèrement (Saint-Paul) à fortement (Bas-Agly et Boucheville) affectés par le métamorphisme haute pression – basse température du Crétacé supérieur. Le massif est subdivisé en trois unités principales (Fig. 1b) :

(i) une unité supérieure composée majoritairement de roches métapélitiques d'âges Cambrien (?) à Dévonien (Série de Caladroy – Força Réal), affectées par un métamorphisme allant du faciès schiste-vert au sommet, au faciès amphibolite

à la base, ainsi que du pluton granitique de Saint-Arnac et du gneiss de la Rivérole ;

(ii) une unité moyenne dite des gneiss de Bélesta, de faciès amphibolite, composée d'orthogneiss dont le protolithe date du Cambrien basal (540 ± 4 Ma et 542 ± 4 Ma, TOURNAIRE GUILLE *et al.* 2018), de paragneiss précambriens et de sills granitiques carbonifères (307 ± 3 Ma et 298 ± 3 Ma, réf. cit.) ;

(iii) une unité inférieure dite des gneiss de Caramany, de faciès granulites de basse pression, composée de métasédiments pélitiques et carbonatés probablement précambriens, d'orthogneiss du Cambrien inférieur (529 ± 5 Ma, réf. cit.) et de l'intrusion de granodiorite à orthopyroxène, connue sous le nom de charnockite d'Ansignan, d'âge carbonifère (307 ± 3 Ma, réf. cit.).

Le gneiss de la Rivérole

1. Structure et Pétrographie

Ce gneiss forme une série monotone d'environ 700 à 800 m d'épaisseur à foliation régulière ondulante bien marquée, série qu'on peut suivre sur une douzaine de kilomètres en est-ouest, à l'ouest d'une ligne Saint-Arnac – Ansignan (Fig. 1b). Le pendage de cette foliation est fort (voir coupe Fig. 2) à moyen vers le nord. Sur sa bordure nord, c'est-à-dire à son sommet, cette série gneissique est en contact normal, ou parfois faillé, avec la formation des micaschistes cambro-

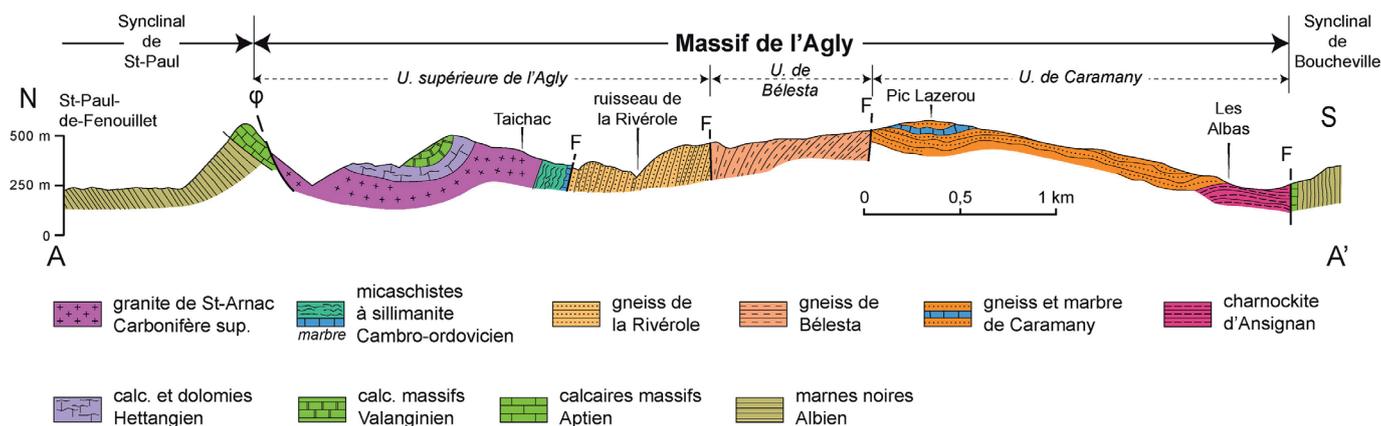


Fig. 2 : Coupe schématique du Massif de l'Agly, montrant la position de la série gneissique de la Rivérole dans l'Unité supérieure de l'Agly.

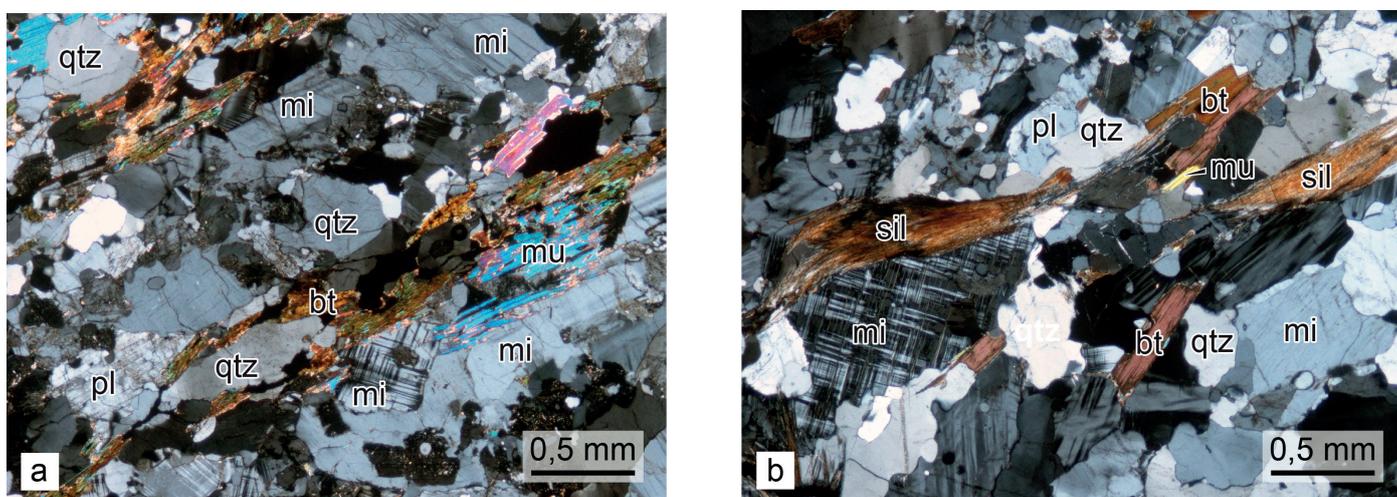


Fig. 3 : Photos en lumière polarisée-analysée de deux lames minces du gneiss de la Rivérole. a) échantillon AG 04 prélevé près de AG 215A (voir coordonnées géographiques dans le texte). b) échantillon AG 91 (x : 42° 48' 51'' N, y : 2° 30' 25'' E). bt : biotite ; mi : microcline ; mu : muscovite ; qtz : quartz ; pl. : plagioclase ; sil : sillimanite.

ordoviciens à sillimanite \pm migmatitiques, localement par l'intermédiaire d'un niveau de quelques mètres de marbre non daté (Cambrien ?). Au sud, c'est-à-dire dans leur partie la plus profonde, les gneiss de la Rivérole sont en contact par faille sub-v verticale avec l'unité des gneiss de Bélesta (Fig. 2).

Macroscopiquement, il s'agit d'un gneiss assez clair de couleur grise à jaunâtre, à grain fin, à deux micas généralement peu abondants, et riche en petits yeux en amande de feldspath de l'ordre du centimètre. Au sommet de la série, au contact avec les micaschistes, on rencontre localement quelques mètres d'un faciès plus riche en micas et à yeux feldspathiques pluricentimétriques.

L'observation en lames minces (Fig. 3) montre une roche à grains fins de l'ordre du millimètre, avec des porphyroclastes feldspathiques de l'ordre du centimètre pour leur grand axe. La roche est essentiellement formée de quartz et de feldspath alcalin, lequel est toujours du microcline. Le plagioclase est en très faible proportion. Les deux micas sont généralement peu abondants, en proportions respectives variables (Fig. 3a et b). Quelques échantillons contiennent en outre des petits amas de sillimanite de type fibrolite (Fig. 3b) et quelques grenats.

La texture de la roche est typiquement gneissique avec une alternance de lits quartzo-feldspathiques et de lits fins de micas. Le quartz présente quelques figures d'extinction ondulante mais le fait que tous les minéraux, notamment les micas, possèdent une fabrique et que les joints de grains de quartz soient souvent à 120° montre que la roche a été recristallisée à haute température.

2. Données géochimiques

Le tableau 1 donne les résultats de l'analyse chimique de l'échantillon AG 215A prélevé près du sommet de la série, dans la vallée de l'Agly (x : 42° 46' 36'' N, y : 2° 31' 21'' E). La Fig. 4 présente les diagrammes géochimiques permettant de caractériser le gneiss de la Rivérole par rapport aux gneiss de même âge, présents tant dans la Zone Nord-Pyrénéenne que dans la Zone Axiale des Pyrénées orientales, et par rapport à trois orthogneiss cambriens présents dans les unités sous-jacentes de Bélesta et de Caramany.

Le diagramme A/NK en fonction de A/CNK (Fig. 4a) témoigne d'un caractère nettement hyperalumineux, et situe le gneiss étudié dans le domaine des granites de type S, en

Échantillon	AG 215A
Type	Gneiss
SiO ₂	76,3
TiO ₂	0,13
Al ₂ O ₃	12,44
Fe ₂ O ₃ T	1,53
MnO	< L.D.
MgO	0,2
CaO	0,61
Na ₂ O	3,2
K ₂ O	3,97
P ₂ O ₅	0,2
PF	0,99
Total	99,57
Ba	144
Be	2,17
Bi	0,08
Cd	0,05
Co	1,17
Cr	4,2
Cs	4,39
Cu	2,5
Ga	19,1
Ge	1,58
Hf	2,82
In	0,08
Mo	< L.D.
Nb	9,86
Ni	2,3
Pb	12,6
Rb	177
Sc	2,86
Sb	0,09
Sn	9,8
Sr	83,7
Ta	1,21
Th	8,21
U	4,47
V	4,2
W	1,17
Y	18,2
Zn	20,7
Zr	73,7
La	11
Ce	22
Pr	3,05
Nd	11,4
Sm	2,95
Eu	0,188
Gd	2,82
Tb	0,562
Dy	3,48
Ho	0,637
Er	1,58
Tm	0,227
Yb	1,36
Lu	0,182

Tableau 1 :
Analyse chimique de
l'échantillon AG 215A
du gneiss de la Rivérole
(SARM, CRPG-CNRS -
Nancy, analyse
n° 2012549). P.F. : perte
au feu. L.D. : limite de
détection. Les éléments
majeurs sont exprimés
en %, les éléments traces
en µg/g.

cohérence avec la présence de deux micas. Néanmoins, il n'est pas à exclure que cette aluminosité sans doute primaire, soit également dans une certaine mesure due aux transformations métamorphiques hercyniennes (FONTEILLES & GUITARD 1987). Les teneurs en CaO, Na₂O et K₂O montrent que le gneiss de la Rivérole appartient à la série calco-alkaline riche en potassium (Fig. 4b, c). D'une façon générale, l'échantillon AG 215A montre sur ces diagrammes une similitude avec les orthogneiss cambriens des unités sous-jacentes de Bélesta et de Caramany (TOURNAIRE GUILLE *et al.* 2018) et avec les orthogneiss ordoviciens du massif du Canigou où apparaît une nette parenté avec les orthogneiss de type G1 (LAUMONIER *et al.* 2017).

Concernant les éléments traces nous ne traiterons ici que les spectres de terres rares et les spectres multi-élémentaires. L'échantillon AG 215A du gneiss de la Rivérole (Fig. 4d) présente des terres rares modérément fractionnées ([La/Yb]_N = 5,5) très proches de celles de l'orthogneiss ordovicien du Canigou ([La/Yb]_N = 6,9) et du même ordre que celles de l'orthogneiss cambrien de l'unité de Caramany (AG 211A = 3,7) ; le spectre diffère cependant de ceux des deux orthogneiss cambriens de l'unité de Bélesta (AG 210B = 9,7 ; AG 05T = 14,5). L'anomalie en Eu est nettement plus prononcée (Eu/Eu* = 0,20) que dans les autres orthogneiss (0,35 ≤ Eu/Eu* ≤ 0,62).

Le spectre multi-élémentaire du gneiss étudié (Fig. 4e) montre des anomalies négatives en Ba, Ta, Nb, Sr, P, Eu et Ti, présentant une grande similitude avec le spectre de l'orthogneiss ordovicien G1 du Canigou. On remarquera que les spectres des orthogneiss cambriens des séries sous-jacentes (Bélesta et Caramany) diffèrent nettement des deux précédents par des anomalies plus prononcées et par l'existence d'anomalies supplémentaires (Zr, Hf et Y).

3. Datation U-Pb sur zircon

3.1 Méthode analytique

Les cristaux de zircon ont été concentrés après broyage de la roche et utilisation des techniques standard de séparation minérale (table « à secousses » Wilfley, séparateur magnétique Frantz Isodynamic et liqueurs denses). Les cristaux analysés ont été sélectionnés manuellement sous loupe binoculaire, montés dans des plots de résine époxy, puis abrasés et polis pour exposer leur section équatoriale. Les analyses U-Th-Pb ont été réalisées par spectrométrie de masse à plasma inductif couplée à l'ablation laser (LA-ICP-MS) au Laboratoire Magmas et Volcans (Clermont-Ferrand, France). Les cristaux de zircon ont été ablatés à l'aide d'un système Resonetics Resolution M-50 équipé d'un laser excimer 193 nm couplé à un ICP-MS à secteur magnétique Thermo Element XR. La sensibilité de l'instrument est optimisée par la combinaison d'une pompe Jet interface associée à l'ajout d'azote à l'hélium en aval de la cellule d'ablation et avant mélange avec de l'argon puis injection dans l'ICP-MS (PAQUETTE *et al.* 2014). Le système laser est configuré avec un diamètre d'impact de 27 µm, une fréquence de 3 Hz et une fluence de 2 J/cm². L'optimisation de l'instrumentation et la calibration en masse sont effectuées

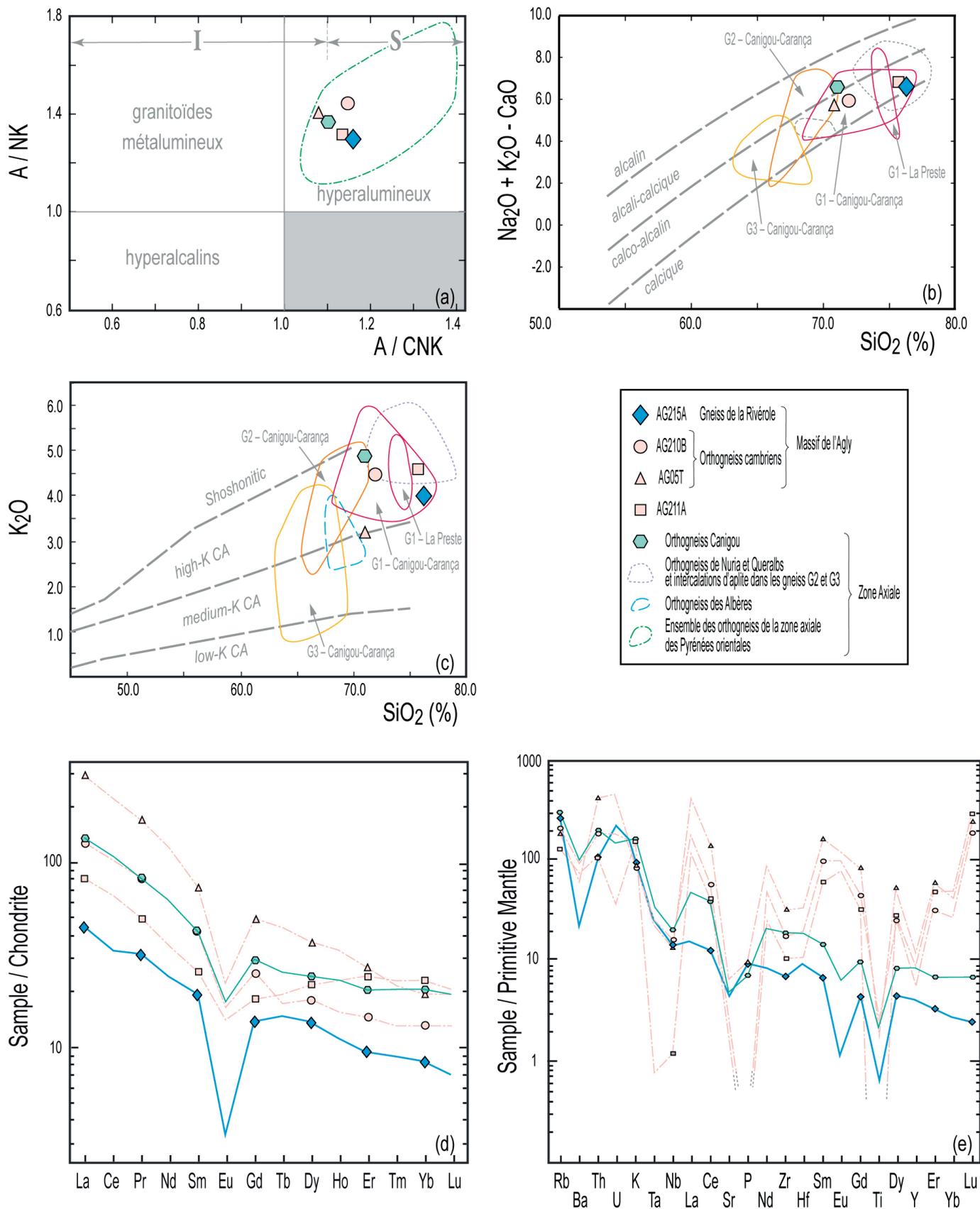


Fig. 4 : Diagrammes géochimiques comparant le gneiss de la Rivéroale aux trois orthogneiss cambriens des unités sous-jacentes de Bélesta et de Caramany ainsi qu'aux orthogneiss ordoviciens de la Zone Axiale : (a) A/NK – A/CNK ($Al_2O_3/Na_2O+K_2O - Al_2O_3/CaO+Na_2O+K_2O$); (b) $Na_2O+K_2O-CaO - SiO_2$; (c) $K_2O - SiO_2$; (d) spectres de terres rares normalisés aux chondrites (EVENSEN ET AL. 1978); (e) spectres multi-élémentaires (SUN & McDONOUGH, 1989). Les données pour les orthogneiss de la Zone Axiale sont extraites de LAUMONIER ET AL. (2017), celles pour les orthogneiss du Massif de l'Agly le sont de TOURNAIRE GUILLE ET AL. (2018).

avant chaque session analytique à l'aide du verre synthétique standard NIST 612, en inspectant les signaux de ^{238}U , ^{232}Th et ^{208}Pb et en minimisant le rapport ThO^+/Th^+ . La méthode analytique utilisée est similaire à celles détaillées dans HURAI *et al.* (2010) et MULLEN *et al.* (2018). Le signal de l'isotope ^{235}U est calculé à partir de ^{238}U sur la base d'un rapport $^{238}\text{U}/^{235}\text{U} = 137.818$ (HIESS *et al.* 2012). Chaque analyse consiste en la mesure du bruit de fond laser éteint pendant 30 secondes, puis 1 minute d'intégration avec le laser en allumé, enfin 20 secondes de délai laser éteint pour restaurer le bruit de fond et préparer l'analyse suivante.

Les données sont corrigées du fractionnement U-Pb lié à l'ablation laser et du biais en masse instrumental par l'encadrement et la normalisation des analyses par la mesure répétée du zircon standard GJ-1 (JACKSON *et al.* 2004). Des analyses systématiques du standard de zircon 91500 (WIEDENBECK *et al.* 1995), traité comme un échantillon inconnu durant chaque session analytique, permettent de contrôler indépendamment la validité et la reproductibilité des résultats obtenus. Le traitement des données est effectué à l'aide du logiciel GLITTER[®] (VAN ACHTERBERGH *et al.* 2001). Les teneurs en U, Th et Pb sont calculées par normalisation à la composition certifiée de GJ-1 (JACKSON *et al.* 2004). Les données ne sont pas corrigées du Pb commun du fait de l'interférence isobarique du ^{204}Hg . Le diagramme TERA-WASSERBURG (1972) $^{207}\text{Pb}/^{206}\text{Pb}$ vs. $^{238}\text{U}/^{206}\text{Pb}$ reporte des ellipses d'erreur à 2σ pour chaque point à l'aide du logiciel Isoplot/EX v. 2.49 (LUDWIG 2001). Les calculs d'âge et d'incertitudes à 2σ associent quadratiquement les erreurs internes à l'erreur analytique systématique.

3.2 Résultats

Les cristaux de zircon analysés sont de teinte jaune pâle, translucides et automorphes avec un allongement moyen de 4 (rapport longueur/largeur). Quarante-six analyses ont été réalisées sur 43 cristaux de zircon (Tableau 2), dont trente et une permettent de calculer un âge concordia de 461.3 ± 2.1 Ma (Fig. 5).

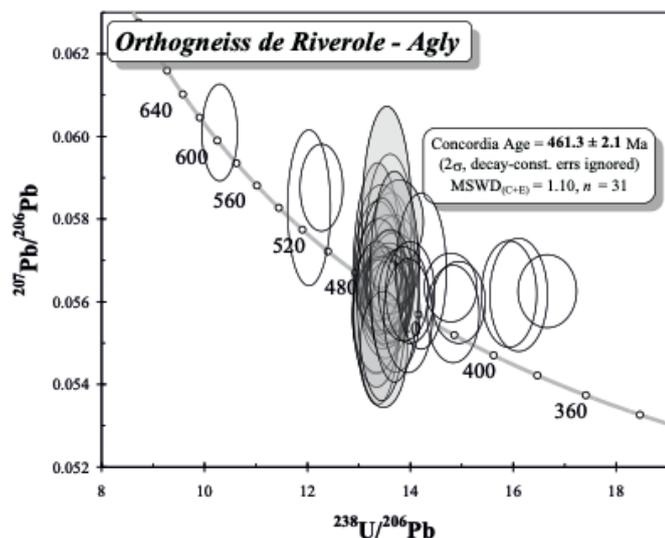


Fig. 5 : Diagramme TERA & WASSERBURG (1972) $^{207}\text{Pb}/^{206}\text{Pb}$ vs. $^{238}\text{U}/^{206}\text{Pb}$ pour l'échantillon AG 215A du gneiss de la Rivérole.

Dix analyses n'ont pas été prises en compte dans le calcul de l'âge car les zircons ont subi une perte de Pb récente et sont discordants, ce qui est bien visible dans la Figure 5 (pointillés à droite). Enfin cinq analyses attestent de la présence de cristaux ou cœurs plus anciens hérités, autour de 520 Ma et 600 Ma (Fig. 5) ainsi que deux analyses d'âge protérozoïque (Tableau 2). Les teneurs moyennes en U et Th ainsi que les rapports Th/U sont respectivement de 450 ppm, 80 ppm et 0.3 mais sont en fait très variables d'un cristal à l'autre. L'âge obtenu de 461.3 ± 2.1 Ma date la cristallisation du protolithe granitique de l'orthogneiss de la Rivérole, ce qui le situe à l'étage Darriwilien durant l'Ordovicien moyen.

Interprétation et discussion

Les caractéristiques pétrographiques et chimiques indiquent que l'échantillon AG 215A est un orthogneiss dérivant de la recristallisation métamorphique d'un granite d'affinité calco-alcaline fortement potassique avec des anomalies négatives en Ta et Nb. Cet orthogneiss affiche une claire parenté chimique avec les orthogneiss G1 de la Zone Axiale, de même âge. Ce chimisme suggère une origine par fusion impliquant une proportion significative de matériel crustal, ce qui est cohérent avec la présence de zircons hérités (Tableau 2 et Fig. 5), dont il demeure néanmoins difficile de préciser la source.

En raison de la nature granitique de son protolithe, on peut considérer que le contact supérieur de cette série gneissique avec les micaschistes correspond à l'ancien contact intrusif dans ces micaschistes, impliquant que l'âge de cet encaissant est nécessairement plus ancien que l'Ordovicien moyen. Compte tenu de la forme actuellement observable de cette série gneissique (12 km x 700–800 m) on peut admettre qu'il s'agissait d'une intrusion de type laccolithique. La profondeur de mise en place ne peut cependant pas être déduite des paragenèses métamorphiques des micaschistes encaissants puisque ce métamorphisme est hercynien.

L'âge de la phase d'orthogneissification reste inconnu. Cette phase est nécessairement antérieure à la mise en place du pluton granitique de Saint-Arnac (faciès dioritique daté à 308 ± 1 Ma et faciès granodioritique daté à 304 ± 5 Ma, OLIVIER *et al.* 2008) dont la base, beaucoup moins déformée que les gneiss, se situe dans les micaschistes à sillimanite, à quelques mètres au-dessus du toit de la série gneissique. L'orthogneissification a pu se produire en synchronisme ou peu après la mise en place du laccolithe durant l'Ordovicien ou bien durant une phase hercynienne précoce.

Le gneiss de la Rivérole présente une similitude pétrographique avec l'orthogneiss clair à deux micas, microcline, sillimanite et grenat de Peyregrand du Massif de l'Aston dans la Zone Axiale des Pyrénées. Cet orthogneiss est associé à l'orthogneiss de Riète qui a été daté à 470 ± 6 et 472 ± 2 Ma (DENÈLE *et al.* 2009) et 467 ± 2 Ma (MEZGER & GERDES 2016) donc de la limite Ordovicien inférieur-Ordovicien moyen, un peu plus ancien que le gneiss de la Rivérole.

De tels laccolithes granitiques orthogneissifiés caractérisent d'autres zones des Pyrénées, notamment, comme on l'a vu, le

Rivière	<i>Pb</i>	<i>Th</i>	<i>U</i>			2 σ absolu		2 σ absolu	error	Age (Ma)	error 2 σ
	ppm ¹	ppm ¹	ppm ¹	Th/U	²⁰⁷ Pb/ ²³⁵ U ²	²⁰⁷ Pb/ ²³⁵ U	²⁰⁶ Pb/ ²³⁸ U ²	²⁰⁶ Pb/ ²³⁸ U	correlation	²⁰⁶ Pb/ ²³⁸ U ³	²⁰⁶ Pb/ ²³⁸ U
A-01 pointe	37	29	539	0,05	0,5744	0,0179	0,07380	0,00210	0,91	459,0	12,5
A-02 pointe	35	102	473	0,22	0,5832	0,0183	0,07496	0,00213	0,90	466,0	12,7
A-03 pointe	35	29	558	0,05	0,5159	0,0164	0,06685	0,00189	0,89	417,1	11,4
A-04 centre	14	60	180	0,33	0,5761	0,0221	0,07347	0,00210	0,74	457,0	12,7
A-05 pointe	21	18	308	0,06	0,5723	0,0188	0,07399	0,00210	0,87	460,1	12,6
A-06 centre	149	157	276	0,57	10,1597	0,2976	0,44469	0,01251	0,96	2371,6	55,8
A-06 pointe	42	67	759	0,09	0,4647	0,0143	0,05993	0,00168	0,91	375,2	10,2
A-07 pointe	19	54	259	0,21	0,5766	0,0204	0,07508	0,00213	0,80	466,7	12,8
A-08 bord	30	184	437	0,42	0,4805	0,0167	0,06205	0,00177	0,82	388,1	10,7
A-09 pointe	29	26	376	0,07	0,6605	0,0209	0,08152	0,00228	0,89	505,2	13,7
B-01 bord	40	33	581	0,06	0,5767	0,0181	0,07439	0,00207	0,89	462,5	12,5
B-02 pointe	14	22	193	0,11	0,5828	0,0302	0,07489	0,00222	0,57	465,6	13,4
B-03 pointe	29	16	420	0,04	0,5809	0,0185	0,07384	0,00207	0,88	459,2	12,4
B-03 centre	213	79	563	0,14	10,5495	0,3074	0,34675	0,00966	0,96	1919,1	46,2
B-05 pointe	38	25	563	0,05	0,5738	0,0185	0,07301	0,00204	0,87	454,2	12,2
B-06 pointe	26	131	339	0,39	0,5537	0,0185	0,07143	0,00201	0,84	444,7	12,0
B-07 bord	28	118	267	0,44	0,8064	0,0258	0,09731	0,00270	0,87	598,6	15,9
B-08 pointe	12	23	171	0,13	0,5865	0,0214	0,07485	0,00210	0,77	465,3	12,7
B-09 pointe	16	120	167	0,72	0,6685	0,0260	0,08320	0,00237	0,73	515,2	14,0
B-10 pointe	29	266	313	0,85	0,5915	0,0195	0,07448	0,00207	0,84	463,1	12,5
B-10 centre	21	177	238	0,75	0,5743	0,0197	0,07391	0,00207	0,82	459,7	12,4
B-11 bord	11	49	143	0,34	0,5833	0,0240	0,07356	0,00210	0,69	457,6	12,5
B-12 bord	7,2	71	73	0,97	0,5914	0,0286	0,07394	0,00216	0,60	459,8	12,9
B-13 bord	68	18	1014	0,02	0,5724	0,0173	0,07307	0,00201	0,91	454,6	12,1
C-01 pointe	70	85	1047	0,08	0,5798	0,0181	0,07257	0,00201	0,89	451,6	12,0
C-02 pointe	22	16	315	0,05	0,5757	0,0198	0,07502	0,00210	0,81	466,4	12,5
C-03 pointe	35	17	516	0,03	0,5692	0,0179	0,07377	0,00204	0,88	458,8	12,2
C-04 pointe	22	60	295	0,20	0,5743	0,0189	0,07424	0,00204	0,83	461,7	12,3
C-05 pointe	39	69	543	0,13	0,5720	0,0180	0,07363	0,00201	0,87	458,0	12,2
C-06 pointe	24	172	333	0,51	0,4861	0,0163	0,06276	0,00174	0,83	392,4	10,5
C-08 pointe	26	30	377	0,08	0,5493	0,0188	0,07159	0,00198	0,81	445,7	11,9
C-09 pointe	40	20	576	0,04	0,5850	0,0191	0,07471	0,00204	0,84	464,4	12,3
C-10 pointe	26	16	382	0,04	0,5727	0,0188	0,07352	0,00201	0,83	457,3	12,1
D-01 pointe	148	61	2171	0,03	0,5733	0,0174	0,07366	0,00210	0,94	458,2	12,6
D-02 pointe	19	56	260	0,22	0,5722	0,0199	0,07358	0,00210	0,82	457,7	12,7
D-04 pointe	21	56	292	0,19	0,5707	0,0194	0,07408	0,00213	0,85	460,7	12,7
D-05 pointe	34	47	503	0,09	0,5583	0,0183	0,07208	0,00204	0,86	448,7	12,3
D-06 pointe	68	24	1097	0,02	0,5249	0,0162	0,06758	0,00192	0,92	421,6	11,5
D-07 pointe	70	73	1020	0,07	0,5777	0,0179	0,07455	0,00210	0,91	463,5	12,6
D-08 pointe	12	33	162	0,21	0,5763	0,0221	0,07503	0,00213	0,74	466,4	12,8
D-09 centre	29	321	303	1,06	0,5502	0,0217	0,07034	0,00201	0,72	438,2	12,1
D-10 centre	19	116	230	0,51	0,5618	0,0198	0,07428	0,00210	0,80	461,9	12,6
D-11 centre	32	214	390	0,55	0,5612	0,0200	0,07296	0,00207	0,80	453,9	12,4
D-12 centre	10	50	122	0,41	0,5755	0,0265	0,07444	0,00216	0,63	462,9	12,9
D-13 pointe	28	37	435	0,09	0,5175	0,0171	0,06739	0,00189	0,85	420,4	11,4
D-14 pointe	7,1	77	75	1,03	0,5709	0,0267	0,07313	0,00210	0,61	455,0	12,7

1: incertitude sur les teneurs 20%

2: ces données ne sont pas corrigées du Pb commun

3: Constantes de désintégration de ²³⁸U et ²³⁵U déterminées par Jaffrey *et al.* (1971)

Tableau 2 : Données U-Th-Pb de la datation des zircons de l'orthogneiss de la Rivérole.

dôme du Canigou (BARBEY *et al.* 2001, DELOULE *et al.* 2002, COCHERIE *et al.* 2005), mais aussi le dôme du Roc de France/Frausa (COCHERIE *et al.* 2005), les Albères (LIESA *et al.* 2011) et le Cap de Creus (CASTIÑEIRAS *et al.* 2008), avec des âges entre 475 et 460 Ma. Des orthogneiss ordoviciens sont également connus dans la Montagne Noire voisine (ROGER *et al.* 2004 ; COCHERIE *et al.* 2005; PITRA *et al.* 2012) avec des âges compris entre 471 et 450 Ma.

Le contexte géodynamique ordovicien était caractérisé par l'ouverture de domaines océaniques au nord du Gondwana (voir PAQUETTE *et al.* 2017). Il est probable que la mise en place de nombreux laccolithes ordoviciens des Pyrénées, auxquels il faut ajouter celui de la Rivérole dans l'Agly, et de la Montagne Noire était probablement lié à ces épisodes extensifs.

Conclusion

La série gneissique de la Rivérole, dans le Massif de l'Agly, est datée pour la première fois de façon absolue à 461 Ma, soit de l'Ordovicien moyen. On met ainsi en évidence un premier exemple de laccolithe granitique ordovicien dans la Zone Nord-Pyrénéenne, comparable à d'autres connus dans la Zone Axiale. Ceci permet de compléter l'étude sur la croissance crustale de ce domaine pyrénéen au cours du Paléozoïque développée par TOURNAIRE GUILLE *et al.* 2018.

REMERCIEMENTS

Nous remercions CH. CAVARÉ pour la réalisation des figures, D. BÉZIAT et P. MICOUD pour des discussions et remarques sur une première version de cet article.

RÉFÉRENCES

- BARBEY, P., A. CHEILLETZ & B. LAUMONIER. 2001. – The Canigou orthogneisses (Eastern Pyrenees, France, Spain): an Early Ordovician rapakivi granite laccolith and its contact aureole. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 332 : 129–136.
- BERGER, G. M., M. FONTEILLES, D. LEBLANC, G. CLAUZON, J.-P. MARCHAL & C. VAUTRELLE. 1993. – Notice explicative, carte géologique de la France (1/50 000), feuille Rivesaltes (1090), Orléans : BRGM, 119 pp.
- CASTIÑEIRAS P., M. NAVIDAD, M. LIESA, J. CARRERAS, J. M. CASAS. 2008. – U–Pb zircon ages (SHRIMP) for Cadomian and Early Ordovician magmatism in the Eastern Pyrenees: new insights into the pre-Variscan evolution of the northern Gondwana margin. *Tectonophysics* 461: 228–239.
- CLERC, C. & Y. LAGABRIELLE. 2014. – Thermal control on the modes of crustal thinning leading to mantle exhumation. Insights from the Cretaceous Pyrenean hot paleomargins. *Tectonics*, 33: 1340–1359.
- COCHERIE, A., T. BAUDIN, A. AUTRAN, C. GUERROT, C. M. FANNING & B. LAUMONIER. 2005. – U–Pb zircon (ID-TIMS and SHRIMP) evidence for the early ordovician intrusion of metagranites in the late Proterozoic Canaveilles Group of the Pyrenees and the Montagne Noire (France). *Bulletin de la Société géologique de France*, 176-3 : 269–282.
- DELOULE, E., P. ALEXANDROV, A. CHEILLETZ, B. LAUMONIER & P. BARBEY. 2002. – In situ U–Pb zircon ages for Early Ordovician magmatism in the Eastern Pyrenees, France: the Canigou orthogneisses. *International Journal of Earth Sciences*, 91: 398–405.
- DENÈLE, Y., P. BARBEY, E. DELOULE, E. PELLETER, PH. OLIVIER & G. GLEIZES. 2009. – Middle Ordovician U–Pb age of the Aston and Hospitalet orthogneissic laccoliths: their role in the Variscan evolution of the Pyrenees. *Bulletin de la Société géologique de France*, 180-3 : 209–216.
- EVENSEN, N. M., M. J. HAMILTON & R. J. O'NIONS. 1978. – Rare-earth abundances in chondritic meteorites. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42 : 1199–1212.
- FONTEILLES, M. & G. GUITARD. 1987. – Géochimie des éléments majeurs dans les métagranites fini-précambriens des Pyrénées. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 305-II : 691–694.
- HIESS, J., D. J. CONDON, N. MCLEAN & S. R. NOBLE. 2012. – ²³⁸U/²³⁵U systematics in terrestrial uranium-bearing minerals. *Science*, 335: 1610–1614.
- HURAL, V., J.-L. PAQUETTE, M. HURAIÓVÁ & P. KONECNY. 2010. – U–Th–Pb geochronology of zircon and monazite from syenite and pincinite xenoliths in Pliocene alkali basalts of the intra-Carpathian back-arc basin. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 198: 275–287.
- JACKSON, S. E., N. J. PEARSON, W. L. GRIFFIN & E. A. BELOUSOVA. 2004. – The application of laser ablation-inductively coupled plasma-mass spectrometry to in situ U–Pb zircon geochronology. *Chemical Geology*, 211 : 47–69.
- JAFFREY, A. H., K. F. FLYNN, L. E. GLENDENIN, W. C. BENTLEY & A. M. ESSLING. 1971. – Precision measurements of half-lives and specific activities of U²³⁵ and U²³⁸. *Physical Reviews*, C4 : 1889.
- LAUMONIER, B., M. CALVET, B. LE BAYON, P. BARBEY & J.-L. LENOBLE. 2017. – Avec la collaboration de A. COCHERIE & J. MELLETON – Notice explicative, Carte géologique de la France (1/50 000), feuille Prats-de-Mollo-la-Preste (1099). Orléans : BRGM, 189 p. Carte géologique par B. LAUMONIER, B. LE BAYON & M. CALVET. 2015.
- LIESA, M., J. CARRERAS, P. CASTIÑEIRAS, J. M. CASAS, M. NAVIDAD & M. VILÀ. 2011. – U–Pb zircon age of Ordovician magmatism in the Albera Massif (Eastern Pyrenees). *Geologica Acta*, 9-1 : 93–101.
- LUDWIG, K.R. 2001. – User's manual for Isoplot/Ex Version 2.49, a Geochronological Toolkit for Microsoft EXCEL. *Berkeley Geochronological Center, Special Publication 1a, Berkeley, USA*, 55 p.
- MEZGER, J. E. & A. GERDES. 2016. – Early Variscan (Visean) granites in the core of central Pyrenean gneiss domes: implications from laser ablation U–Pb and Th–Pb studies. *Gondwana Research*, 29 : 181–198.
- MULLEN, E. K., J.-L. PAQUETTE, J. H. TEPPER & I. S. MCCALLUM. 2018. – Temporal and spatial evolution of the Northern Cascade Arc magmatism revealed by LA-ICP-MS U–Pb zircon dating. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 55: 443–462.
- OLIVIER, PH., G. GLEIZES, J.-L. PAQUETTE & C. MUÑOZ SÁEZ. 2008. – Structure and U–Pb dating of the Saint-Arnac pluton and the Ansignan charnockite (Agly Massif): a cross-section from the upper to the middle crust of the Variscan Eastern Pyrenees. *Journal of the Geological Society, London*, 165 : 141–152.

- OLIVIER, PH. 2015. – Comment on “Thermal control on the modes of crustal thinning leading to mantle exhumation: Insights from the Cretaceous Pyrenean hot paleomargins” by Clerc and Lagabriele. *Tectonics*, 34 : 2271–2274.
- PAQUETTE, J.-L., J.-L. PIRO, J.-L. DEVIDAL, V. BOSSE, A. DIDIER, S. SANNAC & Y. ABDELNOUR. 2014. – Sensitivity enhancement in LA-ICP-MS by N₂ addition to carrier gas: application to radiometric dating of U-Th-bearing minerals. *Agilent ICP-MS Journal*, 58 : 4–5.
- PAQUETTE, J.-L., M. BALLÈVRE, J.-J. PEUCAT & G. CORNEN. 2017. – From opening to subduction of an oceanic domain constrained by LA-ICP-MS U–Pb zircon dating (Variscan belt, Southern Armorican Massif, France). *Lithos*, 294–295 : 418–437.
- PITRA, P., M. POUJOL, J. VAN DEN DRIESSCHE, J.-C. POILVET & J.-L. PAQUETTE. 2012. – Early Permian extensional shearing of an Ordovician granite: the Saint-Eutrope ‘C/S-like’ orthogneiss (Montagne Noire, French Massif Central). *Comptes Rendus Géosciences*, 344 : 377–384.
- ROGER, F., J.-P. RESPAUT, M. BRUNEL, P. MATTE & J.-L. PAQUETTE. 2004. – Première datation U–Pb des orthogneiss œillés de la zone axiale de la Montagne noire (Sud du Massif central) : nouveaux témoins du magmatisme ordovicien dans la chaîne Varisque. *Comptes Rendus Géosciences*, 336 : 19–28.
- SUN, S. S. & W. F. MCDONOUGH. 1989. – Chemical and isotopic systematics of oceanic basalts: implications for mantle composition and processes. *In*: A. D. Sanders & M. J. Norry (eds) *Magmatism in the ocean basins. Geological Society of London, Special Publications*, 42 : 313–345.
- TERA, F. & G. J. WASSERBURG. 1972. – U-Th-Pb systematics in three Apollo 14 basalts and the problem of initial Pb in lunar rocks. *Earth and Planetary Science Letters*, 14 : 281–304.
- TOURNAIRE GUILLE, B., PH. OLIVIER, J.-L. PAQUETTE, V. BOSSE & D. GUILLAUME. – 2018. Evolution of the middle crust of the Pyrenees during the Paleozoic: New data on the plutonic rocks from the North Pyrenean Agly Massif. *International Journal of Earth Sciences*, 108: 245–265.
- VAN ACHTERBERGH, E., C. G. RYAN, S. E. JACKSON & W. L. GRIFFIN. 2001. – Data reduction software for LA-ICP-MS: appendix. in P. J. Sylvester (Ed.), *Laser Ablation-ICP-mass spectrometry in the Earth Sciences: principles and applications*, MAC Short Courses Series, Ottawa, Ontario, Canada : 239–243.
- VANARDOIS, J., P. TRAP, PH. GONCALVES, D. MARQUER, J. GREMMEL, G. SIRON & T. BAUDIN. 2020. – Kinematics, deformation partitioning and late Variscan magmatism in the Agly massif, Eastern Pyrenees, France. *Bulletin de la Société géologique de France - Earth Sciences Bulletin*, 191–15 : 1-29 (en ligne).
- WIEDENBECK, M., P. ALLE, F. CORFU, W. L. GRIFFIN, M. MEIER, F. OBERLI, A. VON QUADT, J. C. RODDICK & W. SPIEGEL. 1995. – Three natural zircon standards for U-Th-Pb, Lu-Hf, trace element and REE analyses. *Geostandards Newsletter*, 19 : 1-23.

Les Pyrénées : Structure, histoire géologique, géomorphologie, style tectonique et originalité

par **Joseph Canérot**

3, chemin Cordeau 31200 Toulouse, France. E-mail : jcanerot@live.fr

RÉSUMÉ

Par leur structure et leur histoire géologique les Pyrénées occupent une place à part dans la large palette des chaînes montagneuses de notre planète. Classiquement interprétées comme chaîne de collision entre Europe et Ibérie, elles révèlent en réalité une complexité structurale spécifique liée à l'absence de cassure crustale nette et continue entre ces deux plaques lithosphériques. Couvrant plus de 500 millions d'années, leur lente évolution révèle la superposition de trois cycles orogéniques – pré-hercynien, hercynien et pyrénéen – qui ont tour à tour modelé la chaîne que nous connaissons aujourd'hui. Ainsi dressée à la frontière de la France et de l'Espagne, cette dernière constitue un relais morphologique continu et fortement diversifié entre l'Atlantique et la Méditerranée.

Le style tectonique pyrénéen est tout d'abord caractérisé par le développement de structures directionnelles W–E, recoupées par des accidents obliques qui déterminent la persistance de dispositifs amygdalaires de dimensions variées. Il est également illustré par la présence des évaporites triasiques dont la forte épaisseur a conduit au développement du diapirisme éocétacé puis à une relative indépendance de la couverture post-triasique par rapport à son substrat hercynien, notamment lors de la mise en place des nappes et écaillés-nappes tertiaires. Ce style est enfin étroitement dépendant de la direction des contraintes crustales régionales, variables, notamment au cours du cycle pyrénéen où elles passent de la transtension W–E sénestre à la transpression E–W dextre.

Ce style confère à l'orogène sa réelle originalité : absence de cylindrisme, dépendance permanente de la dynamique de l'Afrique, absence de croûte océanique entre Ibérie et Europe, relation étroite avec la tentative d'ouverture vers l'est du Golfe de Gascogne, puis avec sa fermeture progressive vers l'ouest, illustrée par la subduction continentale de la croûte ibérique sous son homologue européenne au droit de la zone de Faille Nord Ibérique. Les Pyrénées occupent ainsi une place spécifique au sein du système alpin d'Europe occidentale.

Mots-clés : Pyrénées, structure, histoire géologique, géomorphologie, style structural, originalité.

ABSTRACT

Their structure and geological history provide the Pyrenees with a special situation within the different mountain belts of our planet. Commonly considered as a collision belt between Europe and Iberia, they really present a specific structural complexity related to the lack of a real and continuous crustal fault between these lithospheric plates. Covering more than 500 million years long their slow evolution involves Three piling up – pre-hercynian, hercynian and pyrénéen – cycles which shaped up the present belt. This way, rising up along the boundary between France and Spain, the mountain corresponds to an unbroken, varying, morphological relay between the Atlantic ocean and the Mediterranean sea.

The Pyrenean tectonic style is first characterized by the development of W–E striking along structures intersected by oblique faults which give rise to persisting amygdaloid different shaped prisms. It's also illustrated by the presence of Triassic evaporites which thickness led to Lower Cretaceous diapirism and high independence of the post Triassic cover above its hercynian basement, especially during the setting up of the overlying Tertiary thrust slices and sheets. Finally this style is closely linked to the direction of the regional stress field, specially during the Pyrenean cycle, going from W–E left-lateral transtension to E–W right-lateral transpression.

This style gives the orogen its real originality: lack of cylindrical structures, permanent dependence of the african geodynamics, lack of oceanic crust between Europe and Iberia, close relationship with the aborted eastward opening of the Bay of Biscay, followed by the westward gradual closing, inducing the continental subduction of the ibérian crust under the corresponding european one, along the North Iberian Fault Zone. This way, the Pyrenees provide a specific setting within the West-European alpine belt-system.

Key-words: Pyrenees, structure, geological history, geomorphology, structural style, originality.

Introduction

Depuis les années 1970 et l'avènement de la théorie de la tectonique des plaques, les Pyrénées sont très généralement interprétées comme chaîne de collision entre les plaques européenne et ibérique. Dans cette acception, la zone d'affrontement interplaque correspond à la Faille Nord-Pyrénéenne, faille « transformante » permettant le glissement sénestre W-E de l'Ibérie par rapport à l'Europe, de plusieurs centaines de km (LE PICHON *et al.* 1971 ; SIBUET *et al.* 2004). Toutefois, si la Faille Nord-Pyrénéenne est bien représentée dans la partie centrale et orientale de l'orogène où elle a été formellement définie (DE SITTER 1953), ce n'est plus le cas dans les Pyrénées occidentales, à l'ouest du Gave d'Ossau (CASTÉRAS 1974 ; CANÉROT 2008) où divers accidents directionnels ou transverses affectent un large domaine dont l'appartenance à l'Europe ou à l'Ibérie fait encore débat. Notre chaîne montagneuse présente ainsi une structure, une histoire géologique et un style tectonique qui lui confèrent une réelle originalité au sein du domaine orogénique alpin, ouest méditerranéen.

1. La structure des Pyrénées

Étalée sur quelques 600 millions d'années, l'élaboration des Pyrénées a conduit graduellement à la mise en place de grandes unités qui, selon l'interprétation généralement admise, se pressent parallèlement à la direction majeure N110E

d'allongement de la chaîne. Cette organisation d'ensemble est effectivement assez bien respectée dans la partie centrale et orientale de l'orogène. Elle présente en revanche de profondes modifications dans les Pyrénées occidentales, justifiant ainsi une présentation spécifique (Fig. 1).

1.1. Les Pyrénées centrales et orientales

À l'est de la vallée du gave d'Ossau, sont classiquement reconnues les zones structurales suivantes (SOUQUET *et al.* 1977, BARNOLAS & CHIRON 1996, MUÑOS 2002, INSTITUT GEOLOGIC DE CATALUNYA 2010, LAUMONIER 2015, AGSO-BRGM 2018).

1.1.1. La Haute Chaîne Primaire (HCP)

Appelée souvent « Zone Axiale », elle correspond bien à l'axe orographique et englobe effectivement les plus hauts sommets mais elle ne porte nullement l'axe orogénique qui, nous le verrons, se situe en position plus septentrionale. Les terrains impliqués appartiennent d'une part aux cycles pré-hercynien et hercynien et d'autre part au cycle pyrénéen de la chaîne que nous connaissons aujourd'hui. Les premiers s'échelonnent du Briovérien (-600 Ma) au Carbonifère supérieur (-300 Ma) et occupent la partie centrale de l'édifice. Ils s'organisent en unités amygdalaires (Canigou, Hospitalet, Maladeta...) modelées successivement par les orogènes sarde (-460 Ma) et hercynienne (-300 Ma), violemment plissées et séparées les unes des autres par des zones mylonitiques d'orientation

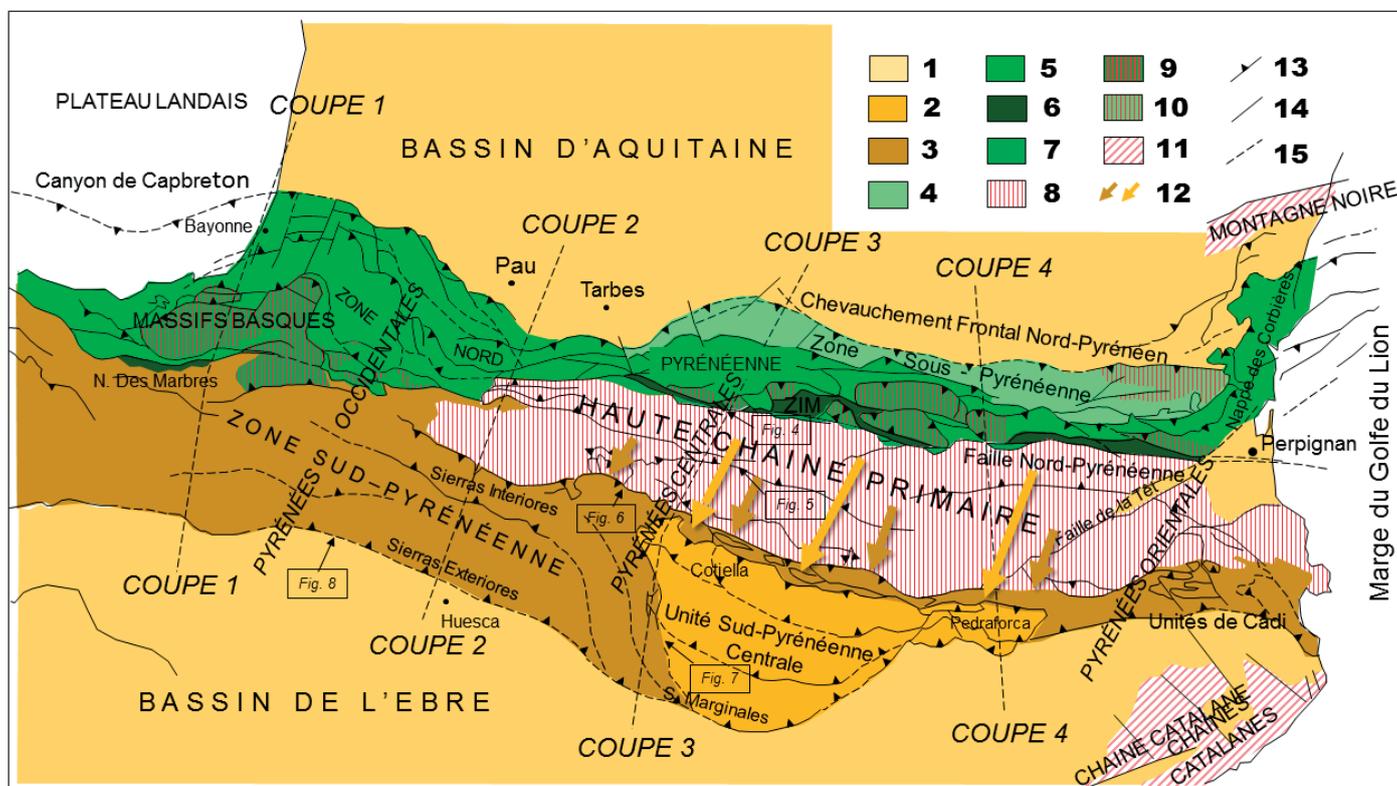


Figure 1 – Carte géologique simplifiée des Pyrénées. 1 : Bassins d'avant-pays (Aquitaine et Ebre). 2 : Unité Sud-Pyrénéenne Centrale (USPC) ; 3 : Zone Sud-Pyrénéenne (ZSP) ; 4 : Zone Sous-Pyrénéenne (ZSP) ; 5 : Zone Nord-Pyrénéenne (ZNP) ; 6 : Zone Interne Métamorphique (ZIM) ; 7 : Zone des écailles bordières ; 8 : Haute Chaîne Primaire ; 9 : Massifs Nord-Pyrénéens ; 10 : Massifs Sous-Pyrénéens ; 11 : Montagne Noire ; 12 : Déplacement des nappes sud-pyrénéennes (Gavarnie en brun et USPC en orangé) ; 13 : Chevauchements majeurs ; 14 : failles principales ; 15 : Accidents masqués.

majeure WNW–ESE (Fig. 3). Ces structures seront ensuite reprises par la phase de compression pyrénéenne, ce qui rendra souvent difficile l'appréciation spécifique de chacune des phases successives de déformation. Les seconds recouvrent en discordance ce « socle » central ancien et s'échelonnent du Permo-Trias au Paléogène. Ils sont conservés d'une part au nord de la HCP, dans des écaillles bordières sub-verticales, composées de terrains essentiellement mésozoïques et d'autre part à l'est et au sud de cet édifice, au sein de nappes à vergence sud, impliquant cette fois le socle et sa couverture mésozoïque et éocène.

Ainsi définie, la HCP présente à l'affleurement la forme générale d'un « coin » crustal dont la surface plonge régulièrement en direction de l'ouest. Large de plus de 50 km à l'est, dans les Pyrénées catalanes où l'érosion a porté les terrains les plus anciens (Briovérien) à l'affleurement, ce bâti ancien se trouve progressivement rétréci vers l'ouest avant de disparaître à l'approche des Pyrénées occidentales, dans la zone d'ennoyage structural du Pic d'Anie. Les terrains les plus jeunes, d'âge dévono-carbonifère, sont alors largement conservés sous une couverture post-hercynienne fortement épaissie. L'ensemble est affecté par un système de failles pyrénéennes directionnelles (NW–SE), disposées en demi-éventail : sub-verticales au nord, elles se couchent progressivement en direction du sud, permettant ainsi le développement des nappes caractéristiques de la zone méridionale, sud-pyrénéenne (Fig. 2).

1.1.2. Les Zones septentrionales

Au Nord de la HCP sont généralement distinguées, du Sud au Nord, trois zones structurales de composition et d'extension très différentes (Fig. 3).

a. La Zone Interne Métamorphique (ZIM), très étroite (moins de 5 km), composée essentiellement de terrains secondaires (Permo – Trias à Crétacé supérieur), localement associés à des écaillles de socle hercynien (Castillon). Établie dans l'axe du rift qui, au Crétacé moyen, séparait les « marges » ibérique

et européenne des futures Pyrénées, cette ancienne zone d'amincissement crustal accusé a subi un métamorphisme HT et BP important, en relation avec l'accumulation d'une épaisse couverture flysch crétacée aujourd'hui en grande partie éliminée par érosion (SOUQUET *et al.* 1977). Violamment comprimée à l'est (Boucheville, Aulus) où des écaillles verticales se pressent au droit de la Faille Nord-Pyrénéenne des auteurs, elle s'élargit graduellement vers l'ouest (Baronnies, Lourdes, Mauléon) où socle hercynien et couverture post-hercynienne présentent une structure en éventail. C'est au droit de la ZIM que s'est initiée la compression pyrénéenne conduisant, par affrontement des croûtes ibérique et européenne, puis subduction continentale de la première sous la seconde, à la verticalisation des structures (Fig. 4) puis à la surrection de la chaîne montagneuse.

b. La Zone Nord-Pyrénéenne (ZNP) plus large (jusqu'à 30 km) et associant, elle aussi, des éléments du socle dits Massifs Nord-Pyrénéens (Agly, Saint-Barthélémy, Arize, Trois-Trias à Sénonien), généralement très épaisse (plusieurs km). La compression pyrénéenne a converti ces différentes unités peu ou non métamorphiques en « écaillles-nappes » sub-verticales au sud et graduellement déversées vers le nord à l'approche de la bordure septentrionale de l'orogène pyrénéen (Fig. 5). Ce déversement s'accompagne de plissement aigu et de fracturation, à l'approche du Chevauchement Frontal Nord-Pyrénéen (CFNP). Il est à noter que dans les Pyrénées orientales, au-delà vers l'est de la virgation du Mouthoumet, différents éléments de la ZNP participent au développement de la Nappe des Corbières, large unité à déversement vers le Nord-Ouest, assurant une transition structurale avec la Provence.

c. enfin la Zone Sous-Pyrénéenne (ZSP) au sein de laquelle le socle hercynien n'est présent à l'affleurement qu'au droit du massif oriental du Mouthoumet. La couverture mésozoïque post-hercynienne y présente une réduction progressive d'épaisseur du sud au nord, en relation avec l'éloignement de l'axe de l'ancien rift mésocrétacé et la remontée topographique

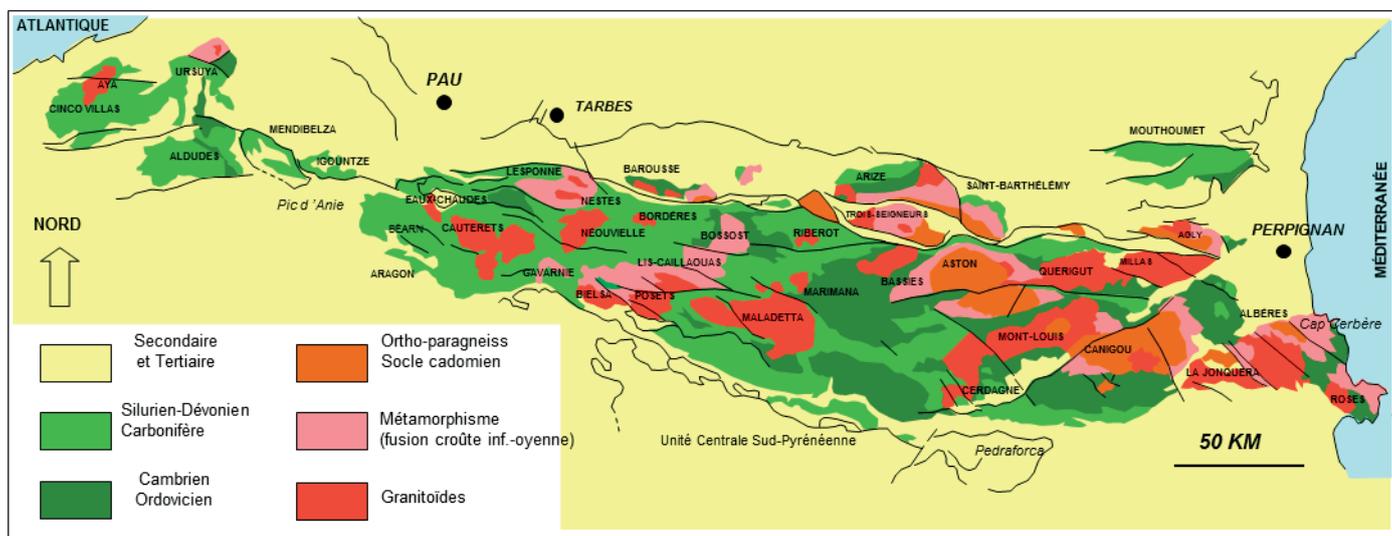


Figure 2 – Carte géologique simplifiée du socle hercynien des Pyrénées Centrales et Orientales et des Massifs Basques

de sa bordure européenne. Mais cette réduction est compensée par l'accumulation graduelle d'une épaisse série cénozoïque (Paléocène et Eocène) associée à la surrection de la chaîne plus méridionale et au développement d'un domaine flexural participant à l'élaboration du Bassin d'Avant-Pays Nord ou Bassin d'Aquitaine. La vergence nord des accidents du socle et de la couverture décroît progressivement et l'on passe de chevauchements plats (écaillés-nappes) au sud à de simples failles normales ou inverses à rejet modéré, au nord.

1.1.3. La Zone Méridionale, Sud-Pyrénéenne (ZSP)

Au Sud de la HCP, en territoire espagnol, le découpage transverse de l'édifice pyrénéen en zones structurales indépendantes et de large extension est beaucoup plus difficile à établir en raison du développement de nappes de charriage empilées les unes sur les autres et souvent déconnectées de leur zone de racine par la tectonique pyrénéenne et l'érosion. Conformément à l'interprétation récente de LAUMONIER (2015)

et sans entrer dans le détail de la structure, nous distinguerons ainsi, au sein d'un vaste domaine allochtone, trois groupes d'unités qui se succèdent graduellement de bas en haut (Fig.1).

a. Les unités inférieures, orientales, qui correspondent aux nappes des Albères, de Roc de France et de Saint-Laurent. Composées de matériel exclusivement hercynien, elles traduisent par leur organisation structurale d'ensemble, à la fois un déplacement relatif vers le sud-ouest et un affaissement d'ensemble vers l'est, en relation avec l'ouverture oligo-miocène du Golfe du Lion. Leur zone de racine, septentrionale, est à rechercher sous le remplissage néogène du bassin du Roussillon.

b. Les unités intermédiaires qui courent d'est en ouest sur plus de 300 km, de la côte méditerranéenne jusqu'au Pic d'Anie, englobant les nappes orientales de Cadi et celle plus occidentale de Gavarnie. Leur zone de racine est à rechercher dans la partie centrale de la HCP (Fig. 6). Dans

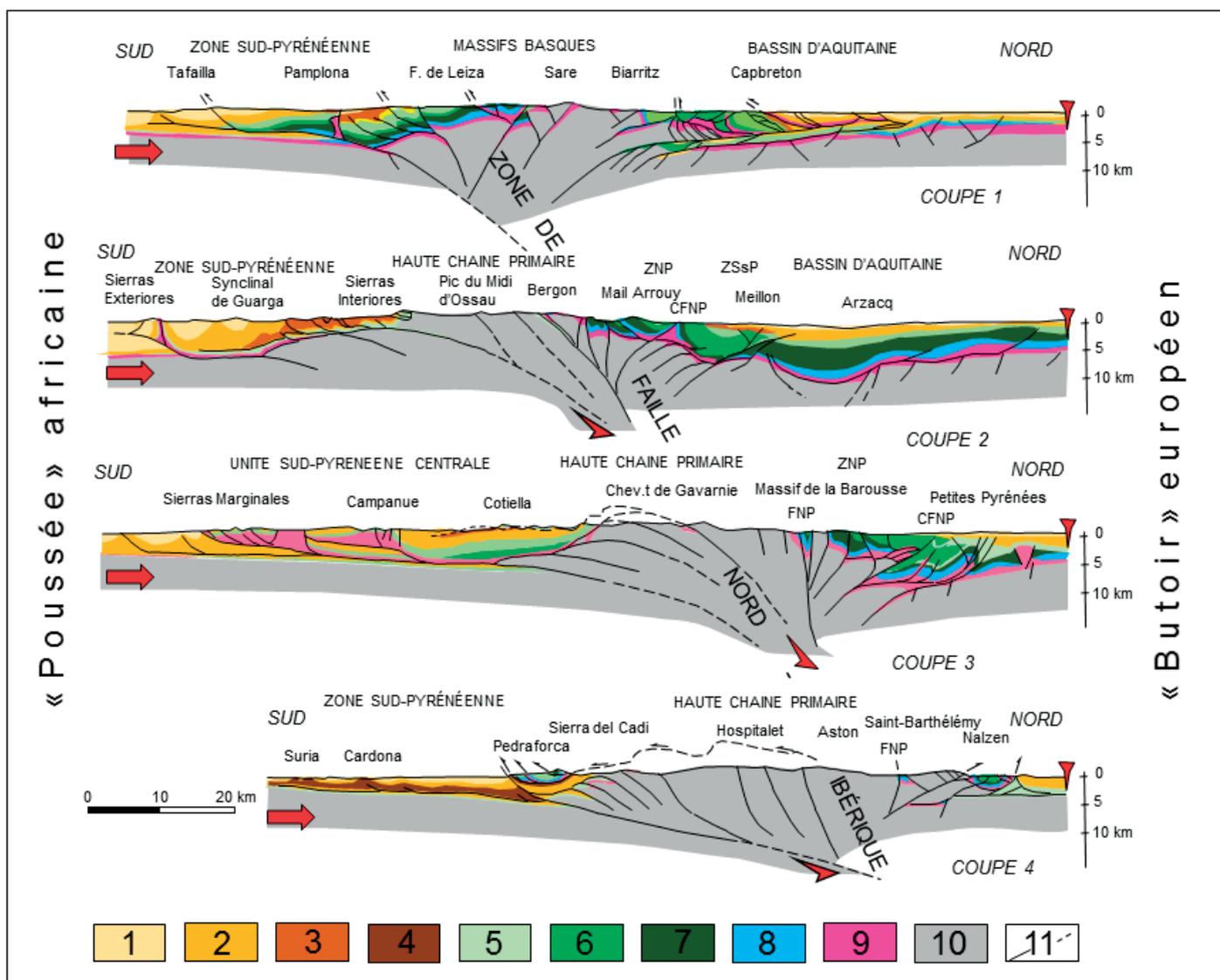


Figure 3 – Coupes structurales trans-pyrénéennes. Noter la poussée africaine qui s'exerce sur la chaîne pyrénéenne, (flèche noire) et le « butoir » (clou noir) conduisant à la subduction continentale de la croûte ibérique (à gauche) sous la croûte européenne (à droite). 1 : Néogène ; 2 : Paléogène indifférencié ; 3 : flyschs paléogènes ; 4 : calcaires paléogènes ; 5 : Crétacé supérieur ; 6 : Crétacé « moyen » ; 7 : Crétacé inférieur ; 8 : Jurassique ; 9 Permo-Trias ; 10 : socle hercynien indifférencié ; 11 : failles réelles ou supposées.

leur partie septentrionale, affectées de faibles pendages vers le nord, elles impliquent divers éléments du socle et de son revêtement permio – triasique et mésocrétacé. Mais en allant vers le sud elles se couchent à l’horizontale puis se déversent progressivement vers le sud tandis que leur enveloppe sédimentaire, maintenant enrichie de dépôts néocrétacés et paléogènes, se décolle massivement sur une semelle de Trias supérieur argilo-évaporitique et plastique. Plus au sud encore, à l’approche du bassin d’avant-pays de l’Ebre, les unités intermédiaires allochtones s’amortissent graduellement dans une série de bourrelets frontaux (Chevauchement Frontal Sud-Pyrénéen de certains auteurs) constituant les Sierras Exteriores (Fig. 7).

c. Les unités supérieures qui sont habituellement regroupées, à la suite des travaux de SÉGURET (1972) au sein de la vaste Unité Sud-Pyrénéenne Centrale (USPC). Dans le détail, cet ensemble allochtone présente, du nord au sud ;

- i-** la nappe des Nogueras comportant des « têtes plongeantes » de terrains paléozoïques qui, avec leur revêtement permotriasique, assurent une articulation complexe avec la HCP ;
- ii-** la nappe du Cotiella et de Boixols, affectant une épaisse série de terrains mésozoïques (Trias à Crétacé inférieur) ;
- iii-** la nappe du Montsec et de la Pedraforca au sein de laquelle s’observent à la fois un biseau d’érosion de ces terrains secondaires vers le sud et une dilatation considérable de la série néocrétacée et paléogène ;
- iiii-** enfin la nappe des Sierras Marginales à série mésozoïque très réduite et fort épaissement paléogène qui, le plus souvent, masque l’articulation avec le front sous-jacent des Sierras Exteriores (Fig. 8). La zone d’enracinement de cette USPC se situe nécessairement au-delà de celle des unités intermédiaires, autrement dit dans la partie septentrionale de la HCP. Il est par ailleurs à noter que pour certains auteurs (LAUMONIER 2015), à l’USPC peuvent être rattachées les nappes orientales des Aspres et de Bac Grillera.

1.2. Les Pyrénées Occidentales

À l’ouest de la vallée d’Aspe, la structure d’ensemble de la chaîne présente de profondes modifications structurales.

En l’absence de la HCP et de la ZIM, la ZNP chevauche directement une ZSP élargie et pourvue d’un remplissage néocrétacé et paléogène épais de plusieurs milliers de mètres. Vers le sud, cette vaste unité méridionale, allochtone, décollée sur un matelas d’évaporites triasiques, prolongement probable vers l’ouest de la nappe de Gavarnie, chevauche comme cette dernière le remplissage du bassin d’avant pays de l’Ebre par l’intermédiaire du bourrelet montagneux des Sierras Exteriores (Fig. 9). Vers le Nord, la ZNP soudainement dilatée, présente un épais remplissage de matériaux mésozoïques ployés en éventail. En l’absence de ZSSP clairement individualisée, elle recouvre directement le remplissage tertiaire du bassin d’avant pays d’Aquitaine par l’intermédiaire d’une série d’accidents plats assimilés au Chevauchement Frontal Nord-Pyrénéen. Il est par ailleurs à noter que dans sa terminaison sud-orientale, au droit des Chaînon Béarnais, cette même ZNP passe en partie latéralement à des structures à armature paléozoïque et mésozoïque appartenant incontestablement à la HCP, ce qui conforte l’individualité structurale de cette partie occidentale, béarnaise, des Pyrénées.

Plus à l’ouest encore, l’organisation structurale qui vient d’être décrite se trouve interrompue au droit d’une zone de failles transverses connue sous le vocable de « Faille de Pampelune ». Ces cassures d’orientation N20E ménagent une brusque transition avec le domaine des Pyrénées Basques. Ces dernières comportent en partie centrale divers affleurements de socle paléozoïque caractérisant les Massifs Basques de l’Ursuya, des Aldudes et des Cinco Villas. Ployées en éventail, ces unités chevauchent à la fois vers le sud la ZSP et vers le nord la ZNP. Leur couverture mésozoïque est localement métamorphisée, notamment au droit de la nappe dite des « Marbres », en écho à la ZIM des Pyrénées centrales et orientales. Indépendants de la HCP, les Massifs Basques ménagent à leur tour une transition avec les Pyrénées basco-cantabriques plus occidentales où se développe un large bassin sédimentaire à puissant remplissage mésozoïque et paléogène résolument tourné vers le Nord-Ouest, en direction du Golfe de Gascogne.



Figure 4 – Beyrède-Jumet. Structures pyréennes verticales à l’approche de l’axe génétique (Zone Interne Métamorphique) des Pyrénées. Exemple de la « barre calcaire » de Beyrède en vallée d’Aure. F.N.P. : Faille Nord-Pyrénéenne (voir localisation sur la figure 1).

2. L'histoire géologique des Pyrénées

Comme précédemment indiqué, trois cycles orogéniques successifs, comportant chacun diverses étapes d'érosion, de sédimentation, de métamorphisme et de déformation suivies d'exhumation, se succèdent au cours de l'histoire des Pyrénées : ce sont les cycles pré-hercynien, hercynien et pyrénéen.

2.1. Le cycle pré-hercynien

La série métasédimentaire qui caractérise ce cycle comprend (LAUMONIER & GUITARD 1986, BARNOLAS & CHIRON coord. 1996) deux groupes de formations, les groupes de Canaveilles et de Jujols, portés à l'affleurement surtout dans la HCP des Pyrénées orientales et centrales ainsi que dans les Massifs Basques. Le premier, présent en particulier dans le massif du Canigou ainsi que dans les Albères, comporte des schistes, des micaschistes, des gneiss ainsi que des marbres calcaires ou dolomitiques appartenant au Briovérien supérieur (-600 à -540 Ma). Le second, connu dans la HCP (massifs du Conflent, des Aspres, de Lis-Caillaouas ou de Pierrefitte-Nestalas), ainsi que dans les massifs nord-pyrénéens de l'Agly, de l'Arize

ou de la Barousse, est composé de grès, pélites, quartzites et schistes parfois très épais (4 km pour la seule formation d'Evol) admettant localement des intercalations de roches volcaniques. Il est généralement rapporté au Cambrien. Dans les Massifs Basques, les gneiss affleurant à l'Ursuya sont, sans preuve paléontologique, rattachés au groupe briovérien de Canaveilles.

Ainsi sommairement présentées, les roches essentiellement métamorphiques pré-hercyniennes correspondent à des sédiments déposés dans un bassin marginal de la Proto-Téthys, sur la bordure nord-orientale du continent gondwanien, non loin du pôle sud.

2.2. Le cycle hercynien

À une étape d'instabilité tectonique (plissement et granitisation) s'étendant du Cambrien à l'Ordovicien moyen (événements sardes) fait suite une longue période qui, de l'Ordovicien supérieur (-460 Ma) au Carbonifère supérieur (-300 Ma), va conduire à la mise en place d'une chaîne d'extension planétaire, la chaîne hercynienne.

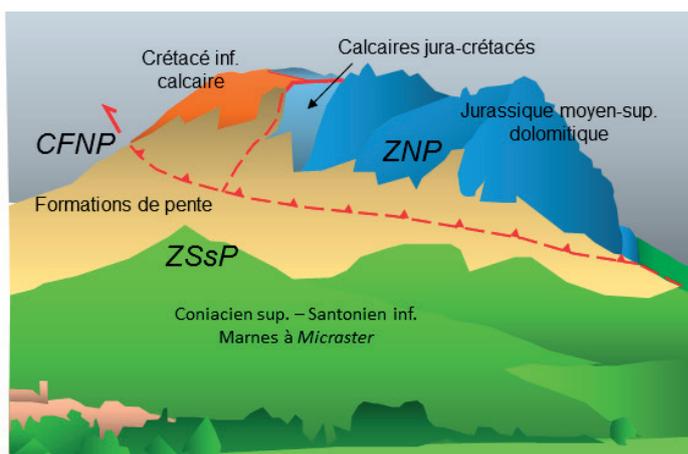


Figure 5 – Bugarach. Chevauchement des terrains jurassiques et éocènes nord-pyrénéens sur le Crétacé supérieur sous-pyrénéen par l'intermédiaire du Chevauchement Frontal Nord-Pyrénéen (CFNP) au droit du promontoire du Pic de Bugarach (voir localisation sur la figure 1.)

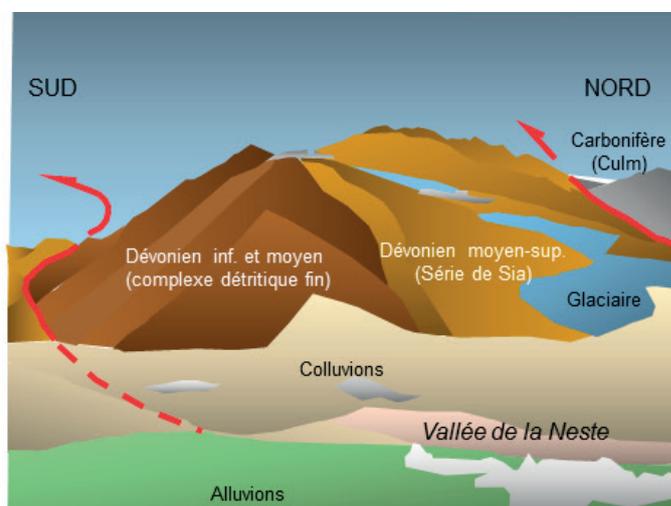
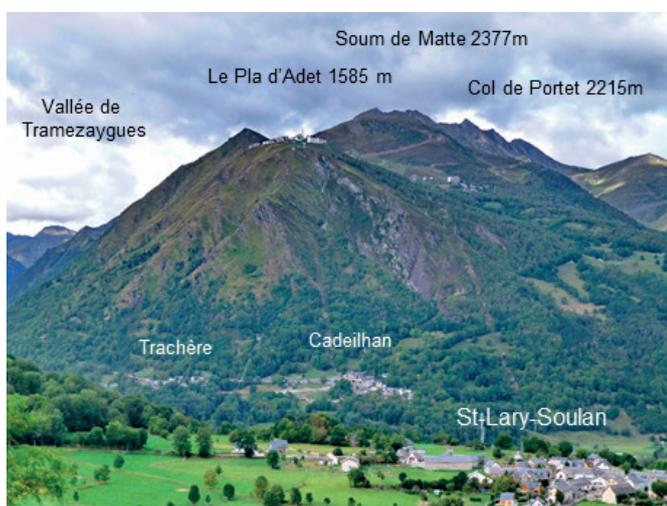


Figure 6 – Saint-Lary-Soulan. Structures pyrénéennes déversées au sud dans la zone de « racine » de la nappe de Gavarnie, aux abords du Pla d'Adé, en vallée d'Aure (voir localisation sur la figure 1).

Transgressif et localement discordant sur son substrat cambro-ordovicien (conglomérats du Caradoc) l'Ordovicien est représenté, à la fois sur la HCP et dans les Massifs Basques, par des pélites et des grauwackes admettant localement (Aspres) des intercalations de laves volcaniques calco-alcalines qui traduisent un régime tectonique en extension (LAUMONIER *et al.* 1996). Au-dessus, le Silurien, peu épais, comporte, sur l'ensemble des Pyrénées (DEJARDIN *et al.* 1996), des schistes riches en matière organique (schistes carburés), fossilifères (graptolithes, orthocères, bivalves), surmontés de calcaires ou de grès (Massifs Basques). Le Dévonien inférieur est régionalement marqué par le remplacement progressif, du NE au SW, des schistes carburés par des calcaires de plateforme riches en récifs à polypiers (MAJESTÉ-MENJOLAS, RIOS *et al.* 1996). Au Dévonien moyen et supérieur, ces calcaires laissent peu à peu la place à des grès et pélites turbiditiques (série de Sia) soulignant par leur faciès et leur épaisseur (jusqu'à 1 000 m) le développement d'un bassin très subsident dans la partie centrale et occidentale des futures Pyrénées. La transition du Dévonien supérieur (Famennien) au Carbonifère inférieur (Dinantien) est régionalement marquée par le dépôt de calcaires noduleux (calcaires griottes) auxquels s'associent des lydiennes à nodules phosphatés et des jaspes. Le Carbonifère moyen (Namuro-Westphalien) voit se mettre en place une fosse très subsidente, remplie de grès et pélites turbiditiques (flysch), caractérisant le « Culm » pyrénéen (DELVOLVÉ *et al.* 1996). Cette fosse syn-tectonique migre du NE au SW, du Mouthoumet jusqu'au Pays Basque, en avant d'un bourrelet montagneux appartenant à la branche pyrénéenne des hercynides d'Europe sud-occidentale.

Ces différentes formations paléozoïques soulignent par leurs faciès la lente migration latitudinale S-N des aires correspondantes de dépôt, depuis le cercle polaire sud jusqu'à l'équateur, siège de la future chaîne montagneuse hercynienne. Pendant cette longue période, les sédiments marins subissent plusieurs étapes de métamorphisme d'enfouissement (HT et BP) plus ou moins développé (catazone à mésozone), caractéristique d'une lithosphère orogénique « chaude » (COCHELIN 2016) et de déformation plicatives. Plis et chevauchements traduisent globalement une compression régionale N-S entre Gondwana et Eurasia, générant des structures E-W souvent déversées au sud, avec des composantes transverses décrochantes, NE-SW ou NW-SE. La phase majeure, datée de -300 Ma, s'accompagne de la mise en place de plutons granitiques ou granodioritiques de dimensions très variables, connus sur l'ensemble de la HCP, dans les massifs nord-pyrénéens ainsi que dans les Massifs Basques.

2.3. Le cycle pyrénéen

À peine mis en place, l'orogène hercynien subit une forte ablation conduisant à l'aplanissement progressif des reliefs et à l'accumulation de molasses continentales, terrigènes, d'âges stéphanien et permien (-300 à -250 Ma). Discordantes sur leur substrat paléozoïque, elles admettent des intercalations de roches volcaniques réparties en deux cycles, l'un stéphano-autunien (volcanisme d'Ossau) et l'autre saxonnier, signant

le passage de la compression à l'extension relative. Ces matériaux sédimentaires ou volcaniques remplissent en réalité des bassins d'orientation NE-SW, NW-SE ou E-W, développés dans un régime tectonique de décrochement dextre dominant (LUCAS & GISBERT-AGUILAR coord. 1996).

La longue période qui suit va conduire à la mise en place, par étapes successives, de la chaîne montagneuse pyrénéenne proprement dite. Trois étapes anté, syn et post orogéniques, sont généralement distinguées.

2.3.1. Étape anté-orogénique

Trois stades, définis en relation avec la mise en place du sillon (rift) nord-pyrénéen mésocrétacé caractérisent ce premier intervalle :

– *Le stade « ante-rift »*. Au cours du Trias, du Jurassique et du Crétacé inférieur (de -250 à -115 Ma) le domaine pyrénéen est le siège d'une sédimentation de type « plateforme carbonatée » dominante, révélant successivement des polarités téthysienne (Trias et Lias) puis mixte, téthysienne et proto-atlantique (Dogger) et enfin atlantique (Malm et Crétacé inférieur). Cette évolution marine est toutefois interrompue par deux brefs épisodes. Le premier correspond au dépôt des évaporites du Trias supérieur (KEUPER) auxquelles est associé un magmatisme ophitique. Ces sédiments lagunaires, très maléables, joueront un rôle fondamental dans la mise en place des diapirs crétacés puis des nappes de charriage tertiaires. Le second est, au passage du Jurassique au Crétacé, souligné par l'émersion temporaire de la plus grande partie du domaine pyrénéen générant l'altération de la couverture carbonatée post-hercynienne récemment déposée et l'accumulation de bauxites.

– *Le stade « syn-rift »*. Pendant le Crétacé « moyen » (Aptien terminal à Cénomaniens inférieurs) de -115 à -95 Ma, le mouvement relatif de la « plaque » ibérique vers le SE par rapport à la plaque européenne entraîne l'ouverture progressive du Golfe de Gascogne et, au-delà vers l'est de la zone de failles transverses de Pampelune, la création du « sillon flysch nord-pyrénéen ». Ce dernier présente une évolution complexe qui fait encore l'objet de débats. Pour certains (MASINI *et al.* 2014, LAGABRIELLE *et al.* 2010, SASPITURRY 2019, LAGABRIELLE *et al.* 2020) la distension N-S entre Europe et Ibérie y conduit à la création de bassins extensifs, établis sur une croûte chaude, ductile, amincie et comportant un bourrage central d'évaporites triasiques avec glissement centripète généralisé de la couverture jurassico-crétacée ainsi décollée. Dans la plupart de ces bassins, l'amincissement crustal, extrême, conduit à l'exhumation du manteau (Iherzolites). Pour d'autres (SOUQUET *et al.* 1977 ; DEBROAS 1990 ; CANÉROT 2008 ; CANÉROT & DEBROAS, 2012), la distension N-S s'accompagne d'un décrochement régional W-E, sénestre, conduisant à la mise en place de plusieurs fossés disposés « en échelon ». Cette transtension détermine une dynamique de blocs basculés vers le NW ou le SE, comportant socle et couverture, avec diapirisme précoce des évaporites triasiques puis accumulation de brèches sur les abrupts des failles transverses, SW-NE, à jeu normal. C'est

l'un de ces accidents, la faille du Barlanès, qui est tenu pour responsable de l'exhumation mantellique dans le seul bassin de Mauléon où l'amincissement crustal est vraisemblablement en grande partie hérité du cycle hercynien terminal (Permien). Cette deuxième interprétation dynamique est privilégiée ici.

– *Enfin le stade « post-rift »*. Du Cénomanién supérieur au Santonien (-95 à -83 Ma), l'ancien sillon mésocrétacé nord-pyrénéen, comblé et tectoniquement inactif, se trouve nouvellement intégré dans un bassin extensif unique à polarité atlantique affirmée. Sur les bordures nord, est et sud de cette aire sédimentaire se développent de larges plates-formes carbonatées fossilifères : calcaires à rudistes des Corbières (BILOTTE 1985) ou calcaires des Canyons dans les Pyrénées centrales. Vers l'ouest, ces derniers passent latéralement à un flysch carbonaté occupant le domaine plus franchement marin des Pyrénées béarnaises et basques.

2.3.2. Étape syn-orogénique

Mais au cours du Sénonien, vers -83 Ma, s'opère brusquement, à l'articulation Europe-Ibérie et sous l'impulsion de la plaque africaine, le passage de la distension (transension) régionale à la compression (transpression). Cette inversion tectonique est tout d'abord perceptible dans les Pyrénées catalanes où, dès le Santonien-Campanien la sédimentation marine carbonatée

laisse peu à peu la place à l'accumulation de dépôts terrigènes, littoraux puis continentaux et de faciès « garummién ». Parallèlement s'individualisent, de part et d'autre d'un bourrelet proto-pyrénéen central exhumé et plissé, deux gouttières sédimentaires, les sillons sous et sud-pyrénéens, à remplissage terrigène dominant (marnes de Plagne, grès du Marboré...) dont le fond s'abaisse progressivement vers l'ouest. Ainsi s'amorce la longue période orogénique qui, par migration vers l'ouest de ce bourrelet originel, va conduire à la mise en place de la chaîne pyrénéenne.

Le Paléogène (de -65 à -30 Ma) constitue un intervalle crucial dans l'évolution des Pyrénées, dans la mesure où il voit se mettre en place les structures majeures et définitives de l'édifice montagneux. À l'est, dès le début du Tertiaire, les serrages crustaux conduisent à un écaillage du socle pré-hercynien et hercynien et de son revêtement mésozoïque, néocrétacé et paléogène, d'abord sur la bordure nord de la future HCP, au droit de la zone d'affrontement des croûtes européenne et ibérique, puis sur l'ensemble de ce domaine. En s'accroissant, la compression génère de véritables nappes de charriage à vergence sud, correspondant aux unités allochtones inférieures, intermédiaires et supérieures (LAUMONIER 2015). Pendant cette première étape de déformation, la sédimentation marine demeure active, à la fois au nord, dans le sillon

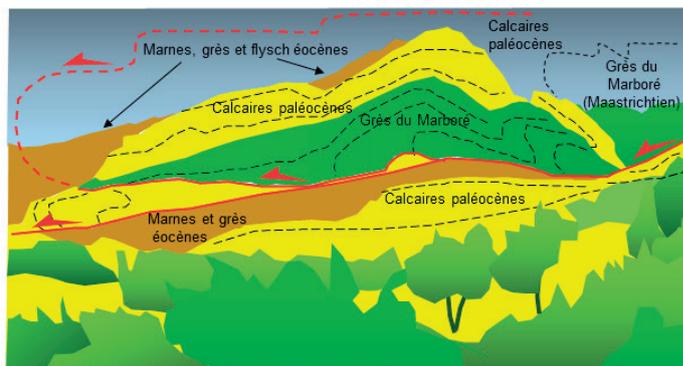


Figure 7 – Tozal del Rebollar (Espagne). Structures pyrénéennes déplacées vers le sud, à l'horizontale. Nappes de Gavarnie et du Mont Perdu dans la haute vallée de Broto (Espagne) (voir localisation sur la figure 1).

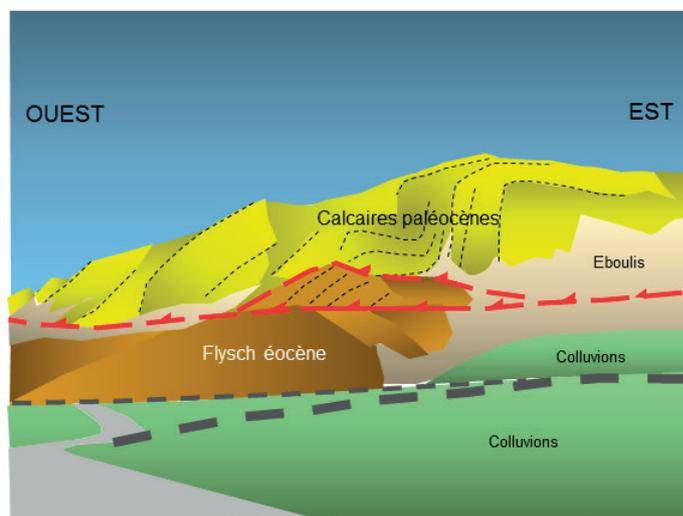


Figure 8 – Foradada del Toscar (Espagne). Amortissement frontal sous-marin de la nappe du Cotiella (calcaires paléocènes de l'USPC) dans le fond du bassin flysch éocène sud-pyrénéen (voir localisation sur la figure 1).

sous-pyrénéen et au sud dans le bassin sud-pyrénéen où s'accumulent plusieurs kilomètres de flysch argilo-gréseux, turbiditique. La compression se poursuit durant l'Eocène moyen et supérieur. Dépourvues de semelle triasique argileuse, mouvante, les nappes catalanes s'enracinent les premières sur leur front méridional proche. En revanche la présence des évaporites du KEUPER favorise le déplacement des unités plus occidentales (USPC et Pedraforca) qui vont traverser la HCP avant de s'amortir au loin, dans les Sierras Marginales et Exteriores (Fig. 8). Compression régionale et mise en place gravitaire de ces grandes unités allochtones déterminent le refoulement graduel de l'aire sédimentaire méridionale vers l'ouest. Ainsi, dès l'Oligocène, le flysch laisse la place à une molasse continentale particulièrement développée dans les Pyrénées aragonaises et basques. Par la suite, le bassin de l'Ebre, nouvellement individualisé, poursuivra durablement son évolution en domaine continental fermé. Ouvert sur l'Atlantique, le sillon sous-pyrénéen présente en revanche la même évolution sédimentaire et structurale jusqu'au Néogène. Aux poudingues et grès continentaux déposés sur le piémont pyrénéen font suite des marnes et des calcaires, zoogènes, disposés en vastes épandages sous-marins peu profonds.

2.3.3. Étape post-orogénique

Dès la fin de l'Oligocène, vers -25 Ma, les grandes structures qui constituent l'armature des Pyrénées sont en place. Toujours poussés par l'Afrique, les différents éléments de croûte ibérique (ZM et HCP) affrontent leurs homologues de croûte européenne le long d'une étroite zone de fracturation profonde appelée « Zone Faillée Nord Ibérique » (ZFNI) (CANÉROT 2008) (Fig. 2), avant de s'enfoncer en coin sous ces derniers selon une dynamique de « subduction continentale ».

Mais à partir du Miocène (-20 Ma) s'observe une différence fondamentale dans le comportement dynamique des Pyrénées orientales par rapport à celui des Pyrénées centrales et occidentales. En effet à l'ouest du Canigou, les failles actives post-miocènes sont relativement peu nombreuses, le plus souvent verticales (failles normales), directionnelles (N110E) et de faible rejet. Leur jeu accompagne le soulèvement d'ensemble de la Haute Chaîne et détermine l'individualisation de « paléosurfaces d'altitude » plus ou moins bien conservées (CALVET *et al.* 2008). En revanche les Pyrénées catalanes subissent de plein fouet les effets de la fracturation transverse ouest méditerranéenne qui accompagne l'ouverture du Golfe du Lion. Très actifs, les accidents SW-NE, (failles de la Têt ou du Tech en particulier), déterminent ainsi l'effondrement par paliers de la HCP et la création de bassins côtiers, tel celui du Roussillon, au sein duquel le remplissage moi-pleiocène a enregistré de manière spectaculaire les effets de la « crise messinienne » (assèchement) de Méditerranée occidentale.

Par ailleurs l'ensemble du versant sud des Pyrénées va subir une brusque accélération de l'érosion et du drainage fluvial, en relation avec l'ouverture définitive du bassin de l'Ebre sur la Méditerranée, il y aurait une vingtaine de milliers d'années à peine (*Institut geologic de Catalunya* 2010). On s'accorde à penser que cet événement coïncide avec la fin de la dernière glaciation et la remontée spectaculaire du niveau marin global.

3. Géomorphologie pyrénéenne

Nouvellement mis en place, le relief pyrénéen subit, au cours du Quaternaire (de -2 Ma à aujourd'hui) de profondes modifications sous les effets spécifiques ou conjugués de l'altitude et du climat. Les morphologies résultantes sont variées et très inégalement exprimées. Nous n'aborderons ici que les modelés fluviaux, glaciaires et côtiers.

3.1. Les modelés fluviaux

L'allongement N110 E dominant de la chaîne pyrénéenne détermine l'organisation de deux types de réseaux fluviaux, ouverts l'un, au nord, en France, sur les golfes de Gascogne et du Lion et l'autre au sud, en Espagne, sur le Golfe de Valence.

La chronologie des terrasses fluviales repose sur un emprunt de la terminologie établie dans les Alpes (DELMAS *et al.* 2018). Ainsi les terrasses alluviales (emboîtées ou étagées) sont classiquement rattachées, en fonction de leur altitude, donc de leur âge relatif, en hautes terrasses, antérieures au maximum glaciaire du Würm, en moyennes terrasses, contemporaines de cet intervalle et en basses terrasses post-wurmiennes. Cependant des analyses altérologiques et pédologiques récentes permettent de modifier sensiblement la stratigraphie des séquences fluviales pyrénéennes. Ainsi les nappes faiblement altérées, sableuses ou caillouteuses associées à des sols bruns, lessivés et acides, initialement attribuées au Riss, sont désormais rapportées au Würm. Les terrasses pourvues de profils d'altération relativement profonds (4 à 5 m) sont assimilées au Riss. Les niveaux plus anciens se caractérisant par un matériel profondément décomposé, une matrice rougeâtre enrichie en kaolinite en surface, permettent de différencier les trois générations de terrasses anté-rissiennes et leur rattachement au Mindel, au Günz et au Donau. La vallée de l'Ariège a en outre permis de corréliser les cycles d'aggradation-incision du système fluvial avec la chronologie des fronts glaciaires. Il a été par exemple montré que cette aggradation pouvait se maintenir après la déglaciation du bassin versant, période au cours de laquelle les pentes récemment déglacées produisaient des quantités considérables de matériaux et que l'incision fluviale ne reprenait qu'après la période de reconquête végétale des versants nouvellement stabilisés.

3.2. Les modelés glaciaires

Dans les Pyrénées, les formations glaciaires quaternaires sont présentes sur les deux versants français et espagnol de l'orogène où leur développement est révélé à la fois par le modelé caractéristique en « U » des vallées concernées et par la présence de dépôts sur leurs versants (moraines latérales) ou à leur débouché, dans les piémonts latéraux (moraines frontales).

Les données récentes relatives aux stades antérieurs au Würm sont encore peu nombreuses et sujettes à débats. Il semble néanmoins établi que des dépôts morainiques assimilables aux stades alpins du Mindel, du Günz et du Donau aient été localement conservés, en particulier sur le versant septentrional. Mais le stade d'englacement le plus précisément renseigné est incontestablement celui qui concerne l'emprise

würmienne maximale. Les datations récentes fondées sur les variations de température moyennes au cours du temps, à l'échelle de la planète et basées sur les variations des isotopes ¹⁶O et ¹⁸O, fournissent des âges compris entre 60000 et 80000 ans pour les moraines correspondantes (MIS 4 pour Marine Isotope Stage). Ces dernières sont présentes sur l'ensemble des vallées nord et sud-pyrénéennes, établies à l'est du pic d'Anie. Elles ont été particulièrement étudiées dans les vallées d'Ossau, du gave de Pau, de la Garonne et de l'Ariège sur le versant français des Pyrénées, ainsi que dans celles du Cinca et du Gallego en Espagne (DELMAS 2015). Au cours du

maximum glaciaire qui a suivi (Global LGM = Last Glacial Maximum), daté de 20 à 25000 ans, l'englacement pyrénéen a été comparable au précédent. Mais on constate un décalage croissant d'est en ouest entre les deux emprises, en relation avec l'influence croissante de l'Atlantique moins porteur en termes d'alimentation neigeuse que la Méditerranée.

Par la suite, au cours des derniers 20000 ans, les vallées pyrénéennes ont vu se succéder des étapes dominantes de régression glaciaire alternant avec des épisodes de stabilisation ou de progression éphémères. Cette période a débuté avec

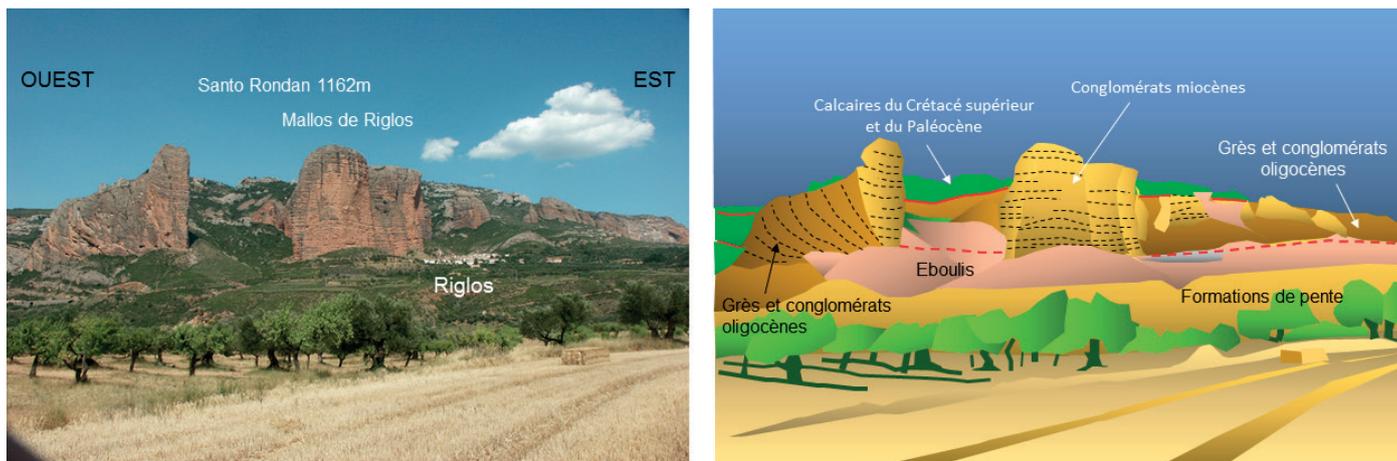


Figure 9 – Riglos (Espagne). Amortissement frontal aérien de la nappe de Gavarnie à la hauteur des Sierras Exteriores (voir localisation sur la figure 1).

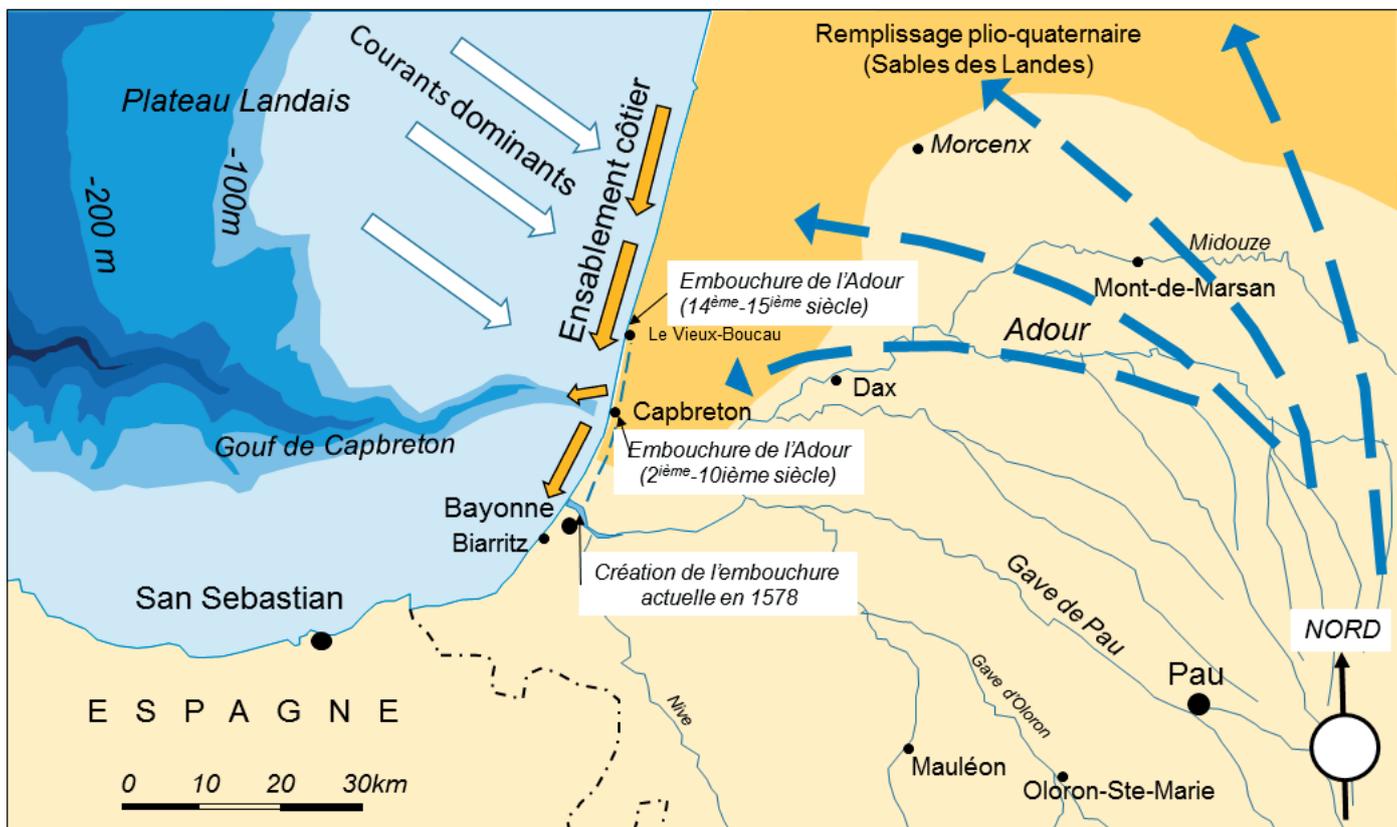


Figure 10 – Modelé de la côte atlantique des Pyrénées. Remarquer : 1- la migration des sables côtiers vers le sud en relation avec la direction NW-SE des courants dominants ; 2- la faible alimentation du Gouf de Capbreton par ces produits terrigènes ; 3- la migration vers l'ouest du lit de l'Adour en relation avec le développement du remplissage sédimentaire plio-quaternaire des Sables des Landes ; 4- la disparition de l'ancien lit de ce fleuve à la suite de la création de son embouchure du Boucau, en 1578.

les stades de disjonction entre langues glaciaires majeures occupant les grandes vallées sub-méridiennes centrales et les langues secondaires, réparties au creux des vallées latérales. Cette régression a conduit à une déglaciation quasi complète du massif pyrénéen il y a quelques 5 à 6000 ans. Un nombre limité de massifs pyrénéens a ensuite connu une « néoglaciation holocène » éphémère, précédant la longue régression qui va, semble-t-il, conduire sous peu à la disparition totale des quelques 40 glaciers subsistant aujourd'hui à l'abri des plus hauts sommets pyrénéens.

L'empreinte géomorphologique des glaciers se marque donc essentiellement dans le modelé des vallées qu'ils ont creusées au cours du Pléistocène et de l'Holocène et des dépôts morainiques abandonnés au fil de cette longue histoire. On la retrouve encore de nos jours dans la répartition des grands cirques qui se pressent de part et d'autre de la crête frontalière où, sous l'effet d'une érosion « remontante » liée à l'interaction du gel et du dégel, s'opèrent les premières jonctions entre vallées glaciaires françaises et espagnoles. Établies respectivement à l'articulation des cirques de Gavarnie et d'Ordesa et à la jonction des cirques d'Estaubé et de Pinéta, les Brèches de Roland et de Tuquerouye révèlent dès aujourd'hui les profondes modifications à venir dans le relief de la haute chaîne pyrénéenne.

3.3. Les modelés côtiers

Situés aux deux extrémités opposées de la chaîne pyrénéenne, les littoraux atlantiques au NW et méditerranéen au SE, présentent des morphologies et des évolutions très différentes en raison de la nature des roches qui les composent et de l'histoire géologique qui a conduit à leur élaboration.

3.3.1. Le littoral atlantique

Établi sur des formations géologiques de type flysch et d'âges néocrétacé et éocène, relativement homogènes, il présente un modelé assez uniforme, dépourvu d'éperons rocheux résistant aux vagues de l'Océan. En l'absence de fleuve important, susceptible d'élaborer un delta persistant, les vagues et courants marins balayent le littoral de plein fouet, entraînant une érosion massive et généralisée d'une côte fragile et peu protégée. Ces vagues et courants sont d'une manière générale dirigés selon la direction dominante NW-SE. Ils entraînent un ensablement généralisé du nord au sud que l'on connaît d'ailleurs plus au nord, aux abords des exutoires de la Garonne, voire de la Loire. Le phénomène n'est pas récent. Il est en effet tenu pour principal responsable du déplacement N-S du lit de l'Adour au cours des derniers millénaires (Fig. 10).

La dynamique littorale est par ailleurs influencée par la présence du Gouf de Capbreton. Cette imposante vallée sous-marine (250 km de longueur et jusqu'à 3500 m de profondeur) est une relique de la tentative d'ouverture du Golfe de Gascogne entre Europe et Ibérie au cours du Crétacé (-110 Ma). Les travaux du Centre d'Océanographie de l'Université de Bordeaux montrent que cet étroit canyon, présente une surprenante stabilité morphologique au cours du Quaternaire. Pratiquement relié au littoral landais, il ne reçoit

cependant qu'une faible quantité des sables et boues entraînés par les courants côtiers. Ces matériaux peuvent ainsi gagner la côte basque plus méridionale et contribuer à l'instabilité de ce secteur fortement peuplé et activement surveillé.

3.3.2. Le littoral méditerranéen

Cette fois la dynamique côtière présente une opposition franche entre le nord, occupé par le remplissage sédimentaire, néogène, du Bassin du Roussillon et le sud, marqué par l'ennoyage soudain du massif hercynien des Albères (Fig. 11).

La côte septentrionale est basse, rectiligne (N-S) et sensible à la submersion marine et à l'érosion. Les quatre fleuves qui l'atteignent (Aude Agly, Têt et Tech) apportent un volume important de sédiments d'origine pyrénéenne qui forment de petits deltas dont les composants sableux sont repris par les courants de houle. Ainsi se développe un double système de barres externes et internes parallèles au trait de côte et dont le développement contribue à la fermeture progressive des étangs littoraux : Leucate et Canet-en-Roussillon. Les travaux de l'Université de Perpignan montrent que la dynamique littorale est ainsi étroitement dépendante de la mobilité de ce double système sédimentaire qui évolue par substitution d'étapes d'aggradation (avancée côtière) et d'érosion (recul côtier). À ces barres littorales s'ajoutent des alignements de dunes éoliennes dont la stabilité relative permet l'installation d'une végétation de nature à figer, au moins épisodiquement, la morphologie côtière. Vers le large, aucun obstacle naturel ne s'oppose à cette dynamique littorale. Le plancher sédimentaire s'abaisse en effet très progressivement pour atteindre des profondeurs supérieures à 4000 m dans le fond du Golfe du Lion.

En revanche, la côte des Albères présente une morphologie et une évolution tout à fait différentes. L'éperon rocheux qui arme ici le cœur des Pyrénées catalanes s'enfonce en effet brutalement dans la mer, rappelant la fracturation distensive transverse de la chaîne lors de l'ouverture oligo-miocène du Golfe de Valence, prémices à la dérive corso-sarde. Composée d'une succession de criques et de caps ménagés dans les schistes cambro-ordoviciens des unités catalanes inférieures (LAUMONIER 2015), cette côte n'a subi que des modifications mineures au cours de son histoire néogène et quaternaire. En revanche la pente sous-marine actuelle est plus importante que dans le bassin plus septentrional du Roussillon et les profondeurs abyssales du Golfe du Lion y sont plus rapidement atteintes.

4. Style tectonique et originalité

La structure, l'histoire géologique et la géomorphologie qui viennent d'être rappelées confèrent aux Pyrénées un style tectonique et une réelle originalité au sein du complexe orogénique alpin de Méditerranée occidentale.

4.1. Style tectonique « pyrénéen »

Il est déterminé par l'association de trois éléments essentiels : la géométrie du dispositif structural impliqué, la composition de la croûte affectée par les déformations pyrénéennes et l'orientation variable des contraintes qui sont déterminées par la tectonique globale.

4.1.1. Géométrie du dispositif structural

La HCP nous a montré que les orogènes pré-hercynienne et hercynienne ont conduit à l’élaboration de prismes plus ou moins amygdalaires W-E, séparés par des failles décrochantes d’orientation SW-NE et NW-SE dominante. Ces prismes sont conservés dans les noyaux des Massifs Nord-Pyrénéens ou sur la Haute Chaîne, notamment dans les Pyrénées centrales et orientales. Dans ce dernier domaine, la superposition des contraintes rend d’ailleurs souvent difficile la distinction entre phases de déformations varisque et pyrénéenne. C’est ainsi que la plupart des auteurs s’accordent à penser que les nappes sud-pyrénéennes prennent racine dans des zones de cicatrices antérieures. Par ailleurs la géométrie de cette HCP en coin s’ennoyant graduellement vers l’ouest dans la région du pic d’Anie illustre l’absence de symétrie d’est en ouest au sein de l’orogène (ROURE & CHOUKROUNE 1998). Le découpage des Pyrénées en grandes unités (Pyrénées orientales, catalane, Pyrénées centrales, navarro-languedociennes et occidentales, basco-béarnaises), séparées par des zones de failles transverses N20 à N40E, précédemment reconnu (SOUQUET *et al* 1977) se trouve donc confirmé dans le présent travail.

Cette absence de symétrie d’est en ouest est encore plus évidente du nord au sud. Les coupes transversales des Pyrénées (Fig. 3) révèlent ainsi, successivement, des écaïlles-nappes septentrionales à vergence nord dans la ZSP et sur la bordure de la ZNP ; des écaïlles sub-verticales au sein de cette ZNP ainsi que dans la ZIM ; des écaïlles-nappes à vergence sud, dans la partie septentrionale de la HCP et enfin de véritables nappes de charriage vers le sud dans la ZSP. Ces sections sub-méridiennes montrent ainsi, notamment dans les Pyrénées centrales, une structure en éventail fortement dissymétrique opposant en surface, de part et d’autre d’une zone centrale située au droit de la ZIM, une partie septentrionale étroite et d’alloctonie modérée à une partie méridionale beaucoup plus large, au sein de laquelle les déplacements horizontaux sont beaucoup plus importants. Notons que ces derniers n’affectent que la croûte ibérique des Pyrénées et que leur vergence sud est généralement considérée comme une réponse à un sous charriage de la croûte plus profonde arrêtée dans son déplacement vers le nord au contact de la croûte européenne.

Par ailleurs, l’une des caractéristiques de la structure des Pyrénées est le développement de bassins syn-tectoniques,

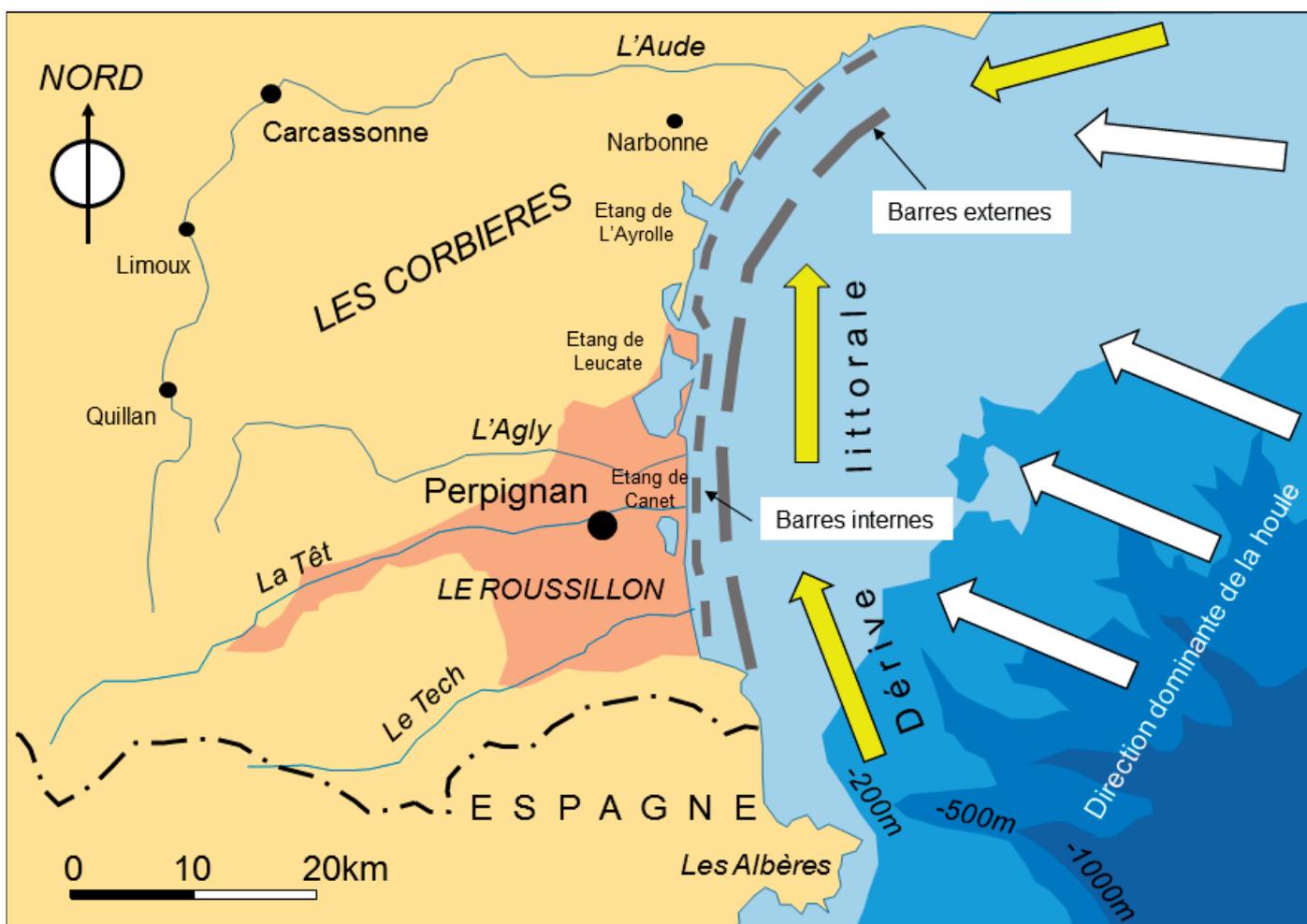


Figure 11 – Modelé de la côte catalane des Pyrénées. Remarquer : 1- la réduction du plateau continental ouest-méditerranéen à l’approche de la côte des Albères ; 2- l’influence de la houle dans la dynamique côtière ; 3- la dérive littorale avec convergence des courants côtiers catalan et languedocien au large de Narbonne ; 4- le développement d’un double système de dunes sous-marines internes et externes dépendant de l’intensité de cette houle orientale.

flexuraux, disposés de part et d'autre du bâti central exhaussé. Ces bassins « d'avant-pays » présentent des remplissages marins puis continentaux, disposés en éventails ouverts en direction des bordures externes de la chaîne et dont la géométrie reflète fidèlement à la fois la surrection du bâti central et sa migration d'est en ouest.

4.1.2. Composition de la croûte

Les terrains portés à l'affleurement par les orogènes pré-hercynienne et hercynienne présentent de très nombreuses variations d'épaisseur et de faciès auxquels s'ajoutent le métamorphisme et la granitisation. Ces hétérogénéités dont le rôle dans la structuration pyrénéenne est très important, ne seront pas analysées ici en détail. Nous verrons cependant qu'elles constituent un « héritage » qui a contribué à la structuration ultérieure des Pyrénées.

La discordance « post-hercynienne » est le premier élément à prendre en considération. Elle souligne la longue période d'érosion des reliefs varisques, illustre sous des faciès continentaux le développement du cycle pyrénéen et caractérise la tectonique dite de « revêtement ». Notons que le volcanisme d'Ossau témoigne, dès la fin du Permien, de fracturations distensives avec amincissement crustal précoce, annonçant la période de rifting triasique.

Au sein du Trias, les argiles et évaporites du KEUPER jouent un rôle majeur dans l'élaboration du style tectonique régional (CANÉROT 2008). Présentes sur l'ensemble du futur domaine montagneux, elles ont partout permis le développement du diapirisme, en particulier au Crétacé « moyen » (Aptien-Albien), lors de la mise en place du sillon flysch nord pyrénéen. La transtension régionale s'est alors traduite par une dynamique de blocs basculés conduisant au drainage dynamique des évaporites vers les parties hautes des nouveaux dispositifs. Moins affectées par les serrages tertiaires, les Pyrénées occidentales ont conservé de nombreuses reliques de ces diapirs, en particulier dans les chaînons Béarnais : Lauriolle, Sarrance, Urdach, Roquiague, Lichançumendy, Béloscare, Hosta, Iholdy... Mais on en retrouve aussi des vestiges dans les Pyrénées Centrales françaises (Saint-Marcet, Salies-du-Salat, Col d'Agnes, Bugarach, Le Tauch...) ou espagnoles (Turbon, Pont de Suert, Mediano...) où la déformation pyrénéenne est beaucoup plus vigoureuse.

Ce sont ces mêmes matériaux triasiques, peu résistants, qui ont également, à l'Albien, favorisé les déplacements gravitaires de la couverture susjacent emplissant les fossés mésocrétacés du sillon nord-pyrénéen, eux encore qui, au Tertiaire, sont impliqués dans les mouvements des écaillés-nappes septentrionales ou des nappes de charriage méridionales. Il est à noter que ces dernières s'enracinent parfois (nappe de Gavarnie) au nord, dans des zones de fracturation crustale héritées, aujourd'hui matérialisées par la présence de matériaux hercyniens peu résistants tels que les schistes carburés du Silurien.

4.1.3. Orientation des contraintes

D'une manière très générale les contraintes compressives hercyniennes et pyrénéennes se sont exercées avec une composante N-S dominante. Mais nous avons vu que

cette compression s'accompagnait très généralement de mouvements latéraux dextres ou sénestres, conduisant à la formation de dispositifs amygdalaires plus ou moins étendus et dont on retrouve la trace sur l'ensemble du domaine orogénique.

En ce qui concerne le cycle pyrénéen, la contrainte SW-NE dextre semble dominante durant le Permo-Trias (LUCAS 1985). Puis, au cours du Jurassique et du Crétacé inférieur, la distension N-S domine, avec, toutefois, une inversion de polarité paléogéographique (les influences marines téthysiennes laissent la place aux influences proto-atlantiques) au cours du Kimméridgien.

Vient ensuite la période mésocrétacée d'ouverture du Golfe de Gascogne, bras de rift directement connecté à l'Atlantique Central. Au cours de l'Aptien supérieur et de l'Albien inférieur, le déplacement relatif de l'Ibérie vers le SE puis vers l'E par rapport à l'Europe conduit à une tentative d'ouverture dans le prolongement oriental du Golfe, le long du sillon nord-pyrénéen. Ce dernier est, rappelons-le, composé d'une succession de fossés amygdalaires de plus en plus réduits d'ouest en est, en relation avec un déplacement relatif W-E sénestre de plus en plus affirmé. Fermé à l'est au droit des failles du Languedoc, accidents décrochants sénestres N20E, il se trouve ensuite relayé plus à l'est par le fossé alpin.

La période qui court du Cénomaniens au Santonien est caractérisée par un calme structural relatif propice au développement d'un bassin extensif relativement stable. Mais à partir du Santonien l'Afrique maintenant située au SSE de l'Ibérie pousse cette dernière vers le NW. Les nouvelles contraintes transpressives conduisent à la fermeture progressive de l'aire marine de dépôt, à la surrection du bourrelet pyrénéen oriental puis à sa migration en direction de l'ouest. C'est cette direction de poussée africaine vers le NW qui semble prédominer dans le domaine pyrénéen actuel.

4.2. Originalité des Pyrénées

Les premières synthèses géologiques pyrénéennes ont été réalisées par des géologues ayant œuvré dans les Chaînes Alpines (REY 2015). Il est donc logique que ces auteurs aient cherché à y retrouver les éléments d'interprétation qui leur étaient familiers dans ce dernier domaine montagneux. C'est ainsi que notre chaîne a été interprétée comme constituée d'un empilement de nappes de charriage disposées en éventail de part et d'autre d'une « Zone Axiale » exhaussée. Vint ensuite la théorie de la chaîne de fond qui privilégiait au contraire des mouvements verticaux affectant à la fois le socle hercynien et son revêtement post hercynien.

La chaîne que nous connaissons aujourd'hui se révèle plus complexe, avec des caractéristiques structurales et géodynamiques qui lui sont propres. Il convient tout d'abord de souligner la grande diversité des structures affectant une croûte terrestre englobant 600 millions d'années d'histoire géologique. Cette complexité se traduit tout d'abord par l'absence de « cylindricité ». Les éléments qui composent l'orogène, prismes sédimentaires, plis et failles affectant le socle hercynien et sa couverture pyrénéenne n'ont en effet qu'une extension

limitée. On constate par ailleurs une tendance à la subduction continentale de la pseudo-marge méridionale, ibérique, sous son homologue septentrionale, européenne, le long d'une zone de fracturation crustale (la Zone Faillée Nord-Ibérique) qui s'étend de la Méditerranée à l'Atlantique et se prolonge même au sud du Golfe de Gascogne, dans la chaîne cantabrique (CANÉROT 2008).

Mais c'est à son origine et à son histoire que la chaîne doit son originalité. Contrairement à l'interprétation généralement retenue, les Pyrénées ne correspondent pas fondamentalement à une chaîne interplaque résultant de la collision entre Europe et Ibérie. Cette dernière n'est qu'un diverticule demeuré en connexion avec l'Europe tout au long du cycle pyrénéen, y compris au cours du Crétacé inférieur, lorsque l'amincissement crustal a ponctuellement (Urdach) conduit au décoiffement mantellique (Iherzolites). Elles doivent plutôt, selon l'interprétation ici retenue, être définies comme résultant de « l'inversion d'un bras de rift avorté ». Création du fossé et surrection de la chaîne sont ainsi le résultat de composantes structurales obliques qui se sont inversées au cours du Crétacé supérieur.

Le cycle pyrénéen révèle ainsi une série de composantes qui le différencient du cycle alpin proprement dit : composantes obliques permanentes de la distension ou de la compression ; rift avorté sans véritables marges passives, absence de croûte océanique, phase orogénique majeure fini-crétacée-paléogène et non néogène. La reprise des structures pyrénéennes de Provence par le Chevauchement Pennique Frontal traduit bien cet hétérochronisme.

Conclusion

Orientée d'ouest en est, à l'articulation de l'Europe et de l'Ibérie, la chaîne pyrénéenne présente une structure complexe soulignée notamment par l'absence de cylindricité directionnelle. Sans caricature excessive, on peut considérer que la fracturation crustale transverse SW-NE et NE-SW lui confère au contraire, vue du ciel, l'allure d'une « grille » dont la trame associe des éléments amygdalaires, multiscalaires. La taille de ces éléments diminue d'une manière générale à la fois du nord au sud et du sud au nord en direction d'une zone d'aplatissement centrale, correspondant à la zone d'affrontement des deux croûtes ibérique et européenne.

Les trois cycles pré-hercynien, hercynien et pyrénéen ont participé activement à la longue histoire de l'orogène. Le troisième de ces cycles, analysé ici plus en détail que les deux premiers, témoigne de « l'héritage » laissé par ces derniers. Nous avons vu qu'il est caractérisé par la succession de trois périodes successives :

- tentative mésocrétacée (Aptien-Albien) d'ouverture vers l'est, par transtension, du bras de rift atlantique du Golfe de Gascogne, illustrée par le chapelet de fossés en échelon caractérisant le sillon flysch nord-pyrénéen ;

- inversion tectonique avec passage de la transtension à la transpression au Santonien ;

- fermeture du rift ainsi avorté, d'est en ouest, par transpression et surrection du bourrelet montagneux à partir du Paléogène.

La présence générale des évaporites du KEUPER conduit à une certaine indépendance de la couverture post-triasique par rapport au socle hercynien et à son revêtement permo-triasique. Cette indépendance se marque tout d'abord par le diapirisme éocrétaqué puis par le déplacement mécanique ou gravitaire de écaillés nappes et des nappes tertiaires.

Structure et histoire géologique traduisent également le rôle privilégié de la plaque africaine dont les déplacements vers le SE et l'Est puis vers le NW, constituent le moteur des déplacements de l'Ibérie et, partant, de la subduction continentale de la croûte ibérique sous la croûte européenne au droit de la zone de Failles nord-ibériques. Elles confèrent aux Pyrénées un style tectonique propre et une grande originalité au sein des chaînes alpines de Méditerranée occidentale.

REMERCIEMENTS

L'auteur adresse ses remerciements à tous ses collègues de l'ancien Laboratoire de Géologie des Allées Jules-Guesde devenu, heureux présage, « Quai des Savoirs ». Par leurs connaissances, ils ont contribué à lui rendre chères les diverses facettes de la Géologie. Au sein de l'équipe, il souhaite témoigner de sa reconnaissance à Elie-Jean DEBROAS et à Michel BILOTTE qui, l'heure de la retraite ayant sonné, ont accepté de partager nombre de ses bivouacs dans ces Pyrénées qui lui sont chères.

RÉFÉRENCES

- AGSO-BRGM, 2018. – Synthèse Géologique et Géophysique des Pyrénées, 3 tomes, 2500 pp. env., 33 pl. h. t.
- BARNOLAS, A. & J.-C. CHIRON, 1996. – Synthèse géologique et géophysique des Pyrénées – Volume 1 : Introduction. Géophysique. Cycle hercynien – Édition BRGM – ITGE, 729 pp.
- CALVET, M., Y. GUNNELL, M. DELMAS, 2008. – Morphogenèse des Pyrénées *in Pyrénées d'hier et d'aujourd'hui*, Colloque de Pau, Atlantica éd., 129–143.
- CANÉROT, J. 2008. – Les Pyrénées : histoire géologique et itinéraires de découverte. Atlantica/B.R.G.M. éd., 2 tomes, 646 pp.
- CANÉROT, J. & E.-J. DEBROAS. 2012. – Réunion « Pyrénées » de la Société géologique de France dans les Pyrénées. Livret-guide d'excursion, 133 pp. (en dépôt à la SGF).
- CASTÉRAS, M. 1974. – L'accident frontal de la zone axiale sur le versant nord des Pyrénées. *C. R. 86^e Congrès Soc. Savantes*, Toulouse, 1971, Sciences, t. II, 195–204.
- COCHELIN, B. 2016. – Champ de déformation du socle paléozoïque des Pyrénées. Thèse Doct. Univ. de Toulouse, 242 pp.
- DEBROAS, E.-J. 1990. – Le Flysch Noir albo-cénomannien témoin de la structuration albienne à sénonienne de la zone nord-pyrénéenne en Bigorre (Hautes-Pyrénées, France). *Bulletin de la Société géologique de France*, Paris, 8, VI, n°2, 273–285.
- DEJARDIN, J.-M. (coord.) et al. 1996. – Ordovicien supérieur – Silurien. *In* BARNOLAS A., CHIRON J.C. : « Synthèse géologique et géophysique des Pyrénées ». Édition BRGM-ITGE, vol. 1, 211 – 233.
- DELMAS, M. 2015. – The last maximum ice, extend and subsequent deglaciation of the Pyrenees: an overview of recent research. *Cuadernos de Investigación Geográfica* 41, 109–137.

- DELMAS, M., M. CALVET, G. GUNNELL, Y. VOINCHET, P. MANEL, C. BRAUCHER, R. TISSOUX, H. BAHAIN, J.-J. PERRRENOUD, C. & T. SAOS. 2018. – Terrestrial ^{10}Be and electron Spin Resonance dating of fluvial terraces quantifies Quaternary surface uplift in the eastern Pyrenees. *Quaternary Science Reviews* 193, 188–211.
- DELVOLVÉ, J.J. (coord.) *et al.* 1996. – Carbonifère à faciès Culm. In BARNOLAS A., CHIRON J.C. : « Synthèse géologique et géophysique des Pyrénées ». Édition BRGM-ITGE, vol. 1, 303–338.
- DE SITTER, L. U. 1953. – La faille nord-pyrénéenne dans l'Ariège et la Haute-Garonne. *Leid. Geol. Med.*, XLVIII, 287–291.
- INSTITUT GEOLOGIC DE CATALUNYA. 2010. – Atles Geologic de Catalunya con mapa geologic de Catalunya a escala 1/50 000, 471 pp.
- LAGABRIELLE, Y. LABAUME, P. & M. DE SAINT-BLANQUAT. 2010. – Mantle exhumation, crustal denudation and gravity tectonics during Cretaceous rifting in the Pyrenean realm (SW Europe): Insights from the geological setting of the lherzolite bodies. *Tectonics* 29. <https://doi.org/10.1029/2009TC002588>.
- LAGABRIELLE, Y., Y. ASTI, R. DURETZ, T. CLERC, C. FOURCADE, S. TEIXELL, A. LABAUME, L. CORRE, B. SASPITURRY. 2020. – A review of Cretaceous south-slopes-extensional basins along the Iberia-Eurasia plate boundary: how prerift salt controls the modes of continental rifting and mantle exhumation. *Earth Science Review* (accepted). <https://www.sciencedirect.com/article/pii/S0012825219304830>.
- LAUMONIER, B. (coord.) *et al.* 1996. – Cambro-Ordovicien. In BARNOLAS A., CHIRON J. C. : « Synthèse géologique et géophysique des Pyrénées ». Édition BRGM-ITGE, vol. 1, 157–210.
- LAUMONIER, B. 2015. – Les Pyrénées alpines sud-orientales (France, Espagne) – essai de synthèse. *Revue de Géologie Pyrénéenne*, 2, 1, 44 pp.
- LAUMONIER, B. & G. GUITARD. 1986. – Le Paléozoïque inférieur de la moitié orientale de la Zone Axiale des Pyrénées. Essai de synthèse. *C.R.Acad. Sci. Paris*, 302, II, 473–478.
- LE PICHON, X., J. BONNIN, J. FRANCHETEAU, J.-C. SIBUET. 1971. – Une hypothèse d'évolution tectonique du Golfe de Gascogne. *Histoire Structurale du Golfe de Gascogne* 2, 11–44.
- LUCAS, CL. 1985. – Le Grès Rouge du versant nord des Pyrénées. Essai sur la géodynamique des dépôts continentaux du Permien et du Trias. Thèse Doct. Univ. Toulouse, 267 pp.
- LUCAS, CL., GISBERT-AGUILAR J. (coord.) *et al.* 1996. – Carbonifère supérieur – Permien. In BARNOLAS A., CHIRON J.C. « Synthèse géologique et géophysique des Pyrénées ». Édition BRGM-ITGE, vol. 1, 339–359.
- MAJESTÉ-MENJOUAS, CL., L.M. RIOS (coord.) *et al.* 1996. – Dévonien–Carbonifère inférieur. In BARNOLAS A., CHIRON J.C. « Synthèse géologique et géophysique des Pyrénées ». Édition BRGM-ITGE, vol. 1, 235 – 301.
- MASINI, E., G. MANATSCHAL, J. TUGEND, G. MOHN, J.-M. FLAMENT. 2014. – The tecto-sedimentary evolution of an hyper-extended rift basin: the example of the Arzacq-Mauléon rift system (Western Pyrenees, SW France). *International of Earth Science*, 103, 1569–1596. <https://doi.org/10.1007/s00531-014-1023-8>.
- MUÑOS, J., A. 2002. – The Pyrenees. In: W. GIBBONS & T. MORENO eds, The Geology of Spain. *Geological Society of London*, 370–385.
- REY, J. 2015. – Les premiers géologues à la conquête des Pyrénées. *Pyrénées*, 261, 5–27.
- ROURE, F. & P. CHOUKROUNE. 1998 – Contribution of the ECORS seismic data to the Pyrenean geology: crustal architecture and geodynamic evolution of the Pyrenees. In The ECORS pyrenean deep seismic surveys, 1985-1994, coord. B. DAMOTTE, *Mémoires de la Société géologique de France*, 173, 37–52.
- SASPITURRY, N. 2019. – Évolution sédimentaire, structurale et thermique d'un rift hyper aminci : de l'héritage post-hercynien à l'inversion alpine. Exemple du bassin de Mauléon (Pyrénées). Thèse Doct. Univ. Bordeaux, 441 pp.
- SIBUET, J.C., S.P. SRIVASTAVA, W. SPAKMA. 2004. – Pyrenean orogeny and plate kinematics. *Journal of Geophysical Research*, 109, B08104.
- SÉGURET, M. 1972. – Étude tectonique des nappes et séries décollées de la partie centrale du versant sud des Pyrénées. Caractère sédimentaire, rôle de la compression et de la gravité. *Pub. USTELA*, Montpellier, série Géologie Structurale, 2, 162 pp.
- SOUQUET, P., B. PEYBERNÈS, M. BILOTTE, E.-J. DEBROAS. 1977. – La chaîne alpine des Pyrénées. *Géologie Alpine*, Grenoble, 53 (2), 193–216.

Versement aux Archives Municipales 31 du fond historique de la SHNT

par Michel Bilotte

C'est pour ne pas laisser disparaître les quelques pièces historiques portant sur la création, en 1866, de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse, que le Conseil en exercice de la société avait mandaté le président MICHEL BILOTTE afin qu'il engage une procédure de dépôt de ces documents aux Archives Municipales de la ville de Toulouse. La donation a été effective le 29 juin 2016 (voir P.J.) et enregistrée sous la **cote 110 Z**.

Ce fond a été exploité par GASTON ASTRE dans son article intitulé « Historique de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse durant son premier siècle », paru dans le Volume du Centenaire (Tome 101). Les documents les plus importants sont des lettres manuscrites reçues par ISIDORE GUITARD, en réponse à ses sollicitations visant à attirer les naturalistes régionaux au sein de la toute nouvelle société qui venait de se créer. Ce texte imprimé a été publié dans l'article de JEAN-FRANÇOIS GOURDOU (BSHNT, 155, 2019, 5-7, Fig. 2).

Petit clin d'œil de l'histoire c'est, pratiquement à un mois près, le 29 juin 2016, soit 150 ans après la création de la SHNT le 24 juillet 1866, que la ville de Toulouse a accepté ce don.

Il nous a semblé opportun de porter à la connaissance de tous, l'existence de cette donation. À titre d'exemple des documents déposés nous joignons la réponse que fit le professeur DOMINIQUE CLOS (alors directeur du Jardin des Plantes de Toulouse) à EUGÈNE TRUTAT, à l'occasion de cette demande. Rappelons que DOMINIQUE CLOS deviendra, en 1871, le troisième président de la SHNT.

Ville de Toulouse

DEC-3942
CULTURE - ARCHIVES MUNICIPALES

**DON DE MICHEL BILOTTE DU FONDS HISTORIQUE
DE LA SOCIÉTÉ D'HISTOIRE NATURELLE DE TOULOUSE**

Il est proposé à la ville de Toulouse, par l'intermédiaire des Archives municipales, un lot de documents composant le fonds historique de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse, notamment les documents témoins de la création de cette société ainsi que les archives relatives à ses premières années d'activité (à partir de 1866). Ces documents sont cédés par Michel BILOTTE, agissant en tant que Président de La Société d'Histoire Naturelle de Toulouse.

CECI EXPOSÉ

Vu les dispositions du Code Général des Collectivités Territoriales et notamment l'article L.2242-1 relatifs aux dons et legs,

Vu l'article L.2122-22 9ème alinéa de ce même code concernant l'acceptation de dons et legs non grevés de charge,

Vu la délibération du Conseil Municipal en date du 15 décembre 2015 aux termes de laquelle le Conseil Municipal a, par délégation, chargé le Maire de prendre les décisions énumérées à l'article précité du Code Général des Collectivités Territoriales,

Vu l'arrêté du Maire en date du 11 avril 2014 portant délégation à Monsieur Jean-Louis REULAND,

Considérant que les Archives Municipales sont gérées en régie directe par la ville de Toulouse,

Considérant l'intérêt de ces documents pour l'enrichissement du fonds des Archives municipales de Toulouse en général, et en particulier par la nature du fonds contenant nombre de documents produits par des scientifiques de la fin du 19ème siècle.

DÉCIDE

Article 1 : D'accepter le don, désigné dans le préambule de la présente décision, au profit des Archives Municipales,

Article 2 : D'autoriser Monsieur le Maire à signer tous les actes et documents se rapportant à ce don.

Décision du maire (article L.2122-22 du Code Général des Collectivités Territoriales)
"Conformément à l'article L.2122-23 du Code Général des Collectivités Territoriales, il sera rendu compte au Conseil Municipal de la présente décision."
publiée par affichage en Mairie le **29 JUN 2016**
reçue à la Préfecture le **29 JUN 2016**

Fait à Toulouse, le **27 / 06 / 2016**

Le Maire,
Pour le Maire,
Le Conseiller Délégué,
Jean-Louis REULAND



DEC-3942

Lettre adressée par Dominique CLOS à Mr. TRUTAT conservateur du Musée d'Histoire Naturelle de Toulouse

Monsieur

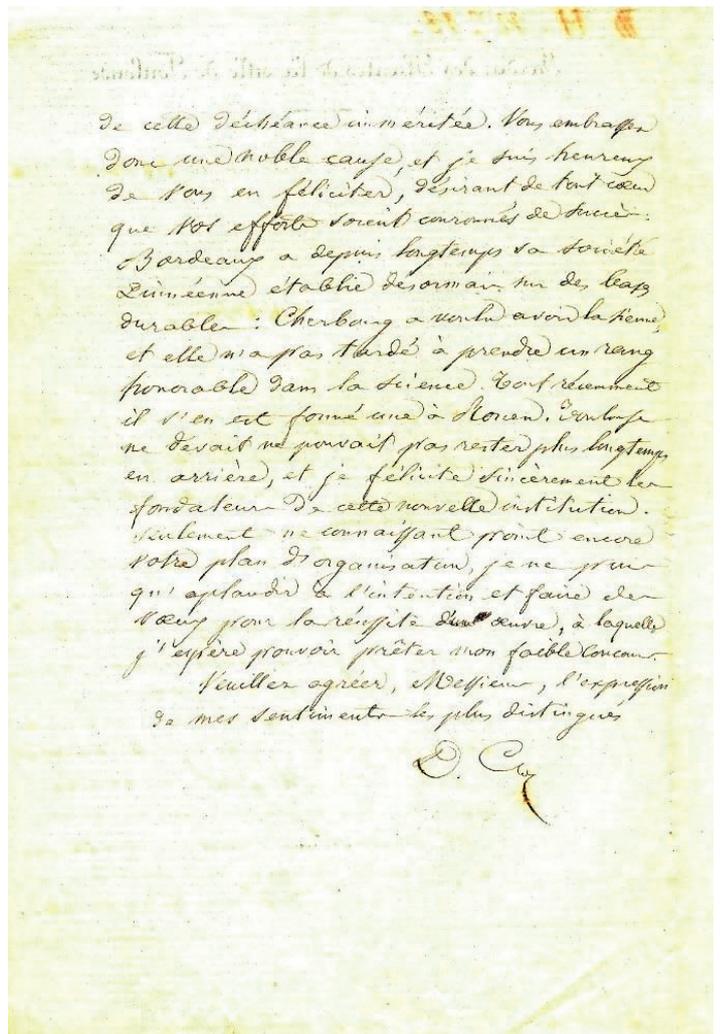
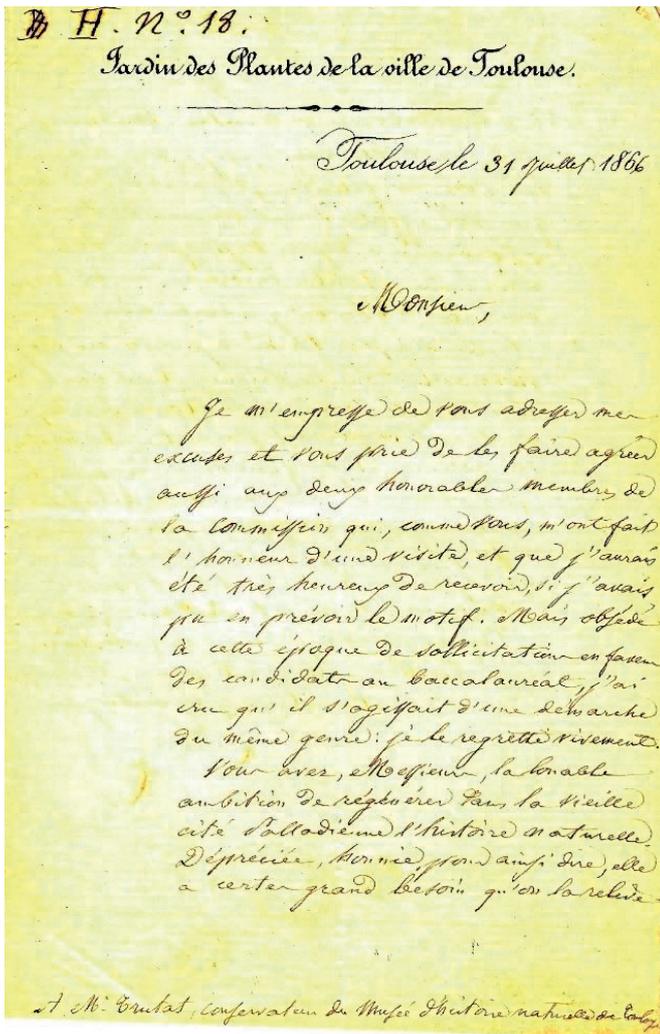
Je m'empresse de vous adresser mes excuses et vous prie de les faire agréer aussi aux deux honorables membres de la commission qui, comme vous, m'ont fait l'honneur d'une visite et que j'aurais été très heureux de recevoir, si j'avais pu en prévoir le motif. Mais objet à cette époque de sollicitations en faveur des candidats au baccalauréat, j'ai cru qu'il s'agissait d'une démarche du même genre : je le regrette vivement.

Vous avez, Monsieur, la louable ambition de régénérer dans la vieille cité Palladienne l'histoire naturelle. Dépréciée, honnie pour ainsi dire, elle a certes grand besoin qu'on la relève de cette déchéance imméritée. Vous embrassez donc une noble cause, et je suis heureux de vous en féliciter, désirant de tout cœur que vos efforts soient couronnés de succès.

Bordeaux a depuis longtemps sa société Linnéenne établie désormais sur des bases durables : Cherbourg a voulu avoir la sienne et elle n'a pas tardé à prendre un rang honorable dans la Science. Tout récemment il s'en est formé une à Rouen. Toulouse ne devait ne pouvait pas rester plus longtemps en arrière, et je félicite sincèrement les fondateurs de cette nouvelle institution. Seulement ne connaissant point encore votre plan d'organisation, je ne puis qu'applaudir à l'intention et faire des vœux pour la réussite d'une œuvre à laquelle j'espère pouvoir prêter mon faible concours.

Veillez agréer, Monsieur, l'expression de mes sentiments
les plus distingués.

Signé Dominique Clos



Manuscrits et documents des 19^e et 20^e siècles : versement aux Archives Départementales 31 (fonds 242 j) Inventaire – Commentaires

par Jacques Vassal

3 allée de Bufevent, 31320 Auzeville-Tolosane, France. E-mail : jpj.vassal@free.fr

RÉSUMÉ

Cet article rend compte d'un versement aux Archives Départementales 31, courant 2020, de 345 dossiers rassemblant des manuscrits et documents datant pour la plupart des 19^e et 20^e siècles (« fonds Jacques et Michèle VASSAL » –cote 242 J). Ceux-ci sont, pour l'essentiel, l'œuvre de naturalistes, en majorité botanistes. Les archives du 19^e siècle ont été sauvegardées à la fin des années 1990 par l'auteur de ces lignes. Elles étaient stockées de façon hétéroclite au Laboratoire de botanique de l'Université Paul-Sabatier, 41 allées J. GUESDE. Ignorées depuis plus d'un siècle, elles risquaient à court terme d'être détruites car le bâtiment de botanique, abandonné par ses occupants, devait être totalement restructuré pour accueillir la direction de l'Université Fédérale Midi-Pyrénées. Le lot d'archives du 19^e siècle provient d'une collection de courriers et manuscrits autographes ainsi que de documents divers conservés par Dominique CLOS, professeur de botanique à la Faculté des sciences de Toulouse de 1853 à 1889. Les archives du 20^e siècle correspondent à un « fonds Henri GAUSSEN » partiellement sauvegardé en 1981 par Michèle VASSAL et d'un ensemble de courriers que Jacques VASSAL a échangés, durant 40 ans, avec divers botanistes français. L'ensemble des archives a été inventorié et enrichi de documents, notamment biographiques, au cours des deux dernières décennies. Parmi les 345 dossiers versés aux Archives Départementales près de 300 concernent des français. Treize pays étrangers sont représentés. L'inventaire général des auteurs d'archives est conçu par disciplines (scientifiques, littéraires...) ou fonctions (médicales, politiques, juridiques, administratives...). Il est assorti de brèves biographies et d'une liste d'archives versées. Les plus grands scientifiques figurent dans cet inventaire, de LINNÉ (rare représentant du 18^e siècle) à J.B. BORY DE SAINT-VINCENT, A. DELILE, J.B. LAMARCK, B. LACÉPÈDE, PH. PICOT DE LAPEYROUSE, D. CLOS, P. SABATIER, E. DE MARTONNE, CH. FLAHAULT, G. BONNIER, TH. MONOD, H. GAUSSEN... Divers commentaires sont joints concernant la diversité des spécialités et l'éclectisme des auteurs d'archives, leur contribution au progrès des connaissances sur les êtres vivants et le milieu naturel et leur qualité de témoins ou d'acteurs des grands événements de l'histoire,

Mot-clés : Archives des 19^e – 20^e siècles, sauvegarde du patrimoine écrit, inventaire, commentaires, naturalistes, botanistes.

ABSTRACT

This article reports on the transfer to the Departmental Archives 31, in the course of 2020, of 345 files containing manuscripts and documents dating for the most part from the 19th and 20th centuries (« Jacques and Michèle VASSAL fonds » – cote 242 J). These are mainly the works of naturalists, mostly botanists. The archives of the 19th century were saved at the end of the 1990^s by the author of these lines. They were stored heterogeneously in the Botanical Laboratory of Paul-Sabatier University, 41 Allées J. GUESDE. Ignored for more than a century, they were in danger of being destroyed in the very short term because the botanical building, abandoned by its occupants, was going to be completely restructured to accommodate the management of Midi-Pyrénées Federal University. This batch of 19th century archives comes from a collection of autograph letters and manuscripts as well as various documents kept by Dominique CLOS, professor of botany at the Faculty of sciences in Toulouse from 1853 to 1889. The 20th-century archives correspond to a « Henri. GAUSSEN collection » partially safeguarded in 1981 by Michèle VASSAL and to a set of letters that Jacques VASSAL exchanged over 40 years with various French botanists. The entire archive has been inventoried and enriched particularly with biographical documents over the last two decades. Out of the 345 files in the Departmental Archives, nearly 300 concern French people. Thirteen foreign countries are represented. The general inventory of archive authors is organised by discipline (scientific, literary, etc.) or function (medical, political, legal, administrative, etc.). It is accompanied by short biographies and a list of archives in use. The greatest scientists appear in this inventory, from LINNÉ (a rare witness of the 18th century) to J.B. BORY DE SAINT-VINCENT, A. DELILE, J.B. LAMARCK, B. LACÉPÈDE, PH. PICOT DE LAPEYROUSE, D. CLOS, P. SABATIER, E. DE MARTONNE, CH. FLAHAULT, G. BONNIER, TH. MONOD, H. GAUSSEN... Various comments are attached, concerning the diversity of specialities and the eclecticism of the archival authors, their contribution to the progress of knowledge on living beings and the natural environment and their quality as witnesses or actors of the great events of history.

Keywords : 19th–20th-century archives, preservation of written heritage, inventory, comments, naturalists, botanists.

Introduction

Dans le courant de l'année 2020, 345 dossiers contenant des manuscrits autographes et des documents essentiellement scientifiques, datant des 19^e et 20^e siècles, ont été versés aux Archives Départementales de la Haute-Garonne. Ces archives sont essentiellement l'œuvre de naturalistes.

Les manuscrits et documents du 19^e siècle ont été sauvegardés par l'auteur de ces lignes dans le courant des années 1990. Ignorés des jeunes générations de botanistes, ils étaient stockés de façon anonyme et hétéroclite dans de vieux cartons d'herbier au dernier étage du bâtiment de botanique de l'Université Paul-Sabatier, au 41 allées Jules-Guesde. Il s'agit, pour l'essentiel, de lettres autographes et de documents conservés par Dominique Clos (1821–1908) qui fut professeur de botanique à la Faculté des sciences de 1853 à 1889 et directeur du Jardin des Plantes (Fig. 2). Parmi ces archives se trouvaient également quelques documents rares, datant du 18^e siècle, concernant notamment CARL VON LINNÉ. Ces archives oubliées étaient vouées, à court terme, à la destruction. Le bâtiment historique de botanique du 41 allées Jules-Guesde devait, en effet, faire l'objet d'un remaniement total et d'une nouvelle affectation vu son abandon progressif par les laboratoires de botanique et unités de recherche peu à peu restructurés et délocalisés. Vidé de son contenu, ce bâtiment est devenu, à partir de 2015, le siège de la direction générale de l'Université Fédérale Midi-Pyrénées.

Les archives du 20^e siècle de cette collection proviennent, pour une grande part, d'un « fonds GAUSSEN » dont quelques éléments ont pu être préservés grâce à la vigilance de Michèle VASSAL, ingénieur CNRS, qui fut durant 20 ans la documentaliste d'Henri GAUSSEN (Fig. 3). Divers courriers proviennent par ailleurs des correspondances que Jacques VASSAL a entretenues avec des botanistes français du siècle dernier. Un important dossier est ainsi consacré à Théodore MONOD avec lequel il a collaboré scientifiquement de 1968 à 1997.

L'ensemble de ces archives a été peu à peu inventorié, classé et enrichi de documents divers au cours des 20 dernières années : un long travail de collationnement, d'identification des auteurs de manuscrits, de recherche des activités scientifiques et carrières, de rédaction de biographies (Fig. 1)...

La Société d'Histoire Naturelle de Toulouse a accepté de publier dans son bulletin cette longue présentation afin que d'éventuels chercheurs aient connaissance de ce dépôt, de sa richesse et de son lieu de conservation.

Vu la fragilité de nombreux manuscrits, souvent très anciens, seuls des services spécialement équipés pour leur traitement et leur préservation étaient en mesure de les accueillir. Sollicitées, les Archives Départementales de la Haute-Garonne ont accepté de prendre en charge la totalité de la collection d'archives des 19^e et 20^e siècles soit 345 dossiers associés à une série de documents dont un lot de 15 albums de cartes postales anciennes. Le tout constitue aujourd'hui le « fonds Jacques et Michèle VASSAL » (cote 242 J). Un

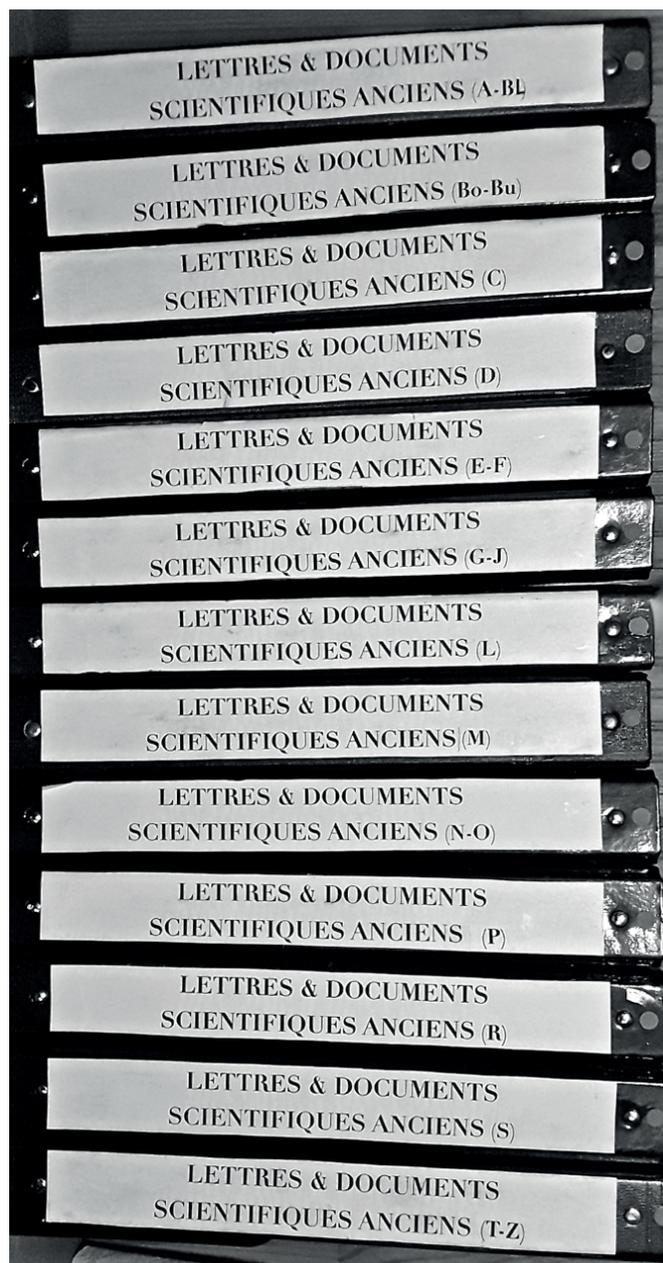


Fig.1. Classeurs généraux de la collection de documents et archives des 19^e et 20^e siècles constitués par Jacques VASSAL.

texte de présentation de l'ensemble du fonds a été joint à ce versement. Il contient un inventaire des auteurs, classés par domaines d'activité – avec biographies et liste des documents et manuscrits – ainsi qu'un commentaire général rendant compte de la richesse de ces archives sur le plan historique.

Sur les 345 dossiers de ce versement, 290 sont l'œuvre de français, 55 d'étrangers. Treize pays (hors la France) sont représentés : Italie (14), Belgique (8), Allemagne (8), Grande-Bretagne (8), Suède (4), Suisse (4), Danemark (1), Russie (1), Finlande (1), Roumanie (1), Australie (2), U.S.A. (2), Brésil (1). Quarante-cinq auteurs de ces documents sont nés au 18^e siècle. Seul le suédois Carl VON LINNÉ (1707–1778) a vécu exclusivement durant ce siècle. Le fonds d'archives concerne principalement des naturalistes (près de

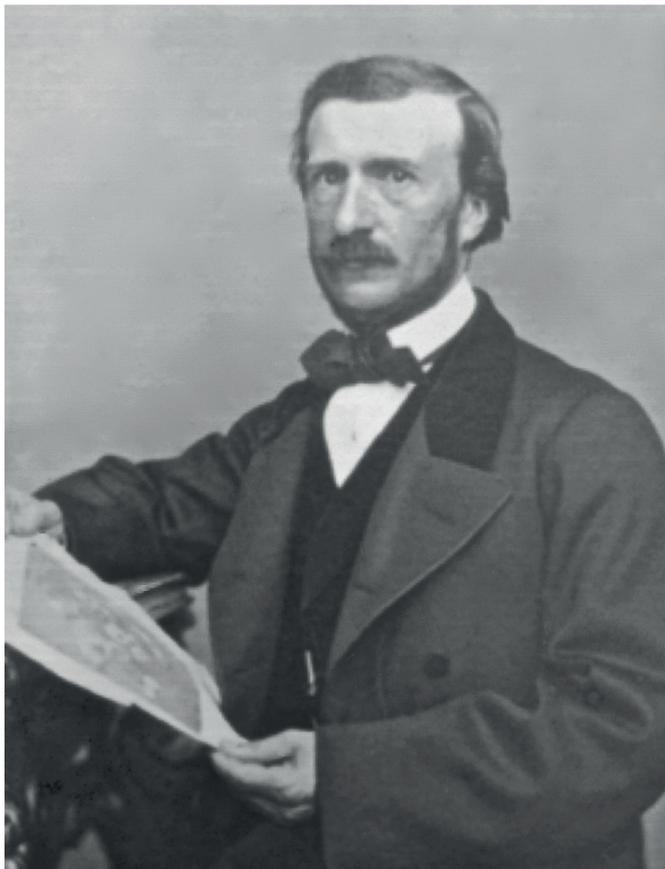


Fig. 2. Dominique Clos (1821–1908).



Fig. 3. Henri GAUSSEN (1891–1981).

300 dossiers), la plupart botanistes (au sens large). Au 19^e siècle les botanistes étaient très souvent des « amateurs » (parfois formés par les meilleurs spécialistes de leur temps), collecteurs/collectionneurs de plantes, voire explorateurs. Nombre d'entre eux étaient des aristocrates, des rentiers, des hauts fonctionnaires, des juristes... qui disposaient de moyens suffisants pour s'adonner à leur passion de naturalistes. Une soixantaine de botanistes de la collection étaient également médecins (surtout au 19^e siècle) ou pharmaciens. Près de quarante d'entre eux étaient spécialistes de botanique appliquée : agronomie, horticulture, foresterie... On dénombre de nombreux professeurs d'Universités et de grandes Écoles, des chercheurs affiliés à des Muséums d'histoire naturelle et à divers Instituts, des membres de l'Académie des Sciences (titulaires ou correspondants) et de l'Académie de Médecine. Certains médecins–naturalistes furent à la fois membres de l'Académie des Sciences et de l'Académie de Médecine (tels Alfred MOQUIN-TANDON, Gaspard et Joannès CHATIN, Achille RICHARD...). Louis PASTEUR fut membres des Académies des Sciences et de Médecine ainsi que de l'Académie Française. On note également des membres d'Académies étrangères telles que la Royal Society of London, l'Académie des Sciences de Suède, l'Académie Royale de Belgique, l'Académie suisse des Sciences, l'Académie (italienne) des Lyncéens etc. Beaucoup d'auteurs d'archives étaient titulaires de la Légion d'honneur.

Une cinquantaine de dossiers concernent des personnalités non naturalistes : pharmaciens, médecins et chirurgiens, vétérinaires, géographes–historiens, préhistoriens–archéologues, ethnologues, physiciens et chimistes, mathématiciens, juristes, hommes politiques...

Inventaire général des archives

Dans cet inventaire les auteurs d'archives sont classés selon les disciplines (scientifiques, littéraires, etc.) et les activités professionnelles qu'ils représentent. Leur nom peut apparaître dans plusieurs spécialités : il est indiqué par le signe °.

1. Les botanistes (*sensu lato*)

La liste ci-dessous regroupe les botanistes au sens large, spécialistes de disciplines diverses : organographie, systématique, floristique, cryptogamie, phytopathologie, biologie et physiologie, paléobotanique, écologie et phytogéographie, agronomie, horticulture, foresterie, génétique et évolution, botanique médicale... Un astérisque signale les botanistes étrangers.

AUBOUY Antoine (1830–1921), botaniste amateur, instituteur puis professeur, rédigea une flore de l'Hérault.

AUBREVILLE André (1897–1982), ingénieur forestier, professeur au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, fut un spécialiste de botanique et d'écologie tropicale. Il publia *Flore forestière de la Côte d'Ivoire* (1936), *Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale* (1949), *Flore soudano-guinéenne* (1950)... Il dirigea le Laboratoire de Phanérogamie de 1958 à 1968. Il était membre de l'Académie des Sciences.

AYMONIN André (1934–2014), professeur au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, spécialiste des Thyméléacées, rédigea divers ouvrages généraux tels que *Passions botaniques*, *l'Herbier des 4 saisons*...

***BACCARINI** Pasquale (1858–1919), mycologue italien, professeur à l'Université de Catane, directeur de l'Institut d'Études Supérieures de Florence, fonda l'Institut d'Agriculture Coloniale de Florence.

BAILLON Henri (1827–1895), médecin botaniste, professeur d'hygiène et d'histoire naturelle à l'École Centrale des arts et manufactures de Paris, est l'auteur d'*Histoire des Plantes* (13 vol., 1867–1895), d'un dictionnaire de botanique (quatre vol., 1876–1892) et d'un traité de botanique médicale (1883–1884).

BALANSA Benjamin (1825–1891), botaniste explorateur, récolta 25.000 spécimens de plantes dans différentes régions du monde. Il dirigea le Jardin d'acclimatation de Nouméa.

BALFOUR John, Hutton (1808–1884), médecin botaniste écossais, professeur d'Université (Glasgow, Edinburgh) est l'auteur d'ouvrages de botanique générale. Il dirigea le Jardin botanique d'Edinburgh.

***BARBOSA RODRIGUEZ** João (1842–1909), botaniste et ethnologue brésilien, fit diverses expéditions en Amazonie et fut un spécialiste des orchidées et des palmiers. Il dirigea le jardin botanique de Rio de Janeiro. La revue *Rodriguesia* a été nommée en son honneur ainsi qu'un musée. Quatre genres de plantes lui sont dédiés.

***BARNSBY** Robert (1832–1916), pharmacien botaniste d'origine anglaise, professeur à l'École préparatoire de médecine et pharmacie de Tours, dirigea le jardin botanique de cette ville et publia trois florules de la région de Tours.

***BARONI** Eugenio (1865–1943), botaniste italien, professeur de botanique à l'Institut d'Études Supérieures de Florence, dirigea le Jardin botanique et le Musée botanique de Florence.

BARRANDON Auguste (1814–1897), auteur d'une *Flore de Montpellier*... (deux éditions – 1876, 1888 – collab. Henri LORET), fut conservateur du Jardin des Plantes de Montpellier.

BEILLE (Guillaume) Lucien (1862–1946), médecin-pharmacien botaniste, professeur de matière médicale à la Faculté de médecine et pharmacie de Bordeaux, co-fondateur de l'Académie des sciences coloniales de Bordeaux, dirigea le jardin botanique de cette ville. Il a publié un *Précis de botanique pharmaceutique* (deux vol., 1904 – 1909), participa à la rédaction de la flore d'Indochine et rédigea un *Essai sur les zones de végétation du Massif Central de la France* en 1889 (avec carte).

BEL Jules (1850–1922) (Fr.), est l'auteur d'une *Nouvelle flore du Tarn et de la région toulousaine* (1885), de travaux sur les champignons comestibles et vénéneux du Tarn (1889), sur

les plantes médicinales du midi (1897)... Il fut conservateur du Musée d'Histoire Naturelle de Gaillac.

BÈLÈZE Marguerite (1851–1913), naturaliste, publia des ouvrages de vulgarisation en botanique et constitua un herbier de la région parisienne (8.000 échantillons).

***BELLYNCK** Auguste (1814–1877) (prêtre jésuite), botaniste belge, professeur des Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix de Namur (1844), réalisa un très important herbier.

BERNET Marc Jean Jacques (1775–1855), capitaine de l'armée napoléonienne, horticulteur amateur toulousain, effectua des reproductions croisées par semis et obtint 300 cultivars de chrysanthèmes.

BERTHELOT Sabin (1794–1880), naturaliste, consul des Canaries à partir de 1867, dirigea le jardin botanique de La Orotava.

BILLOT Paul-Constant (1796–1863), botaniste amateur, professeur de physique et d'histoire naturelle à Haguenau, consacra ses loisirs à la botanique durant 50 ans. Il est l'auteur de *Archives de la flore de France et d'Allemagne* et de *Flora Galliae et Germaniae exsiccata* sous forme de « centuries »¹, herbier d'échange le plus important du 19^e siècle. Il collabora avec F.W. SCHULTZ et J. PAILLOT.

BLANCHE Emmanuel (1824–1908), médecin-botaniste, fut professeur à l'École préparatoire de médecine et pharmacie de Rouen. Il est l'auteur d'un catalogue des plantes cellulaires et vasculaires de Seine-Maritime. Il fonda la Société d'agriculture de la Seine-Inférieure.

BOIS Georges Marie Désiré (1856–1946), horticulteur-agronome, professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (qu'il dirigea de 1920 à 1932), publia sur les plantes alimentaires tropicales et horticoles. Il présida la Société Botanique de France. Il était membre de l'Académie des sciences coloniales.

***BOISSIER** Pierre (1810–1885), botaniste suisse, est l'auteur d'une *Flora orientalis* (cinq vol., 6.000 espèces nouvelles, 1867–1884). Le genre *Boissiera* (Poacées) lui est dédié ainsi que la revue *Boissiera*.

BONNET Edmond (1848–1922), médecin-botaniste, est l'auteur de publications sur la flore française (*Petite Flore parisienne*, 1885) et sur l'Afrique du Nord (espèces nouvelles rares ou critiques de Tunisie, 1895).

BONNIER Gaston (1853–1922), professeur à la Faculté des sciences de Paris, auteur de travaux sur les mousses, Hépatiques et champignons, est connu pour sa publication de la *Flore complète illustrée en couleurs de France, Suisse et Belgique* (12 vol., 721 planches, 1912–1935). Il édita un *Cours de botanique* (1903–1904) avec A.M. LECLERC DU SABLON. Il était membre de l'Académie des Sciences.

[1] Les « Centuries » correspondent à 100 parts d'herbier représentant généralement autant de taxons. Ces parts pouvaient être du même collecteur. Elles portaient une étiquette avec les noms de la « centurie » et de son éditeur. Elles étaient destinées à des botanistes collectionneurs ou spécialistes ainsi qu'à diverses institutions qui avaient souscrit financièrement (cf. Valérie MALECOT, *Tela Botanica*, oct. 2005).



Fig. 4. Planche d'herbier de Jean-Baptiste BORY DE SAINT-VINCENT – De haut en bas : trois échantillons de *Fissidens* (Ténérife, 1822), cinq échantillons de *Dicranum filiforme* Beauv. = *Dicranum filum* Bory ? (« volcan de Mascareigne »), un échantillon de *Mougeotia vaginalis* Bory (« hauteurs volcaniques de l'île Mascareigne »).

« **BONPLAND** » (**GOUJAUD**) Aimé (1773–1885), médecin naturaliste explorateur, collecta 6.000 espèces nouvelles (60.000 échantillons) lors d'une expédition de 5 ans en Amérique équinoxiale et dans les Andes avec Alexander VON HUMBOLT (1799–1804). Il fut Intendant de la Malmaison (1808) et professeur d'histoire naturelle à Buenos-Aires (1816).

BORDÈRE Victor-Henri (1825–1889), instituteur, botaniste amateur et collectionneur, est l'auteur d'un inventaire de la flore des Hautes-Pyrénées.

BORNET Jean-Baptiste (1828–1911), médecin botaniste, étudia particulièrement la fécondation des algues rouges Floridées (*Études et Notes phycologiques*, 1874 – 1880) et confirma la nature mixte des lichens. Il réalisa la fécondation artificielle des cistes (234 hybrides). Il était membre de l'Académie des Sciences.

BORY DE SAINT-VINCENT^o Jean-Baptiste (George Marie) (baron) (1780–1846), officier (lieutenant-colonel), spécialiste des algues et des mousses (cf. Fig. 4 page précédente), fut cofondateur de la « protistologie ». Il fit de très nombreuses récoltes botaniques grâce à ses diverses expéditions scientifiques à travers le monde. Il était membre de l'Académie des Sciences.

BOURDETTE Jean (1818–1911), ingénieur agronome, professeur de sciences naturelles et directeur de la Mission Égyptienne (Paris), étudia notamment la flore pyrénéenne (Couserans, Comminges, Lavedan, ...).

BOURGEAU(x) Eugène (1813–1877), botaniste collectionneur et explorateur, récolta des milliers d'espèces en Amérique du Nord, Asie Mineure, aux Îles Canaries, en Algérie, en France...

BOURLET DE LA VALLÉE Alexandre (1808–1886), médecin-naturaliste, aide-naturaliste de F.A. POUCHET, fonda le jardin botanique du Havre dont il fut directeur.

BOUVIER Louis (1819–1909 ?), médecin-botaniste, est l'auteur d'une *Flore des Alpes, de la Suisse et de la Savoie* (deux vol., 1882).

BRAEMER Louis (1858–1935), pharmacien botaniste, professeur de matière médicale à la Faculté de médecine et pharmacie de Toulouse (1896–1919) puis à Strasbourg, édita un *Atlas de photomicrographie des plantes médicinales* (collab. A. SUIZ, 1900).

BRANDICOURT Virgile (1865–1936), botaniste amateur, étudia la flore de la Picardie.

BRAS Antoine (1802–1883), médecin botaniste, rédigea un *Catalogue des plantes vasculaires du département de l'Aveyron* (1877) et réalisa un herbier de 100.000 échantillons (plantes de France, d'Égypte et d'Afrique du Nord et cryptogames – algues). Cet herbier a été acquis par l'*Herbarium Mediterraneum Panormitanum* de l'Université de Palerme. Antoine BRAS fut maire de Villefranche-de-Rouergue.

***BRIOSI** Giovanni (1846–1919), ingénieur cryptogamiste italien, professeur à l'Université de Pavie, auteur de *Mémoires sur la Botanique* (1875–1894), créa un Centre international

d'études de physiopathologie. Il était membre de l'Académie des Lyncéens.

BRONDEAU (JEGUN DE MARANS) Antoine Louis Georges (1794–1859), cryptogamiste, fut un aquarelliste de talent (cf. Fig. 5 ci-dessous et le chapitre «Commentaires», § 1). Il travailla en liaison avec les grands botanistes de son temps, notamment avec Jean-Baptiste NOULET.

BRONGNIART Adolphe (1801–1876), médecin botaniste, « père de la paléobotanique », publia *Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles* (1828) et constitua une collection de plantes fossiles. Avec Jean-Baptiste BORY DE SAINT-VINCENT, il participa à un *Voyage autour du monde exécuté par Ordre du Roi...* (1822–1825). Il était membre de l'Académie des Sciences (1834) qu'il présida en 1847.

BULARD Camille (1924–2009), botaniste physiologiste, élève d'Henri GAUSSEN, professeure à la Faculté des sciences de Nice, publia sur les genres *Abies* et *Picea*, sur les hormones végétales, la dormance...

BUREAU Édouard (1830–1918), médecin paléobotaniste, professeur de botanique au Muséum National d'Histoire



Fig. 5. Lithographie (aquarelle) de Louis DE BRONDEAU (JEGUN DE MARANS) : diverses pézizes « Louis de Brondeau pinx., mars 1825 ».

Naturelle de Paris (durant 32 ans), participa à la rédaction du dictionnaire de botanique d'Henri BAILLON, du *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* d'Alphonse PYRAME DE CANDOLLE et de *Flora brasiliensis* de C.F.P. VON MARTIUS. Il était membre de l'Académie de Médecine.

BURLE Émile (1832–1875) et **BURLE** Auguste (1835–1889) collectèrent des plantes montagnardes des environs de Gap (30.000 échantillons).

***CANDOLLE DE PYRAME** Alphonse Louis Pierre (1806–1893), juriste, botaniste suisse, a publié *Géographie botanique raisonnée* en 1855. Il est le « père du code de la nomenclature botanique » (1867). Avec son fils Casimir il poursuivit l'œuvre d'Augustin PYRAME DE CANDOLLE (*Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*) et édita les *Monographiae Phanerogamarum* (neuf vol., 1878–1893). Il publia *L'origine des plantes cultivées* (1883). Il était membre de plusieurs Académies étrangères.

***CANDOLLE DE PYRAME** Casimir (Anne) (1836–1918), botaniste suisse, a perpétué, avec son père Alphonse, l'œuvre de son grand-père Augustin (voir ci-dessus).

***CANTONI** Gaetano (1815–1887), médecin agronome italien, professeur à l'Institut technique royal de Turin puis à l'École supérieure d'agriculture de Milan, rédigea un *Traité d'Agriculture* (deux vol., 1853–1855), publia sur le maïs, le lin, le tabac.... Il fonda la revue *Agricultural Almanac* en 1868.

CARRIÈRE Elie-Abel (1818–1896), horticulteur botaniste, publia un *Traité général des Conifères* (1855 et 1867), des articles sur les arbres fruitiers, les variétés horticoles... Il fut rédacteur de la *Revue horticole*.

***CARUEL** Téodoro (1830–1898), botaniste italien, professeur d'Université (Pavie, Milan, Florence, Pise), auteur du *Prodromo della flora toscana...* (1860–1864), collabora avec Casimir PYRAME DE CANDOLLE (*Monographiae Phanerogamarum*), termina une *Flora italiana* et publia des notes sur les adaptations morphologiques et physiologiques des plantes (1878).

CAUVET Désiré-Philippe (1827–1890), médecin-pharmacien, spécialiste de « matière médicale », est l'auteur d'un *Cours élémentaire de botanique* et d'une histoire des drogues (1886–1887).

CAZES Alphonse (1828–1880), greffier, botaniste amateur, est l'auteur d'une *Flore du Pic du Midi de Bigorre* (400 taxons) en 1879.

CERCEAU-LARRIVAL Marie-Thérèse (1930–1998), palynologue, élève d'Henri GAUSSEN, directrice de recherche (CNRS) au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, fut une spécialiste des Ombellifères (thèse, 1962) et de palynologie utilisée comme marqueur taxinomique et phylogénique.

CHABERT Alfred (1836–1916), médecin militaire italien puis français, contribua à la connaissance de la flore d'Algérie (1889), de la Corse et de la Savoie et étudia particulièrement le genre *Hieracium*.

CHABOISSEAU Sylvain (dit « Théodore ») (1828–1894) (abbé), fut un spécialiste de la flore du Dauphiné, des Characées et des genres *Rubus*, *Isoetes* et *Fumaria*.

CHALAUD Germain (1889–1967), professeur de botanique agricole à l'Institut Agricole de Toulouse puis à l'École Nationale Supérieure Agronomique de Toulouse (ENSAT), spécialiste des Hépatiques, fut l'auteur d'un ouvrage sur la bryologie. Il fit des travaux sur l'amélioration génétique des blés. Il dirigea l'Institut Agricole de 1945 à 1948 puis l'ENSAT de 1948 à 1953.

***CHALON** Jean (1846–1921), botaniste-photographe belge, est l'auteur d'un *Manuel de Sciences Naturelles* (cinq éditions, 1881–1890) et d'ouvrages de vulgarisation sur *Le microscope* (1889) et *Les Arbres remarquables de Belgique* (1910–1912).

CHARTIER Louis (1852–1907), publia une *Contribution à l'étude de la flore de Carcassonne* et s'intéressa aux hybrides de la vigne, aux champignons comestibles...

CHATEL Martial (1808–1885), agronome, fit des travaux sur les maladies de la pomme de terre, de la vigne (*Phylloxera*) et de divers végétaux (parasitisme des *Acarus*).

CHATIN Gaspard Adolphe (1813–1901), médecin, professeur à l'École supérieure de pharmacie de Paris (qu'il dirigea) est l'auteur d'ouvrages sur l'organographie des végétaux supérieurs (anatomie comparée, symétrie des organes –1848, 1856) et sur les champignons (truffe, champignons comestibles et vénéneux – 1869, 1883). Il était membre de l'Académie de Médecine (1853) et de l'Académie des Sciences (1874).

CHATIN ° Joannès Charles Melchior (1847–1912) (fils de Gaspard), médecin botaniste, professeur à la Faculté des Sciences de Paris, a publié sur les plantes médicinales, les Valérianiacées, Labiacées, Solanacées... Il était membre de l'Académie de Médecine (1886) et de l'Académie des Sciences (1900).

CHAUBARD ° Louis-Athanase (1781–1854), avocat, collabora avec J.B. BORY DE SAINT-VINCENT et J.F. BOUDON DE SAINT-AMANS (flore agenaise). Le genre *Chaubardia* (Orchidacées) lui est dédié.

CHEVALLIER Louis (1852–1938) (prêtre), explora à plusieurs reprises le Sahara algérien et publia une flore des Muscinées de la Sarthe.

CHIMITS Pierre (1912–1985), agronome-forestier, fut affecté à la direction des Eaux et Forêts (1944), à la FAO (1955) et à la restauration des terrains de montagne (1949 et 1957). Il sera directeur du Parc National des Pyrénées Occidentales de 1967 à 1977.

CHOUARD Pierre (1903–1983), botaniste et physiologiste, professeur à la Sorbonne, créa le Phytotron de Gif-sur-Yvette (Essonne) où il étudia l'influence des variations des facteurs du milieu sur la biologie et la morphologie de la plante. Il réalisa des cultures *in vitro*, fit des études sur le photopériodisme, les hormones végétales... Il constitua un important herbier pyrénéen et fut, avec Henri GAUSSEN, à l'origine de la création du Parc National des Pyrénées Occidentales. Il était membre de l'Académie d'Agriculture.

CLARY M. (1860–1893), médecin militaire, fit de nombreuses récoltes botaniques en Algérie (1.500 espèces) et publia un *Catalogue des plantes observées à Daya (Algérie)* (1888).

CLAUSTRES Georges (1924–1993), élève d'Henri GAUSSEN, professeur à la Faculté des Sciences de Rennes, fut un spécialiste des Glumales–Poacées et de la flore atlantique.

CLOS Dominique (1821–1908), médecin botaniste, professeur à la Faculté des sciences de Toulouse (1853–1889) et directeur du Jardin des Plantes, fit des recherches sur la rhizotaxie et les radicelles (thèse, 1848), l'organographie végétale, sur les phénomènes de tératologie (*La tératologie végétale et ses principes*, 1891)... Il révisa les travaux de PICOT DE LAPEYROUSE sur la flore pyrénéenne. Il fut un des précurseurs de la géographie botanique et rédigea des publications de botanique appliquée.

CORILLION Robert (1908–1997) (chanoine), professeur à l'Université catholique d'Angers (dont il fut le doyen), fut spécialiste des Charophycées (thèse, 1955). Il participa à la réalisation de cartes de la végétation du massif armoricain au 1/200.000^e avec le Service de la Carte de la Végétation de la France de Toulouse.

CORNU Maxime (1843–1901), professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (chaire des cultures), publia notamment *Études du Phylloxera vastatrix* (1878). Il réorganisa les serres et les jardins du Muséum. Il fut inspecteur général de l'agriculture.

COSSON Ernest (1819–1889), médecin botaniste, fut l'auteur d'un *Atlas de la flore des environs de Paris...* (1845), de travaux sur la flore algérienne (*Règne végétal en Algérie...*, 1879) et le pourtour méditerranéen. Il organisa l'Association française d'exploration botanique. Il fut membre de l'Académie des Sciences.

COSTE Hippolyte (1858–1924) (prêtre), passionné de botanique, est célèbre pour sa *Flore descriptive et illustrée de la France* (trois vol., 1900–1906). Il effectua de nombreuses recherches botaniques en Aveyron.

COURCHET Lucien (1851–1924), pharmacien botaniste, professeur à l'École supérieure de pharmacie de Montpellier, est l'auteur de travaux d'anatomie et de physiologie végétale, de recherches sur les parasites des plantes (galles) et d'un *Traité de botanique* (1897–1898).

CRITÉ Louis (1850–1912), médecin botaniste, a publié des ouvrages pédagogiques de botanique et physiologie végétale. On lui doit divers travaux sur les origines de la vie, les paléoclimats et les flores fossiles ainsi que sur la flore de Champagne et du Maine.

***CROIZAT Léon** (1894–1982), botaniste italien, juriste de formation, fut un spécialiste des Euphorbiacées. Il vécut en France, aux États-Unis et au Vénézuéla. Il créa un jardin de xérophytes à Coro (Vénézuéla).

DAËNEN Pierre Joseph (1788–1863), officier aumônier puis curé, herborisa en Alsace, dans les Alpes et en Espagne. Il est

l'auteur du catalogue *Plantes phanérogames de France et des Alpes du Valais*. Il réalisa un herbier médical : *Les plantes appliquées à la médecine* (1852).

DAVEAU Jules (1852–1929), étudia la flore du Portugal et de Cyrénaïque. Il fut directeur du Jardin botanique de Lisbonne puis conservateur des herbiers du Jardin botanique de Montpellier.

***D'AVILA Charles** (Carol DAVILA) (1828–1884), médecin pharmacien botaniste italo-français puis roumain, créa la Faculté de médecine de Bucarest (1869) – où il fut professeur – ainsi que le Jardin botanique horticole et médicinal de Bucarest qu'il dirigea².

DAVY DE VIRVILLE Adrien (1895–1967), maître de conférences à la Faculté des sciences de Paris, spécialiste des algues et lichens du littoral atlantique, étudia l'influence du milieu sur le développement et la morphologie des mousses ainsi que sur la physiologie et la phénologie des Angiospermes.

DEBEAUX Jean Odon (1826–1910), pharmacien militaire, est l'auteur d'une *Révision de la Flore Agenaise de BOUDON DE SAINT-AMANS*, d'ouvrages sur la flore de France, de Chine, des Iles Canaries, d'Algérie et d'Espagne. Il publia un *Essai sur la pharmacie et la matière médicale des chinois* (1860–1861).

DECAISNE Joseph (1807–1882), botaniste d'origine belge, professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (chaire des cultures), publia *Jardin Fruitier du Muséum* (neuf vol.) et *Traité général de botanique descriptive et analytique* (collab. J.E. LE MAOUT, 1868).

DELILE (RAFFENEAU) Alire (1778–1850), professeur de botanique à la Faculté de médecine de Montpellier, est l'auteur d'une *Flore d'Égypte* et de *Florae Aegyptiacae Illustratio* (1813) suite à la campagne napoléonienne d'Égypte à laquelle il participa. Il fonda le Jardin botanique du Caire et dirigea le Jardin des Plantes de Montpellier. Le genre *Raffenaldia* (Brassicacées) lui est dédié.

DERBÈS° Alphonse (1818–1894), professeur d'histoire naturelle à la Faculté des sciences de Marseille, a étudié la reproduction et la systématique des algues et publié un catalogue des plantes des Bouches-du-Rhône.

DES ABBAYES Henry (1898–1974), professeur à la Faculté des sciences de Rennes, lichénologue et écologue, est notamment l'auteur d'un *Traité de Lichénologie* (1951). Il participa au *Précis de Botanique* (partie lichens) des éditions Masson (Paris, 1978).

DES MOULINS° Charles (1798–1875), naturaliste amateur, a publié un *Catalogue raisonné des plantes Phanérogames de la Dordogne*.

DOP Paul (1876–1954), professeur à la Faculté des sciences de Toulouse, fit des recherches sur l'anatomie et la biologie de la fleur, sur les mycocécidies, la géographie botanique, l'origine des Angiospermes, l'assimilation chlorophyllienne... Il publia un ouvrage de technique botanique et collabora avec le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (plantes d'Indochine).

[2] (2) Charles D'AVILA serait un fils naturel de Marie D'AGOULT (compagne de Franz LITZ). Il n'est pas prouvé qu'il soit le fils de Franz LITZ. Adopté par la famille italienne D'AVILA, élevé en France, il exerça la médecine en Roumanie et prit la nationalité roumaine en 1868.

DOUMENJOU Jean-Baptiste Basile (1789–1856), botaniste amateur, publia des ouvrages sur la flore de la Montagne Noire et de la région de Sorèze (Tarn).

***DRUDE** Carl George (1852–1933), botaniste allemand, professeur à l'École polytechnique de Dresde, directeur du Jardin botanique de cette ville, a collaboré à la *Flora brasiliensis* de C.F.P. MARTIUS et publié sur *Victoria regia* et les plantes parasites (*Neottia*, *Monotropa*). Il a fait des recherches sur la géographie et l'écologie des plantes, notamment en Allemagne (Atlas, manuel de géographie botanique – 1887 et 1890).

DUCHARTRE Pierre (1811–1894), d'abord professeur à l'Institut Agronomique de Versailles (1849), il a été nommé professeur de botanique à la Sorbonne en 1861. Auteur de *Éléments de botanique* (1885 – édité trois fois), il réalisa divers travaux sur les arbres et les arbustes, sur la physiologie et ses applications aux cultures, la flore des jardins d'Europe, les orchidées, les maladies cryptogamiques de la vigne... Il était membre de l'Académie des Sciences.

DUFOUR° Jean-Marie (Léon) (1780–1865), médecin militaire, réalisa un herbier de 8.000 planches pyrénéennes et publia *Diagnoses et observations critiques sur quelques plantes d'Espagne mal connues ou nouvelles* en 1861 (campagne militaire d'Espagne).

DUFOUR Édouard (1829–1882), naturaliste, réalisa un herbier de 50.000 échantillons et dirigea le Muséum d'Histoire Naturelle de Nantes.

DUFFOUR Charles (1864–1946), instituteur, fondateur de la Société française d'échanges de plantes, réalisa un herbier de 280 classeurs. Il fut directeur de la revue *Le Monde des Plantes* jusqu'en 1932.

DULAC Joseph (1827–1897), chanoine helléniste, auteur de la première flore des Hautes-Pyrénées (Cryptogames et Phanérogames), publia une *Flore mystique*.

DUNAL Michel Félix (1789–1856), médecin-botaniste, professeur à la Faculté des Sciences de Montpellier (dont il fut le doyen), était un spécialiste du genre *Solanum* et des Annonacées. Il dirigea le Jardin des Plantes de Montpellier. Le genre *Dunalia* (Solanacées) lui est dédié.

DUPIAS Georges (1917–1987), professeur agrégé de sciences naturelles, fut un spécialiste de la flore des Pyrénées et des Urédinées. Sous-directeur du Service de la Carte de la Végétation de la France et collaborateur de Paul REY, il contribua, de 1963 à 1982, à la réalisation de nombreuses cartes de la végétation de la France au 1/200.000°.

DUPONT Pierre (1928–2017), professeur à la Faculté des Sciences de Nantes, fit des recherches sur la flore et sa distribution dans le domaine atlantique européen. Il se consacra à la protection du patrimoine naturel en Loire-Atlantique (marais de la Donge, estuaire de la Loire) et en Bretagne (1^{er} conservatoire botanique).

DUPUIS Aristide (1823–1883), botaniste agronome, est l'auteur d'ouvrages de botanique appliquée (horticulture, plantes potagères, fruitières, médicinales, agricoles, forestières, ...).

DURAND Eugène (1863–1911), ingénieur forestier et œnologue, professeur à l'École d'agriculture de Montpellier, publia sur la culture et les maladies de la vigne, sur les cultures fruitières. Il s'intéressa aux stations de chêne vert en France. Il fut directeur de l'École de viticulture de Beaune.

***DURANDO** Gaetano Leone (1811–1892), pharmacien botaniste italien, réalisa un important herbier d'espèces d'Algérie (régions d'Alger et Oran) en lien avec l'Union agricole d'Afrique. Fourériste engagé (École sociétaire), il donna bénévolement des cours publics de vulgarisation botanique à Alger.

DURIEU DE MAISONNEUVE Michel Charles (1796–1878), officier (campagne d'Espagne, 1823), publia une flore d'Algérie en collaboration partielle avec Ernest COSSON (deux vol., 1846–1849, 1854–1867). Il fut directeur du Jardin des Plantes de Bordeaux à partir de 1853.

DURRIEU Guy (1931–2016), professeur à la Faculté des sciences de Toulouse, spécialiste des rouilles, publia *Écologie des champignons* (1993), de nombreux articles sur la flore microfungique des Pyrénées et de l'Himalaya (Népal) ainsi que des notes de vulgarisation. Il fut directeur du Laboratoire Forestier.

DUVAL-JOUE° Joseph (1810–1883), naturaliste, professeur de philosophie, fit des recherches en agrostologie (Joncacées, Cypéracées, Poacées) et sur les cryptogames vasculaires.

EMBERGER Louis (1897–1969), pharmacien botaniste, fut directeur du Service de botanique de l'Institut scientifique chérifien de Rabat (1926–1936). Il publia une carte phytogéographique du Maroc au 1/500.000°. Professeur à l'Institut de botanique de Montpellier de 1937 à 1969, il est l'auteur de *Éléments de morphologie florale* (1931), *Éléments de paléobotanique et de morphologie comparée*. Il participa au *Traité de Botanique* de M. CHADEFAUD (1960). Il distingua les climats méditerranéens selon un quotient pluviométrique et un « indice d'aridité ». Il créa à Montpellier, en 1947, le Service de la carte des groupements végétaux au 1/20.000° puis un Centre d'études phytosociologiques et écologiques en 1961.

EMBRY Jean-Antoine (1765–1841), fut médecin et botaniste à Cuxac-Cabardès (Aude).

ÉMERY Adrien Auguste Henri (1828–1899), professeur de botanique, minéralogie et géologie (1872) puis de botanique (1883) à la Faculté de sciences de Dijon (dont il fut le doyen en 1882), fit notamment des recherches sur la multiplication de la vigne et l'étiollement des plantes. Il publia *Vie végétale* (1878) et *Premiers cours de botanique - histoire des principales familles* (non daté).

***ERIKSSON** Jakob (1848–1931), botaniste phytopathologiste suédois, professeur d'Université (Uppsala, Stockholm), dirigea un département de physiologie végétale devenu « Institution centrale expérimentale en agriculture ». Spécialiste des rouilles, il est l'auteur de travaux sur les maladies fongiques des cultures.

***ERRERA** Léo (1858–1905), botaniste belge, professeur à l'Université libre de Bruxelles, fonda un laboratoire d'anatomie et de physiologie végétale. Sa thèse (1879) porta

sur le glycogène, réserve glucidique des jeunes champignons. Il publia une *Leçon élémentaire sur le Darwinisme* (1904) et un *Cours de physiologie moléculaire* (posthume, 1907). Il fut membre de l'Académie royale de Belgique.

FABRE° Jean-Henri (1823–1915), surtout connu pour ses travaux d'entomologie, fut d'abord instituteur à Carpentras, en Corse (1849) puis de nouveau à Carpentras (1853). Il étudia la flore de la Corse, les champignons du Mont Ventoux et les Sphaeriacées du Vaucluse, publia des notes sur les Ophrydées, les vesces, les Cucurbitacées... Il fit des recherches sur la garicine (produite par la garance).

***FAIRCHILD** David (1869–1954), botaniste explorateur américain, introduisit des milliers de plantes exotiques aux États-Unis (soja, pistache, bambous, dattes, etc.). Il créa, en 1936, le *Fairchild Tropical Botanical Garden* de Floride qui fait aujourd'hui partie du *National Tropical Botanical Garden*.

FAIVRE Ernest (1827–1879), médecin naturaliste, professeur de botanique à la Faculté des sciences de Lyon (1858), puis doyen de cette Faculté, fut directeur du jardin botanique. Il fit diverses recherches sur la floraison, les laticifères, les *Nepenthes*, la variabilité des espèces, la question de la génération spontanée...

FAURE Joseph-Pamphile (1835–1896) (prêtre) créa la Société dauphinoise pour l'échange des plantes et constitua un important herbier (53 cartons).

FERRÉ DE Yvette (1915–2003), professeure à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse, publia différents travaux sur l'ontogénie, la systématique et la phylogénie des Abiétacées (thèse, 1951). Elle administra l'arboretum de Jouéou (Haute-Garonne) et le Laboratoire Forestier (1966–1980). Elle a participé au *Traité de Botanique* (partie Bryophytes-Ptéridophytes) des éditions Masson (Paris, 1978).

FLAHAULT Charles (1852–1935), professeur à l'Institut de Botanique de Montpellier (1883–1927), fit des missions en Laponie, Suède et Angleterre (1878–1880) et des recherches sur les flores de France, d'Afrique du Nord et de divers pays d'Europe. Il fonda l'Institut de botanique de Montpellier en 1889 et fut co-créateur, avec Georges FABRE, de l'arboretum de l'Hort-de-Dieu (Aigoual). Considéré comme le « père de la phytogéographie », il concrétisa l'idée d'une cartographie synthétique de la végétation, jeta les bases de la « phytosociologie » et du concept « d'association végétale ». Il était membre de l'Académie des Sciences.

***FLORIN** Carl Rudolph (1894–1965), botaniste paléontologiste suédois, professeur à l'Université de Stockholm en 1942, fut un spécialiste des conifères primitifs, notamment de leurs relations avec les Cordaïtales. Il publia *Die Koniferen des oberkarbon und des unteren Perms* (huit parties, 1938–1945). Il est l'auteur d'une note sur le fossile vivant *Metasequoia*. Il décrivit 24 genres fossiles.

FLOUS-DURAND Fernande (1908–1996), spécialiste des Abiétacées (thèse, 1936), élève d'Henri GAUSSEN, créa avec lui l'arboretum de Jouéou (Haute-Garonne). Elle a étudié le genre *Pseudotsuga*.

FOURNIER Eugène Pierre Nicolas (1834–1884), médecin botaniste, a publié de nombreuses notes sur les fougères de différentes régions du monde (Amérique, Nouvelle-Calédonie...). Il est l'auteur d'un *Essai d'archéologie botanique* (1870) et a publié sur les centres de création et apparition des végétaux (1876).

FRANQUEVILLE Albert Belhomme (comte de) (1814–1891), botaniste-pyrénéiste, réalisa un important herbier constitué de plantes pyrénéennes et de divers continents, en partie grâce à des échanges ou achats.

FUGAIRON Louis-Sophrone (1846–1922), médecin-botaniste et hydrologue, fit des *Recherches anatomiques sur le groupe des Urticinées* (thèse, 1879).

GANDOGER Jean-Michel (1850–1926) (prêtre), médecin botaniste, spécialiste du genre *Rosa*, explora le bassin méditerranéen et constitua l'un des herbiers les plus importants de la fin du 19^e siècle (800.000 échantillons), en partie grâce à l'achat et aux échanges de plantes.

***GAROVAGLIO** Santo (1821–1882), botaniste cryptogamiste italien, professeur à la Faculté de médecine de Pavie (1839–1852), dirigea le Jardin botanique de cette ville. Il fonda en 1871 un laboratoire de cryptogamie et pathologie végétale (études du phylloxera, du mildiou, ...).

GAUSSEN Henri (1891–1981), botaniste phytogéographe, professeur à la Faculté des Sciences puis à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse (1931–1961), spécialiste de la flore pyrénéenne, est l'auteur d'une thèse sur la moitié orientale des Pyrénées (1926). Il publia *Les Gymnospermes actuelles et fossiles* (16 vol., 1942–1979) et émit des idées nouvelles sur l'évolution (peudocycles évolutifs, surévolution), prôna l'utilisation de l'ontogénie dans les hypothèses phylogéniques. Il créa, à Jouéou, le Laboratoire sylvo-pastoral (1921), un arboretum (1934) ainsi que le Laboratoire Forestier (1928) et la Fédération Pyrénéenne d'Économie Montagnarde (1932). Auteur de la notion de « séries de végétation » regroupées en étages, il définit des « bioclimats » fondés sur des « diagrammes ombrothermiques » et l'« indice xéothermique » (collab. F. BAGNOULS). Il créa le Service de la Carte de la Végétation de la France au 1/200.000^e (CNRS), qu'il dirigea de 1945 à 1961, puis l'Institut de la Carte Internationale du Tapis Végétal (cartes au 1/1.000.000^e et à différentes petites échelles) qu'il dirigea de 1960 à 1967.

GAY Jacques Étienne (1786–1864), fonctionnaire, botaniste franco-suisse, collabora à la *Flora Helvetica*, créa de nouveaux genres et rédigea de nombreuses monographies. Le genre *Gaya* (Malvacées) lui est dédié.

GAY Claude (1800–1873), botaniste et historien, a fait d'importantes recherches sur la flore chilienne.

GÉNEVOIS Louis (1900–1989), professeur à la Faculté des Sciences de Bordeaux, fit des recherches sur le métabolisme de la cellule végétale, sur la maturation des fruits et sur les processus de fermentation alcoolique et lactique. Il a publié des traités de chimie biologique (réédités de 1957 à 1964), ainsi qu'un ouvrage sur les *Mutations biochimiques chez les végétaux supérieurs* (1973).

GERBER Charles (1865–1928), pharmacien botaniste, professeur de matière médicale à la Faculté de médecine et pharmacie de Toulouse (1920-1928), étudia les conditions chimiques et biologiques de la maturation des fruits et leur respiration (thèse, 1896), la saccharification de l'empois d'amidon, le rôle des présures végétales, des agents de la coagulation du lait... Il s'intéressa à la reproduction des plantes, à la tératologie (Brassicacées), à la floristique méditerranéenne et pyrénéenne, à la botanique appliquée...

GLAZIOU Auguste (1833–1906), ingénieur paysagiste, publia un ouvrage sur les cryptogames vasculaires du Brésil (deux vol., collab. A.L.A. FÉE, 1870). Il dirigea les parcs et jardins de la Maison Impériale brésilienne en 1869 et les Jardins de Quinta da Boa Vista. Le genre *Neoglaziovia* (Broméliacées) lui est dédié.

GODRON Dominique (1807–1880), médecin botaniste, professeur de médecine à Nancy (1835) puis d'histoire naturelle à la Faculté des sciences de Nancy (1854), est l'auteur d'une *Flore de France ou description des plantes qui croissent naturellement en France et en Corse* (trois t., collab. Jean Charles GRENIER, 1848–1853). Il publia des travaux sur la géographie botanique et les migrations des végétaux. Le Jardin botanique de Nancy, qu'il dirigea, lui a été dédié en 1993.

GRANEL Maurice (1853–1934), médecin botaniste, professeur de botanique à la Faculté de médecine de Montpellier et à l'Institut de botanique, fut directeur du Jardin des Plantes de Montpellier de 1889 à 1932. Il est notamment l'auteur de travaux sur les maladies des céréales (ergot du seigle, caries, rouilles, ...).

GRENIER Jean Charles (1808–1875), médecin botaniste, professeur d'histoire naturelle puis de botanique à l'École de médecine (1837) puis à la Faculté de médecine de Besançon (1845), est l'auteur d'une *Flore de France ou description des plantes qui croissent naturellement en France et en Corse* (collab. D. GODRON – trois t., 1848–1853), de travaux sur la flore des Alpes du Dauphiné et des environs de Marseille.

GUIGNARD Léon (1852–1928), pharmacien botaniste, professeur à la Faculté des sciences de Lyon puis à l'École de pharmacie de Paris (qu'il dirigea), fut un spécialiste de la morphologie et du développement des végétaux. Il fut président de la Société Botanique de France. Il était membre de l'Académie de Médecine.

GUINIER Marie-Joseph Philibert (1876–1962), ingénieur forestier, directeur de l'École Nationale des Eaux et Forêts de Nancy (1921–1941), publia *Atlas des arbres, arbustes, arbrisseaux et sous-arbrisseaux croissant spontanément ou naturalisés en France et dans les régions limitrophes* (1912), *Formation et structure du bois* (1942), *Technique Forestière...* (1947, 1951, 1963), *La forêt cette inconnue* (1961)... Il fut un pionnier des recherches sur la technologie et la typologie forestière. L'École supérieure du bois fut créée grâce à lui (1934). Il était membre de l'Académie d'Agriculture et de l'Académie des Sciences.

HALLÉ Francis (1938), professeur à l'Institut de botanique de Montpellier (1971–1999), est l'auteur de nombreux ouvrages sur les arbres : *Éloge de la plante, pour une nouvelle biologie* (1999), *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux* (2004), *Architecture des plantes* (2004), *Plaidoyer pour l'arbre* (2005), *La vie des arbres* (2011), *Plaidoyer pour la forêt tropicale* (2014)...

HALLÉ Nicolas (1927–2017), botaniste (écrivain et collectionneur), frère de Francis Hallé, professeur au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, est l'auteur de travaux sur de nombreuses familles de plantes africaines. Le genre *Halleorchis* (Orchidacées) lui est dédié.

HAMANT Claude (1913–1999), cytologiste phytopathologiste, professeur à l'École Nationale Supérieure Agronomique de Toulouse, fit notamment des recherches sur les cryptogames et la malherbologie.

***HANBURY** Thomas (1832–1907), botaniste amateur-collectionneur anglais, créa un jardin exotique de 18 ha à La Mortola, Italie (« Jardin Hanbury ») comprenant des arbres d'origine australienne, une palmeraie, un grand nombre de Cycadacées et des plantes succulentes. La collection comptait 7.000 espèces en 1996.

***HASSKARL** Justus Carl (1811–1894), botaniste explorateur allemand, conservateur adjoint du Bogor Botanical Garden, est l'auteur de travaux sur les Commélinacées et le genre *Cyathea*. Il créa l'Herbier de Bogor et la *Bibliotheca bogoriensis* (1842). Le genre *Hasskarlia* (Euphorbiacées) lui est dédié.

HECKEL Édouard (1843–1916), pharmacien de marine et médecin, professeur d'Université (sciences, pharmacie, médecine – Montpellier, Grenoble, Marseille), herborisa en Martinique, Nouvelle-Calédonie et Australie, à Java, Ceylan et aux Îles de la Sonde. Spécialiste des plantes tropicales médicinales, toxiques et industrielles ainsi que de pathologie végétale, il fonda l'Institut colonial et le Musée colonial de Marseille en 1893. Il dirigea le Jardin botanique et le Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille.

HICKEL Paul (1861–1935), agronome et forestier, conservateur des Eaux et Forêts, créa la Société dendrologique de France (1908) et une Ligue forestière internationale (*Silva mediterranea*, 1922) sous l'égide de la FAO. Il est l'auteur de travaux sur les genres *Abies*, *Quercus* et sur les plantules et graines des arbres et arbustes. Il a publié *Dendrologie forestière* en 1932.

***HOOKE**r William Jackson (sir) (1785–1865), botaniste anglais, titulaire de la chaire royale de botanique de l'Université de Glasgow, fut le directeur-créateur des Kew Gardens à partir de 1845. Il rédigea deux ouvrages sur la flore britannique et fit d'importants travaux sur les fougères et les mousses. Il publia *Icones plantarum* (10 vol., 1827–1854) et fut l'initiateur du premier Muséum de plantes d'importance économique en 1847. Il était membre de la Royal Society.

***HOOKE**r Joseph Dalton (sir) (1817–1911), juriste, médecin botaniste anglais, fils de William Jackson HOOKEr, rédigea de

nombreuses flores. Il est co-auteur, avec George BENTHAM, des *Genera plantarum* (sept vol., 1862–1883). Il dirigea les Kew Gardens. Il fit des expéditions dans divers pays des mers australes, de l'Inde à l'Himalaya, en Palestine, au Maroc et aux États-Unis. Il était membre de la Royal Society.

HOUTOU DE LA BILLARDIÈRE Jacques (1755–1834), médecin botaniste, fit des missions en Angleterre, dans les Alpes, au Moyen-Orient (derniers cèdres du Liban), en Corse et Sardaigne, Afrique du Sud, Australie (sud-ouest) et Tasmanie. Il fit partie de la mission à la recherche de LA PÉROUSE (1791) et de la Commission des sciences et des arts (campagne d'Italie, 1796). Il était membre de l'Académie des Sciences.

HUSNOT Pierre (1840–1929), agronome, étudia la flore de divers pays d'Europe, d'Afrique, des Antilles et des Îles Canaries de 1862 à 1875. Bryologue et agrostologue, il créa la *Revue Bryologique*.

***JACKSON** Albert Bruce (1876–1947), botaniste anglais, assistant aux Kew Gardens puis à l'Imperial Institute de Londres, est l'auteur ou le co-auteur d'ouvrages sur les arbres. Il étudia plus particulièrement les Conifères et publia *Handbook of Coniferae* (1923, réédité en 1966) et *Identification of Conifers* (1946).

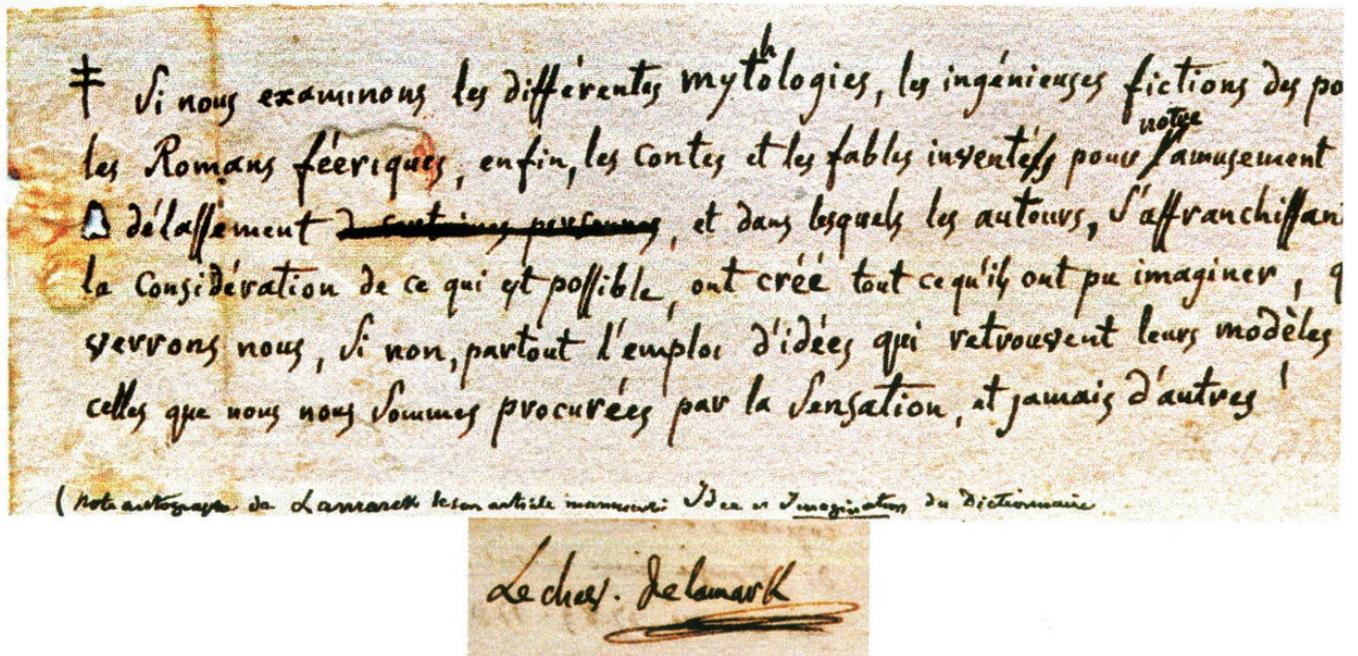
JOVET Paul (1896–1991), directeur de recherches (CNRS) au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, participa

à la révision de la *Flore descriptive et illustrée de la France* d'Hippolyte COSTE (sept suppléments) et contribua à la réalisation de cartes de la végétation de la France au 1/200.000^e (Paris, Bayonne, Melun).

LAGRÈZE-FOSSAT Arnaud Rose Adrien (1814–1874), avocat historien, publia une *Flore du Tarn-et-Garonne ou description des plantes qui croissent spontanément dans ce département* (1847). Il a rédigé des mémoires sur l'amendement des terres, sur le *Rhinanthus* parasite du blé... Il constitua un important herbier.

LAMARCK^o (Chevalier de MONET) Jean-Baptiste Pierre Antoine (1744–1829) est l'auteur d'une *Flore française*, sous l'égide de BUFFON (1779). Il rédigea le 1^{er} tome du *Dictionnaire de Botanique* de l'*Encyclopédie méthodique* de Charles Joseph PANCKOUCKE (1783) et fut « Garde des herbiers du Cabinet du Roi » en 1789. Il participa, en 1793, à la création du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et rédigea une partie du Nouveau dictionnaire d'Histoire naturelle (24 vol., 1817) (cf. Fig. 6 ci-dessous). Il est l'auteur de la théorie évolutive du « Transformisme ». Il était membre de l'Académie des Sciences.

LARAMBERGUE (GAZEL) Jean-Henri DISSITON DE (1808–1883), botaniste amateur, étudia la flore du Tarn et sa distribution géographique.



"Si nous examinons les différentes mythologies, les ingénieuses fictions des poètes, les romans féeriques, enfin, les contes et les fables inventés pour notre amusement ou notre délassément, et dans lesquels les auteurs, s'affranchissant de la considération de ce qui est possible, ont créé tout ce qu'ils ont pu imaginer, qu'y verrons nous, si non (sic), partout l'emploi d'idées qui retrouvent leurs modèles dans celles que nous nous sommes procurées par la sensation, et jamais d'autres !"

Fig. 6. Manuscrit autographe de Jean-Baptiste LAMARCK avec signature « Le chevalier de LAMARCK » : brouillon (fragment) de l'article *Imagination* du *Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle*, vol. 16 : 128–129 (1827).

LASCOMBES Georges (1910–1974), physiologiste et botaniste, professeur à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse, rédigea *Physiologie et morphogénèse de la betterave en climat de montagne* (thèse, 1963). Ses travaux sur les xéromorphoses des plantes montagnardes et sur l'influence du froid nocturne en haute montagne - notamment sur les protéines - ont été menés au Pic du Midi de Bigorre et à Toulouse. Il a participé à la réalisation de cartes de la végétation au 1/200.000^e (Toulouse, Tarbes et Mont-de-Marsan).

LATERRADE Charles (1818–1876), botaniste amateur, fut sous-directeur du Jardin botanique de Bordeaux et professeur au cours municipal de la ville. Il fonda la revue *Le Progrès* et organisa des cours pour adultes.

LAVALLÉE Alphonse (1835–1884), horticulteur, créa l'arboretum de Ségrez (près de Boissy-sous-Saint-Yon, Essonne) dont il était propriétaire et où il introduisit des espèces ligneuses du monde entier. Il publia deux ouvrages sur l'arboretum (1855–1877) et des notes sur les cépages de vigne, l'introduction de la pomme de terre, la rhubarbe, les clématites, ...

LEBRUN Jean-Pierre (1932) a été botaniste au Laboratoire de l'Institut d'élevage et de médecine vétérinaire de Maisons-Alfort et au Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique et Développement (CIRAD). Spécialiste des flores africaines, il a constitué, de 1962 à 1998, un herbier des flores sèches d'Afrique tropicale, a publié divers ouvrages et articles en collaboration avec le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et le Conservatoire de botanique de Genève.

LE BRUN Pierre (1890–1970), botaniste au CNRS, collaborateur d'Henri GAUSSEN, fut l'un des meilleurs spécialistes de la flore européenne (région méditerranéenne, Allemagne, Alpes, Pyrénées, ...). Il a constitué un herbier remarquable conservé à l'Institut de botanique pyrénéenne de Bagnères-de-Bigorre.

LECLERC DU SABLON Albert Mathieu (1859–1944), professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse (1891–1921), est l'auteur d'un *Cours de botanique* (collab. Gaston BONNIER, 1903–1904), d'un *Traité de physiologie végétale* (1911) ainsi que d'ouvrages sur les *Incertitudes de la Biologie* (1912, 1917), l'osmose (1920), les lois de l'hérédité, les graines (réserves et germination)... Il a été doyen de la Faculté des Sciences de 1893 à 1905. Il consacra sa retraite à l'agriculture.

***LECOYER** Cyprien Joseph (1835–1899), instituteur-botaniste belge, est l'auteur de recherches floristiques sur la Wavre et de travaux sur le genre *Thalictrum* (1885).

LE GENDRE Charles Valentin (1841–1935), botaniste amateur, fondateur de la Société botanique du Limousin, est l'auteur d'une *Flore du Limousin* (1893-1895) et d'un *Catalogue des plantes du Limousin* (1914, 1922). Il réalisa un herbier scolaire de 200 plantes à l'attention des agriculteurs et écoliers. Il fut directeur de l'Académie internationale de géographie botanique (1909).

LEGRÉ Ludovic (1838–1904), avocat, botaniste amateur, a publié divers articles sur la flore des Bouches-du-Rhône et de Provence.

LEGRIS Pierre (1921–1988), ingénieur forestier, phytogéographe, directeur de recherche au CNRS, a publié une thèse sur *La végétation de l'Inde : écologie et flore* (1963). Il créa une Section scientifique à l'Institut Français de Pondichéry. Il la dirigea de 1960 à 1975. Auteur de nombreuses cartes de la végétation du sud et sud-est asiatique (bilingues), d'Afrique du Nord et d'Amérique du Sud, il succéda à Henri GAUSSEN à la direction de l'Institut de la Carte Internationale du Tapis Végétal (ICITV) de 1961 à 1986.

LE JOLIS Auguste-François (1823–1904), négociant, botaniste amateur, fut spécialiste des algues marines (herbier de 200.000 échantillons). Il fonda la Société d'horticulture de Cherbourg et fut co-fondateur de la Société nationale d'histoire naturelle et de mathématiques de Cherbourg (1851) qu'il dirigea durant 50 ans.

LE MAOUT° Jean Emmanuel (1799–1877), médecin naturaliste, publia un atlas élémentaire de botanique (1848), un ouvrage sur les trois règnes de la nature (1851), une flore élémentaire des jardins et des champs (1855 et 1865) et un *Traité général de botanique descriptive et analytique* (collab. J. DECAISNE, 1868).

LEMARIÉ Eugène (1831–1897), instituteur puis imprimeur, naturaliste collectionneur, publia sur la botanique régionale et créa la Société linnéenne de la Charente-Inférieure.

***LÉONARD** Jean Joseph Gustave (1920–2013), botaniste belge, professeur à l'Université libre de Bruxelles, fut un spécialiste de la flore et de la végétation de l'Afrique centrale sèche et de l'Iran ainsi que de la systématique des Fabacées. Il participa à une expédition trans-saharienne en 1964–65. Co-fondateur de l'Association pour l'Étude Taxonomique de la Flore d'Afrique Tropicale (AETFAT – 1951), il publia annuellement une bibliographie de botanique africaine.

LEREDDE Claude (1920–1996), professeur à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse (1961–1985), fit une *Étude écologique et phytogéographique du Tassili des N'Ajjer* (thèse, 1957). Il fut un spécialiste de la flore européenne notamment montagnarde (Alpes, Pyrénées). Il participa à la rédaction du *Précis de Botanique* (partie Angiospermes) des éditions Masson (Paris, 1963). Il dirigea le jardin botanique de l'Université (à partir de 1958) ainsi que la revue *Le Monde des Plantes* (1970-1987).

LEROY Jean-François (1915–1999), professeur-directeur au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, publia *Charles DARWIN et la théorie moderne de l'évolution* (1966), *Flore du Gabon* (1985), *Flore de Madagascar* (1991)... Il participa à la rédaction du tome 2 (végétaux supérieurs) du *Précis de botanique* des éditions Masson (Paris, 1982).

LESPINASSE Jean Martial Gustave (1807–1876), agent de change puis botaniste, réalisa un herbier d'algues et de bryophytes (22 liasses déposées au jardin botanique de Bordeaux).

LETOUZEY René (1918–1989), conservateur des Eaux et Forêts puis maître de recherche (CNRS) au Muséum National

d'Histoire Naturelle de Paris, fit une *Étude phytogéographique du Cameroun* (thèse, 1956) et publia sur la flore du Gabon (1963). Il édita, en 1985, une carte de la végétation du Cameroun au 1/500.000^e. Il est l'auteur d'une série de manuels de botanique forestière édités de 1969 à 1983.

LÉVEILLÉ Auguste Abel Victor (1864–1918) (prélat), médecin botaniste, fut un spécialiste des flores française et asiatique (description de 2.000 espèces de Chine et Corée - collab. R.P. VANOT). Il créa la revue *Le Monde des Plantes* (1891), l'Académie internationale de géographie botanique (1892) et le *Bulletin de géographie botanique* (1900). Le genre *Leveillea* (Asteracées) lui est dédié.

LIGNIER Octave (1855–1916), professeur à la Faculté des sciences de Caen, paléobotaniste, fit des recherches anatomiques sur les Calycanthacées, Myrtacées et Mélastomacées (thèse, 1887).

***LINNÉ** Carl (VON) (Carolus Linnaeus) (1707–1778), botaniste-médecin suédois, professeur d'Université (Uppsala - médecine puis botanique), créateur de la nomenclature binominale (genre et espèce), est l'auteur de nombreux ouvrages. Dans *Systema Naturae* (éditions de 1735 à 1758), il élaborera peu à peu son système de nomenclature binominale (cf. Fig. 7 ci-dessous et les « commentaires », § 2.2.1). Il

publiera *Flora Lapponica* (1737), *Genera Plantarum* (de 1737 à 1753), *Plantae camschatcenses rariores* (1750) (Fig. 7), *Philosophia botanica* (1751)... Dans le *Species plantarum* (1753) il décrivit 8.000 espèces de plantes et utilisa son système binominal. Il fondera et présidera l'Académie des Sciences de Suède.

LOISEAU Jean-Edme (1921–2008), professeur à la Faculté des sciences de Clermont-Ferrand (1959–1981), est l'auteur de travaux de morphologie et de morphogénèse (phyllotaxie notamment), de floristique, de phytosociologie ainsi que d'écologie, particulièrement en Auvergne et dans le bassin de la Loire.

LORET Henri (1811–1888), enseignant en philosophie et botaniste amateur, publia, avec A. BARRANDON, une *Flore de Montpellier* (1876 et 1886) et étudia la flore de l'Hérault, du Gard et de la Lozère.

MABILLE° Paul (1853–1923), professeur agrégé de sciences naturelles, est l'auteur de catalogues des plantes de la région de Dinan - Saint-Malo et des plantes indigènes ou cultivées de Corse (*Herbarium corsicum* : spécimens en vente en liaison avec Ernest COSSON).

***MAC LEOD** Julius (1857–1919), naturaliste belge, professeur de botanique à Gand (puis à Manchester durant la

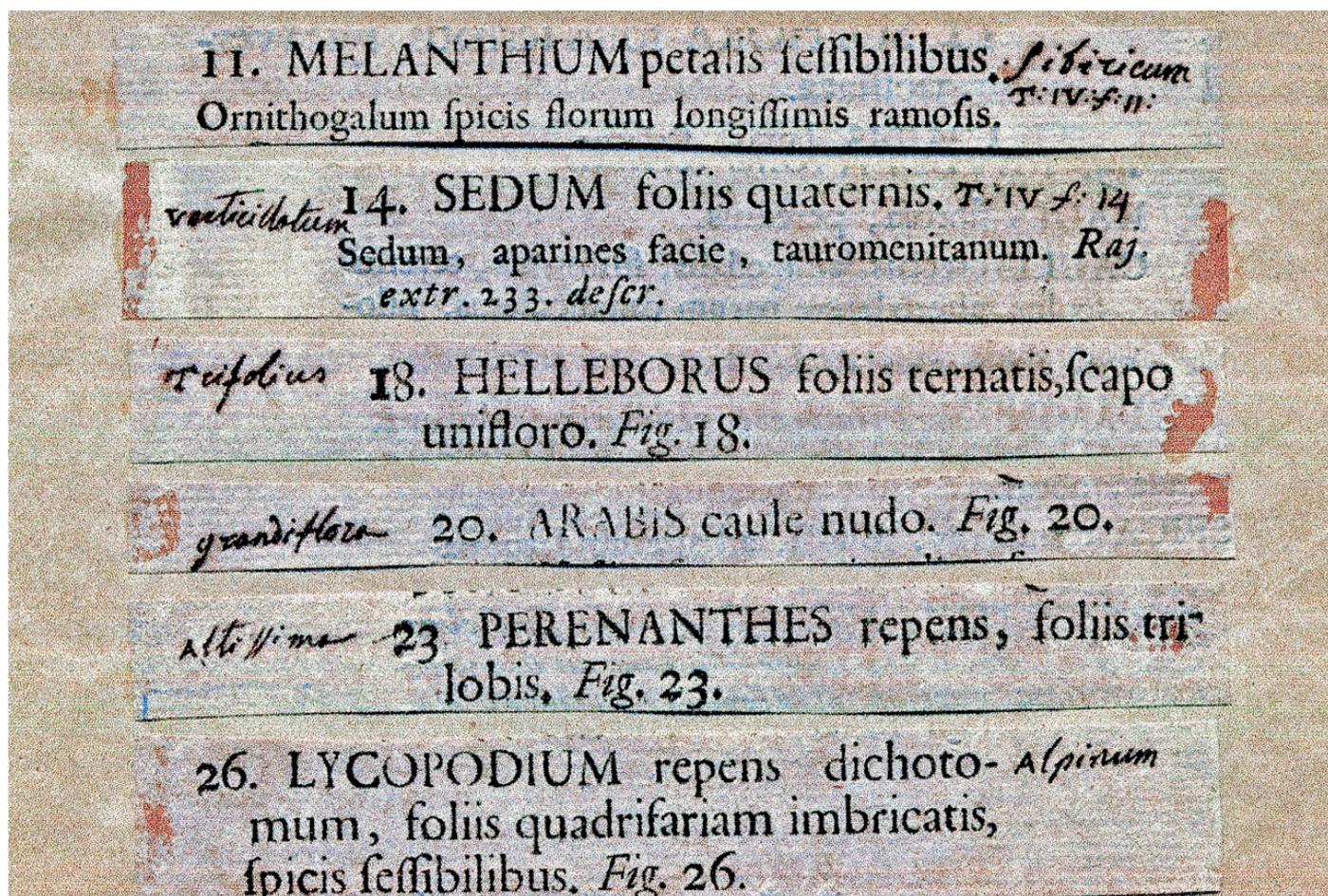


Fig. 7. Étiquettes d'herbier, avec noms d'espèce de la main de CARL VON LINNÉ, correspondant à l'ouvrage *Plantae Camschatcenses Rariores qua praeside Dn. D. Carolo Linnaeao...*, Upsaliae, 1750, December 22. (cf. § 2.2.1. des « Commentaires »).

1^{re} Guerre mondiale), directeur du jardin botanique de Gand, publia des travaux sur la biologie des plantes (multiplication et distribution géographique, pollinisation par les insectes, relations plantes-fourmis...), sur la végétation du Sahara, sur les flores de Belgique et des Pyrénées.

***MAC MILLAN**^o Conway (1867–1929), naturaliste américain, professeur à l'Université du Minnesota, publia sur la flore du Minnesota et sur la biologie des plantes. Il dirigea la Minnesota Seaside Station.

MAGNIN Antoine (1848–1926), médecin botaniste, professeur de botanique à la Faculté des sciences (1894) et à l'École de médecine de Besançon (1900), fut un spécialiste de la flore lacustre (Jura), de cryptogamie – lichénologie et de géographie des plantes (lyonnais). Il a été doyen de la Faculté des sciences. Il dirigea le Jardin de la Tête d'Or de Lyon (1881–1884) et présida la Société Botanique de France.

***MAIDEN** Joseph (1859–1925), botaniste anglo-australien, directeur du Jardin botanique de Sydney (1896), est l'auteur de très nombreux travaux sur la flore australienne. Il publia *Useful native plants of Australia* (1889), *Bibliography of Australian Economic Botany* (1892), *The Flowering Plants and Ferns of New South Wales* (1895–1898), *Forest Flora of New South Wales* (1904, 1924), *Illustrations of New South Wales plants* (1907, 1911), *A census of New South Wales plants* (1916), *The weeds of New South Wales* (1920)... Il fut un spécialiste des plantes d'intérêt économique, (genres *Eucalyptus*, *Acacia*...).

MAILLE Alphonse (1812–1865), juriste, botaniste amateur (élève d'Antoine-Laurent DE JUSSIEU), constitua un herbier de 60.000 échantillons et publia, avec Timothée PUEL, des exsiccata des espèces critiques d'Europe. Sa bibliothèque (*Reliquiae Mailleanae* - 1869) contenait 618 ouvrages. Il organisa bénévolement des herborisations dans la région parisienne. Le genre *Maillaea* (Poacées) lui est dédié.

MAIRE René Charles Joseph (1878–1949), médecin botaniste, phytogéographe, cytologiste et mycologue, professeur de botanique à la Faculté des sciences d'Alger (1911), est l'auteur d'une *Flore d'Afrique du Nord* (16 vol., 1953 – posthume). Il fut également spécialiste de la flore du Sahara central. Il fut membre fondateur de la Station internationale de géobotanique méditerranéenne et alpine de Montpellier.

MALINVAUD Louis (1836–1913), botaniste amateur, spécialiste de la flore du Lot et du genre *Mentha*, fut l'ami et le soutien, avec Charles FLAHAUT, d'Hippolyte COSTE dans la réalisation de sa *Flore descriptive et illustrée de la France*. Il fut secrétaire général de la Société Botanique de France (1884–1904).

MANGENOT Georges (1899–1985), médecin botaniste, professeur à la Sorbonne (1945), est l'auteur de travaux sur la flore et les groupements végétaux d'Afrique occidentale humide ainsi que sur le déterminisme écologique de ces derniers en Côte d'Ivoire. Il dirigea l'Institut d'enseignement et de recherches tropicales d'Adiopodoumé (IDERT) dès sa création (1946). En 1961, il créa à Paris l'Institut de biologie

végétale. Il était membre de l'Académie suisse des sciences et correspondant de l'Académie des sciences d'outre-mer.

MANGIN Louis (1852–1937), cryptogamiste, professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (1904), participa à la 2^e expédition Charcot dans l'Antarctique (1908–1910) et publia *Phytoplankton de l'Antarctique* en 1915. Auteur de cours de physiologie végétale et de botanique élémentaire, il dirigea le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris de 1920 à 1931. Ses travaux portent sur la microchimie des tissus végétaux, la phytopathologie, la botanique appliquée... Il fut un précurseur de la protection de la nature (Réserve de Camargue). Il était membre de l'Académie des Sciences et de l'Académie d'Agriculture.

MARCHAND Léon Nestor (1833–1911), médecin et pharmacien, professeur à l'École supérieure de pharmacie de Paris, auteur de *Éléments de botanique* (1873) et de *Botanique cryptogamique pharmaco-médicale* (1880–1883), fut un spécialiste des Mycophytes et Phycophytes.

MARNIER-LAPOSTOLLE Julien (1902–1976), botaniste horticulteur, auteur de descriptions de plantes succulentes (*Kalanchoe*, *Parviopuntia*...), créa, à la Villa « Les Cèdres » de Saint-Jean-Cap-Ferrat (héritée de son père), une collection vivante de plantes exotiques, surtout succulentes. Il a fait de nombreux voyages dans le monde pour étudier les plantes dans leur milieu naturel. Il est co-fondateur de la revue *Cactus*.

MARTINS Charles Frédéric (1806–1889), médecin naturaliste d'origine allemande, fut professeur de sciences naturelles (1846) puis de botanique médicale (1851) à Montpellier. Il participa à de nombreuses expéditions à travers le monde et publia *Du Spitzberg au Sahara*... en 1866. Il correspondit avec DARWIN. Il dirigea le Jardin des Plantes de Montpellier jusqu'en 1879.

MARTRIN-DONOS Julien Victor (comte de) (1801–1870), botaniste autodidacte, est l'auteur de *Plantes critiques* (1862), d'une *Florule du Tarn ou énumération des plantes qui croissent spontanément dans le département du Tarn* (872 p., 1864) complétée par *Végétaux cellulaires* (1867 – collab. E.J.M. JEANBERNAT). Il constitua un très important herbier de plantes du midi de la France (Herbiers de Montpellier et San Francisco).

***MASTERS** Maxwell Tylden (1833–1907), médecin botaniste britannique, a collaboré aux travaux des Kew Gardens de Londres. Il contribua à la rédaction de nombreuses flores : *Flora of British India*, *Flora of Tropical Africa*, *Flora Capensis*, *Flora Brasiliensis*... Il participa au « *Prodromus*... » de P. DE CANDOLLE. Il publia *Vegetable teratology* (1869), *Plant life* (1883), *Botany of the beginners* (1872) ..., édita *Gardener's Chronicle* de 1866 à 1907. Il était membre de la Royal Society.

MAUGERET Louis Alexandre (1828–1910), botaniste amateur, fit divers rapports d'herborisation pour la Société Botanique de France (régions de Béziers et Narbonne).

MIÈGE Jacques (1914–1993), agronome généticien, spécialiste de la flore tropicale africaine, fut chercheur à l'ORSTOM (1947–1956) puis dirigea l'Institut d'enseignement et de recherches

tropicales d'Adiopodoumé (Côte d'Ivoire). Il a été professeur de botanique à l'Université de Dakar jusqu'en 1965 puis professeur et directeur des Jardins et Conservatoire botaniques de Genève de 1965 à 1979. Il publia un ouvrage sur les protéines des graines (1975), fit des travaux sur l'amélioration génétique du cotonnier, prôna l'utilisation alimentaire de l'igname. Il était membre de l'Académie des Sciences d'outre-mer.

MIRBEL (BRISSEAU) Charles François de (1776–1854), botaniste et homme politique, fut professeur à la Sorbonne puis au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Auteur d'un *Traité d'anatomie et de physiologie végétale* (1802), il est considéré comme le « père de la cytologie et de la physiologie végétale ». Il fut Intendant des jardins de la Malmaison. Il était membre de l'Académie des Sciences.

MONOD° Théodore André (1902–2000), naturaliste-humaniste, professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, dirigea l'Institut Français d'Afrique Noire de Dakar (IFAN) de 1938 à 1965 et le Laboratoire des Pêches Outre-Mer du Muséum de Paris. Il est l'auteur de publications sur la flore et la végétation en milieu désertique et subdésertique, du Sahara au Sahel, en Mauritanie, Libye... : *Remarques biologiques sur le Sahara* (1931), *Contribution à l'étude du Sahara occidental* (1939), *Notes biographiques sur l'Afrique de l'Ouest* (1948-1949), *Études sur la flore et la végétation du Tibesti* (1950), *Contribution à l'étude du peuplement de la Mauritanie : notes botaniques sur l'Adrar* (1952), *Les grandes divisions chorologiques de l'Afrique* (1956), *Les déserts* (1973)... Il publia sur les Acacias sahéliens, la myrmécophilie et les galles, la dissémination des diaspores, étudia les plantes médicinales et alimentaires indigènes africaines (1939, 1949), les arbres à encens (1979)... Il participa à la réalisation d'une carte de la végétation au sud du Tropique du Cancer (1958). Il était membre de l'Académie des Sciences (1963).

MOQUIN-TANDON° Alfred (1804–1863), médecin naturaliste, professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse (1833-1853) puis à la Faculté de médecine de Paris (1853–1863), publia des travaux sur les Chénopodiacées et la tératologie végétale. Il est l'auteur de *Éléments de botanique médicale* (1861). Il était membre de l'Académie des Sciences (1854) et de l'Académie de Médecine (1857).

MORIÈRE Jules (1817–1888), naturaliste, professeur d'histoire naturelle à la Faculté des sciences de Caen (dont il fut le doyen), publia *Considérations sur l'espèce : influence du climat, du sol, de la culture et de l'hybridité sur les plantes : étude spéciale du sol végétal* (thèse, 1859). Il rédigea diverses notes de tératologie botanique, de parasitologie et de paléobotanique et fit des conférences sur l'agriculture.

***MORIS** Joseph Hyacinthe (1796–1869), botaniste italien, professeur agrégé, fut un spécialiste de la flore de Sardaigne (1837). Il dirigea le jardin botanique de Turin.

MORQUER René (1893–1982), cryptogamiste-phytopathologiste, professeur à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse (1948-1964), rédigea une thèse intitulée *Recherches morphogéniques sur le Dactylium macrosporium* (1931). Spécialiste des Micromycètes, il est l'auteur de travaux sur

l'action morphogénétique du milieu, sur la multiplication et l'association des champignons. Il publia également sur les Ptéridospermées et les fougères fossiles (1933). Il créa une véritable école de mycologie toulousaine.

***MORREN** Charles Jacques Édouard (1833–1886), botaniste et horticulteur belge, professeur à l'Université de Liège, spécialiste des Broméliacées, fut le promoteur de l'horticulture scientifique. Rédacteur de la revue *La Belgique horticole*, il créa l'Institut de botanique de Liège en 1883. Il est l'auteur de travaux sur les plantes carnivores et la physiologie végétale (nutrition, sensibilité et mouvement). Il publia *Deux notes au sujet de l'évolution spontanée des variétés* (1867).

MOTELAY Louis Antoine Marie (dit « Léonce ») (1830–1917), naturaliste amateur (négociant), fut un spécialiste des mousses et des Hépatiques. Il constitua un herbier de 96 liasses grâce, notamment, à l'acquisition de l'herbier de Charles DURIEU DE MAISONNEUVE.

***MOTTORALE** Giovanni (1863–1952), agronome phytopathologiste italien, fut titulaire de chaire à Reggio Calabria et directeur de l'Observatoire Fitopatologico de Calabre. Il fit des recherches sur les maladies des plantes cultivées (vigne, olivier, châtaignier). L'Institut Professionale per l'Agricoltura Mottareale di Villa S. Giovanni de Reggio Calabria lui est dédié.

MOUGEOT Jean-Baptiste (1776–1858), médecin-chirurgien naturaliste, spécialiste des mousses, lichens et algues, entreprit, en 1807, un herbier de cryptogames, les *Stirpes cryptogamae vogeso-rhenanae*, qu'il collecta dans différentes régions : Vosges, Jura, Alsace, Lorraine, Forêt Noire... Il collabora ensuite avec C.G. NESTLER et K.F. SCHIMPER qui poursuivirent son œuvre. Constitué jusqu'en 1860, cet herbier contient 15 fascicules de 100 plantes ou « centuries » (1) que l'on retrouve dans de nombreux herbiers du monde. MOUGEOT a également étudié la végétation spontanée du département des Vosges (1836). Le genre *Mougeotia* (Zygnematacées) lui est dédié.

MOUGIN° Paul Louis (1866–1939), inspecteur général des Eaux et Forêts, publia un important ouvrage sur les forêts de Savoie (1919).

***MUELLER** Ferdinand Jakob Heinrich (VON) (1825–1896), botaniste australien d'origine allemande, grand explorateur de l'Australie, publia *Fragmenta Phytographiae Australiae* (12 vol., 1858-1882), *Systematic Census of Australian Plants* (1882), *Iconography of Australian Species of Acacia and Cognate genera* (1887–1888)... Il fournira à George BENTHAM la matière de sa *Flora australiensis* (1863–1878). Il est l'auteur de 800 nouvelles espèces et constitua, à partir de 1849, le plus grand herbier australien (1 million d'échantillons). Il fut directeur du Jardin botanique de Melbourne et botaniste officiel du gouvernement. Il introduisit en Australie de nombreuses plantes exotiques. Il fut membre de la Royal Society.

MURE-RAVAUX Louis Célestin (1822–1898) (prêtre) fut un spécialiste de la flore du Dauphiné (*Guide du botaniste du Dauphiné*, 13 brochures, 1879–1894) et de lichénologie-bryologie.

MUSSET Charles Raymond (1826–1892), naturaliste, fut professeur de botanique à la Faculté des sciences de Grenoble (1879-1883). Il étudia la flore du Dauphiné et défendit la théorie de la génération spontanée.

NESTLER Chrétien Geoffroy (1778–1832), pharmacien botaniste, professeur de botanique et d'histoire naturelle à l'École spéciale de médecine de Strasbourg, est l'auteur d'une monographie des potentilles (1816 – rédigée en latin). Il fut directeur du Jardin botanique de Strasbourg et collabora avec J.B. MOUGEOT pour neuf fascicules des *Stirpes Cryptogamae vogeso-rhenanae* (1).

NICOLAS Gustave (1879–1955), agronome, professeur de botanique à la Faculté des Sciences de Toulouse puis professeur de botanique agricole à l'Institut Agricole de Toulouse, est l'auteur de travaux de phytopathologie sur les plantes cultivées et spontanées. Il mit au point des méthodes d'amélioration génétique des blés dans le cadre du Centre de sélection de l'Institut Agricole qu'il dirigea de 1925 à 1945.

NOÉ François Thomas (marquis de) (1806–1887), botaniste amateur, participa à la création de la Société Botanique de France et publia deux notices dans son Bulletin.

NOULET° Jean-Baptiste (1802–1890), médecin naturaliste, fut professeur d'agriculture au Jardin des Plantes de Toulouse (1838) puis professeur d'histoire naturelle médicale à l'École préparatoire de médecine et pharmacie de Toulouse (1841). Il est l'auteur d'une *Flore du bassin sous-pyrénéen* (1837), d'un *Traité sur les champignons comestibles, suspects à vénéneux qui croissent dans le bassin sous-pyrénéen* (1838), d'une *Flore analytique de Toulouse et de ses environs* (1855–1861) ainsi que de travaux sur les végétaux fossiles. Il dirigea le Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse de 1872 à 1890.

***NYLANDER** William (1822–1899), botaniste finlandais, fut professeur à l'Université d'Helsinki (1853–1863) puis attaché au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Grand spécialiste des lichens (3.000 espèces décrites), il fit de ceux-ci – pour la première fois et selon leur mode de croissance – des indicateurs de la pollution atmosphérique. Il créa des « hagiomètres » pour mesurer la qualité de l'air.

NYSTERAKIS François (1909–1993), agronome, directeur de recherche (CNRS) à l'École Nationale Supérieure Agronomique de Toulouse, fit divers travaux sur les substances de croissance (auxines, hétéroauxines...) et le parasitisme d'origine cryptogamique.

OLIVIER° Joseph Ernest (1844-1914), naturaliste amateur, publia une *Flore populaire de l'Allier* (1886).

OZENDA Paul (1920-2019), botaniste phytogéographe, professeur à la Faculté des sciences d'Alger (1949-1954) puis de Grenoble (1954-1988), fit des recherches sur les peuplements végétaux des grands systèmes montagneux (Alpes, chaînes médio-européennes et holarctiques, américaines, marocaines...) et sur la végétation des terres arides steppiques et subdésertiques du Sahara (cartographie des écosystèmes à moyenne échelle). Il fit des travaux sur l'histologie, la systématique et la phylogénie des Angiospermes, sur le

parasitisme, les lichens des Alpes occidentales et d'Afrique du Nord... Il s'intéressa à la radiobiologie végétale. Il était membre de l'Académie des Sciences.

PAILLIEUX Nicolas Auguste (1812–1898), horticulteur, publia *Nouveaux légumes d'hiver* (1879), *Le potager d'un curieux, histoire, culture et usages de cent plantes comestibles peu connues ou inconnues* (1885 – collab. D. BOIS). Il prôna l'utilisation alimentaire du Crosne du Japon alors inconnu en France.

PAILLOT Justin (1928–1891), pharmacien botaniste, collabora avec Paul CONSTANT BILLOT dont il poursuivit la publication de l'herbier après sa mort (*Billotia*). On lui doit un Herbier de la flore de Franche-Comté (1872) et *Flora Cryptogamica Sequaniae* (1873-1897).

***PARLATORE** Filippo (1816–1877), médecin botaniste italien, professeur au Muséum Royal de Physique et d'Histoire Naturelle de Florence (qu'il dirigea), fit une étude botanique de la Sicile en 1839. Il fonda le *Giornale botanico italiano* (1844), herborisa en Laponie et Finlande (1851)... Il participa au *Prodromus*... d'Augustin PYRAME DE CANDOLLE et fit une étude de géographie botanique de l'Italie (1878). Il publia *Flora Italiana* en cinq volumes (de 1848 à 1896).

PARSEVAL-GRANDMAISON Jules Alexandre de (1795–1876), avocat, botaniste amateur, constitua un important herbier de plantes d'Europe et du monde en partie grâce à l'acquisition de spécimens auprès de botanistes correspondants (15 à 20.000 échantillons).

PÉE LABY DE SAINT-AUMONT Ernest (? – ?), chef de travaux à la Faculté des Sciences de Toulouse, a étudié les cryptogames des environs de Toulouse (1896), fait des recherches sur la botanique pyrénéenne et les hybrides de la vigne (trois éditions de *La vigne nouvelle* de 1915 à 1929).

PELLETIER-SAUTELET Jacques (1778–1870), médecin botaniste, professeur à l'École préparatoire de médecine d'Orléans (1844–1849), fut un spécialiste de la flore du Loiret (herbier de 900 planches). Il enseigna la botanique à Orléans de 1824 à 1836. Le genre *Pelleteria* (Primulacées) lui est dédié.

PÉPIN Pierre Denis (1802–1876), horticulteur, jardinier en chef de l'École de botanique du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, publia diverses notes et ouvrages sur la biologie des plantes cultivées, les fruits et légumes, les greffes, les semis, les installations de cultures...

PERRIER DE LA BATHIE Eugène (baron) (1825–1916), médecin botaniste et agronome, rédigea un *Catalogue raisonné des plantes vasculaires de Savoie*... (deux vol. posthumes - 1917, 1928). Il réalisa un herbier de 25.000 échantillons. En collaboration avec Pierre TOCHON (1819-1892), il effectua des greffes de la partie aérienne des ceps de vigne sur porte-greffe américains. Il fut professeur d'agriculture.

PICOT DE LAPEYROUSE° Philippe Isidore (1744–1818) (baron d'Empire), naturaliste et homme politique fut successivement professeur à l'École des Mines (Paris), à l'École Centrale

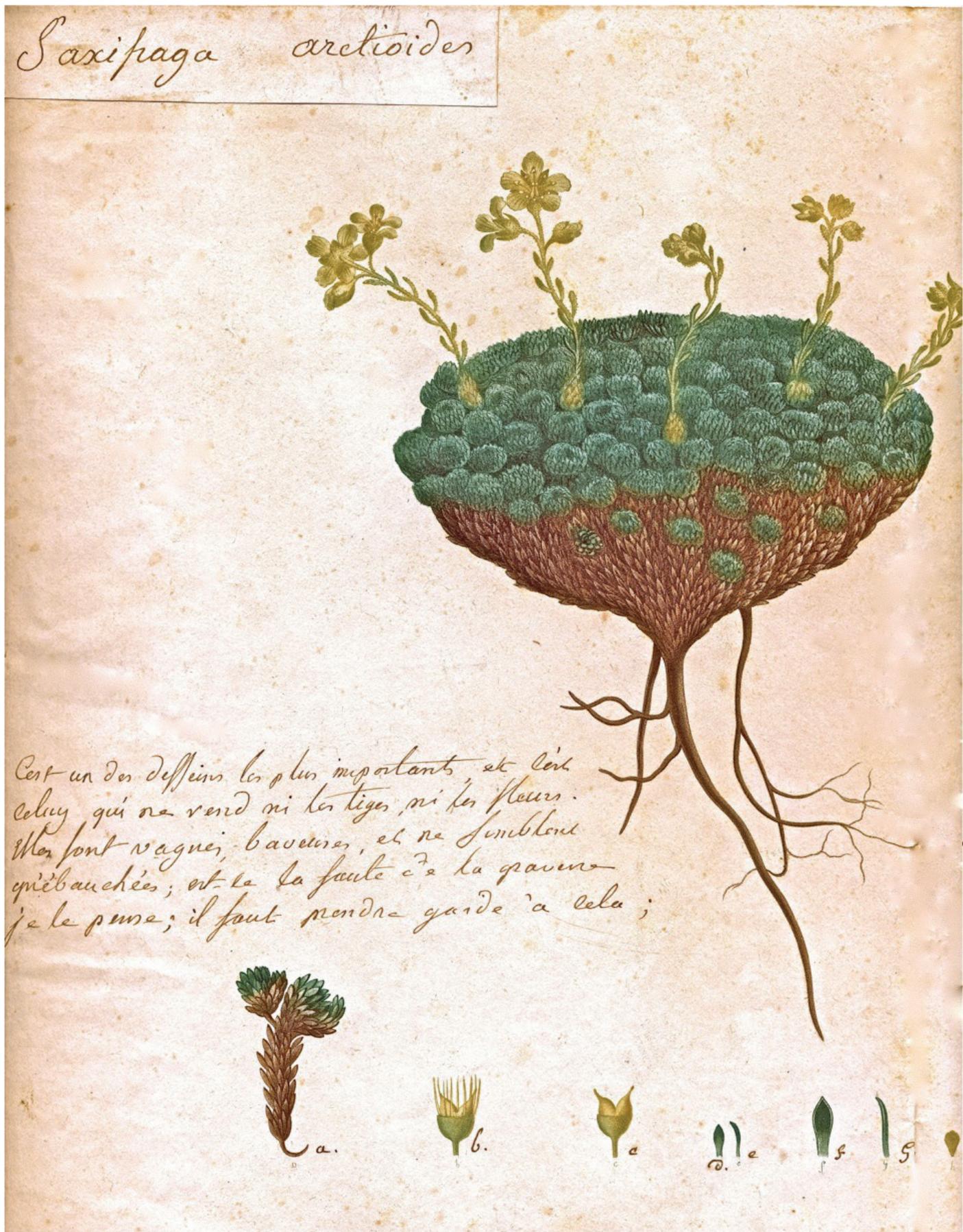


Fig. 8. Projet de dessin représentant *Saxifraga arctioides* Lapeyrouse, destiné à l'ouvrage *Monographie des saxifrages* (Ph. PICOT DE LAPEYROUSE, 1801). Annotations De PICOT DE LAPEYROUSE à l'attention du graveur : « (sic) un des dessins les plus importants et celui qui ne rend ni les tiges ni les fleurs. Elles sont vagues, baveuses et ne semblent qu'ébauchées ; est-ce la faute de la gravure, je le pense ; il faut prendre garde à cela ».

(1796), à l'École spéciale des sciences et des arts (1803) puis à la Faculté des sciences de Toulouse (1809) dont il fut le premier doyen. Il publia une Monographie des saxifrages (1801) (cf. Fig. 8 ci-contre) et *Histoire abrégée des plantes des Pyrénées et itinéraire des botanistes dans ces montagnes* (700 p., 1813) suivie d'un *Supplément...* (1818). Créateur du Jardin des Plantes de Toulouse, dont il fut directeur, il est l'initiateur du Muséum d'Histoire Naturelle de cette ville. Il fut maire de Toulouse (1800–1806).

PLANCHON Jules-Émile (1823–1888), médecin botaniste, professeur d'Université (sciences puis pharmacie et médecine, Montpellier), collabora au *Prodromus...* d'Augustin PYRAME DE CANDOLLE et s'illustra, avec Gaston BAZILLE et Félix SAHUT, lors de la découverte du phylloxera sur des racines de vigne à Saint-Martin de Crau. Il est l'auteur de *Les vignes américaines, leur culture, leur résistance au Phylloxera et leur avenir en Europe* (1875). Il décrit l'*Actinidia chinensis* (Kiwi) et publia sur les truffes et la trufficulture. Il dirigea le Jardin des Plantes de Montpellier. Il était membre de l'Académie de Médecine.

PLANCHON François Gustave (1833–1900) (frère de Jules-Émile), pharmacien botaniste-physiologiste, professeur à l'École supérieure de pharmacie de Paris (qu'il dirigea durant 14 ans), étudia notamment les plantes productrices de drogues et les identifia grâce à des observations morphologiques et microscopiques. Il était membre des Académies de Médecine et de Pharmacie.

PLANCHON Louis David (1858–1915) (fils de Jules-Émile), médecin botaniste, professeur de matière médicale à l'École supérieure de pharmacie de Montpellier (1901–1915), fit des publications sur les plantes médicinales toxiques (Aristoloches, Sapotacées), les champignons vénéneux et les drogues exotiques.

PLANTEFOL Lucien (1891–1983), professeur à la Faculté des sciences de Paris (1942–1961) est l'auteur d'un *Cours de botanique et de biologie végétale* (1930–1931) et d'un *Traité de cytologie végétale* (1932). Il établit les fondements de la théorie des hélices foliaires multiples (1948). Il a édité un cours de biologie cellulaire et végétale (1946, 1955) et étudié l'ontogénie de la fleur. Il fut spécialiste de physiologie végétale (relations entre milieu écologique et morphogénèse, respiration). Il était membre de l'Académie des Sciences.

POISSON Jules (1833–1919), sous-directeur à l'École Pratique des Hautes Études de Paris, fit des recherches sur les plantes exotiques (agaves, palétuviers, yuccas, palmiers, orchidées, Cactacées, Anacardiées), sur les espèces *Sequoia gigantea*, *Ginkgo biloba*, sur le genre *Echinocactus...*

POUCHET° Félix-Archimède (1800–1872), médecin naturaliste, professeur au Muséum d'Histoire Naturelle de Rouen, publia, en 1835, un *Traité de botanique appliquée*. Défenseur de la théorie de la génération spontanée, il est l'auteur de *Hétérogénie ou traité de génération spontanée* (1859).

PRILLIEUX Édouard (1829–1915), professeur de

phytopathologie à l'Institut Agronomique de Paris (1876), il étudia particulièrement les maladies de la vigne, des plantes agricoles et forestières. Il effectua des travaux sur les plantes parasites et sur les orchidées. Il fonda, en 1887, la Station de pathologie végétale de Paris dont il fut directeur. Il était membre de l'Académie des Sciences.

PRUNET Adolphe (1858–1933), agronome cryptogamiste, professeur de botanique agricole à l'Institut Agricole de Toulouse de 1898 à 1927, fit des recherches sur les maladies cryptogamiques des plantes (Black Rot de la vigne, maladie de l'Encre du Châtaignier...). Il fut, dès 1909, un pionnier de l'enseignement en agronomie et vulgarisa l'enseignement agricole. Il dirigea l'Institut Agricole de Toulouse de 1920 à 1925.

PUEL Timothée (1812–1890), médecin botaniste, a participé aux collections botaniques d'Alphonse Maille et publié sur la flore du Lot et la géographie botanique.

RAULIN° Félix Victor (1815–1905), naturaliste, professeur de botanique, minéralogie et géologie à la Faculté des sciences de Bordeaux, rédigea une thèse sur la flore d'Europe centrale au tertiaire (1848).

***REICHENBACH** Heinrich Gustav (1823–1889), botaniste allemand, fut un spécialiste des orchidées qu'il recevait du monde entier. Il illustra ses identifications de 192 aquarelles (réalisées par Henry George LUNE, 1857-1905) publiées mensuellement sous le nom de *Reichenbachia*.

RÉMY Jules Achille Ézéchiél (1826–1893), naturaliste explorateur, parcourut de nombreuses régions du monde. Il est l'auteur de divers mémoires de voyage.

REVERCHON Elisée (1834–1914), botaniste amateur, étudia durant une quinzaine d'années la flore du sud-est de la France, de Corse, de Sardaigne et d'Algérie. Ses travaux les plus importants concernent la flore d'Espagne (1887–1906). Il réalisa des collections de plantes (*exsiccata*) dont il fit commerce.

REY Paul (1918–2016), botaniste phytogéographe, publia *Essai de phytocinétique biogéographique* (thèse, 1960). Il fut professeur à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse de 1964 à 1988 et directeur du Service de la Carte de la Végétation de la France de 1961 à 1980 à la suite d'Henri GAUSSEN. Il œuvra à la réalisation des 69 cartes de la végétation au 1/200.000^e de la France et optimisa les méthodes de travail sur le terrain, l'utilisation des photographies aériennes, les techniques de photo-interprétation et de télédétection. Il s'est intéressé à la restauration forestière et à l'aménagement du territoire.

REY-PAILHADE Jean Julien Constantin DE (1844–1930), botaniste amateur, est l'auteur d'un ouvrage sur les fougères de France (1893) et de travaux sur les plantes adventices des environs de Béziers (1895).

RICHARD Achille (1794–1852), médecin botaniste, professeur de botanique à la Faculté de médecine de Paris (dès 1831), a publié, de 1819 à 1835, de nombreux traités ou dictionnaires de botanique générale et appliquée (médicaments, aliments,

poisons, drogues simples et composées, pharmacologie...) à l'usage des médecins. Il est l'auteur de flores de la Sénégambie (1830–1833), de Cuba et d'Abyssinie. Il a rédigé un Précis d'agriculture pratique et théorique (1851) et un Précis de botanique et physiologie végétale (1852). Il était membre de l'Académie des Sciences (1834) et de l'Académie de Médecine (1850).

RISLER Charles (1828–1905), chimiste agronome, fut professeur à l'Institut National Agronomique de Paris (1876) dont il fut directeur. Il fit des travaux sur la physiologie et la culture du blé, la crise agricole en France, l'irrigation, l'amendement des sols, la météorologie et la géologie agricole (quatre vol., 1886).

RIVALS° Pierre (1911–1979), ingénieur agricole et ingénieur géologue, botaniste et agronome, professeur à l'École Nationale Supérieure Agronomique de Toulouse (1954) puis à l'Université Paul-Sabatier, fut directeur des Eaux et Forêts à l'Île de La Réunion (1939–1945). Il publia, en 1950, une thèse intitulée *Études sur la végétation naturelle de l'Île de la Réunion*. Spécialiste de viticulture et d'agronomie tropicale, il réalisa de nombreux travaux sur l'histoire des plantes cultivées, la physiologie, la biologie et les variétés des plantes utiles (figuiers, cépages de vigne...). Il créa un vignoble expérimental de 70 cépages.

RIVIÈRE Auguste (1821–1877), jardinier-chef du jardin du Luxembourg de 1859 à 1877, créa une importante collection d'orchidées et un verger conservatoire d'espèces fruitières (pommiers, poiriers...).

ROBERTY Guy (1907–1971), botaniste explorateur, directeur de recherche à l'ORSTOM, fut un spécialiste des Poacées-Andropogonées. Il publia une *Étude phytogéographique de l'Afrique-Occidentale française* (thèse, 1940). Auteur d'une *Petite flore de l'Ouest africain* (1954), il collecta un nombre important de plantes en Afrique occidentale et dressa une carte de la végétation de cette vaste région (1964).

ROCHEBRUNE (TRÉMEAU)° Alphonse de (1836–1912), médecin naturaliste, publia un *Catalogue des plantes phanérogames qui croissent spontanément dans le département de la Charente* (1860 – collab. A. SAVATIER).

***ROSTAN** Édouard (1826–1895), médecin botaniste italien, spécialiste de la flore des vallées vaudoises, publia une flore des Hautes-Alpes et réalisa un très important herbier.

ROUMEGUÈRE Casimir (1828–1892), mycologue, réalisa des *Fungi gallici selecti exsiccati* (60 « centuries ») (1) à l'intention de ses correspondants. Il publia une *Cryptogamie illustrée : ou histoire des familles naturelles des plantes acotylédones d'Europe...* (deux vol., 1700 fig., 1870 et 1872) et une flore mycologique du département du Tarn-et-Garonne (Agaricinées) (1879). Il rédigea des notes sur les mousses et lichens de la région de Bordeaux (287 espèces) et créa la *Revue mycologique* en 1879.

ROUY Georges (1851–1924), botaniste-journaliste, est le co-auteur d'une *Flore de France ou description des plantes qui croissent spontanément en France, en Corse et en Alsace-Lorraine* (14 tomes, 1893–1913). Il fut directeur de l'Académie

internationale de géographie botanique et publia la *Revue de botanique systématique et de géographie botanique* de 1903 à 1905. Le genre *Rouya* (Apiacées) lui est dédié.

ROYER Charles (1848–1883), avocat et botaniste amateur, publia une *Flore de la Côte-d'Or* en 1883.

ROZE Ernest (1833–1900), Administrateur des Finances, botaniste amateur, est l'auteur d'un ouvrage sur les fougères ornementales (1868), d'un *Atlas des champignons comestibles et vénéneux de la France et des pays voisins* (1888) et d'une *Histoire de la pomme de terre...* (1898).

SAGOT Paul Antoine (1821–1888), médecin chirurgien de marine, explorateur, directeur d'une léproserie en Guyane à partir de 1854, fut professeur de sciences naturelles (Cluny, 1865–1877). Il participa à la rédaction d'une flore de Guyane, étudia les plantes potagères guyanaises (1854) et la flore des Canaries.

SAHUT Félix (1836–1904), horticulteur, découvrit le phyloxera avec Jules Émile PLANCHON (1868) et publia *Les vignes américaines, leur greffage et leur taille* (1887). Il s'intéressa à la crise viticole, à la viticulture aux États-Unis (1887), à la végétation de l'Australie (1888–1889)... Il est connu pour ses travaux sur l'acclimatation de plantes exotiques et de diverses races de fruitiers par sélection (1898).

SAINT-AMANS (BOUDON) Jean Florimond de (1748–1831), botaniste amateur, fut lieutenant de marine et séjourna aux Antilles de 1768 à 1773. Il fut professeur d'histoire naturelle à l'École Centrale d'Agen. Il est l'auteur d'une *Flore agenaise ou description méthodique des plantes observées dans le département du Lot-et-Garonne...* (1821) et d'observations sur la flore pyrénéenne. Il proposa le mot « Phanérogames » par opposition aux « Cryptogames ».

SAINT-HILAIRE Augustin François César Prouvensal de (1779–1853), professeur de botanique à la Faculté des sciences de Paris, botaniste explorateur du Brésil et du Paraguay, publia une série d'ouvrages sur la flore d'Amérique du Sud : *Histoire des plantes les plus remarquables du Brésil et du Paraguay* (1830), *Plantes usuelles des brésiliens* (1827–1828) et *Flora Brasiliae meridionalis* (trois vol., 1825–1832 – collab. A. DE JUSSIEU et J. CABBASSÉDES). Il constitua un herbier de 8.000 échantillons. Il était membre de l'Académie des Sciences.

SAINT-LAGER Jean-Baptiste (1825–1912), médecin botaniste, est l'auteur d'un catalogue des plantes vasculaires du Bassin du Rhône (1833) et d'articles généraux sur la nomenclature et l'histoire des herbiers.

SAINT-SUPERY (?-?) Emmanuel, médecin major, botaniste amateur, collecta 300 espèces de plantes de Crimée (déterminations E. Cosson) lors du siège de Sébastopol en 1856.

SALTEL Étienne (1837–1906) (Fr.) fut un spécialiste des flores du Lot, de l'Aveyron et du sud du Cantal. Il fut enseignant en Aveyron.

SALVADOR Jean (1877–1964), inspecteur général des Eaux et Forêts, a participé, en liaison avec Henri GAUSSEN, à la réalisation de l'arboretum de Jouéou dont une partie porte son nom.

SALVE VILLEDIEU Charles Sébastien de (vicomte de Vachères) (1842–1906), botaniste amateur, participa à diverses activités de la Société Botanique de France.

SAPORTA Louis de (1823–1895), paléobotaniste autodidacte, explora les gisements des plâtrières d'Aix-en-Provence et mit en évidence les variations géologiques des climats dans cette région (flore tropicale tertiaire). Il est l'auteur de nombreuses publications de 1862 à 1874. Il souligna l'importance des mutations dans le processus évolutif des plantes à fleurs et correspondit avec DARWIN. Initiateur du Musée d'Histoire Naturelle d'Aix-en-Provence, il a contribué à la création du Comité de paléontologie française.

SAUVAGE Charles (1909–1980), professeur à l'Institut de Botanique de Montpellier, fut notamment l'auteur de *Recherches géobotaniques sur les subérites marocaines* (thèse, 1961), de travaux sur l'écologie et la flore du Sahara occidental. Il succéda à Louis EMBERGER.

SCHNELL Raymond (1913–1999), professeur à la Faculté des sciences de Paris, est l'auteur de *Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale* (thèse, 1949) et d'une *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux* (Afrique, Amérique, Asie et Pacifique... six vol., 1970–1987) suite à de nombreuses expéditions en Asie, Afrique, Australie et Amérique. Il a fait des recherches sur les acarodomaties, les myrmécodomaties, les glandes foliaires et publié *Les stratégies végétales. Essai de morphologie évolutive* (1994). Il a valorisé des plantes alimentaires d'utilisation rituelle en Afrique Noire.

SCHOENEFELD Wladimir (1816–1875), botaniste d'origine russe, travailla avec les grands botanistes parisiens de son temps. Il participa à la réalisation de la *Flore des environs de Paris...* Il fut secrétaire général de la Société Botanique de France de 1862 à 1875.

***SCHULTZ** Friedrich (1804–1876), pharmacien botaniste allemand, spécialiste des Rosacées, notamment du genre *Rubus*, a publié la *Flora der Pfalz* (1846). Il est le fondateur, avec son frère Carl HEINRICH, de la Société des Sciences Naturelles Pollichia créée en vue de l'étude de la région du Palatinat. Il fut le co-auteur, avec P.C. BILLOT des « centuries » des *Flora Galliae* et *Germaniae exsiccata* (1) et des *Archives de la Flore de France et d'Allemagne*.

SENNEN Étienne Marcellin (1861–1937) (Fr.) fut un spécialiste de la flore de Catalogne, de l'Espagne et du Rif. Il dirigea le Collège des Frères de Figueras (1904). Il rassembla 80.000 échantillons d'herbier.

SERRES Jean-Joseph (1790–1858), officier d'artillerie, botaniste amateur, est l'auteur d'une *Flore abrégée de Toulouse* (1836).

SOUBIRAN° Jean Léon (1817–1892), pharmacien-médecin naturaliste, professeur à l'École supérieure de pharmacie de Montpellier (1874–1892), est l'auteur d'un traité de botanique élémentaire, de travaux sur les drogues végétales. Il fut un spécialiste de matière médicale.

***SPGAZZINI** Carlos Luigi (1858–1926), botaniste-mycologue italien, professeur d'Université (Buenos-Aires, Santa Catalina, La Plata – 1884 à 1912) est l'auteur de travaux sur les champignons parasites des raisins d'Italie du Nord et sur la flore du Brésil et de la Patagonie.

***STENZEL** Gustav Adolph (1826–1905), botaniste allemand, professeur de botanique à Breslau, fut un spécialiste des orchidées et des anomalies florales.

SUDRE Henri (1862–1918), botaniste amateur, professeur d'École normale, spécialiste des genres *Rubus* (*Rubi europae*, 205 pl., 1908–1913) et *Hieracium*, rédigea une *Florule toulousaine...* (1907) et constitua un herbier de 137 liasses renfermant de nombreux types.

***TERRACIANO** Achille (1861–1917), botaniste italien, professeur d'Université (Palerme- Sienne), fut un spécialiste des Bryophytes et Ptéridophytes et contributeur de la flore d'Erythrée et de Sardaigne.

TESSIER Louis Ferdinand (1861–1941), conservateur des Eaux et Forêts à Toulouse, fut à l'origine de la création du Laboratoire sylvo-pastoral de Jouéou avec Henri GAUSSEN (1921).

THÉVENEAU Antonin Victor (1814–1876), médecin botaniste, organisa des herborisations dans les régions d'Agde et de Béziers pour la Société Botanique de France.

***THIELENS** Armand (1833–1878), botaniste amateur belge, étudia la flore de Belgique et du Luxembourg.

***THISLTON-DYER** William-Turner (sir) (1843–1928), botaniste anglais, fut professeur au Royal College of Sciences de Dublin, à la Royal Horticultural Society de Londres (1872) et dirigea les Royal Botanic Gardens de Kew (1885–1905). Il est l'auteur de plusieurs flores africaines (*Flora Capensis*, *Flora of tropical Africa...*), d'*Icones plantarum* et de travaux sur l'Amérique Centrale et le Mexique.

***THURY** Marc (1822–1905), ingénieur botaniste suisse, fut professeur de botanique à Lausanne (1844–1845) et à l'Académie de Genève (1854–1900).

TIMBAL-LAGRAVE Édouard (1819–1888), pharmacien botaniste, professeur à l'École de médecine et pharmacie de Toulouse, est l'auteur de travaux sur les genres *Heracleum*, *Dianthus* (pyrénéens), *Mentha*, *Erodium*, *Viola...* Il a publié un ouvrage sur la flore du massif du Laurenti (Pyrénées) (1879) et une florule des Corbières (posthume). Il constitua un herbier de plantes pyrénéennes et du sud-ouest de la France.

TISSERAND Eugène (1830–1925), agronome, fut inspecteur de l'agriculture (1871) et fit de nombreuses enquêtes sur l'état de l'agriculture en France et sur la recherche agronomique. 1^{er} directeur de l'Institut National Agronomique de Paris (1876–1878), il jeta les bases de ce que sera l'INRA en 1922. Il fut directeur de l'Agriculture au Ministère de l'Agriculture et du Commerce (1878–1896).

***TODARO** Auguste (1818–1892), botaniste italien, fut professeur de botanique à l'Université de Palerme (1848)

et directeur du jardin botanique de cette ville. Il publia sur les orchidées, les Ptéridophytes de Sicile et sur le genre *Gossypium* (79 taxons). Il fonda la Société d'Acclimatation de Palerme en 1861.

TRÉCUL Auguste (1818-1896), pharmacien botaniste, chercheur au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, séjourna deux ans aux États-Unis et au Mexique (1848-1850) où il étudia le mode de vie des indiens. Il est connu pour ses recherches en anatomie végétale. Le genre *Treculia* (Moracées) lui a été dédié. Il était membre de l'Académie des Sciences.

TROCHAIN Jean-Louis (1903-1976), professeur à la Faculté des Sciences de Montpellier (1943-1961) puis à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse (1961-1974), fut un spécialiste de l'écologie et de la phytogéographie de l'Afrique intertropicale non désertique. Il publia *Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal* (thèse, 1940). Il fonda et dirigea, de 1947 à 1961, l'Institut d'Études Centrafricaines de Brazzaville, Pointe Noire et Bangui avant de succéder à Henri GAUSSEN. Il est l'auteur de *Écologie végétale de la zone intertropicale non désertique* (1980 – posthume).

TROUILLARD Charles (1821-1888), banquier, botaniste amateur, fit une étude de la flore d'Algérie en 1857. Il créa le musée de Saumur.

***UHLWORM** Oscar (1849-1929), botaniste allemand, professeur de botanique (1902), fonda le *Botanisches Centralblatt* en 1880 et la *Bibliotheca botanica* en 1884. Il fut bibliothécaire en chef de la Bibliothèque royale de Prusse à Berlin (1901).

***URBAN** Ignatz (1848-1931), botaniste allemand, spécialiste de la flore des Antilles (*Symboles Antillanae*, neuf vol., collab. L. KRUG, 1902-1920), créa le jardin botanique de Berlin et dirigea le Botanische Museum de Berlin (1878-1891). Son herbier de 80.000 spécimens disparut en 1943 lors du bombardement de Berlin.

VALON Ernest (de) (1832-1881), conservateur des hypothèques, botaniste amateur, participa avec P. BILLOT aux *Florae Galliae et Germaniae (exsiccata)* et fit des récoltes botaniques dans la région de Gap, en Aveyron et dans les Vosges.

VALLOT^o Joseph (1854-1925), botaniste amateur, publia *Études sur la flore du Sénégal...* (1883), *Essai sur la flore du pavé de Paris...* (1884) et *Guide du botaniste et du géologue dans la région de Causerets...* (1886).

VERLOT Jean-Baptiste (1816-1891), horticulteur, est l'auteur d'un catalogue des plantes vasculaires du Dauphiné (1872). Il fut directeur du jardin botanique de Grenoble en 1863, fonda la Société dauphinoise pour l'échange de plantes et fut chargé de cours d'arboriculture.

VERLOT Pierre Bernard Lazare (1836-1897), botaniste français (frère du précédent), publia *Sur la production et la fixation des variétés dans les plantes d'ornement* (1865) et

un *Guide du botaniste herborisant* (1865-1866). Il dirigea l'École de botanique du Jardin des Plantes de Paris et enseigna la floriculture à l'École d'horticulture de Versailles.

VILMORIN (LÉVÊQUE) Charles Henry Philippe de (1843-1899), botaniste sélectionneur, publia divers articles ou ouvrages sur la pomme de terre, la betterave à sucre, les chrysanthèmes, les fleurs de la Riviera, les légumes de grande culture... Il obtint par hybridation 18 souches de blés à haut rendement. Il était membre de l'Académie d'Agriculture de France³.

***VOS** (ou DEVOS) André Pascal Alexandre de (1834-1889), botaniste belge, professeur de botanique (Société d'horticulture, Écoles normales), est l'auteur d'une *Flore complète de la Belgique* (1885), d'un index bibliographique de l'*Hortus Belgicus* (1887).

***WARMING** Johannes Eugenius (1841-1924), botaniste danois, professeur d'Université (Copenhague, Stockholm), explora le Brésil, le Venezuela, les Antilles, le Groenland et la Laponie. Il étudia l'adaptation des plantes au milieu (création des termes « hydrophytes », « xérophytes »...), les relations entre végétaux (symbiose, parasitisme...). Il est, avec A.F.W. SCHIMPER, le fondateur de l'écologie végétale.

***ZETTERSTEDT** Johannus Emmanuel (1828-1880), botaniste bryologue suédois, enseignant en agronomie à Uppsala (1854) et en histoire naturelle-chimie à Jönköping (1863-1880), fit des herborisations en Norvège et dans les Pyrénées (*Plantes vasculaires des Pyrénées*, 1857).

2. Les zoologistes (*sensu lato*)

Sont associés aux zoologistes au sens strict les physiologistes, microbiologistes, écologistes et protecteurs de la faune, pharmaciens et médecins zoologistes, les théoriciens de l'évolution... À l'exception de Conway MAC MILLAN* (américain), tous sont français.

BLAIZOT Jean (1915-1984), physiologiste, professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse en 1950, créa l'Institut de Physiologie de Toulouse qu'il dirigea. Il fut recteur de l'Académie de Poitiers de 1961 à 1964 et professeur à la Faculté des sciences de Bordeaux de 1969 à 1980.

BORY DE SAINT-VINCENT^o Jean-Baptiste (1780-1846), auteur de divers travaux sur les reptiles et poissons, publia notamment un *Précis d'erpétologie ou histoire naturelle des reptiles...* (1828). Il fut collaborateur de l'*Encyclopédie Moderne ou Dictionnaire abrégé des sciences, lettres et arts*. Il dirigea la publication du *Dictionnaire classique d'histoire naturelle* en 17 volumes de 1822 à 1831.

CHATIN^o Joannès (1847-1912) étudia les organes des sens, la cellule nerveuse et animale, les glandes odorantes des mammifères, les insectes broyeurs...

DEBEAUX^o Jean Odon (1826-1910) fit des récoltes malacologiques à l'occasion de ses affectations de pharmacien militaire (Algérie, Chine, Corse, ...) ou expéditions (Gibraltar, Îles Canaries, Afrique du Sud, Ceylan, Singapour, ...).

[3] Charles Henry Philippe DE VILMORIN était le grand-père de la romancière Louise DE VILMORIN.

DERBÈS° Alphonse (1818–1894) a fait une étude des oursins et décrit, dans ce groupe, la fécondation de l'ovule.

DESPAX Raymond (1886–1950), professeur à la Faculté des sciences de Toulouse (1935), étudia les batraciens, reptiles et poissons d'Afrique ainsi que les Plécoptères et Trichoptères des Pyrénées. Il dirigea l'Institut d'Hydrobiologie et de Pisciculture de Toulouse et le Laboratoire pyrénéen du lac d'Orédon.

DRAPARNAUD Jacques (1772–1804), médecin naturaliste, professeur à l'École Centrale puis à l'École de médecine de Montpellier est l'auteur, après 8 ans de recherches, d'une *Histoire Naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France* décrivant 173 espèces et 19 genres (ouvrage posthume, 1805).

DUFOUR° Jean Marie (Léon) (1780–1865), médecin entomologiste, publia 232 articles et obtint le prix CUVIER de l'Académie des Sciences pour ses travaux sur les insectes.

FABRE° Jean-Henri (1823–1915) publia les *Souvenirs entomologiques* (10 séries, 4.000 p., 1878-1907) représentant 1/2 siècle de recherche. Il rédigea de nombreuses notes sur la biologie et le comportement des insectes.

FAIVRE° Ernest (1827–1879) est l'auteur de travaux sur le système nerveux des Annélides (thèse, 1856).

GEOFFROY SAINT-HILAIRE Isidore (1805–1861), professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (qu'il dirigea) puis à la Faculté des Sciences de Paris, publia *Principes de philosophie zoologique* (1830), *Histoire générale et particulière des anomalies de l'organisation chez l'homme et les animaux* (1832–1837) et *Histoire Naturelle générale des règnes organiques* (trois vol., 1854–1862). Il créa, en 1854, la Société zoologique d'acclimatation du Bois de Boulogne qui devint Société impériale zoologique d'acclimatation (1855–1870). Le jardin compta plus de 110.000 animaux de toutes origines, pour une large part inconnus en France. Isidore GEOFFROY SAINT-HILAIRE était membre de l'Académie des Sciences.

GEOFFROY SAINT-HILAIRE Albert (1835–1919) (fils d'Isidore), ornithologue, dirigea la Société impériale zoologique d'acclimatation à la suite de son père. Cette Société devint Société d'acclimatation (1871–1881) puis Société nationale d'acclimatation de France à partir de 1882⁴. Albert GEOFFROY SAINT-HILAIRE la dirigea jusqu'en 1893.

GERVAIS Paul (1816–1879), médecin zoologiste-paléontologiste, professeur de zoologie et d'anatomie comparée à la Faculté des sciences de Montpellier (1845) – dont il fut le doyen – puis à la Sorbonne (1865) et au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (1868), publia *Histoire Naturelle des Mammifères* (1854-1855), *Éléments de sciences naturelles* (1866). Il était membre de l'Académie des Sciences.

GIARD Alfred-Mathieu (1846-1908), zoologiste entomologiste (spécialiste des insectes nuisibles), fut titulaire

de la chaire de zoologie à la Faculté des sciences de Lille et professeur à l'Institut Industriel du Nord (1873–1882). Il enseigna ensuite à l'École Normale Supérieure et à la Faculté des sciences de Paris. Il diffusa les idées néo-lamarckiennes et darwiniennes et contribua à la création du Laboratoire d'évolution des êtres organisés. Il créa la Station de biologie marine de Wimereux (Pas-de-Calais). Il était membre de l'Académie des Sciences.

JOLY Nicolas (1812–1885), médecin zoologiste et physiologiste, fut professeur de physiologie à l'École de médecine et pharmacie de Toulouse. Il fut un défenseur de la théorie de la génération spontanée ou « hétérogénie » (publications de 1861 à 1864).

LACAZE-DUTHIERS Henri de (1821–1901), médecin zoologiste et biologiste, fut professeur à la Faculté des Sciences de Lille (1854), maître de Conférences à l'École Normale Supérieure (1863) puis professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Il fonda les laboratoires marins de Roscoff (1872) et de Banyuls (1882). Il est l'auteur de travaux sur les Coralliaires, les insectes et les galles. Il créa la revue *Archives de Zoologie expérimentale*. Il était membre de l'Académie des sciences.

LACÉPÈDE Bernard Germain (comte de) (1756–1825), zoologiste et homme politique, fut titulaire de la chaire d'Herpétologie et d'Ichtyologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Il est l'auteur de *Histoire naturelle des quadrupèdes ovipares et serpents* (1788–1789), *Histoire Naturelle des poissons* (1798–1803), *Tableau des divisions, sous-divisions, ordres et genres des mammifères* (1798) et *Histoire des Cétacés* (1804). Il publia, de 1788 à 1804, un supplément en huit volumes du *Traité d'Histoire Naturelle générale et particulière...* de BUFFON. Il était membre de l'Académie des sciences (secrétaire perpétuel).

LAMARCK° Jean-Baptiste Pierre Antoine (1744–1829) fut professeur de zoologie (insectes et animaux microscopiques) au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Il est l'auteur de *Histoire Naturelle des animaux sans vertèbres* (sept vol., 1815–1822). Dans l'ouvrage *Philosophie zoologique* (1809) il exposa sa théorie du « Transformisme ». Il systématisa la notion de « biologie » (terme utilisé pour la première fois) et participa au *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle...* (24 vol., 1817 - cf. extrait § Botanistes, Fig. 6).

LE MAOUT° Jean Emmanuel (1799–1877) publia deux ouvrages sur les Mammifères et les oiseaux (1851, 1854).

MABILLE° Paul (1853–1923) publia des notes sur les Lépidoptères et rédigea un catalogue des Lépidoptères de la côte occidentale de l'Afrique.

***MAC MILLAN**° Conway (1867–1929), naturaliste américain, est l'auteur de travaux sur les insectes du Nebraska.

MONOD° Théodore, André (1902–2002), zoologiste de formation, dirigea le Laboratoire des Pêches et Productions coloniales puis le Laboratoire des Pêches Outre-Mer du

[4] La Société nationale d'acclimatation de France (1882–1945) devint Société nationale d'acclimatation et de protection de la nature (1946) et enfin Société nationale de protection de la nature en 1960 (SNPN).

Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Il fut un spécialiste des crustacés et des poissons (systématique et phylogénie, anatomie et morphologie fonctionnelle, histoire de l'Ichtyologie, industrie de la pêche etc.).

MOQUIN-TENDON^o Alfred (Christian Horace Benedict) (1804–1863) fut un spécialiste des Hirudinées, des mollusques terrestres et fluviatiles ainsi que des Annélides. Il est l'auteur (posthume) de l'ouvrage *Le Monde de la mer* publié par son fils sous le pseudonyme d'Alfred FRÉDOL (21 planches, 1865).

MOTELAY Louis Antoine Marie (dit Léonce) (1830–1917), naturaliste, fit une révision du genre *Helix* (collab. A. GRANGER, 1903).

NOULET^o Jean-Baptiste (1802–1890) fit des travaux sur les mollusques actuels et fossiles (formations fluvio-lacustres sous-pyrénéennes) et sur les Mammifères herbivores fossiles.

OGIER DE BAULNY Fernand (1839–1870), entomologiste, fit une collection unique de coléoptères d'Afrique du Nord et d'Espagne.

OLIVIER^o Joseph Ernest (1844–1914), auteur d'une *Faune du Doubs* (1883) et d'une *Faune de l'Allier* (1898), s'intéressa aux mœurs et aux moyens de destruction du doryphore.

PASTEUR^o Louis (1822–1895), biologiste et chimiste, infirma expérimentalement la théorie de la génération spontanée (1862), travaux couronnés par l'Académie des Sciences. « Père de la microbiologie » et de la méthode dite de « pasteurisation », il mit en œuvre des vaccinations contre différentes maladies, telles que le charbon et la rage. Il était membre des Académies des Sciences et de Médecine ainsi que de l'Académie française. Il dirigea l'Institut Pasteur créé en 1888.

PENNETIER Georges (1836–1923), médecin-chirurgien naturaliste, professeur de physiologie à l'École de médecine de Rouen, est l'auteur de *Leçons sur les matières premières organiques* (1881), *Ornithologie de Seine-Inférieure* (1898) et *L'origine de la vie* (1868). Il fut conservateur du Muséum d'Histoire Naturelle de Rouen durant 51 ans.

PÉREZ Jean-Marie (1833–1914), professeur de zoologie à la Faculté des Sciences de Bordeaux (1872–1902), est l'auteur de travaux sur les Nématodes (thèse), Helminthes et Batraciens. Il participa au développement de la Station de biologie marine d'Arcachon.

PICOT DE LAPEYROUSE^o Philippe Isidore (1744–1818) édita des *Tables méthodiques des mammifères et oiseaux dans le département de la Haute-Garonne* (an VII).

POUCHET^o Félix-Archimède (1800–1872) est l'auteur de *Théorie positive de l'ovulation spontanée et de la fécondation des mammifères et de l'espèce humaine* (1845) et d'un *Traité élémentaire de zoologie ou histoire naturelle du règne animal* (1835). Il publia *Hétérogénie ou traité de génération spontanée* (1859).

ROCHEBRUNE (TRÉMEAU)^o Alphonse de (1836–1912) fut un spécialiste de malacologie et participa à une expédition au

Cap Horn et dans les mers du sud. Il publia une *Faune de Sénégambie (Mammifères)* en 1883.

3. Les géologues, paléontologues, minéralogistes et géographes

Tous sont français.

ASTRE Gaston (1896–1975), maître de recherche au CNRS, enseigna la géologie à la Faculté des Sciences de Toulouse. Il étudia la géologie du versant nord des Pyrénées, fut paléontologue (Rudistes, Foraminifères...) et préhistorien. Il dirigea le Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse (1944–1952).

CHAUBARD^o Louis Athanase (1781–1854) est l'auteur d'une *Notice géologique sur les terrains du département du Lot-et-Garonne...* (1830).

DES MOULINS^o Charles (1798–1875) a décrit des genres nouveaux de coquilles fossiles du tertiaire.

DUVAL-JOUVE^o Joseph (1810–1883) publia une carte géologique de Grasse et Castellane.

GAUDRY Jean Albert (1827–1908), géologue-paléontologue, professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (1872), fidèle à la théorie du « Transformisme », a effectué des recherches sur des dépôts fossilifères de Chypre (Mammifères du Miocène). Il a publié un *Cours de paléontologie* (1873), *Les Enchaînements du monde animal dans les temps géologiques* (trois vol. : Mammifères tertiaires, 1878 – Fossiles primaires, 1883 – Fossiles secondaires, 1890) et un *Essai de paléontologie philosophique* (1896). Il était membre de l'Académie des Sciences.

GERVAIS^o Paul (1816–1879) publia *Zoologie et paléontologie française* (1848–1852), *Zoologie et Paléontologie générales* (1869)... Il réalisa des lames minces dans des œufs de dinosaures.

GUYTON DE MORVEAU^o Louis Bernard (1737–1816) participa, pour la partie minéraux, au *Traité d'Histoire Naturelle générale et particulière, avec la description du cabinet du Roi...* de BUFFON (publications de 1783 à 1788).

LEMOINE Paul (1878–1940), professeur de géologie au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (1920), fit des recherches géologiques dans le nord de Madagascar (thèse, 1906) et dans le Bassin parisien : *L'Île de France. Étude géologique, topologique et morphologique* (trois vol., 1937 à 1939), *Les forages profonds du bassin de Paris : la nappe artésienne des sables verts* (1938)... Il publia *Volcans et tremblements de terre en 1928*. Directeur du Muséum National d'Histoire Naturelle de 1932 à 1936, il conçut le Parc zoologique du Bois de Vincennes (1934).

LEYMERIE Alexandre (1801–1878), minéralogiste-géologue, professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse (1840–1878), publia *Statistique géologique et minéralogique du département de l'Aube* (1846), *Cours de minéralogie (histoire naturelle)* (deux vol. 1857–1859), *Éléments de minéralogie et géologie* (1866), *Description géologique et paléontologique*

des Pyrénées de la Haute-Garonne (1880 – 1.000 pages, atlas et carte géologique au 1/200.000^e - ouvrage posthume terminé par Louis LARTET). Il légua des collections de paléontologie et minéralogie au Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse.

MARTONNE Emmanuel de (1873–1955), géographe, Dr ès-lettres et ès-sciences, fut professeur à l'Université de Lyon (1906–1909) puis à la Sorbonne à partir de 1909. Il publia un *Traité de Géographie physique* (1909), ouvrage de base pour la formation des géographes. Il dirigea l'Institut de géographie et créa une école de cartographie. Il est l'auteur de *Géographie zonale : la zone tropicale* (1946) suite à ses observations géomorphologiques au Brésil. Il définira un « indice d'aridité » toujours utilisé. Il fut co-directeur des *Annales de géographie* et organisa, en 1938, le 1^{er} congrès de géographie aérienne (*Géographie aérienne*, 1948). Il était membre de l'Académie des Sciences.

MONOD° Théodore (1902–2000) fit des recherches sur la structure du Sahara sud-occidental (1936, 1937). On lui doit la description des couches géologiques de l'Adrar où il étudia des masses calcaires emprisonnant des algues bleues fossilisées qui comptent parmi les organismes vivants les plus anciens. Il s'intéressa à la nature du « verre libyque » (1989).

MOUGIN° Paul (1866–1939), ingénieur forestier, fut un gestionnaire des risques liés aux torrents de montagne et établit un réseau de surveillance des avalanches. Il mit au point un modèle mathématique à ce sujet. Il s'intéressa à la glaciologie, à la nivologie et inventa la « table à neige » et le « nivopluiomètre ». Il contribua à la revue *Études glaciologiques*.

NOGUÈS Alphonse (1827–1895 ?), ingénieur géologue, professeur d'histoire naturelle à l'École Monge à Paris, fut membre fondateur de la Société de la carte géologique de France (éphémère). Il fit des recherches sur la géologie du sud de la France et publia un guide de minéralogie appliquée.

PICOT DE LAPEYROUSE° Philippe Isidore (1744 –1818) publia, en 1781, *Description de plusieurs nouvelles espèces d'Orthocératites et Ostracites* (mollusques Rudistes). Il constitua une collection de minéraux et publia un *Traité sur les Mines de Fer et les Forges du Comté de Foix* (1786).

RAULIN° Félix Victor (1815–1905) a dressé des cartes géologiques et agronomiques, publié sur le magnétisme terrestre (1867) et rédigé l'ouvrage *Éléments de géologie* (deux vol., 1868, 1874).

RIVALS° Pierre (1911–1979), ingénieur géologue, étudia l'histoire géologique de l'île de La Réunion (2^e thèse, 1950) et publia une carte géologique de l'île (1950).

SOUBEIRAN° Jean Léon (1827–1892) est l'auteur de travaux sur le thermalisme, d'un traité de minéralogie, de géologie et des eaux minérales.

VALLOT° Joseph (1854–1925), glaciologue spéléologue, fonda l'Observatoire du Mont Blanc (1890) et publia un *Guide du botaniste et du géologue dans la région de Caunterets...* (1886).

4. Les physiciens, chimistes et mathématiciens

Tous sont français.

BOUASSE Henri (1866–1953), physicien, professeur à la Faculté des sciences de Toulouse (1892–1937), est surtout connu pour sa publication, de 1911 à 1932, d'un monumental traité, la *Bibliothèque scientifique de l'ingénieur et du physicien* (45 vol.). Il a effectué des recherches sur la mécanique des fluides, le magnétisme et les ondes hertziennes, l'électricité, l'acoustique et l'optique.

DAUZÈRE Camille (1869–1938), géophysicien, fut directeur de l'Observatoire du Pic du Midi de Bigorre (Institut et Observatoire de Physique du Globe) de 1920 à 1937. Il fit des recherches sur la foudre dans les Pyrénées centrales. Il rénova le site de l'Observatoire (bâtiment DAUZÈRE).

DELTHEIL Robert (1890–1972), mathématicien, professeur à la Faculté des sciences de Toulouse, est co-auteur, avec E. BOREL de *La géométrie et les imaginaires* (1931) et *Probabilités, erreurs* (14 éditions de 1923 à 1967). Il a écrit une série de *Cours de mathématiques générales* (à partir de 1953), des *Éléments de calcul différentiel et de calcul intégral* (plusieurs éditions). Il fut recteur des Académies de Caen puis de Toulouse (1936–1944). Un bâtiment de l'Université Paul-Sabatier de Toulouse porte son nom (ancien U4).

DUPORTAL Antoine (1777–1861), pharmacien-médecin, professeur des Écoles de pharmacie et de médecine de Montpellier, fit des travaux sur les propriétés de l'eau de chaux, les préparations d'or en médecine, la distillation des eaux de vie...

DUPOUY Gaston (1900–1985), physicien, professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse à partir de 1937, créa un Laboratoire d'optique électronique et fit construire, en 1960, un microscope électronique alors le plus puissant du monde (3 millions de volts). Il fut doyen de la Faculté des Sciences de 1945 à 1950 et directeur du CNRS de 1950 à 1957. Un bâtiment de l'Université Paul-Sabatier lui est dédié. Il était membre de l'Académie des Sciences.

FILHOL° Édouard (1814–1883), pharmacien et chimiste, professeur de chimie à la Faculté des Sciences de Toulouse et de chimie-pharmacie à l'École de médecine de Toulouse (qu'il dirigea à partir de 1857), effectua des travaux sur les eaux thermales, les empoisonnements par l'arsenic...

GUYTON DE MORVEAU Louis (1737–1816), juriconsulte, chimiste et homme politique, proposa une première forme de classification chimique des éléments (*Méthode de nomenclature chimique*, 1787). Il participa au *Supplément* de l'Encyclopédie de DIDEROT et D'ALEMBERT (section « Chimie »), dans les années 1780 et organisa deux expériences aérostatiques à Dijon en 1784. Arthur YOUNG le considéra comme « le premier chimiste de France ». Il fut directeur par intérim de l'École Polytechnique. Il était membre de l'Académie des Sciences.

PASTEUR° Louis (1822–1895), chimiste et biologiste, fut professeur suppléant de chimie à la Faculté des Sciences de Strasbourg (1849), professeur et doyen de la Faculté des Sciences de Lille (1854), directeur des études scientifiques

à l'École Normale Supérieure de Paris (1857–1867) puis professeur de géologie, physique et chimie à l'École des Beaux-Arts (1863) et de chimie à la Sorbonne (1867–1875).

SABATIER Paul (1854–1941), chimiste, fut professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse de 1884 à 1930. Il en fut le doyen de 1905 à 1929. En collaboration avec Jean-Baptiste **SENDERENS** il fit des recherches sur l'action catalytique du nickel sur les corps organiques qui aboutiront à la découverte de l'hydrogénation par catalyse qui ouvrit de vastes perspectives dans le secteur industriel. Il obtint le prix Nobel de Chimie en 1912. Auteur de *La Catalyse en Chimie Organique* (1913), il développa des travaux sur la réduction du dioxyde de carbone en présence de dihydrogène à des températures et pressions élevées, en présence d'un catalyseur de nickel, afin de produire du méthane (« réaction de Sabatier »). Il fut l'initiateur de trois Instituts toulousains de recherche appliquée : l'École de Chimie en 1906 (devenue ENSIACET), l'Institut Électrotechnique et de Mécanique Appliquée en 1907 (devenu ENSEIHT) et l'Institut Agricole en 1909 (devenu ENSAT). Une université toulousaine scientifique et médicale porte son nom. Il était membre de l'Académie des Sciences.

5. Les médecins non naturalistes

Tous sont français.

BAUMÈS Jean-Baptiste Timothée (1756–1828), professeur de pathologie et nosologie à la Faculté de médecine de Montpellier, est l'auteur de quatre ouvrages sur les fondements de la médecine où il défend une théorie pathologique fondée sur la chimie (1801–1802).

LARREY (Félix) Hippolyte (baron) (1808–1895), médecin militaire, fut chirurgien au Val-de-Grâce et professeur de pathologie chirurgicale à l'École de Médecine et de chirurgie militaire (1841). Il fut membre de l'Académie de Médecine (1850) qu'il présida ensuite (1863). Il a écrit de nombreuses notes sur la chirurgie en lien notamment avec les blessures de guerre et l'hygiène des hôpitaux. Son nom a été donné à l'hôpital militaire de Toulouse puis à l'hôpital intégré au Centre Hospitalier Universitaire de Toulouse (Pech-David)⁵.

POUGENS Félix Joseph Marie Alexandre (1772–1845), médecin de l'hospice et des prisons de Millau, membre du « Comité de Vaccine » local, publia les résultats de vaccinations sur 200 individus atteints de la petite vérole.

SAINTE-MARIE Étienne (1777–1829), médecin lyonnais (traducteur et poète...), se consacra, durant sa carrière, à l'hygiène alimentaire, aux maladies vénériennes et aux problèmes de société (infanticide...).

SÉNEAUX Jean (1750–1834), médecin chirurgien, professeur de médecine à Montpellier (Collège royal de chirurgie, Faculté de médecine), fut un spécialiste des maladies des yeux et de gynécologie.

VIGUERIE Charles Guillaume (1779-1855), fils du chirurgien-major Jean **VIGUERIE**, fut nommé, à la mort de

son père, chirurgien en chef de l'Hôtel-Dieu de Toulouse (à 23 ans). Il a été professeur à l'École de médecine de Toulouse de 1806 à 1851. Une rue de Toulouse, près de l'Hôtel-Dieu, porte son nom.

6. Les vétérinaires

Tous sont français.

ARLOING Saturnin (1846–1911), médecin-vétérinaire, d'abord professeur à l'École vétérinaire de Toulouse, obtint à Toulouse une Licence ès-sciences puis fut directeur de l'École vétérinaire de Lyon (1869).

BAILLET Casimir (1820–1900) fut directeur des Écoles vétérinaires de Maison-Alfort puis de Toulouse. Il publia des articles sur les graminées et les légumineuses fourragères.

NEUMANN Louis-Georges (1846–1930) fut professeur à l'École vétérinaire de Toulouse. Il était spécialiste des parasites des animaux domestiques : acariens, arachnides, crustacés isopodes... (six volumes de travaux).

7. Les préhistoriens et archéologues

Tous sont français.

ARMIEUX Louis Léon Cyrille (1819–1886), médecin militaire toulousain, s'est intéressé à l'archéologie africaine (Sahara algérien, Égypte, Palestine, ...) et a étudié, dans ces régions, les dessins rupestres.

BÉGOUËN Napoléon-Henri (comte d'Empire) (1863–1956), juriste, directeur du journal *Le Télégramme*, fut un spécialiste de l'art paléolithique. Avec ses trois fils, il fit la découverte de l'art magdalénien (pariétal, mobilier) dans les cavernes du Volp (Ariège). Il donna des cours de préhistoire à l'Université de Toulouse à la suite d'Émile **CARTAILHAC**.

CARTAILHAC Émile (1845–1921), avocat, fut le premier à enseigner l'archéologie préhistorique à la Faculté des lettres et à la Faculté des Sciences de Toulouse (1882). Il admit l'existence d'un art pariétal paléolithique à Altamira (Espagne) après l'avoir mise en doute. Il dirigea le Musée Saint-Raymond de Toulouse.

FILHOL Édouard (1814–1883) est co-fondateur de la « Galerie des cavernes » du Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse dont il fut le 1^{er} directeur en 1865. Il a été maire de Toulouse de 1867 à 1870.

MONOD Théodore (1902–2000) découvrit, en 1927, l'« Homme d'Asselar » au Mali (Essouk) datant du début de l'Holocène (collab. W. **BESNARD**). Il est l'auteur de diverses publications sur les gravures et inscriptions rupestres sahariennes (1937, 1947, 1951, 1993).

NOULET Jean-Baptiste (1802–1890) fit des recherches sur le gisement paléolithique du vallon de l'Infernet, près de Venerque (Haute-Garonne) et confirma l'existence de l'homme fossile (1851).

[5] La compagne d'Hippolyte **LARREY**, Juliette **DODU** (1848–1909), héroïne de la guerre de 1870, captait les dépêches télégraphiques des prussiens. Elle fut la 1^{re} femme à obtenir la Légion d'honneur.

RUPIN Ernest (1845–1909), historien archéologue et spéléologue, explora le sous-sol quercynois (photographies et dessins) et étudia les sites historiques du Limousin et de la Corrèze.

TOURNAL Paul (1805–1872), pharmacien narbonnais, démontra, près de 20 ans avant J. BOUCHER DE PERTHES et J.B. NOULET la « contemporanéité » de l'homme fossile et de certaines espèces animales disparues.

8. Les historiens et littéraires non naturalistes

Tous sont français.

BAUDRY Frédéric (1818–1885), avocat philologue-grammairien, traduisit les contes de Grimm et fut bibliothécaire de la Bibliothèque Mazarine de 1874 à 1885⁶.

GADRAT François (1891–1981), professeur agrégé d'histoire et géographie, enseigna à Toulouse puis au Lycée Louis-le-Grand (« Khagne »). Il fut inspecteur général en 1964. Il rédigea diverses notes, notamment sur la période révolutionnaire (1793), sur les conditions de vie en région alpine sous la Seconde République, sur le mouvement de population en Ariège de l'an IX à 1936...

LAPLANE Jean Aimé de (1774 –1870), historien et homme politique, est l'auteur de travaux historiques sur Sisteron (1838 à 1843) et sur les noms de famille en Provence.

LAS CASES Emmanuel (comte de) (1766–1842), officier historien, publia un *Atlas historique, généalogique, chronologique et géographique* sous le nom de LE SAGE (22 cartes, 1801). Il rédigea le *Mémorial de Sainte-Hélène* (huit t. – éditions 1823, 1824, 1828, 1830-1831, 1842).

RUPIN Ernest (1845–1909), naturaliste historien et archéologue, publia sur l'abbaye et le cloître de Moissac (1897), sur la légende de Saint-Amador (1909) et créa la Société scientifique historique et archéologique de la Corrèze ainsi que le Musée de Brive.

9. Les hommes politiques non naturalistes

Tous sont français.

FUMERON D'ARDEUIL Marie-Louis Maurice (1783–1870), haut fonctionnaire, fut préfet de divers départements (Allier, Var, Hérault, Somme), conseiller d'État et député de l'Hérault (1837–1839) dans la majorité soutenant la Monarchie de Juillet.

LAPLANE^o Jean de (1774 –1870), historien, présida l'Assemblée départementale du Vaucluse et fut sous-préfet de Mirande. Il a été anobli par Louis XVIII.

LARREY^o (Félix) Hippolyte (baron) (1808–1895), chirurgien militaire, fut député de Bagnères-de-Bigorre de 1877 à 1881 (5).

LAHAYE DE CORMENIN Louis Marie (1788–1868) (vicomte de), avocat, Maître de Requêtes au Conseil d'État, fut député de 1828 à 1848. Il était membre de l'Académie des sciences morales et politiques.

MIOT Jules (1809–1883), pharmacien, fut député de la Nièvre. Il s'illustra lors du coup d'État de Napoléon III et lors des événements de la Commune de Paris en 1871.

PERPESAC Armand de (1798–1877), avocat, fut maire de Toulouse de 1839 à 1841, conseiller général de la Haute-Garonne en 1843 puis député de la Haute-Garonne de 1852 à 1863 (majorité soutenant le Second Empire).

10. Les personnalités diverses

Toutes sont françaises.

GRIFFOUL-DORVAL Bernard (1788–1861), sculpteur toulousain, correspondit avec le botaniste Dominique CLOS à la recherche d'un dessinateur de plantes. Professeur à l'École spéciale des arts de Toulouse, il est l'auteur, à Toulouse, de la statue de Pierre-Paul RIQUET des Allées Jean-Jaurès et du médaillon du général D.M. DUPUY (et des 4 griffons) de la colonne de la Place DUPUY. Il réalisa la statue du général J.D. COMPANS – (visible à Salies-du-Salat) ainsi que le buste de Philippe PICOT DE LAPEYROUSE.

MAZAS Alexandre (?–1824) fut curé de Sorèze (Tarn). Prêtre réfractaire, il s'exila à Rome en 1792. Il y étudia particulièrement le latin et le grec. Il rédigeait ses correspondances en latin.

Commentaires

Suite à cet inventaire général, il a paru intéressant de faire quelques commentaires et d'apporter des compléments d'information concernant les auteurs de ces archives⁷. Nous avons retenu 3 thèmes à leur propos :

1/ la diversité de leurs spécialités et leur éclectisme (au 19^e siècle particulièrement) ;

2/ leur contribution au progrès des connaissances sur les êtres vivants et le milieu naturel ;

3/ la place qu'ils ont occupée en qualité de témoins ou d'acteurs des grands événements de l'histoire.

1. La diversité des spécialités, l'éclectisme...

Nous avons déjà souligné, en introduction, la pluralité des fonctions exercées, plus particulièrement au 19^e siècle. Ainsi les médecins et pharmaciens étaient-ils botanistes, en raison, principalement, de l'usage thérapeutique des « simples ». Les professeurs de botanique étaient très souvent docteurs en médecine (C. LINNÉ, D. CLOS, A. MOQUIN-TANDON, J.B. NOULET, J.E. PLANCHON, F. PARLATORE, M.T. MASTERS, M. GRANEL, G. MANGENOT) ou en pharmacie (L. GUIGNARD, CH. GERBER, L. EMBERGER, CL. LEREDDE...). Les premiers grands naturalistes n'étaient pas spécialisés. Jean-Baptiste BORY DE SAINT-VINCENT fut zoologiste, botaniste, géographe... Bernard Germain DE LACÉPÈDE publia des articles sur la physique avant de se tourner définitivement vers la zoologie. Jean-Baptiste LAMARCK fut d'abord botaniste (« Garde des Herbiers du roi »...) avant de se consacrer à la zoologie. Johannès CHATIN

[6] Frédéric BAUDRY, ami d'enfance de Gustave FLAUBERT, fut son avocat au Procès BOVARY.

[7] À quelques exceptions près (BUFFON, VON HUMBOLT, DARWIN...), les auteurs cités ci-dessus sont représentés dans la collection d'archives.

et Alfred MOQUIN-TANDON étaient zoologistes et botanistes. Jean-Baptiste NOULET publia en botanique, zoologie, géologie, paléontologie et préhistoire. Théodore MONOD fut à la fois, zoologiste, botaniste, géologue, archéologue...

Nombre d'auteurs de ces archives, plus particulièrement au 19^e siècle (héritiers du siècle des Lumières...) étaient dotés d'une vaste culture générale. Botanistes, zoologistes, médecins et pharmaciens pratiquaient les langues anciennes, particulièrement le latin, langue scientifique par excellence servant à la description des taxons, à la rédaction des thèses, voire à la correspondance. La diversité des connaissances et compétences était très grande dans des domaines divers tels que la littérature, les langues régionales, l'histoire, la musique, la peinture et le dessin...

1.1. Les littéraires

Le botaniste agenais Florimond BOUDON DE SAINT-AMANS publia *Fragments d'un voyage sentimental dans les Pyrénées ou lettre écrite de ces montagnes* en 1789, texte où il utilise le mot « romantique ». Charles MARTINS, médecin naturaliste, traduisit, en français, plusieurs ouvrages notamment ceux de J.W. GOETHE (1837). Le géologue Louis Athanase CHAUBARD édita, en 1841, *L'Univers expliqué par la révélation ou Essai de philosophie positive*. L'avocat parlementaire Louis Marie DE LAHAYE fut l'auteur, en 1842, du *Livre des orateurs ou Études sur les orateurs parlementaires*. L'agrostologue Joseph DUVAL-JOUVE publia un *Traité de Logique* en 1855. Le botaniste Dominique CLOS rédigea *Les plantes de Virgile* en 1871. Eugène LEMARIÉ, botaniste amateur, mit en valeur le « parler saintongeais » et créa, en 1875, l'Académie des Muses santones sous le patronage de Victor HUGO. Le médecin-botaniste Timothée PUEL fit des travaux sur l'hypnotisme, la catalepsie, le sommeil... et édita une revue de psychologie expérimentale en 1874. Marc THURY, botaniste suisse, publia *La Preuve cosmologique de l'existence de Dieu* en 1899 et *La Philosophie dans ses rapports avec la théologie et les sciences de la nature* en 1894. Louis-Sophronie FUGAIRON, médecin hydrologue-botaniste, fut « Évêque gnostique de Béziers » : connu sous le nom de *Tau Sophronius*, il publia, en 1907, *La survivance de l'âme ou la mort et la renaissance chez les êtres vivants. Études de philosophie et d'embryologie philosophiques*. Le botaniste belge André DE VOS fut l'auteur de *La Rose : Boutade Poétique et Botanique* sous le pseudonyme de Hyacinthe JASMIN... Son compatriote, Jean CHALON, écrivit divers articles sur le folklore, dont *Fétiches, idoles et amulettes* en 1920-1921. Le botaniste lichénologue Henry DES ABBAYES excella dans le domaine des langues anciennes et de la poésie : il traduisit en vers *les Bucoliques* de VIRGILE (1966) et des *Odes* d'HORACE (1970). Il dédia à Henri GAUSSEN un sonnet lu lors de la célébration des 80 ans de celui-ci au sommet du Pic pyrénéen Le Taillon, le 14 juillet 1971. Théodore MONOD, naturaliste-philosophe, fut l'auteur de plusieurs ouvrages dont *L'Hippopotame et le philosophe* (1942), *L'Émeraude des Garamantes, souvenirs d'un saharien* (1984), *Le Chercheur d'absolu* (1997), *Révérence à la vie* (1999), *Et si l'aventure humaine devait échouer* (2000), *Dictionnaire humaniste et pacifiste, essai* (posthume, 2004)...

Parmi les non-naturalistes, citons Frédéric BAUDRY (1818-1885) (6), avocat philologue-grammairien, qui traduisit les contes de Grimm et fut bibliothécaire à la Bibliothèque Mazarine de 1874 à 1885.

1.2. Les spécialistes de la langue romane

Alfred MOQUIN-TANDON conçut, en 1836, un manuscrit en langue romane (*Carya magalonensis*) sous le pseudonyme d'Alfred FRÉDOL, une supercherie littéraire qui piégea les meilleurs spécialistes de la langue romane. Jean-Baptiste NOULET rédigea un *Dictionnaire de la langue toulousaine* et traduisit *Les Joies du gai savoir* (poésies des 14^e et 15^e siècles). Melchior BARTHÈS, surnommé « Félibre saint-ponais », fut poète en langue d'Oc. Jean BOURDETTE écrivit un *Essai de vocabulaire du Gascon en Lavedan* et publia un recueil de proverbes gascons du Lavedan. Le célèbre entomologiste Jean-Henri FABRE dit « Félibre di Tavan », ami de MISTRAL, publia, en 1909, des poésies en occitan (*Oubreto provençal*).

1.3. Les historiens

Jean-Antoine CLOS, médecin botaniste, rédigea une *Notice Historique sur Sorèze et ses environs...* en 1822 (plusieurs fois rééditée). Sabin BERTHELOT, naturaliste ethnologue, publia *La conquête des Canaries* en 1879 et *Antiquités canariennes* en 1835. Joseph DUVAL-JOUVE, agrostologue, rédigea *Montpellier pendant la Révolution* (deux vol., 1879-1881 - ré-édition 1974). Adrien LAGRÈZE-FOSSAT - avocat-botaniste, conservateur des monuments historiques du Tarn-et-Garonne, publia *Études historiques sur Moissac* (1870 & 1872) et *La ville, les vicomtes et la coutume d'Auvillar* (1868). Casimir ROUMÈGUÈRE, cryptogamiste, publia une *Statistique botanique du département de la Haute-Garonne et de la région méridionale de la France* en 1876. Claude GAY, botaniste, est l'auteur d'une monumentale *Historia fisica y politica de Chile* publiée de 1844 à 1871. Ludovic LEGRÉ, avocat-botaniste et poète provençal, publia sept ouvrages sur la botanique du 16^e siècle (1899-1900). Le médecin naturaliste Charles MARTINS édita *Coup d'œil sur l'histoire des botanistes et du Jardin des Plantes de Montpellier* (1852) et *Le Jardin des Plantes de Montpellier – Essai historique et descriptif* (1854). Le botaniste Octave LIGNIER fut l'auteur d'un *Essai sur l'histoire du Jardin des Plantes de Caen* en 1904. Georges PENNETIER, médecin naturaliste, publia *Naturalistes normands XV^e-XX^e siècles* en 1911. Charles GERBER, pharmacien botaniste, a consacré divers articles à l'histoire de la botanique des 17^e et 18^e siècles (enseignement des aspirants apothicaires, 1921 ; jardins botaniques de Toulouse sous l'ancien Régime, 1925 ; correspondances entre botanistes, 1926 ; progrès de la botanique au 17^e siècle, 1927, ...) en s'appuyant sur les textes anciens. Adrien DAVY DE VIRVILLE a dirigé la publication d'un ouvrage sur *L'histoire de la Botanique en France* (1954). Louis EMBERGER écrivit une *Histoire de la botanique à Montpellier* (collab. H. HARANT, 1959). Jean-Louis TROCHAIN publia *Botanistes du pays toulousain* (1966) et une note sur les travaux du « chrysanthémiste » toulousain Marc BERNET (1967). Lucien PLANTEFOL fut l'auteur de *Trois siècles d'Académie des sciences (1666-1966)* (1967). Henri GAUSSEN publia *Les botanistes du 19^e siècle aux Pyrénées françaises* (1975).

Parmi les non naturalistes nous citerons tout particulièrement Emmanuel DE LAS CASES (1766-1842), lieutenant-colonel, Chambellan de NAPOLÉON, qui choisit de partager l'exil de celui-ci à Sainte-Hélène. Il nota, durant 18 mois, les souvenirs de l'Empereur avant d'être expulsé par les anglais en décembre 1816. Exilé jusqu'à la mort de NAPOLÉON (1821), il publiera, en 1823, *le Mémorial de Sainte-Hélène* (2.000 pages, huit vol.) qui sera réédité jusqu'en 1842. Une statue de LAS CASES a été érigée près de la cathédrale Saint-Alain à Lavaur.

1.4. Les musiciens

Le zoologiste Bernard Germain DE LACÉPÈDE se passionna très jeune pour la musique : violoncelliste et pianiste-organiste, il composa notamment, à 20 ans (1776), la musique de l'opéra « Omphale » (que GLUCK apprécia). Il publia une *Poétique de la musique* en 1785. L'entomologiste Jean-Henri FABRE agrémenta ses nombreuses poésies occitanes de pièces musicales personnelles (*Oubreto provençalo*, 1909).

1.5. Les peintres-dessinateurs

Les naturalistes des deux siècles passés furent généralement d'excellents dessinateurs ou peintres, illustrant eux-mêmes les plantes et animaux qu'ils étudiaient. Louis DE BRONDEAU réalisa ainsi des aquarelles de cryptogames particulièrement artistiques (cf. Fig. 5 page 192). Le botaniste-entomologiste Jean-Henri FABRE représenta, également à l'aquarelle, 700 champignons du Ventoux, véritables œuvres d'art non publiées de son vivant. Le botaniste-géographe Léon CROIZAT dessina, de la même façon diverses espèces d'Euphorbiacés lors de son séjour à l'Arnold Arboretum. Le brésilien João BARBOSA RODRIGUEZ illustra de 260 aquarelles la *Flora brasiliensis* de C.F.P. MARTIUS. Certains botanistes, comme Philippe PICOT DE LAPEYROUSE, firent appel à des dessinateurs professionnels (cf. Fig. 8 page 204). De la même façon Heinrich REICHENBACH produisit 192 aquarelles d'orchidées, publiées sous le nom de *Reichenbachia*, grâce au talent de H.G. LUNE.

2. Contribution au progrès des connaissances sur les êtres vivants et le milieu naturel

2.1. Les naturalistes explorateurs et montagnards

De nombreux naturalistes, amateurs éclairés, souvent authentiques aventuriers, explorèrent la planète à la découverte de flores et de faunes inconnues lors d'expéditions souvent longues voire périlleuses. Jacques HOUTOU DE LA BILLARDIÈRE, associé à une mission de deux ans destinée à retrouver les traces de LA PÉROUSE (1791-1793), fit de nombreuses récoltes botaniques. La navigation fut dramatique : 89 hommes périrent, les vaisseaux et herbiers furent capturés par les hollandais... HOUTOU DE LA BILLARDIÈRE fut retenu prisonnier durant deux ans. Les herbiers furent par la suite restitués par les anglais. Aimé (GOUJAUD) BONPLAND fit, en compagnie du naturaliste-géographe allemand Alexander VON HUMBOLT, l'une des missions les plus remarquables jamais réalisées en Amérique équinoxiale. Elle dura cinq ans (1799-1804), période durant laquelle BONPLAND et VON HUMBOLT visitèrent Cuba, le Venezuela, la Colombie, l'Équateur, le Pérou, le Mexique et les États-Unis. Cette mission de plus

de 15.000 km permit de nombreuses découvertes botaniques (60.000 spécimens, 6.000 espèces nouvelles), ethnologiques et anthropologiques, zoologiques, géographiques, géologiques et archéologiques. Les deux explorateurs furent des précurseurs de la défense des droits des indiens d'Amazonie. Ils publièrent *Voyage aux régions équinoxiales du Nouveau Continent* (30 vol., 1807 à 1834). Alire (RAFFENEAU) DELILE participa, en qualité de botaniste, aux travaux de l'équipe scientifique qui accompagna BONAPARTE en Égypte (1798-1801). Il en rapporta les éléments de sa *Flore d'Égypte* (et le moulage de la célèbre « Pierre de Rosette »...). Jean-Baptiste BORY DE SAINT-VINCENT fit, en 1801-1802, « par ordre du gouvernement », une expédition à Ténérife, aux îles Maurice et Bourbon (La Réunion) ainsi qu'à Sainte-Hélène. Au retour il publia *Voyage dans les quatre principales îles des mers d'Afrique...* (trois vol., 1804). Durant son séjour à l'île Bourbon, il fit l'ascension du Piton de la Fournaise dont il donna la première description scientifique (le plus petit cratère porte son nom). Il participa ensuite, avec Adolphe BRONGNIART – pour la partie botanique – à un voyage autour du monde qui donna lieu à l'ouvrage *Voyage autour du monde exécuté par Ordre du Roi sur la Corvette de Sa Majesté, La Coquille, pendant les années 1822, 1823, 1824 et 1825* (publication 1826). Il fit également des expéditions scientifiques en Afrique du Nord, dans le Péloponnèse (Morée)... Augustin DE SAINT-HILAIRE explora le Brésil et le Paraguay durant 6 ans (1816-1822). Il rapporta de ces expéditions une vaste collection de plantes et d'animaux qui servit à la rédaction de ses divers ouvrages durant 10 ans. Justus Carl HASSKARL, botaniste allemand, explora l'Indonésie (1836) puis le Pérou (1852-1853). Il récolta notamment des graines et des plants de Quinquina qui servirent, par la suite, à l'extraction de la quinine à Java. Charles MARTINS, naturaliste montpelliérain, fit de nombreuses expéditions au Spitzberg, en Laponie, Égypte, Algérie, au Sahara, en Suisse ainsi que dans les Alpes. Il publia le résultat de ses observations de 1840 à 1866. Eugène BOURGEOU(X) fit de très nombreuses récoltes de plantes dans diverses régions d'Amérique du Nord (Rocheuses, Mexique, Canada), en Asie Mineure, aux Îles Canaries, en Algérie et en France de 1847 à 1870. Il distribua plus de 15.000 espèces de plantes en herbier. William Jackson HOOKER le qualifia de « prince des botanistes collectionneurs »... Il distribua (et vendit) plus de 15.000 spécimens d'herbier. Sir Joseph Dalton HOOKER explora diverses parties du monde durant 30 ans, visitant plusieurs pays des mers australes, l'Inde jusqu'à l'Himalaya (1847-1851), la Palestine, le Maroc et les États-Unis (1860-1877). Auguste TRÉCUL fit deux années d'explorations aux États-Unis (Texas, Montagnes Rocheuses) et au Mexique (1848-1850). Il séjourna dans des tribus indiennes, s'intéressant notamment aux racines féculentes qu'elles utilisaient et qui pouvaient suppléer la pomme de terre parasitée par le doryphore. Une part de ses récoltes, adressées à Adrien DE JUSSIEU, sombra lors du naufrage du vaisseau « Les deux frères »... Jules RÉMY visita les Îles Sandwich de 1851 à 1862. Il y rencontra la reine KINAU et faillit mourir empoisonné par un indigène fanatique. Au cours de son séjour de trois ans à Honolulu, il devint l'ami du roi KAMEHAMEHA III (qui souhaita, en vain, le faire participer à son gouvernement). Il fit l'ascension

de l'Himalaya en 1863 et publia un ouvrage sur les mœurs et la religion des Mormons. Ferdinand VON MUELLER fut le plus grand explorateur botaniste de l'Australie. Il publia 12 volumes de *Fragmenta Phytographiae Australiae* de 1858 à 1882 et décrivit 800 nouvelles espèces. Édouard HECKEL, pharmacien aide-major de marine affecté en Martinique (1861), étudia la flore de l'île (il survécut à une épidémie de variole qui décimait la population et à la fièvre jaune...). Benjamin BALANSA récolta des milliers d'échantillons de plantes en Europe orientale, Afrique du Nord, Nouvelle-Calédonie, Paraguay, Java... Il faillit être massacré au Maroc, avec sa troupe, en 1867... Explorant le Tonkin, il mourut à Hanoï de la dysenterie en 1891. Le bryologue Pierre HUSNOT fit de nombreuses explorations, de 1862 à 1875, en Europe et Afrique, aux Antilles, aux Iles Canaries... Alphonse TRÉMEAU DE ROCHEBRUNE fit d'importantes récoltes malacologiques lors d'une expédition au Cap Horn en 1882-1883. Johannes WARMING, botaniste danois, explora le Brésil (1863-1866), le Groenland et la Laponie (1884-1885), les Antilles et le Vénézuéla (1890-1892). Louis MANGIN participa, de 1908 à 1910, à la 2^e expédition antarctique de Jean CHARCOT qui réunissait huit explorateurs à bord du navire polaire « Pourquoi Pas ? ». Il publia ensuite un ouvrage sur le phytoplancton de l'Antarctique (1915). David FAIRCHILD, botaniste américain, fit de nombreuses expéditions à travers le monde, notamment en australasie. Il favorisa l'introduction de 200.000 taxons tropicaux aux États-Unis, dont de nombreuses espèces de Bambous. Il publia quatre ouvrages de vulgarisation sur ses expéditions à travers le monde de 1930 à 1947. Théodore MONOD effectua, durant 70 ans, des missions sahariennes « au long cours » dont l'une dura 16 mois dans l'ouest saharien en 1934-1935. En 1936, il traversa notamment le Tanezrouft, d'Ouest en Est, soit 500 km de désert absolu. Lors de ses méharées (la dernière à 92 ans...), il fit de nombreuses découvertes botaniques, zoologiques, paléontologiques, géologiques et archéologiques.

Beaucoup de naturalistes furent aussi des montagnards aguerris. Certains se sont plus particulièrement illustrés (liste non exhaustive...). Philippe PICOT DE LAPEYROUSE, accompagné de son fidèle jardinier-botaniste Antoine FERRIÈRE, fit de nombreuses excursions pyrénéennes qui servirent à la rédaction de sa *Flore abrégée des plantes des Pyrénées...* (1813 et 1818)⁸. Le botaniste Aimé BONPLAND fit, en 1802, l'ascension du volcan Chimborazo (Equateur) en compagnie d'Alexander VON HUMBOLT. Ils n'atteignirent pas le sommet (6.310 m) mais furent probablement, à cette époque, les explorateurs « les plus hauts du monde ». Le botaniste amateur Albert BELHOMME DE FRANQUEVILLE effectua la première ascension du pic d'Aneto (Néthou) en 1842 en compagnie de guides luchonnais. Une crête de la Maladetta de 3.065 m porte son nom. Charles MARTINS, médecin naturaliste montpelliérain, gravit deux fois le Mont Blanc en 1844 et effectua à cette occasion des observations hypsométriques

et hygrométriques. Le botaniste-glaciologue Joseph VALLOT s'illustra en gravissant cinq fois le Mont Blanc (à partir de 1881) et en créant, en 1890, l'Observatoire-refuge du Mont Blanc à 4.362 m d'altitude. Le botaniste Henri GAUSSEN parcourut les Pyrénées dès son enfance, sillonna les deux versants du massif dans le cadre de sa thèse sur la végétation de la moitié orientale des Pyrénées. Il gravit, durant sa vie, les principaux sommets pyrénéens. Il fêta ses 80 ans au sommet du Pic Le Taillon, le 14 juillet 1971. Ses élèves et collaborateurs ne furent pas moins des montagnards aguerris : Pierre LE BRUN, Georges DUPIAS, Georges LASCOMBES, Claude LEREDDE, Guy DURRIEU... Citons encore, parmi les « montagnards », Alexandre LEYMERIE pour ses recherches géologiques sur les Pyrénées de Haute-Garonne, Gaston ASTRE pour ses travaux de paléontologie et stratigraphie sur le versant nord des Pyrénées, Raymond DESPAX pour son étude des Pléocoptères et Trichoptères pyrénéens, Léon DUFOUR pour ses recherches entomologiques dans la vallée d'Ossau.

2.2. Quelques grandes étapes du progrès des connaissances

2.2.1. Le « système linnéen » de nomenclature binominale

Le suédois Carl VON LINNÉ, dans son *Systema naturae* (1735–1762), a promu un mode nouveau de nomenclature taxinomique des êtres vivants (déjà partiellement utilisée au 16^e siècle), la « nomenclature binominale », qui combine deux mots latins : un nom générique et un nom spécifique. Si on se réfère à la Figure 7 (cf. §1 - Botanistes) où sont regroupées des étiquettes d'herbier correspondant à l'ouvrage *Plantae camtschatcenses rarioris*, que LINNÉ publia en 1750, on note que les espèces des genres *Melanthium*, *Sedum*, *Helleborus*, ... sont décrites par quelques mots latins (ou « polynômes »). Or, en marge de ces étiquettes, LINNÉ a ajouté un nom manuscrit, qualifiant ainsi la plante d'une seule épithète qui est le nom d'espèce retenu⁹. Le concept de nomenclature binominale est donc déjà quasiment officialisé : il le sera définitivement dans la 10^e édition du *Systema Naturae* de 1758. La nomenclature binominale a été rapidement adoptée en Europe. Jean-Baptiste LAMARCK l'utilisa dans sa *Flore Française* en 1779. Privilégiant les caractères de la fleur, LINNÉ hiérarchisera les genres en familles, ordres, classes, embranchements et règnes.

2.2.2. Les grandes avancées en zoologie et botanique

En zoologie, des spécialistes tels que Bernard DE LACÉPÈDE, Jean-Baptiste BORY DE SAINT-VINCENT (co-fondateur de la « protistologie »), Jean-Baptiste LAMARCK (qui systématisa la notion de « biologie »), Isidore GEOFFROY SAINT-HILAIRE, Paul GERVAIS... rédigeront des dictionnaires, des traités généraux, participeront à des encyclopédies... Parmi les entomologistes on soulignera particulièrement l'œuvre de Jean-Henri FABRE et de Jean-Marie (Léon) DUFOUR. De façon générale on doit aux zoologistes explorateurs une avancée majeure des connaissances sur les faunes du monde. Ainsi Jean-Baptiste

[8] On connaît l'épisode malheureux du Mont-Perdu que PICOT DE LAPEYROUSE ne parvint pas à gravir en raison, semble-t-il, d'un état de santé déficient lié à sa détention lors de la période révolutionnaire.

[9] On remarque que les noms d'espèces correspondent, pour quatre d'entre elles, à ceux que LINNÉ publia en 1753 (et qui sont toujours admis) soit : *Melanthium sibiricum*, *Sedum verticillatum*, *Prenanthes (Perenanthes !)* *purpurea*, *Lycopodium alpinum*.

BORY DE SAINT-VINCENT rendra compte de ses découvertes zoologiques dans *Expédition scientifique de Morée*, t.3, *zoologie – Vertébrés à sang froid, reptiles et poissons* (collab. G. BIBRON, 1833). Jean Odon DEBEAUX et Alphonse TRÉMEAU DE ROCHEBRUNE feront d'importantes récoltes malacologiques lors de leurs expéditions dans diverses parties du monde. Théodore MONOD sera le spécialiste des poissons d'Afrique occidentale...

En botanique, les premières recherches importantes sur les Cryptogames furent l'œuvre de Carl VON LINNÉ et de Jean-Baptiste BORY DE SAINT-VINCENT. Jean Florimond BOUDON DE SAINT-AMANS proposa, en 1791, le terme « Phanérogames » pour caractériser les plantes à organes de reproduction apparents par opposition aux « Cryptogames » à organes reproducteurs cachés ou peu apparents¹⁰. Des ouvrages fondamentaux sur l'organographie et la systématique végétale sont, pour une part importante, l'œuvre de botanistes représentés ici tels que William Jackson HOOKER, Achille RICHARD, Alphonse PYRAME DE CANDOLLE (à l'origine du code international de nomenclature botanique), Henri BAILLON, Pierre DUCHARTRE, Joseph DECAISNE, Gaspard CHATIN, Edouard BUREAU, Léon GUIGNARD, GASTON BONNIER, ALBERT MATHIEU LECLERC DU SABLON, Lucien PLANTEFOL, Albert-Bruce JACKSON, Louis EMBERGER, Henri DES ABBAYES, Henri GAUSSEN... On doit l'essor des recherches en anatomie végétale, cytologie et physiologie végétale à Charles BRISSEAU DE MIRBEL, Achille RICHARD, Léo ERRERA, Auguste TRÉCUL, Lucien PLANTEFOL... Un grand nombre de botanistes représentés dans ces archives firent des récoltes botaniques dans des pays du monde imparfaitement connus sur le plan floristique voire inexplorés (cf. § 2.1). Ils contribuèrent à la constitution d'herbiers « historiques », sources de description d'espèces nouvelles, de rédaction de flores... En ce qui concerne la flore française, nous citerons l'œuvre considérable de Jean-Charles GRENIER et Dominique GODRON (*Flore de France ou description des plantes qui croissent naturellement en France et en Corse*, trois vol., 1848–1853), celle de Georges ROUY *et al.* (*Flore de France ou description des plantes qui croissent spontanément en France, en Corse et en Alsace-Lorraine*, 14 vol., 1893–1913) et celles d'Hippolyte COSTE (*Flore descriptive et illustrée de la France*, trois vol. 1900–1906) et Paul JOVET (sept suppléments à la flore d'H. COSTE – collab. R. DE VILMORIN & M. KERGUÉLEN – 1972/1987). Divers botanistes contribuèrent à faire progresser la connaissance des flores en constituant des « centuries » (1) – ou parts de 100 taxons – destinées, par souscription, à des spécialistes, collectionneurs ou institutions. Selon ce principe, Jean-Baptiste MOUGEOT et ses collaborateurs C.G. NESTLER et K.F. SCHIMPER réalisèrent, de 1807 à 1860, un herbier de Cryptogames, les *Stirpes cryptogamae vogesorhenanae* à partir de récoltes effectuées dans les Vosges, le Jura, en Alsace, Lorraine et Forêt Noire... De même, Paul BILLOT – en collaboration avec de nombreux botanistes tels

que F.W. SCHULTZ et J. PAILLOT – collecta, durant 50 ans, des plantes destinées à des Herbiers de l'Europe entière. Son herbier d'échanges, *Flora Galliae et Germaniae exsiccata*, également réalisé sous forme de « centuries », fut l'un des plus importants du 19^e siècle. Son œuvre a été poursuivie sous le nom de *Billotia*. Parmi les botanistes régionaux amateurs nous citerons particulièrement deux instituteurs : Victor-Henri BORDÈRE (Gèdre, Hautes-Pyrénées) qui réalisa une importante collection d'*exsiccata* d'espèces pyrénéennes en vue d'échanges (et ventes) de plantes sèches ou vivantes selon la formule des « centuries » et Charles DUFFOUR (Agen, Lot-et-Garonne) qui réalisa un herbier de 280 classeurs, fonda la Société d'échanges de plantes et dirigea *Le Monde des Plantes* jusqu'en 1932.

2.2.3. L'essor de la biogéographie

La géographie des plantes ou « phytogéographie » naquit des observations d'Aimé BONPLAND, d'Alphonse PYRAME DE CANDOLLE (à la suite de son père Augustin), de Carl DRUDE, Filippo PARLATORE... Elle se développa grâce aux travaux de Charles FLAHAULT, d'Henri GAUSSEN, de Louis EMBERGER, Paul OZENDA, René LETOUZEY, Pierre LEGRIS, Paul REY, Georges DUPIAS... De nouveaux concepts (séries et étages de végétation – phytosociologie) serviront de base à la réalisation de cartes de la végétation de la France ou du monde à différentes échelles à Toulouse et Montpellier au cours du 20^e siècle. Notons ici l'œuvre originale de biogéographie historique – ou « pangéographie » – de Léon CROIZAT qui exposa ses conceptions à partir des années 1950, époque où la réalité du phénomène de dérive des continents, mal défendue par WEGENER, commençait seulement à être scientifiquement établie.

Le concept d'« écologie végétale » était sous-jacent dans les études de géographie botanique d'Aimé BONPLAND au début du 19^e siècle (variation altitudinale de la distribution des plantes) et, plus tard, dans ceux d'Alphonse DE CANDOLLE (parallélisme entre conditions du milieu et composition de la végétation). Le finlandais William NYLANDER, auteur d'observations sur la croissance des lichens en liaison avec la qualité de l'air, et le danois Johannes WARMING, descripteur des « facteurs du milieu », fonderont l'« écologie végétale ». Les concepts de « bioclimat » (basé sur les « diagrammes ombrothermiques » et l'« indice xéothermique » – cf. Henri GAUSSEN et François BAGNOULS) ainsi que celui d'« indice d'aridité » (cf. Emmanuel DE MARTONNE et Louis EMBERGER) sont toujours utilisés.

2.2.4. Les recherches sur l'origine de la vie

Ces recherches furent, dans la seconde moitié du 19^e siècle, la source de fortes controverses auxquelles plusieurs auteurs de ces archives furent associés.

La théorie aristotélicienne de la génération spontanée ou « hétérogénie » fut admise par Étienne GEOFFROY SAINT-

[10] BOUDON DE SAINT-AMANS proposa le mot « Phanérogame » à l'occasion de l'analyse de l'ouvrage de M. BULLIARD *Histoire des Champignons de la France renfermant, dans un ordre méthodique, les descriptions & les figures des champignons qui croissent naturellement en France* (t.1, 1791). Cette analyse parut dans le *Journal des Sciences Utiles*... publié par l'abbé BERTHOLON (1791). BOUDON DE SAINT-AMANS précise, dans une note, « J'ai adopté ce mot par opposition à celui de cryptogame, introduit dans la botanique par le célèbre LINNÉ. S'il est reçu, comme il me semble mériter de l'être, celui de phanérogame le sera bientôt aussi, pour désigner les 13 premières classes du système sexuel, c'est-à-dire toutes les plantes à fleurs visibles ». Le terme « Phanérogame » ne fut pas immédiatement adopté. En 1815, BRISSEAU DE MIRBEL utilisait un mot très voisin : « *Phénogames* » (*Éléments de Physiologie et de Botanique*)...

HILAIRE et Jean-Baptiste LAMARCK. Ils considéraient que des êtres vivants comme les infusoires pouvaient être le produit des lois de la nature et naître spontanément vu la simplicité de leur organisation. Le toulousain Nicolas JOLY et le rouennais Félix POUCHET, médecins biologistes, ainsi que le naturaliste toulousain-grenoblois Charles MUSSET, défendirent âprement cette théorie, considérant que la vie pouvait naître du pouvoir génésique de l'air. Pour étayer leur thèse, ils réalisèrent une série d'expériences qu'ils estimèrent suffisamment probantes (publications 1858, 1859, 1861, 1864...). Louis PASTEUR reprit ces expériences à partir de 1859 et démontra que, dans un milieu isolé et convenablement stérilisé, la vie n'apparaît pas spontanément. Ses travaux, publiés en 1862 (*Mémoire sur les corpuscules organisés qui existent dans l'atmosphère. Examen de la doctrine des générations spontanées*), furent couronnés par l'Académie des Sciences.

2.2.5. Les théories sur l'évolution

En lien avec le problème de l'origine de la vie, les théories sur l'évolution ont également donné lieu à controverses.

Au 18^e siècle, les conceptions « fixistes-crétionnistes », fidèles aux fondements de la religion, étaient de règle. Le botaniste Carl VON LINNÉ fut ainsi « fixiste ». Georges CUVIER, pionnier de la paléontologie animale (quadrupèdes fossiles), défendit la théorie du « fixisme » en lien avec celle du « catastrophisme » (phases d'extinctions massives de groupes animaux). Il maintint fermement cette conception face à la théorie du « transformisme » développée par son contemporain Jean-Baptiste LAMARCK. Spécialiste de paléontologie des invertébrés, celui-ci énonça sa théorie dès 1800 (discours inaugural au Muséum National d'Histoire Naturelle) et l'exposa dans sa *Philosophie zoologique* de 1809. Selon lui, les êtres vivants s'adaptent au milieu physique en fonction de ses variations (climat, sol...) et se transforment de façon graduelle et lente. LAMARCK considérait que ces transformations étaient transmissibles à la descendance, thèse qui ne fut pas expérimentalement démontrée. Son mérite fut d'être le premier à défendre le concept d'« évolution ».

Dans la 2^e moitié du 19^e siècle Georges PENNETIER, médecin naturaliste, darwiniste convaincu, donna diverses conférences à Rouen (*La Terre et l'Homme*, 1870 ; *Les origines de l'homme*, 1872...) qui soulevèrent de fortes critiques, notamment au niveau de l'Église. Il fut caricaturé dans les journaux avec un singe à ses côtés... Parallèlement le paléontologue Paul GERVAIS remettait en question ses conceptions fixistes et admettait, en 1877 (*Éléments de zoologie*), l'existence d'une évolution lente et régulière, avec perfectionnement progressif, adhérant par là-même au transformisme lamarckien, mais... « comme simple hypothèse ». Jean GAUDRY, géologue paléontologue, tenant d'une paléontologie évolutive (1896), défendit le « transformisme lamarckien » et le principe de l'hérédité des caractères acquis : il publia des travaux sur

les enchaînements dans le monde animal au cours des temps géologiques, les relations généalogiques entre espèces fossiles et actuelles. Il correspondit avec DARWIN, dont il admirait les travaux... mais ne se rallia pas à sa thèse de la sélection naturelle.

Parmi les botanistes Alphonse BRONGNIART, « père de la paléobotanique », suggéra l'utilisation des formes fossiles pour élaborer un système phylogénétique, premier essai de « biostratigraphie » illustrant la succession des plantes fossiles (*Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles*, 1828 ; *Origine paléontologique des arbres cultivés ou utilisés par l'homme*, 1888). Tout en demeurant fixiste, il constatait toutefois un perfectionnement des espèces au cours des temps géologiques... Gaston DE SAPORTA, paléobotaniste autodidacte, étudia la flore fossile du sud-est de la France et mit en avant le concept d'évolution en observant, selon les variations géologiques des climats (flore tropicale fossile près d'Aix-en-Provence), des analogies entre les végétaux tertiaires de Provence et la végétation tropicale actuelle. Il fut en accord avec DARWIN (nombreuses correspondances) quant au lien entre insectes et végétaux lors du brusque développement des plantes à fleurs au Crétacé, à l'importance de la fécondation croisée grâce aux insectes, au rôle vraisemblable des mutations dans le processus évolutif. DE SAPORTA demeurera cependant réticent vis-à-vis des phénomènes de concurrence et de survivance du plus apte (sélection naturelle darwinienne), préférant l'idée d'un plan développé au cours des temps géologiques (*Le monde des plantes avant l'apparition de l'homme*, 1879)¹¹.

Au début du 20^e siècle le botaniste belge Leo ERRERA publiera une *Leçon élémentaire sur le darwinisme* (1907). L'année suivante Joseph Dalton HOOKER, directeur des Kew Gardens, se vit décerner la « DARWIN-WALLACE medal »¹² attribuée par la Linnean Society of London aux scientifiques ayant fait progresser les recherches sur l'évolution selon la pensée darwinienne. Le paléobotaniste suédois Carl Rudolf FLORIN obtiendra cette médaille en 1958 suite à un important article sur *Évolution et classification des Gymnospermes* (*L'Année Biologique*, 28, 1952).

Des recherches sur l'évolution ont été menées à Toulouse à partir d'observations sur les caractères juvéniles. Henri GAUSSEN, Yvette DE FERRÉ et leurs élèves ont réalisé diverses études de biosystématique et phylogénie sur les Gymnospermes et Angiospermes fondées sur les données ontogénétiques. Henri GAUSSEN défendit par ailleurs sa théorie « d'évolution pseudocyclique » en lien avec le concept de « surévolution ».

2.2.6. Les fondateurs de la préhistoire et de l'archéologie

Le pharmacien narbonnais Paul TOURNAL démontra, dès 1827, la « contemporanéité » d'un homme fossile et de certaines espèces animales « appartenant à des espèces perdues... » sur la base de fouilles effectuées dans les grottes

[11] À la même époque Charles Frédéric MARTINS, professeur de botanique médicale, constatait, dans une lettre adressée à Charles DARWIN (7 juin 1877), que « Les Professeurs officiels... se tiennent sur la réserve, ils n'osent aborder ces questions de peur d'être accusés de matérialisme, d'athéisme, de communisme... » (*The correspondence of Charles Darwin*, vol. 25 : 33, 1877).

[12] La « DARWIN-WALLACE medal » a été attribuée en commémoration des 50^e, 100^e et 150^e anniversaires de la publication de l'article de Charles DARWIN et Alfred RUSSEL-WALLACE *On the Tendency of Species to form Varieties and the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Means of Selection* (1.7.1858).

du Moulin de Bize, près de Narbonne. En 1851 le toulousain Jean-Baptiste NOULET découvrait à son tour l'existence d'un homme fossile dans un gisement paléolithique du vallon de l'Infernet, près de Venerque (Haute-Garonne). Tous deux anticipaient ou confirmaient les travaux de Jacques BOUCHER DE PERTHES (1768–1868) – absent de ces archives – qui découvrit un « homme antédiluvien » près d'Abbeville (Somme) en 1844. Jean GUILAINE et Chantal ALIBERT confirmeront que Paul JOURNAL est bien le véritable fondateur de la préhistoire (*Paul Journal, fondateur de la préhistoire*, Odile Jacob éd., 2016).

Émile CARTAILHAC, avocat toulousain, fut très tôt passionné par les recherches préhistoriques. Il réfuta d'abord, en 1879, l'authenticité des peintures de la grotte espagnole d'Altamira puis admit son erreur en 1902 dans son *Mea culpa d'un sceptique*. Il reconnaitra dès lors l'importance de l'art paléolithique et étudiera, en partie en collaboration avec l'abbé BREUIL, les grottes de Gargas, Marsoulas et Niaux. En 1865, avec Édouard FILHOL (1^{er} directeur du Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse), il participa à la création de la « Galerie des cavernes » du Muséum où était exposé, pour la première fois, du mobilier préhistorique. Henri BÉGOUËN, juriste-journaliste toulousain, devint un spécialiste de l'art paléolithique, notamment magdalénien. À partir de 1912, il fit, avec ses trois fils, la découverte d'importants témoins de l'art pariétal et du mobilier magdalénien dans les cavernes ariégeoises du Volp : grottes « habitat » ou « sanctuaires » d'Enlène, du Tuc d'Audoubert et des Trois Frères. Gaston ASTRE, Directeur du Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse, fera par la suite une étude des faunes magdalénienne, mésolithique, aurignacienne et périgordienne (1966–1968).

2.2.7. Les prémices de la génétique

Grâce à leurs recherches sur l'hybridation et la sélection, plusieurs botanistes représentés dans ces archives furent des précurseurs de la génétique.

Le toulousain Marc BERNET, ex-capitaine de l'armée napoléonienne, horticulteur amateur, obtint en 1827, par des semis suivis de nombreuses mutations, 300 nouveaux cultivars de chrysanthèmes. Édouard TIMBAL-LAGRAVE recréa expérimentalement, à partir de 1857, certains hybrides de plantes récoltées dans la nature. Dominique GODRON établit, en 1863 – parallèlement à Charles NAUDIN et trois ans avant Gregor MENDEL – les fondements de la génétique grâce à ses expériences de croisements. Il démontra que la stérilité des hybrides était une preuve de l'appartenance des parents à des espèces différentes : le critère de l'espèce devenait ainsi l'interfertilité, définition génétique moderne de ce rang taxinomique. Pierre-Bernard LAZARE VERLOT publia à la même époque *Sur la production et la fixation des variétés dans les plantes d'ornement* (1865). Pour Édouard MORREN (1867) « les variétés qui surgissent chez les plantes cultivées résultent d'une évolution spontanée de l'espèce ». Jean-Baptiste BORNET, réalisa 3.000 fécondations artificielles à partir de 10 espèces de cistes (à fleurs blanches ou rouges) et obtint 234 hybrides par fécondation artificielle (observations non publiées). Charles DE VILMORIN fut le premier à pratiquer l'hybridation des blés et obtint 18 souches à haut rendement (*Les meilleurs blés*,

1888). Gustave NICOLAS puis Germain CHALAUD effectuèrent des recherches sur la sélection des blés à l'Institut Agricole de Toulouse à partir de 1922 et produisirent une centaine de lignées hybrides. G. CHALAUD publiera, en 1951, *La sélection végétale – le point des connaissances actuelles* (*Que sais-je*, 126 p.).

2.2.8. La lutte contre les maladies de la vigne

Félix SAHUT, horticulteur, Jules-Émile PLANCHON, professeur de botanique et Gaston BAZILLE, avocat-viticulteur – tous trois montpelliérains – firent une expertise, le 15 juillet 1868, dans des vignes en voie d'extinction à Saint-Martin-de-Crau (Vaucluse). Ils découvrirent sur les racines d'importantes colonies de pucerons (*Phylloxera vastatrix*) dont ils confirmèrent le rôle parasitaire. J.E. PLANCHON s'attribua la paternité de cette découverte... d'où une polémique de plusieurs années avec Félix SAHUT dont le rôle fut finalement reconnu par le Ministre de l'Agriculture Albert VIGER qui le qualifia de « Christophe Colomb du phylloxera »... Le parasitisme de la vigne par le phylloxera étant admis (non sans difficultés), J.E. PLANCHON publia *Les vignes américaines, leur greffage et leur taille* en 1885 et préconisa le greffage des variétés de vignes françaises sur des racines de plants américains résistants. Pierre DUCHARTRE fut le premier, en 1850, à préconiser l'utilisation de la fleur de soufre contre l'oïdium. Martial CHATEL et Maxime CORNU effectuèrent divers travaux sur le phylloxera (1875, 1878). Eugène PERRIER DE LA BATHIE participa au sauvetage des vignes savoyardes dévastées par le phylloxera en pratiquant les greffages déjà préconisés, en utilisant le sulfate de cuivre contre le mildiou et le soufre contre l'oïdium. Édouard PRILLIEUX, Adolphe PRUNET, Santo GAROVAGLIO et Carlos Luigi SPEGAZZINI effectuèrent des recherches sur d'autres maladies de la vigne : le black-rot et la gommose bacillaire.

Au total, une dizaine de correspondants et collègues de Dominique CLOS ont participé, par leurs recherches et découvertes, au sauvetage des vignes européennes.

3. Les témoins et acteurs des grands événements de l'histoire

Sous le règne de LOUIS XV, le naturaliste Jean-Baptiste LAMARCK fut officier d'infanterie (sous le nom de Chevalier SAINT-MARTIN) durant la guerre de sept ans en Westphalie. Il quitta l'armée suite à un accident et s'adonna alors pleinement à l'Histoire Naturelle.

Durant la période révolutionnaire le zoologiste montpelliérain Jacques DRAPARNAUD fut membre du « Comité révolutionnaire » qu'il présida en 1793. Il s'attaqua aux représentants de la République, fut élu député, puis arrêté et incarcéré à l'Hôpital de la Force. Le zoologiste Bernard DE LACÉPÈDE, député d'Agen puis de Paris à l'Assemblée Législative (1791–1792) dut fuir les excès de la Terreur et ne rejoignit son poste au Muséum de Paris qu'après la chute de ROBESPIERRE. Jean-Baptiste BORY DE SAINT-VINCENT dut également s'exiler en 1793–1794. Alexandre MAZAS, curé de Sorèze, correspondant et ami du médecin-historien sorézien Jean-Antoine CLOS, refusa de prêter serment à la Constitution

civile du clergé de 1790. Il dut fuir la répression et s'exila à Rome en 1792¹³. Le magistrat-chimiste Louis GUYTON DE MORVEAU a été député à l'Assemblée Législative (1791) et à l'Assemblée Constituante pour la Côte-d'Or (1792–1795). Il fut l'un des premiers aéronautes et contribua à la création de la « Compagnie révolutionnaire d'aérostats » qui aida l'armée française, par des reconnaissances aériennes, dans diverses batailles des années 1790 (bataille de Fleurus...). Il fut membre du Comité de Salut Public en 1793 et participa à la création du calendrier républicain. Ayant voté la mort de LOUIS XVI, il faillit être destitué de l'Institut, en 1816, peu avant son décès...

Sous le 1^{er} Empire, Bernard Germain DE LACÉPÈDE fut Premier Grand Chancelier de la Légion d'honneur en 1803, Pair de France lors des « Cent jours » et révoqué de ses titres le 24 juillet 1815. Jean-Baptiste BORY DE SAINT-VINCENT participa à de nombreuses campagnes militaires, d'abord comme capitaine de dragons et chef d'escadron puis comme lieutenant-colonel : campagne d'Autriche et bataille d'Austerlitz, (1805), campagnes de Prusse et de Pologne (deux ans), guerre d'Espagne (1808), campagnes de Prusse (1813) et de France (1814)... Il fut membre de l'État-major des maréchaux NEY et SOULT. Très engagé durant les « Cent jours », il s'exila cinq ans – en Belgique puis en Prusse – jusqu'à la Restauration. Chrétien Geoffroy NESTLER fut pharmacien de l'armée de NAPOLÉON de 1806 à 1810 (campagnes de Prusse et d'Autriche). Philippe-Isidore PICOT DE LAPEYROUSE ne siégera que brièvement, en 1815, à la Chambre des Représentants mise en place par NAPOLÉON lors des « Cent jours ». Emmanuel (de) LAS CASES, rallié à NAPOLÉON dès le Consulat, le servit durant les « Cent jours » et l'accompagna – durant 18 mois – à Sainte-Hélène où il réunit les éléments de son célèbre *Mémorial* (voir ci-dessus).

Sous le règne de LOUIS XVIII, Pierre Joseph DAËNEN fut officier-aumônier dans un régiment suisse au service de la France en 1816 puis dans un régiment de hussards. Michel DURIEU DE MAISONNEUVE fut capitaine durant la campagne d'Espagne de 1823. Jean DE LAPLANE (anobli par LOUIS XVIII), présida l'Assemblée départementale du Vaucluse et fut sous-préfet de Mirande.

Sous le règne de LOUIS-PHILIPPE, Louis Marie DE LAHAYE DE CORMENIN, plusieurs fois député, écrivit des pamphlets retentissants contre le roi. Il fit des propositions d'avant-garde en faveur de l'abolition de la peine de mort, de la gratuité de l'enseignement, contre la corruption parlementaire et la gabegie l'État. Il fonda des œuvres de bienfaisance, notamment en faveur des femmes... Il s'opposera par la suite au coup d'État de 1851.

Sous le second Empire, Emmanuel SAINT-SUPÉRY, médecin major, participa au siège de Sébastopol en 1854–1855 et profita de ce très long siège pour récolter 300 espèces de plantes locales sur le plateau de Chersonèse. Hippolyte LARREY fut chirurgien de l'Empereur NAPOLÉON III, médecin-chef de

l'armée d'Italie (1859). Il était à ses côtés lors de la bataille de Solferino (1859) et le suivit à l'armée du Rhin (1870). Le pharmacien Jules MIOT, député de la Nièvre, s'opposa au coup d'État. Il fut déporté en Algérie en 1851, gracié en 1860, puis emprisonné trois ans pour complot suite à la création d'une société secrète anti-bonapartiste... Il émigra ensuite à Londres. Après la proclamation de la 3^e République, il fut à l'origine de la création du Comité de Salut public le 1^{er} mai 1871. Suite à la semaine sanglante (21-28 mai 1871), il se réfugia en Suisse et fut condamné à mort par contumace. Il sera amnistié en 1880 à son retour en France. Charles D'AVILA (2), un temps médecin militaire (général), s'investit dans les services ambulanciers durant la guerre franco-prussienne (1870 – Champagne) et anti-ottomane de la Russie et de la Roumanie. Il organisa des trains sanitaires et navires hôpitaux, enseigna les principes d'hygiène dans les campagnes et réorganisa les hôpitaux. Louis ARMIEUX, médecin principal des armées participa à la guerre d'Italie (1869), effectua des recherches sur le choléra, la phtisie pulmonaire et valorisa les eaux thermales de Barèges pour le traitement des blessures de guerre. Il s'investit dans l'organisation des ambulances à Toulouse durant la guerre 1870–1871. Le médecin Alphonse TRÉMEAU DE ROCHEBRUNE fut aide-major militaire en 1870 et publia un *Essai de statistique médicale suivi d'observations médico-chirurgicales sur les ambulances*. Albert GEOFFROY SAINT-HILAIRE, directeur du Jardin d'Acclimatation du Bois de Boulogne, dut sacrifier la plupart des animaux de ce jardin – dont les deux célèbres éléphants Castor et Pollux... – lors du siège de Paris de 1870. Joseph DECAISNE, professeur de botanique au MNHN de Paris, rapporta, dans un courrier à Dominique CLOS, divers événements liés aux événements de 1870–71. Le 14 février 1871 il écrivait : « J'ai perdu quatre de mes amis parisiens... le Muséum, vous le savez, a été horriblement bombardé... il a reçu 83 obus, nos serres chaudes ont été détruites en grande partie »... « DUCHARTRE s'est réfugié à Béziers, je crains bien qu'il ne retrouve rien de son habitation de Meudon, gardes mobiles et prussiens se sont chargés de tout détruire »... « LE MAOULT et son fils se sont conduits en braves : ils ont pris part aux batailles d'Avron et de Montretout ». Le botaniste-pharmacien Auguste TRÉCUL vécut tragiquement cette même période. Arrêté par les « Communards », il s'évada au moment où les Versaillais entraient dans Paris : pris pour un insurgé, il fut sur le point d'être fusillé comme il avait failli l'être auparavant par les émeutiers de la Commune...

Durant la 1^{re} Guerre mondiale, le botaniste Lucien PLANTEFOL fut blessé lors des combats de la Meuse de septembre 1914 et affecté à des laboratoires de physiologie et chimie de la Défense nationale où il participa à la mise au point des masques anti-gaz de combat. Charles GERBER, pharmacien-major, volontaire à 49 ans, dirigea un laboratoire de toxicologie et de chimie biologique (gaz de combat). Il mourut prématurément, à 63 ans, des suites d'une pathologie pulmonaire due aux gaz de combat. L'historien-géographe François GADRAT, gravement blessé à la face en novembre 1914, retrouva peu à peu l'usage de la parole grâce à des

[13] Le curé MAZAS fut désigné, à son retour de Rome, pour rédiger un rapport sur l'Ecole de Sorèze où « l'esprit de schisme et l'esprit voltairien régnaient... ». Il succomba, en 1824, suite aux attaques virulentes qu'il subit après son constat du « déclin moral » de l'établissement.

greffes et à un appareillage. Son ami de jeunesse Henri GAUSSEN fut blessé en avril 1915 et fait prisonnier en octobre 1915. Il resta trois ans en captivité, période durant laquelle il prépara l'agrégation de sciences naturelles¹⁴.

REMERCIEMENTS

J'exprime mes vifs remerciements à :

Michel BILOTTE, président de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse, pour ses conseils préalables à la rédaction de cet article et pour ses remarques constructives suite à une lecture attentive du texte,

Luc PASSERA, rédacteur du Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle, pour le très important travail de lecture, de révision typographique et de mise en page définitive qu'il a dû effectuer.

Je sais particulièrement gré à Madame Françoise BESSON d'avoir revu et amélioré le texte anglais du résumé.

Ce texte est l'aboutissement d'une démarche de préservation du patrimoine écrit à laquelle les Archives Départementales de la Haute-Garonne se sont associées. Je remercie vivement Madame Anne GOULET, Directrice des Archives Départementales, ainsi que Mesdames Marie-Hélène BERNARD-RISTORCELLI et Marilys SANCHIS pour l'accueil qu'elles ont réservé à l'ensemble des manuscrits et documents de cette collection d'archives.

[14] Lors de la guerre 1939-1940 Henri GAUSSEN fut capitaine-cartographe au Q.G. du général GIRAUD et reçut une 2^e croix de guerre.

Conférence présentée le 9 septembre 2020

L'histoire évolutive de notre lignée, de nos origines à l'émergence d'*Homo sapiens*

par Clément Zanolli

Chercheur CNRS au laboratoire PACEA de l'Université de Bordeaux

université
de BORDEAUX



Notre lignée, celle du genre *Homo*, a émergé il y a près de 3 millions d'années en Afrique et s'est rapidement diversifiée en de nombreuses espèces.

Les progrès de la paléogénétique ont récemment révélé que plusieurs de ces espèces humaines fossiles se sont hybridées entre elles, mais aussi avec nos ancêtres. Nous portons aujourd'hui entre 1,8 et 2,6 % d'ADN néandertaliens, ainsi que des traces d'ADN d'un groupe humain fossile connu sous le nom de Dénisoviens. La dispersion et le succès évolutif des espèces fossiles du genre *Homo*, comme celle de notre propre espèce, *H. sapiens*, sont probablement liés à une grande capacité d'adaptation à des

environnements et climats fluctuants, y compris lors de périodes de conditions extrêmes lors des glaciations. Où et quand notre espèce a-t-elle émergé ? Quels sont nos atouts et pourquoi parmi la myriade d'espèces du genre *Homo* ayant existé, nous sommes aujourd'hui la seule espèce humaine vivante, atteignant une population de plus de 7,7 milliards d'individus ? Telles sont les questions fondamentales auxquelles la science cherche encore à apporter des éléments de réponse.

Les Punaises du Loiret Hémiptères Pentatomoïdes

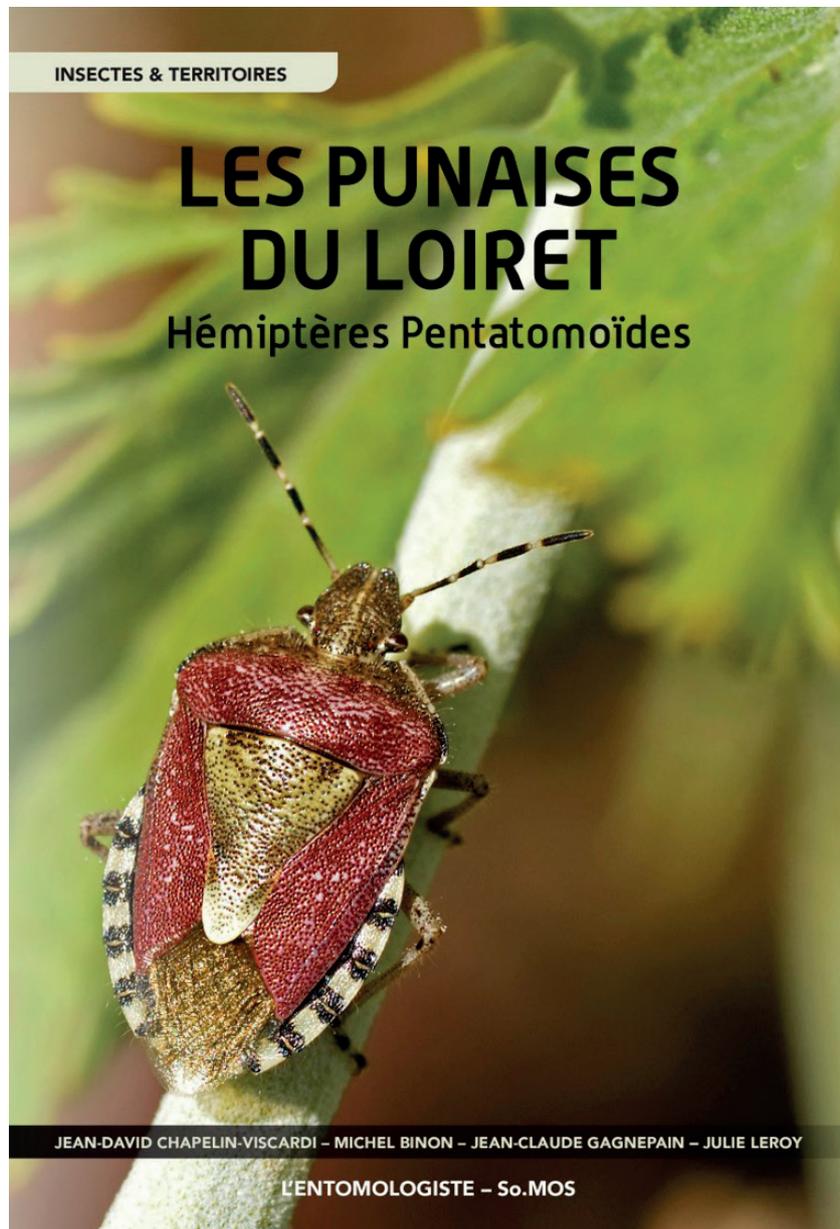
par Jean-David Chapelin-Viscardi, Michel Binon, Jean-Claude Gagnepain & Julie Leroy

Une coédition de la Revue l'Entomologiste et de la Société pour le Muséum d'Orléans et les Sciences (So. MOS).

Un ouvrage de référence. Un état des lieux et de la faune historique et contemporaine dans le département. Une synthèse de plus de 6000 observations loirétaines. Fruit de 5 années de travail d'analyse, d'illustration et de rédaction.

66 espèces traitées et illustrées. 58 espèces contemporaines, 8 espèces non revues depuis au moins 30 ans. On peut se procurer cet ouvrage paru en 2020 auprès de la Société pour le Muséum d'Orléans et les Sciences (So. MOS).

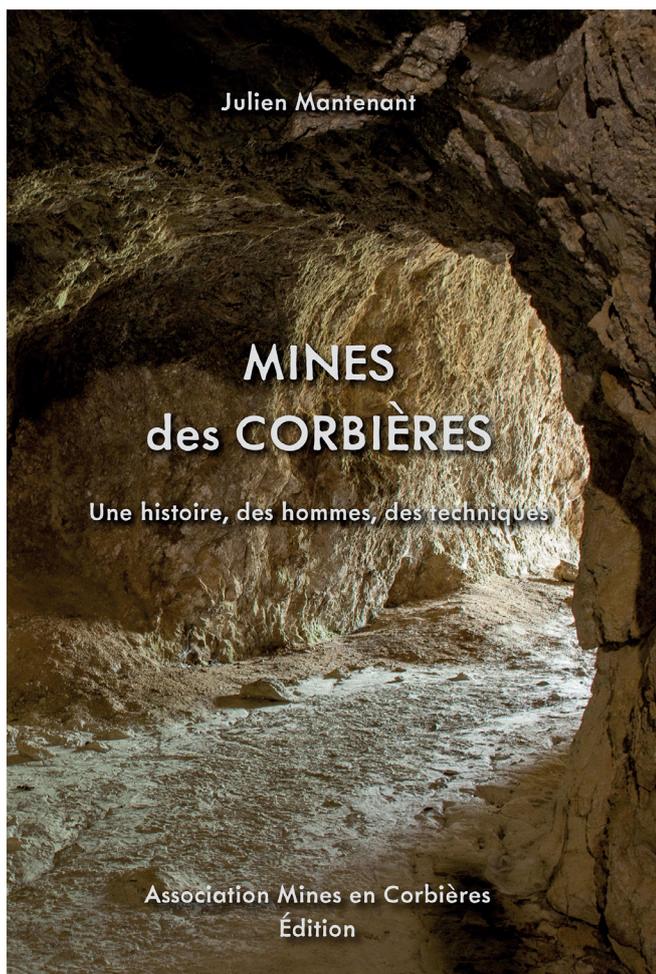
Prix : 25 € TTC, port non compris.



Mines de Corbières

Une histoire, des hommes, des techniques

de Julien Maintenant



Mines des Corbières. Une histoire, des hommes, des techniques

de Julien Maintenant

un livre édité par l'association Mines en Corbières
2020, 156 pages, 179 illustrations, 13 €



L'exploitation des ressources minières a profondément marqué l'histoire des Corbières. Fer, cuivre, argent, plomb, antimoine, barytine ont fait parfois la fortune, quelques fois le malheur des habitants du massif. Cette histoire longue et mouvementée, faite d'efforts, d'ingéniosité et de prises de risques, a laissé de nombreuses traces dans les paysages et la mémoire des hommes.

Longtemps oublié, ce riche patrimoine archéologique et industriel revit aujourd'hui grâce à un projet de valorisation porté par l'association Mines en Corbières. Ce livre est le fruit de ses efforts. Il a été édité par l'association avec le soutien du Pays Touristique Corbières Minervoises, de la CCRLCM, du Conseil Départemental de l'Aude et du programme LEADER de l'Union Européenne.

L'auteur de cet ouvrage, l'archéologue Julien Maintenant, chemine à travers l'histoire de l'activité minière dans les Corbières grâce à une documentation abondante souvent inédite et une connaissance approfondie du terrain. Abondamment illustré grâce à de nombreux contributeurs, ce livre de 156 pages est destiné aussi bien aux simples curieux qu'aux passionnés d'histoire et de patrimoine industriel.

Un livre-clef, pour découvrir les Corbières sous un nouvel angle et partir à la rencontre de ses anciennes communautés.

Commandes et renseignements

contact@minesencorbières.fr



Guide des fleurs des champs

de Gilles Corriol

16,95 € - 192 pages

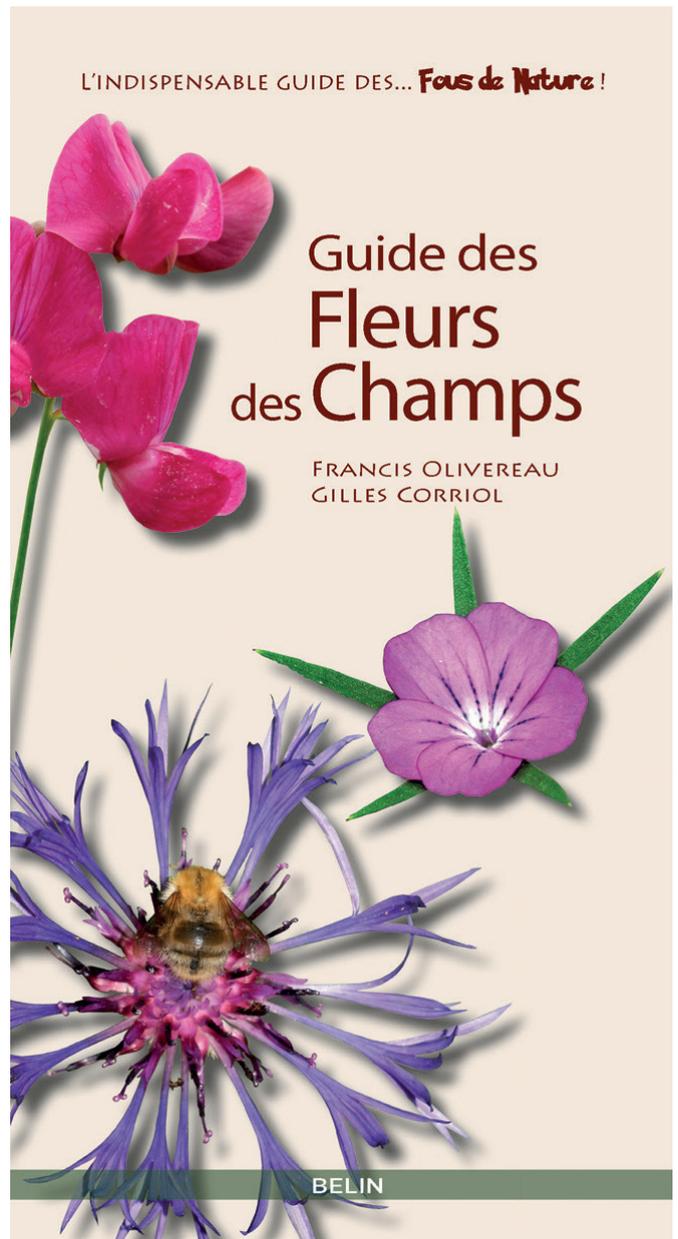
Un guide pour une identification facile des espèces

Voici un guide original sur les fleurs des champs. Vous y découvrirez les principales plantes de nos champs (plantes cultivées, plantes des moissons et mauvaises herbes), et plus largement des cultures, mais aussi la plupart des mauvaises herbes du jardin et du potager et autres terres régulièrement retournées. Guidé par des onglets matérialisant les caractères à observer, vous cheminerez facilement vers une identification sûre et intuitive.

- plus besoin de feuilleter le guide au hasard !
- pas de clés d'identification rébarbatives !
- pas de vocabulaire technique inutile !

Commandes et renseignements sur
www.belin-editeur.com

Belin:



Guide des plantes des haies

de Gilles Corriol

16,95 € - 208 pages

Un guide pour une identification facile des espèces

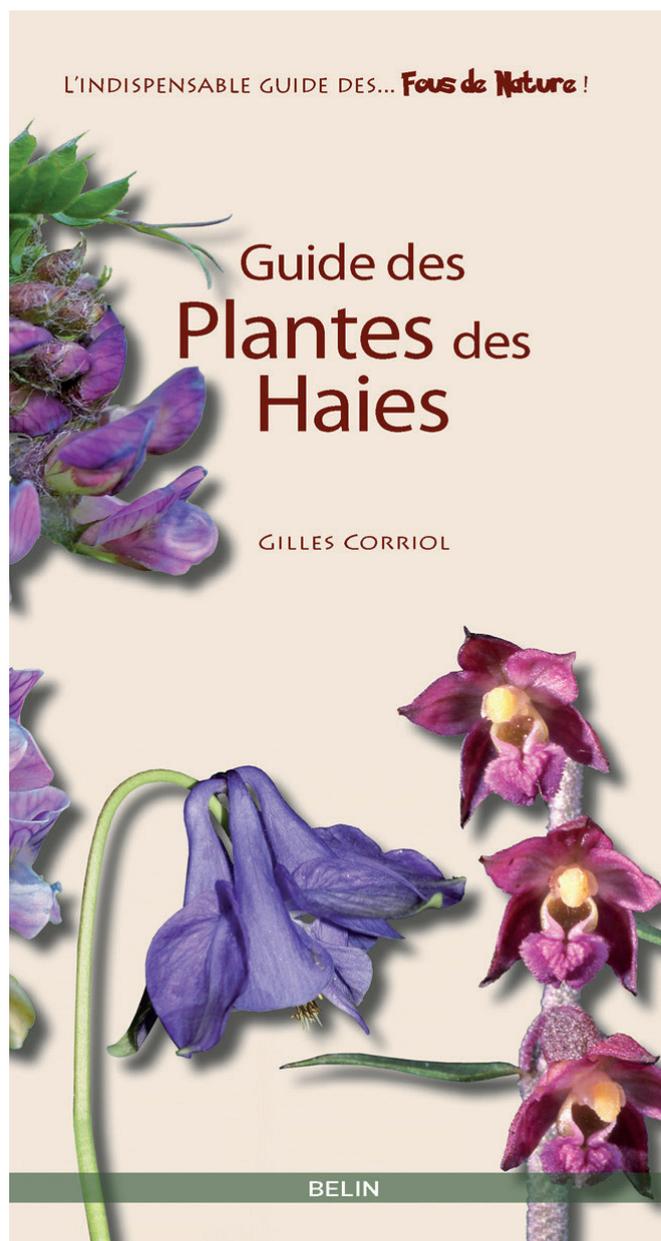
Voici un guide original dans lequel vous découvrirez les principales plantes des haies (fougères et plantes à fleurs).

Guidé par des onglets matérialisant les caractères à observer, vous cheminez facilement vers une identification sûre et intuitive.

- plus besoin de feuilleter le guide au hasard !
- pas de clés d'identification rébarbatives !
- pas de vocabulaire technique inutile !

Commandes et renseignements sur
www.belin-editeur.com

Belin:



Hommage à Monsieur le Professeur ANDRÉ TOUZÉ (1930 – 2019)



Monsieur André TOUZÉ, professeur de Physiologie végétale à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse, nous a quittés le 10 janvier 2019 à l'âge de 79 ans.

C'est d'abord à Angers où il naît en 1930, élevé par sa mère, qu'il effectue sa scolarité jusqu'à la fin du secondaire. Jeune adolescent, il sera fortement marqué par l'occupation de cette ville pendant la Seconde Guerre mondiale. En particulier il gardera un profond souvenir de ses aînés lycéens et normaliens fusillés pour des faits de résistance.

Après l'obtention du Baccalauréat, il continue ses études à la Faculté des Sciences de Rennes, tout en travaillant pour les financer. Nanti de la Licence-es-Sciences Naturelles il intègre le laboratoire du Professeur Arthur BRUNEL tourné vers la recherche et l'enseignement de la Physiologie et de la Chimie végétale pour faire une thèse. Bientôt nommé assistant, c'est avec l'équipe de M. BRUNEL qu'il migre à Toulouse et contribue à l'essor de l'enseignement de ces disciplines, nouvelles dans les années 1960, et à la fondation d'un grand centre qui leur est dédié, le « Centre de Physiologie Végétale ». C'est alors qu'il fera la rencontre de Jane-Marie, chercheuse au CNRS. Elle deviendra son épouse, lumière indéfectible de sa vie.

Promu Maître-assistant, il s'investit dans les enseignements de la physiologie végétale, incluant la Biochimie et la Microbiologie, dispensés au niveau du certificat de licence BMPV. Il soutient sa thèse d'Etat en 1964 sur l'effet d'une maladie parasitaire, l'antracnose, causée par un champignon pathogène, *Colletotrichum lagenarium*, sur le métabolisme azoté d'une plante cultivée, le melon *Cucumis melo*¹. Il est alors nommé Maître de Conférences (équivalent de Professeur actuellement) en 1965, et fonde sa propre équipe tournée vers la physio-pathologie végétale, à l'origine de ce qui deviendra la première équipe de recherche en France centrée sur l'étude des interactions entre les plantes et les micro-organismes (IPM).

Viennent alors les turbulences des années 68 aux conséquences multiples. La faculté des Sciences fera désormais partie de l'Université Paul-Sabatier créée en 1969, présidée par le Professeur Louis LARENG de 1970 à 1976. La réorganisation de l'enseignement supérieur est entamée, matérialisée par une subdivision en trois cycles, du plus général (1^{er}) au plus spécialisé (3^e), et par la création de Maîtrises « orientées recherches » (2nd cycle). M. TOUZÉ participera à leur mise en place et à la création d'enseignements nouveaux en vue de la maîtrise de physiologie végétale.

C'est également dans ces années-là (70-80) qu'il prend la direction du Centre de Physiologie végétale, suit au départ du Professeur Brunel grièvement blessé dans un accident de la route. Le soutien apporté par l'association avec le CNRS sera renouvelé, gage de la qualité dans la continuité des recherches menées au Centre de Physiologie Végétale ; fait appréciable à l'heure où le financement de la recherche deviendra très compétitif sur des thèmes affichés au niveau national, bientôt européen.

Dans ce contexte scientifique, avec ses collaborateurs, il oriente enseignement et recherche vers un nouveau thème centré sur le rôle de la paroi cellulaire végétale dans les mécanismes de reconnaissance et de défense contre les agents pathogènes². Leurs travaux sont étendus à l'antracnose du haricot causée par *Colletotrichum lindemuthianum*, pathosystème dont on connaît les bases génétiques. L'intérêt est porté sur une classe de polymères glucidiques, les polysaccharides pectiques, dont le rôle de ciment des parois est une cible privilégiée des enzymes pectiques des agents pathogènes, car leur dégradation facilite l'invasion des tissus sous-jacents³⁻⁴. Avec son équipe, il démontre le rôle des protéines pariétales dans la défense des plantes⁵, notamment celui des protéines inhibitrices de ces enzymes pectiques⁶ ainsi que la part jouée par des oligosaccharides pectiques dans les phénomènes de signalisation inducteurs de l'immunité. Les concepts sous-jacents à ses recherches (2) sont toujours d'actualité.

L'attention portée à ses travaux et à ses publications, lui vaudra d'être invité à des congrès internationaux d'une

[1] André TOUZÉ, 1964. L'antracnose du melon. Étude de quelques manifestations physiologiques. *Thèse de Doctorat d'État* (Sci. Nat.), Toulouse.

[2] André TOUZÉ, 1979. Les moyens de défense des plantes contre les micro-organismes pathogènes (1979). *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 126, Act. Bot. (4) : 103-110.

[3] Jean-Paul BARTHE, D. CANTENYS & A. TOUZÉ, 1981. Purification and characterization of two polygalacturonases secreted by *Colletotrichum lindemuthianum*. *Phytopath. Z.*, 100 : 162-171.

[4] Jean-Paul BARTHE, 1984. La résistance du Haricot à *Colletotrichum lindemuthianum* relevant du gène Cornell. Thèse de Doctorat d'État (Physiologie Végétale), Université Paul-Sabatier, Toulouse.

[5] Marie-Thérèse ESQUERRÉ-TUGAYÉ, Claude LAFITTE, Dominique MAZAU, Alain TOPPAN & André TOUZÉ 1979. Cell Surfaces in Plant-Microorganism Interactions II. Evidence for the Accumulation of Hydroxyproline-rich Glycoproteins in the Cell Wall of Diseased Plants as a Defense Mechanism. *Plant Physiol.* 64 (2) : 320 – 326.

[6] Claude LAFITTE, Jean-Paul BARTHE, Jean-Luc MONTILLET and André TOUZÉ, 1984. Glycoprotein inhibitors of *Colletotrichum lindemuthianum* endopolygalacturonase in near-isogenic lines of *Phaseolus vulgaris* resistant and susceptible to anthracnose. *Physiol. Plant Pathol.* 25 : 39-53.

thématique en émergence dans les années 1980 « Physiological and Molecular Plant Pathogen Interactions », actuellement dénommée « Molecular Plant Microbe Interactions ». C'est aussi dans ces années-là, qu'est créée la « Société Française de Phytopathologie », SFP, à laquelle il participera, et dont les activités n'ont cessé de grandir depuis lors.

Tout autant que par la recherche, c'est par sa personnalité d'enseignant, passionné et passionnant, et par son exemplarité, qu'il a marqué des générations d'étudiants et suscité de nombreuses vocations. En témoignent ces quelques messages : « *Il m'avait fait confiance... toujours soutenu dans l'évolution de mon travail* »... ou aussi « *Je n'oublierai jamais que c'est grâce à la confiance qu'il m'avait prodiguée... que j'ai pu avoir une belle carrière* »... et encore « *Il restera Monsieur le Professeur A. TOUZÉ à l'autorité naturelle car soutenue par ses compétences de professeur et sa personnalité droite et intègre... lui qui imprimait dès son entrée en cours, un silence absolu, d'un seul bonjour appuyé...* ».

Amateur de nature, le jardinage et l'entretien du verger de sa maison de Ramonville-Saint-Agne tiendront une place importante. L'automne verra parfois la cueillette des

champignons. Il pratiquera aussi la chasse avec son ami le Professeur Charles MONTANT (Photo 2), qui l'initiera à la découverte du cavage de la truffe noire du Quercy *Tuber melanosporum* « le diamant noir ». Le bridge avec ses amis fera aussi partie de ses centres d'intérêt.

Avec Madame TOUZÉ, il profitera de temps de loisirs pour voyager, avec une passion pour l'Inde. De sa vie, tant personnelle que professionnelle, marquée par l'attention sans faille qu'avec Madame TOUZÉ ils porteront aussi à leurs proches, on retiendra qu'elle était animée d'un sentiment humanitaire profond.

À ses élèves, collaborateurs, amis, il lèguera cette phrase de L. PASTEUR (1868) affichée dans son bureau : « *Prenez intérêt, je vous en conjure, à ces demeures sacrées que l'on désigne du nom expressif de laboratoire. Demandez qu'on les multiplie et qu'on les orne : ce sont les temples de l'avenir, de la richesse et du bien-être* ».

MARIE-THÉRÈSE ESQUERRÉ-TUGAYÉ *Professeur émérite*
Université Paul Sabatier-Toulouse III



Le Professeur TOUZÉ et son épouse Jane-Marie en 1990 lors de la célébration de son départ à la retraite. Le Professeur MONTANT est à droite cachant à demi son épouse.

Gérard BRETON (1944 – 2020)

Gérard BRETON était un naturaliste d'exception. Ses goûts et ses études l'avaient conduit au professorat de Sciences naturelles, certifié puis agrégé en 1968. Dès 1973 il fut détaché auprès de la ville du Havre pour exercer la fonction de Conservateur du Muséum d'Histoire Naturelle ; il en devient directeur en 1990. Il conduit en parallèle à cette fonction, un doctorat d'Etat ès Sciences qu'il soutient en 1990 ; le sujet en était « Les *Goniasteridae* (*Asteroidea*, *Echinodermata*) jurassiques et crétacés de France ». Les étoiles de mer fossiles ou actuelles n'étaient pas son seul sujet d'étude. La notice, publiée dans le volume 2019–2020 de la Société Havraise d'Études diverses, par M^{me} Françoise AMIEL-HEBERT, renseigne de façon détaillée sur les multiples compétences de Gérard BRETON.

Mais c'est seulement aux relations personnelles établies lors de travaux réalisés en commun que je ferai référence. Nous nous étions croisés au cours des années 80 alors qu'il s'intéressait aux pontes de dinosaures qui venaient d'être découvertes dans la vallée de l'Aude. Par la suite, je fis appel à lui, suite à la découverte dans le Maastrichtien des Petites Pyrénées de la Haute-Garonne d'un Astropectinidé qu'il nomma, après étude, *Dipsacaster jadeti* BRETON 1995. Nos relations épistolaires jusque dans les années 2010 se limitèrent aux échanges de publications et de vœux, avant que sa nouvelle passion, l'ambre végétal, ne nous réunisse à nouveau. Cela commença par la recherche de gisements nouveaux ou anciens et par partie oubliés, dans le Campanien du Plantaurel et le



Cénomaniens des Corbières. Trois articles en ont découlé. Hélas, Gérard ne put voir la version finale du 3^e paru en juin 2020 dans le tome 155, la maladie l'ayant emporté le 6 avril de cette même année. Lors de la préparation de cet article, nous eûmes des contacts téléphoniques que l'avancée de la maladie rendait très difficiles pour Gérard. Jamais il ne me fit part du moindre doute quant à sa possible guérison. Je n'appris son décès que tardivement. Les sciences naturelles venaient de perdre un vrai naturaliste, un homme de cœur et de passion.

Michel BILOTTE

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 2021 sur les presses
de l'Imprimerie du Champ-de-Mars - 09700 Saverdun

Dépôt légal : 2^e trimestre 2021

SOMMAIRE TOME 156 – 2020-2021

M. BILOTTE – Éditorial.....	3
M.G. BEAUX-LAFFON – Charles FOUQUE (1845–1930). Membre fondateur de la S.H.N.T.	5
L. PASSERA – Les termites et leur combat contre les infections microbiennes et fongiques	11
G. CORRIOL – Les végétations d'ourlets à Avoine de Thore dans le sud-ouest de la France	35
F. DURANTHON & P. TASSY – Une nouvelle faune miocène à proboscidiens (Mammalia) à Cumont, Tarn-et-Garonne.....	51
Cl. ZANOLLI – L'histoire évolutive de notre lignée, de l'origine à l'émergence de notre espèce <i>Homo sapiens</i>	59
Ph. FAURÉ – Le Jurassique du bassin de Bédarieux (Hérault, France)	67
D. GASPARD & M. BILOTTE – Découverte de <i>Thecidiopsis tetragona</i> , brachiopode Thecideaidae, dans le Crétacé inférieur des Pyrénées ariégeoises	97
M. BILOTTE – La place des rudistes dans le concert des disparitions fini-crétacé : l'exemple pyrénéen.....	103
J.-L. PAQUETTE, P. BARBEY & Ph. OLIVIER – Âge ordovicien moyen et caractères chimiques du gneiss de la Rivérole (massif de l'Agly, Pyrénées orientales).....	111
J. CANÉROT – Les Pyrénées : structure, histoire géologique, géomorphologie, style tectonique et originalité	121
M. BILOTTE – Versement aux Archives Municipales 31 du fonds historique de la S.H.N.T.	137
J. VASSAL – Manuscrits et documents des 19 ^e et 20 ^e siècles : versement aux Archives Départementales 31 (fonds 242 J). Inventaire – Commentaires	139

CONFÉRENCE

Cl. ZANOLLI – L'histoire évolutive de notre lignée, de l'origine à l'émergence de notre espèce <i>Homo sapiens</i>	175
---	-----

PROMOTION D'OUVRAGES

J.-D. CHAPELIN-VISCARDI, M. BINON, J.-C. GAGNEPAIN & J. LEROY – Les punaises du Loiret Hémiptères Pentatomoides	176
J. MANTENANT – Mines des Corbières. Une histoire, des hommes, des techniques	177
G. CORRIOL – Guide des fleurs des champs	178
G. CORRIOL – Guide des fleurs des haies	179

NOTICES NÉCROLOGIQUES

M.-T. ESQUERRÉ-TUGAYÉ – Hommage à Monsieur le Professeur André TOUZÉ (1930 – 2019)	181
M. BILOTTE – Gérard BRETON (1944–2020)	183

