

bulletin de la société
d'HISTOIRE
NATURELLE
de TOULOUSE

2023

T.159

Éditorial

2023 – Retour à la normalité

Dans l'éditorial de 2022 il était annoncé les premières propositions de publications d'articles pour 2023. Elles se sont accrues au cours de l'année puisque le **T. 159** renferme un panel d'articles couvrant les domaines de la zoologie, la botanique, la minéralogie, la géologie, la paléontologie, l'Histoire des sciences, et de collections paléontologiques en partie retrouvées. Retour encore sur le passé, avec une photographie découverte dans un fond ancien, qui vous fera connaître la salle de paléontologie où officierent A. Leymerie et L. Lartet au 19^e siècle, dans les locaux aujourd'hui disparus de la faculté des sciences, rue Lakanal. Un article original nous plongera dans l'univers de Tolkien et les quatre résumés de nos conférences rendront compte de nos manifestations portant sur les thèmes aussi divers que les faunes du Miocène du bassin pyrénéen, l'agro-écologie et la sexualité chez les champignons.

Hélas, comme chaque année, 2023 a vu la disparition de trois de nos anciens membres : Juliette Villatte, Yves Alméras et Jean-Paul Mauriès, ce dernier qui publiait encore dans nos pages en 2019. Hommages et notices leur sont consacrés.

Toujours dans le domaine éditorial, les actes du **Colloque de botanique pyrénéo-cantabrique**, qui s'est tenu en 2010 à Bagnères-de-Luchon, sont maintenant disponibles. Ils

constituent un n° Hors-Série, du bulletin (voir Annonces).

Enfin, la numérisation du bulletin se poursuit. Déjà accessible, sur le site de la BNF, pour la période allant de 1867 à 2002, les années 2003 à 2019 incluse seront prochainement disponibles, mettant le bulletin à la portée du plus grand nombre.

Afin de faire rentrer dans un cadre légal actualisé, les relations entre la Métropole toulousaine, le Muséum et la Société d'Histoire naturelle de Toulouse, une convention de partenariat pour l'organisation des manifestations conjointes de ces trois entités a été établie pour une durée de cinq ans. Signalons au passage que la subvention allouée par la ville de Toulouse, non versée en 2022, a été compensée par un doublement de la subvention 2023.

Enfin la SHNT s'est portée caution auprès de l'Université Paul-Sabatier, de deux stages dirigés par des membres de notre association.

C'est donc bien un retour à la normale qui s'est opéré en 2023. Autant d'encouragements pour poursuivre l'œuvre débuté en 1866.

Toulouse le 15 décembre 2023

Michel Bilotte

Alexandre Leymerie (1801 - 1878) et les origines des collections de paléontologie de la Faculté des Sciences de Toulouse (FSI - Université Paul-Sabatier)¹

par Michel Bilotte* avec la collaboration de Marielle Mouranche**

*Faculté des Sciences et Ingénierie, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse, France
E-Mail : geoloc.meb@gmail.com

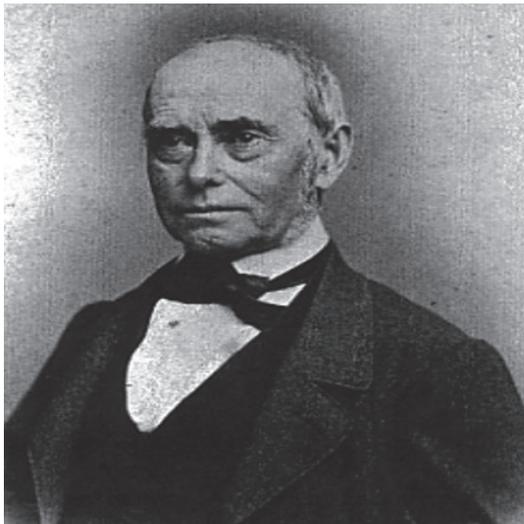
** Université de Toulouse, SICD, 15 rue des Lois
31000 Toulouse, France. E-Mail : Marielle.mouranche@univ-toulouse.fr

RÉSUMÉ

La découverte, dans un fond photographique ancien, de ce qui fut la salle de géologie-paléontologie des premiers locaux de la faculté des Sciences de Toulouse, rue Lakanal, aujourd'hui disparus, est l'occasion de rappeler le parcours toulousain du professeur Alexandre Leymerie (1801-1878) qui fut à l'origine des collections de géologie-paléontologie de la Faculté des Sciences de Toulouse (FSI - Université Paul Sabatier).

ABSTRACT

The discovery, in an old photographic collection, of what was the geology-paleontology room of the first premises of the faculty of Sciences of Toulouse, rue Lakanal, now disappeared, is an opportunity to recall the Toulouse career of Professor Alexandre Leymerie (1801-1878) who was at the origin of the collections of geology-paleontology of the Faculty of Sciences of Toulouse (FSI - Paul Sabatier University).



Portrait d'A. Leymerie vers 1863. Photographie figurant aux Archives de l'Académie des Sciences (Dossier académique Leymerie), à la Société académique de l'Aube et à la Bibliothèque municipale de Troyes.

I. Alexandre Leymerie (1801-1878)

Ce polytechnicien de 39 ans, né à Paris, est déjà l'auteur d'importants travaux géologiques sur les départements de l'Aube, du Rhône et de la Loire, lorsqu'il prend ses fonctions à Toulouse, en 1841. Dès lors, il va se consacrer à l'étude des Pyrénées et du Bassin d'Aquitaine dont il dévoile les grands traits géologiques au travers de 61 publications préliminaires. La synthèse, posthume puisque parue en 1881 trois ans après le décès de son auteur, constitue un ouvrage de plus de 1 000 pages, intitulé « *Description géologique des Pyrénées de la Haute-Garonne* », accompagné d'une carte géologique à 1/200 000 (1879), d'un atlas (1878), de 21 planches de coupes et vues géologiques et enfin de 30 planches de fossiles caractéristiques (LEYMERIE, 1881).

Conjointement à ses activités de recherches, le professeur Leymerie assure à la Faculté les enseignements de Minéralogie et Géologie.

Le contenu de ces enseignements a fait l'objet de deux ouvrages ; un premier, intitulé « Cours de Minéralogie » (1^{re} édition en 1859 ; 2^e édition en 1867), et un second, dénommé

¹ Accepté le 28 juillet 2023

« *Éléments de Minéralogie et de Géologie* » (1^{re} édition en 1861 ; 2^e édition en 1866 et 3^e édition en 1878). Si ces deux volets d'une longue carrière toulousaine sont bien retracés par son successeur Louis Lartet (1879), il est un aspect moins spectaculaire de la carrière d'un universitaire, que Leymerie lui-même a eu la bonne fortune de nous communiquer, et qui concerne l'enrichissement des collections géologiques toulousaines dans un but clairement défini :

« ... les collections doivent jouer un grand rôle dans l'enseignement de la Géologie et de la Minéralogie; ...le professeur chargé de cet enseignement doit considérer comme un devoir très essentiel d'établir, de classer et de tenir sans cesse au courant des collections aussi caractérisées et aussi complètes que possible. C'est ce que nous avons toujours cherché à faire à la Faculté des Sciences de Toulouse, d'une manière incessante, depuis quinze ans que nous avons l'honneur d'y être attaché ».

Publiée en 1855, la « *Notice sur le Cabinet Minéralogique et Géologique de la Faculté des Sciences de Toulouse* » (LEYMERIE, 1855) donne une idée très précise de cet enrichissement depuis le legs Picot-de-Lapeyrouse, par son fils Isidore, en 1823. Le nombre de pièces atteint alors plus de 9 000. Dans ce document il est écrit que la collection minéralogique de

Picot-de-Lapeyrouse a été complétée par des acquisitions successives effectuées « à l'aide des modestes allocations affectées chaque année à cet emploi par S. Ex. le Ministre de l'Instruction publique » et des dons. Le montant de ces allocations, à partager avec la bibliothèque, est de 2 000 F dans les années 1820, 1 500 F dans les années 30 puis 3 000 F dans les années 1840. Leymerie précise bien que la collection de Géologie et de Paléontologie « *est une création nouvelle, qui est encore en voie de formation* ». Les roches et les fossiles y ont des provenances diverses. Elle se compose :

- d'une collection générale, estimée à 2 300 pièces, qui regroupe les différents types de roches et les principaux fossiles caractéristiques.

- d'une collection régionale, « destinée à présenter des régions plus ou moins classiques » : Pyrénées (collection Leymerie), Haute-Garonne (collection François), Aveyron (collection Barreau), Carmaux (collection Solages et de Boisse), Hérault (collection Jeanjean), Ardèche (collection Malbos), Provence (collection Renaux), Bassin de Paris (collection Raulin), Aube (collection Leymerie), Canaries (collection Webb et Berthelot). A cette présentation détaillée s'ajoutent quelques collections plus thématiques telles celles d'échantillons d'un forage « *du puits artésien de Toulouse* », des séries de marbres des Pyrénées et du Languedoc, des « *ossements fossiles du bassin sous-pyrénéen* » (collection Lartet), des poissons fossiles d'Oranie (collection Clausel). En tout, plus de 4 000 spécimens de roches et de fossiles.

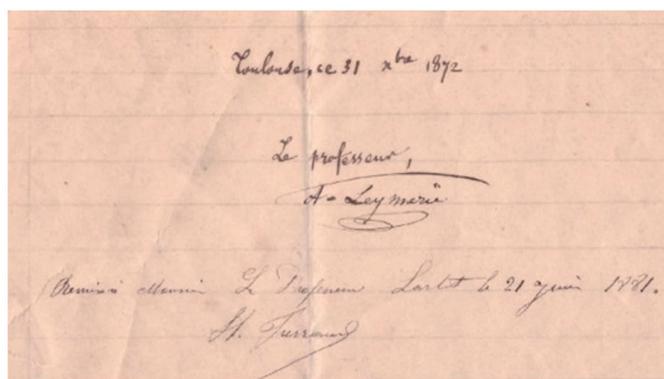
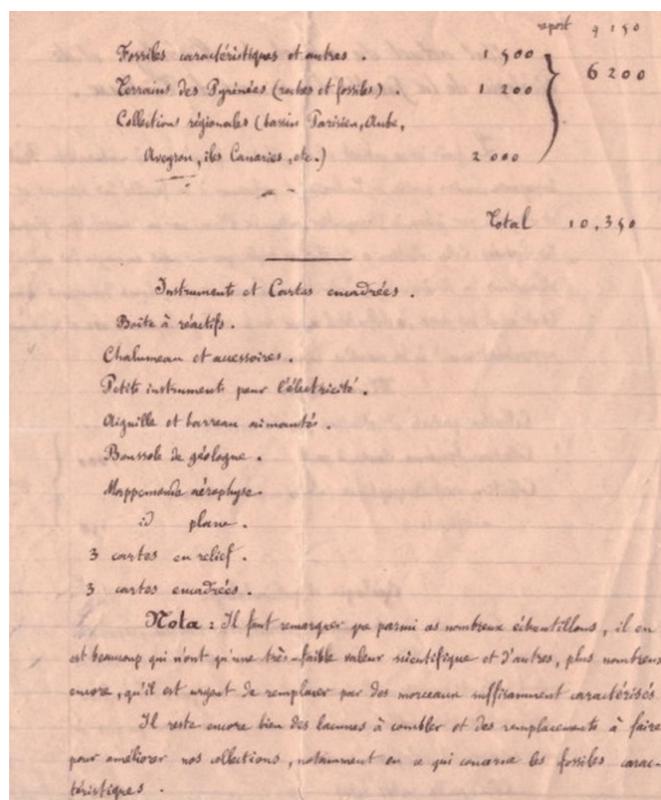
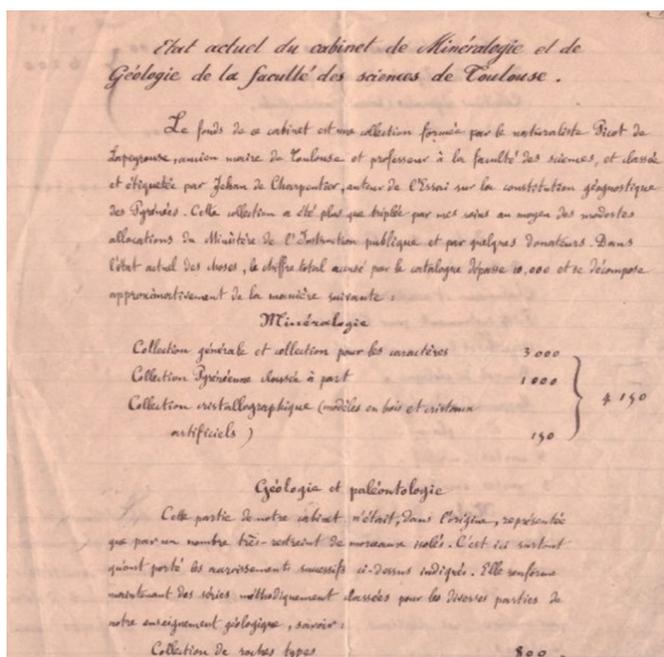


Fig. 1 (a,b,c). Etat du cabinet de Minéralogie et de Géologie dressé par A. Leymerie au 31 novembre 1872 et remis à Louis Lartet par H. Ferrand le 21 janvier 1881 (document original conservé au Service Commun d'Etudes et Conservation du Patrimoine de l'Université Paul-Sabatier)

Toujours selon Leymerie, « *la Faculté des Sciences possède un ensemble plus complet qu'aucune autre faculté de province. Malheureusement, l'exiguïté du local dont nous disposons ne nous permet d'exhiber que le tiers environ des objets que nous possédons ...* ». Rappelons que le siège de la faculté des Sciences se situe alors rue Lakanal. « *L'inconvénient qui vient d'être signalé explique aussi l'ignorance où se trouve le public de Toulouse sur l'importance, sur l'existence même de notre cabinet* »

En 1872, un dernier état des collections, établi par Leymerie, fait mention de 10 350 pièces répertoriées, 4 150 pour la Minéralogie et 6 200 pour la Géologie - Paléontologie (Fig. 1a, b, c). C'est ce document qui fut remis en 1881 à Louis Lartet, devenu en 1879, le successeur de LEYMERIE à la chaire de Géologie - Minéralogie. A. Leymerie est bien, sans conteste, le véritable créateur des collections de Paléontologie - Géologie de la Faculté des Sciences de Toulouse. Louis Lartet poursuivra pendant vingt ans encore, dans les mêmes locaux, l'œuvre de Leymerie, enrichissant les collections, comme l'attestent ses cahiers d'inventaires. C'est à lui que revint la lourde tâche d'installer dans les nouveaux locaux de la faculté des Sciences, sur les allées Saint-Michel (actuellement allées Jules-Guesde) les collections entreposées dans les locaux de la

rue Lakanal. Le déménagement a dû s'effectuer entre 1888 et 1890, avant l'inauguration de 1891.

II. Le cliché inédit : une page d'histoire

Une photographie inédite (Fig. 2), repérée par Marielle Mouranche dans le fonds PIFTEAU de la B.U. de l'Arsenal, et identifiée par Michel Bilotte comme la salle de géologie-paléontologie des locaux de la rue Lakanal, illustre parfaitement l'exiguïté que dénonçait Leymerie. Un élément particulier permet de situer approximativement la date du cliché. Sur le mur du fond, à gauche de la grande vitrine, est exposée la carte géologique du département de la Haute-Garonne, œuvre maîtresse d'A. Leymerie, qui fut publiée en 1879 (LEYMERIE, 1879). Au-dessus de la vitrine, se voient des agrandissements des coupes des Pyrénées publiées dans l'Atlas de 1878 (LEYMERIE, 1878).

Il est donc possible que Leymerie, décédé en 1878, ne soit pas à l'origine de ces présentations, mais qu'on les doive à Louis Lartet. Cette photographie a aussi permis de voir que les pièces paléontologiques de grande taille que l'on observe au premier plan sur les étagères qui surmontent les vitrines, sont toujours présentes dans la collection actuelle.



Fig. 2. La salle des minéraux et fossiles de la faculté des Sciences (rue Lakanal), à la fin du XIX^e siècle avant le déménagement dans la nouvelle faculté des sciences, inaugurée en 1891. C'est dans cet environnement qu'officièrent successivement Alexandre Leymerie puis Louis Lartet, avant le déménagement sur les allées Saint-Michel (actuelles Allées Jules-Guesde). Cliché BU Arsenal (UT Capitole)

III. Les collections aux XX^e et XXI^e siècles

La création, en 1903, d'une chaire de Minéralogie dont Joseph Caralp devint le premier titulaire, s'accompagna de la séparation des collections de minéralogie et de géologie-paléontologie. Ces collections (BILOTTE, 2005) s'enrichirent d'apports nouveaux dus aux enseignants de plus en plus nombreux et spécialisés et aux nombreux étudiants qui y déposèrent les pièces récoltées au cours de leurs investigations. Si les collections de minéralogie eurent, dans des locaux inadapés, des conditions de conservation limites, les collections de géologie-paléontologie s'accrurent dans l'écrin de deux salles dédiées. Malheureusement, en 2011, la rétrocession des locaux des allées Jules-Guesde à la ville de Toulouse, s'accompagna du déménagement de la totalité des collections dans un lieu de stockage indigne de leur valeur patrimoniale et scientifique (BILOTTE, 2013). Si leur pérennité reste toujours incertaine, leur gestion, assurée par le Service Commun d'Etudes et Conservation du Patrimoine scientifique de l'Université Paul-Sabatier, est difficile car éloigné du Service Commun et des structures de recherches de l'université. De plus, la nature du lieu qui tient du hangar de stockage, ne favorise pas leur mise en valeur.

IV. Conclusion

La découverte de cette photographie de la salle de géologie-paléontologie de la rue Lakanal, au passage des XIX^e- XX^e siècles, donne une idée très précise des conditions dans lesquelles A. Leymerie et L. Lartet ont œuvré au cours de leur carrière. Après cette période difficile, les conditions de conservation et d'enrichissement se sont perpétuées dans de bonnes conditions, du moins pour ce qui concerne les collections de géologie-paléontologie. Le XXI^e siècle a vu le retour de ces conditions défavorables liées au désintéressement

de l'Université pour son patrimoine scientifique naturaliste. Il reste à espérer qu'une prise de conscience rende à ce patrimoine la place qui lui est due. On parle d'un projet d'un Centre mutualisé du patrimoine scientifique des universités toulousaines... L'avenir n'est peut-être pas aussi sombre qu'il pourrait paraître. A. Leymerie et L. Lartet qui ont tant donné pour sauver ces collections s'en réjouiront ...

RÉFÉRENCES

- BILOTTE, M. 2005. – Des roches, des fossiles et des hommes. Les collections de paléontologie de l'Université Paul-Sabatier. DLF-20211013-1453. CD consultable en ligne.
- BILOTTE, M. 2013. – Les collections géologiques et paléontologiques de l'Université de Toulouse : deux siècles d'histoire. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 149 : 191-197.
- LARTET, L. 1879. – Vie et travaux d'Alexandre Leymerie. *Bulletin de la Société géologique de France*, 3^e Série, VII, 530-556.
- LEYMERIE, A. 1855. – Notice sur le Cabinet minéralogique et Géologique de la Faculté des Sciences de Toulouse. *Revue de l'Académie de Toulouse*, Juillet, 1-15.
- LEYMERIE, A. 1859,1867. – Cours de Minéralogie (1^{ère} édition en 1859 ; 2^e édition en 1867), 1- 462. Masson & fils édit.
- LEYMERIE A. 1861, 1866, 1878. – Éléments de Minéralogie et de Géologie (1^{ère} édition en 1861 ; 2^e édition en 1866 et 3^e édition en 1878), 1- 685, Masson & fils édit.
- LEYMERIE, A. 1878. – Description géologique et paléontologique des Pyrénées de la Haute-Garonne. Atlas. 51 planches. Ed. Privat.
- LEYMERIE, A. 1879. – Carte géologique du département de la Haute-Garonne à 1/200 000.
- LEYMERIE, A. 1881. – Description géologique des Pyrénées de la Haute-Garonne. 1-1010. Ed. Privat.

Découverte de la mouche des neiges *Chionea (Sphaeconophilus) alpina* Bezzi 1908 (Diptera ; Nematocera ; Limoniidae) en milieu souterrain dans les Pyrénées françaises¹

par Frank D'Amico¹ & Philippe Tyssandier²

(1) Université de Pau et des pays de l'Adour, E2S Energy Environment Solutions,
UMR CNRS 5142 LMAP, F-64600 Anglet (France)

(2) Biospéléologue, Lac de Labio, 49, Route du Lac de Labio,
4 F-6240 Caniac-du-Causse (France)

RÉSUMÉ

La mouche des neiges *Chionea alpina* est l'un des arthropodes hivernaux les plus spécialisés. Son écologie est encore méconnue, tout comme sa biogéographie. Longtemps considérée comme endémique des Alpes, cette espèce a en fait une répartition de large amplitude en Europe. Jamais signalée dans les Pyrénées françaises, sa présence est confirmée avec la découverte de deux mâles dans une mine ariégeoise.

Mots-clés : Biospéléologie, changement climatique, supranival, risque extirpation

First record of the snow fly *Chionea (Sphaeconophilus) alpina* Bezzi 1908 (Diptera; Nematocera; Limoniidae) underground in the French Pyrenees

SUMMARY

The snow fly *Chionea alpina* is one of the most specialized winter arthropods. Its ecology is still unknown, as well as its biogeography. Long considered as endemic to the Alps, this species has in fact a wide distribution in Europe. Never reported in the French Pyrenees, its presence is confirmed with the discovery of two males in a mine of Ariège.

Keywords: biospeleology, climate change, supranival, extirpation risk

Le genre *Chionea* (Dalman 1816) réunit un ensemble particulier de Nématocères communément connus sous le nom de mouches des neiges (« snow flies » en anglais). Anciennement appelé sous le terme générique de *Niphadobata* spp., le genre *Chionea* est strictement holarctique. Il compte 14 espèces reconnues dans le Paléarctique, dont neuf sont présentes en Europe, affectées au sein de deux sous-genres : deux espèces appartiennent au sous-genre *Chionea* s. str. et sept espèces constituent le sous-genre *Sphaeconophilus* (BECKER 1912 in OOSTERBROEK & REUSCH 2008).

Dans les Pyrénées, seulement quatre espèces sont susceptibles d'être rencontrées (OOSTERBROEK & REUSCH 2008, D'AMICO & OOSTERBROEK 2013) : *C. (S.) pyrenaea* Bourne 1981, *C. (S.) bezzii* OOSTERBROEK & REUSCH 2008, *C. (S.) alpina* Bezzi 1908 et *C. (S.) lutescens* Lundström 1907. *C. pyrenaea* et *C. bezzii* sont probablement endémiques pyrénéennes strictes (D'AMICO & OOSTERBROEK 2013) : *Chionea (S.) pyrenaea* est connue de deux stations sur le versant français des Pyrénées (en Ariège près de Lavelanet et dans les Pyrénées-Atlantiques en haute vallée d'Ossau).

¹ Accepté le 14 janvier 2023

C. (S.) bezzii n'est connue avec certitude que sur le versant sud des Pyrénées, près de Huesca (Espagne). *C. (S.) lutescens* est présente avec certitude au Portugal (prov. Guarda), et probablement en Espagne (bien que les mentions dans ce pays n'aient pas pu être confirmées), mais pas dans les Pyrénées. Dans la mesure où elle vit en France au Nord des départements du Puy-de-Dôme et de l'Isère, et qu'elle a une large distribution en Europe, il n'est pas improbable que l'espèce soit également présente en Espagne et dans les Pyrénées (D'AMICO & OOSTERBROEK 2013). Enfin, *C. (S.) alpina* est aussi une espèce avec une large amplitude géographique, malgré une répartition disjointe entre les montagnes du sud et du centre de l'Europe, du nord-ouest de l'Espagne à la Roumanie et au Monténégro en passant par les Alpes et le nord de l'Italie. Les pays dans lesquels l'espèce est connue sont l'Andorre, l'Autriche, l'Allemagne, l'Espagne, l'Italie, la France, le Montenegro et la Suisse (OOSTERBROEK & REUSCH 2008). Jusqu'à ce jour, aucune observation ne permettait de faire état de sa présence dans les Pyrénées françaises (D'AMICO & OOSTERBROEK 2013). Pendant longtemps, *C. (S.) alpina* a été considérée comme endémique des Alpes (BOURNE 1979, KRZEMINSKI 1982, VANIN & MASUTTI 2008). Dans cette contribution, nous confirmons bel et bien sa présence dans les Pyrénées et

précisons les conditions de sa découverte (Fig.1).

I. Diagnose et synonymies

Chionea (Sphaeconophilus) italica Venturi (in FRANCISCOLO 1955) et *Chionea (Sphaeconophilus) catalonica* (BOURNE 1979) ont été mises en synonymies de *Chionea (Sphaeconophilus) alpina* Bezzi, 1908 par OOSTERBROEK & REUSCH en 2008 (Fig. 1).

Les critères diagnostiques se résument, en main sur le terrain, à la loupe, à la présence de soies bien visibles sur les pattes, robustes, très espacées et de couleur brune foncée à noire. L'examen sous loupe binoculaire permet de vérifier que le sternite 9 n'a pas de peigne médian de fines soies, tout au plus une rangée de fines soies le long du bord postérieur. L'examen après montage approprié des genitalia mâles au microscope confirme le diagnostic à partir d'une morphologie particulière : (1) de l'édéage qui possède des prolongements tubulaires étroits fortement enroulés et très longs (au moins 10 fois plus longs que l'édéage en lui-même) et (2) des paramères dont la forme est caractéristique, de par son coin inférieur presque aussi fort que le coin supérieur qui présente un crochet apical de petite taille (Figs 2, 3, 4, 5).



Fig. 1. Mâle de *Chionea (S.) alpina* collecté dans les Mines du Bentailou (Ariège) par Philippe Tyssandier. © F. D'Amico



Fig. 2. Les soies portées par les pattes (ici le fémur P1 droite) sont fortes, très espacées et de couleur brune. © F. D'Amico



Fig. 3. Le sternite 9 est dépourvu de peigne médian. Tout au plus présence d'une rangée de fines soies le long du bord postérieur. © F. D'Amico



Fig. 4. L'édage et ses prolongements tubulaires étroits, très longs et fortement enroulés. © F. D'Amico



Fig. 5. Les paramères sont caractéristiques : le coin inférieur est presque aussi fort que le coin supérieur porteur d'un crochet apical de petite taille. © F. D'Amico

II. Découverte de deux mâles de *Chionea (S.) alpina* dans les Mines du Bentailou (Ariège)

Les deux individus mâles ont été récoltés le 14 août 2021, lors du Camp Arshall, dans une galerie de la Mine de Bentailou, sur la commune de Sentein (Ariège) [lat. 42.826440°, long. 0,903296°, alt. 1 870 m]. Ils avaient été attirés par des appâts à base de crevettes, posés au sol depuis six jours, dans le recoin d'une galerie non loin de l'entrée (Fig. 6). Malgré la pose de trois nouveaux appâts sur le même site lors du Camp Arshall 2022, aucun individu supplémentaire n'a pu être collecté.

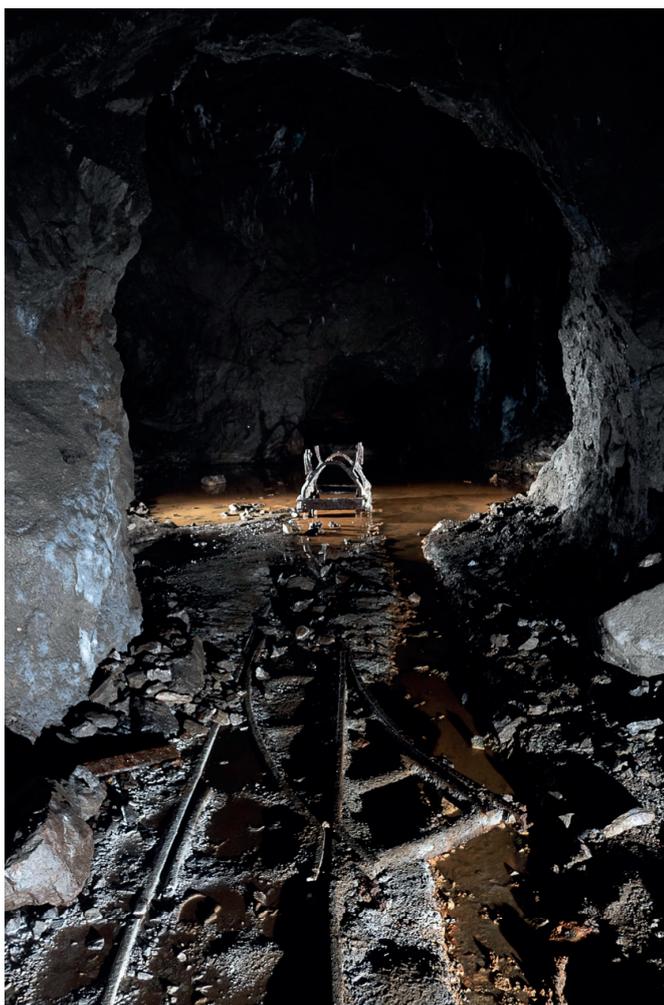


Fig. 6. Photo d'ambiance de la Mine de Bentailou, sur la commune de Sentein (Ariège) [lat. 42.826440°, long. 0,903296°, alt. 1870 m].
© P. Tyssandier

III. Actualisation de la répartition de *C. (S.) alpina* en France

Intégrant la nouvelle découverte de l'espèce dans les Pyrénées avec les données disponibles pour l'espèce dans le Système mondial d'information sur la biodiversité (GBIF 2022), la carte actualisée de sa répartition en France rend compte de la fragmentation (Fig. 7).

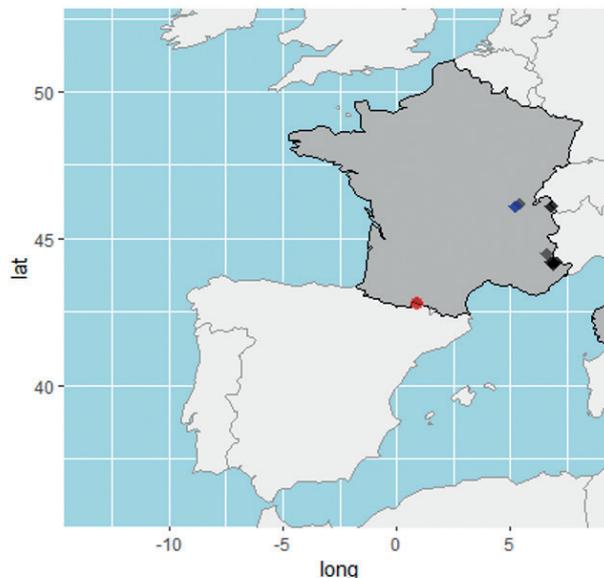


Fig. 7. Répartition actualisée de *Chionea (S.) alpina* en France. Le cercle rouge pointe la nouvelle localité décrite dans cet article ; les losanges noirs indiquent les données rapportées dans GBIF et le losange bleu rapporte les observations dans le Jura méridional de Turquin (1973)

IV. Discussion

Les mouches des neiges *Chionea spp.*, comme leur nom commun l'indique, font partie typiquement de la faune supranivale (i.e. qui vit sur la neige). Ces espèces sont considérées par MANI (1962) comme « caractéristiques de la faune nivale où ils vivent à peu de distance des névés, dans la zone humide ». Pour HEIM DE BALSAC (1934), il s'agit d'un insecte hypsobionte et s'accorde comme d'autres auteurs avant lui à le déclarer cryobionte, « puisque sa température optimale est au voisinage de 0 °C ; dans l'Himalaya, sa période d'activité se situe entre 0° et -10°C ». En figurant parmi les arthropodes hivernaux les plus spécialisés, pour lesquels on sait encore peu de choses sur leur histoire de vie et leur écologie, ces mouches des neiges appartiennent à cette faune « extrême » et « remarquable » affublée d'autres qualificatifs tels que sténobionte, sténotherme, sténotope... De fait, plusieurs caractéristiques morphologiques (BYERS 1983, BRUNHES & DUFOUR 1984), physiologiques (SOMME & OSTBYE 1969, VANIN *et al.* 2008) et écologiques (MARCHAND 1917, HÅGVAR 1971) les rendent extrêmement sensibles aux conséquences du changement climatique : mécanismes physiologiques de résistance au froid (réduisant *de facto* l'adaptabilité à la thermophilisation des milieux), fragmentation élevée des populations dans l'espace et effectifs faibles (rendant les flux génétiques difficiles), endémisme, aptérisme (entraînant une très faible capacité de dispersion). Comme leur nom ne l'indique pas, ces mouches vivent aussi en milieu souterrain et dans les grottes. HEIM DE BALSAC avançait en 1934 que « les faits... donnent à penser que les *Chionea (Niphadobata)* effectuent leur développement, au moins larvaire, dans le domaine souterrain ». Plusieurs individus ont de fait été observés en milieu souterrain (BEZZI 1919, TURQUIN 1973, BYERS 1983). Notre découverte s'inscrit dans cette ligne. Parmi toutes les espèces

paléarctiques, *C. (S.) alpina* est d'ailleurs l'une des espèces ayant été le plus souvent rapportées de grottes. TURQUIN (1973) liste les stations hypogées connues en ce temps et rapporte les découvertes de l'espèce dans trois grottes du Jura méridional (Hautecourt à 440 m, Rappe à 300 m et Challes à 600 m). Il rajoute que cette espèce (qu'il appelait *Niphadobota alpina* dans sa publication) a été capturée plusieurs fois aux environs de 3000 m d'altitude dans des fissures de rocher (par STRINATI & AELLEN 1967, par exemple).

Avec l'augmentation avérée et rapide de la température, combinée à une réduction de l'épaisseur, de l'étendue et de la durée du manteau neigeux, la vulnérabilité de ces cortèges d'insectes au changement climatique est évidente et leur probabilité d'extinction est forte, à échéance courte (SHAH *et al.* 2020). Face au risque d'extinction locale (phénomène d'extirpation), les espèces de montagne ont comme alternative de quitter les lieux devenus défavorables et changer de répartition spatiale par migration altitudinale principalement (e.g. MCCAIN & GARFINKEL 2021, RÖDDER *et al.* 2021) ou de s'adapter (rapidement) sur place en changeant de comportement ou d'habitat (DEVICTOR *et al.* 2012, Editorial 2020, VITASSE *et al.* 2021, OUTHWAITE *et al.* 2022). La première alternative est d'une portée limitée pour les *Chionea* dans un massif montagneux d'altitude modéré, comme les Pyrénées (D'AMICO 2013, 2018), dont la limite altitudinale est 3404 mètres. La deuxième alternative implique la possibilité de disposer d'une plasticité comportementale large (ce qui semble peu probable chez les *Chionea*) ou de pouvoir exploiter ou du moins survivre dans différents habitats ou micro-habitats « à portée de pattes » comme l'observation inédite rapportée ici dans cette cavité souterraine d'Ariège le souligne.

BIBLIOGRAPHIE

- BECKER, T. 1912. – Note préliminaire sur un Diptère nouveau de Belgique. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 56 : 142-144.
- Bezzi, M. 1919. – Rinvenimento di una *Chionea* nei dintorni di Torino. *Bollettino della Società Entomologica Italiana*, 49: 12-49.
- BOURNE, J. D. 1979. – Description de trois nouvelles espèces du genre *Niphadobota* (Diptera: Tipulidae), avec quelques remarques biogéographiques. *Revue Suisse de Zoologie*, 86 : 233-249.
- BRUNHES, J. & C. DUFOUR. 1984. – Les différentes étapes de la perte de l'aptitude au vol chez les Tipulidés et les Limonidés (Diptera, Nematocera) vivant sous climat froid. *Bulletin d'Écologie*, 15: 185-198.
- BYERS, G. W. 1983. – The crane fly genus *Chionea* in North America. *The Kansas University Science Bulletin*, 52: 59-195.
- DALMAN, J.W. 1816. – *Chionea araneoides*. Ett nytt inländskt insekt af tvåningarnas Ordning. *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, (3) 19: 102-105.
- D'AMICO, F. 2013. – Chapitre 7. La Montagne. in : LE TREUT H. (sous la dir. de), 2013, Les impacts du changement climatique en Aquitaine, Presses Universitaires de Bordeaux et LGPA-Éditions, Collection « Dynamiques Environnementales-A la croisée des sciences », 367 pp.
- D'AMICO, F. 2018. – Chapitre 14. La Montagne. in : LE TREUT H. (sous la dir. de). Anticiper les changements climatiques en Nouvelle-Aquitaine. Pour agir dans les territoires. Éditions Région Nouvelle-Aquitaine, 488 pp.
- D'AMICO, F. & P. OOSTERBROEK. 2013. – News records of the endemic snow fly *Chionea (Spaeconophilus) pyrenaica* (Bourne, 1981) and updated distribution of snow fly in the Pyrenees. *Pirineos: a journal of mountain ecology*, 168: 129-137.
- DEVICTOR, V., C. VAN SWAAY, T. BRERETON, L. BROTONS, D. CHAMBERLAIN, J. HELIÖLÄ, S. HERRANDO, R. JULLIARD, M. KUUSSAARI, Å. LINDSTRÖM, J. REIF, D. B. ROY, O. SCHWEIGER, J. SETTELE, C. STEFANESCU, A. VAN STRIEN, C. VAN TURNHOUT, Z. VERMOUZEK, M. WALLIS DE VRIES, I. WYNHOFF & F. JIGUET. 2012. – Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change*, 2:121-124.
- Editorial. 2020. – Shifting habitats. *Nature Climate Change*, 10: 377.
- FRANCISCOLO, M.E. 1955. – Fauna cavernicola del Savonese. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale Giacomo Doria*, 67: 1-223.
- GBIF. 2022. – *Chionea alpina* Bezzi, 1908 in GBIF Secretariat (2022). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2022-12-20.
- HÄGVAR, S. 1971. – Field observations on the ecology of a Snow insect, *Chionea araneoides* Dalm. (Dipt., Tipulidae). *Norsk Entomologisk Tidsskrift*, 18: 33-37.
- HEIM DE BALSAC, H. 1934. – Un Diptère peu connu de la faune française *Chionea lutescens* Lund (Dipt., Tipulidae). Précisions sur sa biologie. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 7 : 102-105.
- KRZEMINSKI, W. 1982. – Contributions to the taxonomy of the European species of *Chionea* Dalman (Diptera: Limoniidae). *Entomologica Scandinavica*, 13: 193-200.
- MANI, M.S. 1962. – *Introduction to high altitude entomology. Insect life above the timber-line in the North-West Himalaya*. Methuen, London, 302 pp.
- MARCHAND, W. 1917. – Notes on the habits of the snow-fly (*Chionea*). *Psyche*, 24:142-152.
- MCCAIN, C.M. & C.F. GARFINKEL. 2021. – Climate change and elevational range shifts in insects. *Current Opinion in Insect Science*, 47:111-118.
- OOSTERBROEK, P. & H. REUSCH. 2008. – Review of the European species of the genus *Chionea* Dalman, 1816 (Diptera, Limoniidae). *Braunschweiger Naturkundliche Schriften*, 8: 173-220.
- OUTHWAITE, C.L., P. MCCANN & T. NEWBOLD. 2022. – Agriculture and climate change are reshaping insect biodiversity worldwide. *Nature*, 605: 97-102.
- RÖDDER, D., T. SCHMITT, P. GROS, U. WERNER & J. C. HABEL. 2021. – Climate change drives mountain butterflies towards the summits. *Scientific Reports*, 11: 14382.
- SHAH, A.A., M.E. DILLON, S. HOTALING, & H.A. WOODS. 2020. – High elevation insect communities face shifting ecological and evolutionary landscapes. *Current Opinion in Insect Science*, 41:1-6.
- SOMME, L. & E. OSTBYE. 1969. – Cold-Hardiness in Some Winter Active Insects. *Norsk Entomologisk Tidsskrift*, 16: 45-48.
- STRINATI P. & V. AELLEN. 1967. – Faune actuelle de deux grottes suisses de haute altitude. *Rassegna Speologica Italiana*, XIX, 1-2 : 164.
- TURQUIN, M.J. 1973. – La colonisation de quelques grottes du Jura par *Niphadobota alpina* Bezzi (Dipt. Tipulidae). *International Journal of Speleology*, 5 : 21-29.
- VANIN, S., L. BUBACCO & M. BELTRAMINI. 2008. – Seasonal variation

- of trehalose and glycerol concentrations in winter snow-active insects. *Cryoletters*. 29 (6): 485 - 491.
- VANIN, S. & L. MASUTTI. 2008. – Studies on the distribution and ecology of snow flies *Chionea lutescens* and *Chionea alpina* (Diptera, Limoniidae) in Italy. *Italian Journal of Zoology*, 75: 147 - 153.
- VITASSE, Y., S. URSENBACHER, G. KLEIN, T. BOHNENSTENGEL, Y. CHITTARO, A. DELESTRASSE, C. MONNERAT, M. REBETZ, C. RIXEN, N. STREBEL, B.R. SCHMIDT, S. WIPF, T. WOHLGEMUTH, N.G.
- YOCOZ & J. LENOIR. 2021. – Phenological and elevational shifts of plants, animals and fungi under climate change in the European Alps. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 96(5):1816-1835.

L'avènement du *PhyloCode* : La conséquence logique de millénaires d'évolution de la nomenclature biologique¹ ?

par Michel Laurin

Centre de Recherche en Paléontologie – Paris (CR2P), UMR 7207, CNRS/MNHN/SU, Muséum national d'Histoire naturelle, CP 38, 57 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05 (France)
E-Mail : michel.laurin@mnhn.fr

Tous les systématiciens utilisent la nomenclature biologique, soit pour déterminer quel est le nom correct du taxon auquel appartient un spécimen, soit pour nommer un nouveau taxon. Mais saviez-vous que notre système de nomenclature est le fruit d'une longue évolution qui se déroule encore sous nos yeux ? Tous les peuples indigènes vivant encore au moins en partie de chasse, pêche et cueillette dans des environnements à grande biodiversité ont des nomenclatures biologiques et des taxonomies (BERLIN 2014) très élaborées (bien plus que celle des citadins moyens). Les similitudes entre ces nomenclatures et taxonomies, qu'on peut considérer en quelques sorte des « synapomorphies culturelles », suggèrent une origine lointaine, probablement préhistorique et remontant à plusieurs millénaires, avant que ces peuples se dispersent sur tous les continents de la planète (sauf l'Antarctique). Selon quelques pionniers de l'ethnobiologie comme Brent Berlin et Peter Raven (entre autres), ces nomenclatures incluraient des rangs cryptiques, qui ne sont jamais mentionnés par les indigènes utilisant ces ethnotaxonomies (BERLIN 2014, LAURIN 2023). On les appelle généralement « rangs ethnotaxonomiques », même s'ils sont plutôt nomenclaturaux que taxonomiques. On reconnaît généralement des taxons de rangs variété, espèce, genre, et des taxons d'au moins trois rangs supérieurs (BERLIN 2014). Ceci rappelle vaguement les catégories linnéennes (RAVEN *et al.* 1971), mais les rangs des taxons dans ces deux types de nomenclature (linnéenne et ethnobiologique) ne correspondent pas (LAURIN 2023) ; ainsi, des taxons considérés comme des familles en nomenclature linnéenne pourraient être attribués, dans diverses nomenclatures indigènes, à des catégories variées. L'existence de tels rangs ethnotaxonomiques a été postulée chez divers peuples, tels que les Mayas Tzeltal du sud du Mexique et les Fore de Papouasie-Nouvelle-Guinée. Mais existent-ils bien, ou sont-ils le fruit de l'imagination d'ethnobiologistes trop enclins à s'inspirer de la nomenclature linnéenne, qui incarnait alors seule la nomenclature biologique scientifique, faute d'alternatives (LAURIN 2023) ?

Sans doute bien plus tard, Aristote fonda la zoologie et proposa une taxonomie et une nomenclature qui influença profondément les zoologistes jusqu'au XVI^e siècle au moins. Pas surprenant, car par certains aspects, la taxonomie et la nomenclature zoologique d'Aristote étaient supérieures à celles de Linné ! Par exemple, son taxon *ichthyes* (qui a donné « ichthyen » et est devenu *Pisces*, par l'intermédiaire du Latin) incluait une dichotomie basale entre *kalymmata* (téléostéens) et *selache* (sélaciens), ce qui est assez proche de la taxonomie actuelle, qui reconnaît encore ces deux clades, sauf que les téléostéens sont plus proches des tétrapodes (au sein des ostiéchthyens) que des sélaciens. LINNÉ (1758 : 196) plaça les sélaciens parmi les amphibiens, dans le taxon *Nantes*, avec les lamproies et l'esturgeon, mélangeant ainsi des taxons dont on considère aujourd'hui qu'ils appartiennent à des taxons très distants, comme les cyclostomes (lamproie), chondrichthyens (sélaciens), actinoptérygiens (téléostéens et esturgeon) et tétrapodes (amphibiens) ! Aristote devait être un bon naturaliste, car une analyse phylogénétique par parcimonie d'une matrice de données codée d'après son *Histoire des Animaux* retrouve beaucoup de taxons qu'il reconnaissait, dont certains sont encore valides, tels que *Selachii* évoqué ci-dessus, mais aussi *Gnathostomata*, *Ruminantia*, *Diptera* et *Malacostraca* (entre autres), qui furent nommés différemment par Aristote (LAURIN & HUMAR 2022). Tout ceci est assez surprenant, car certains auteurs pensent qu'Aristote ne cherchait pas vraiment à proposer une nouvelle taxonomie (PELLEGRIN 1986), mais qu'il avait besoin de classer les animaux pour décrire leurs caractères. Une anomalie remarquée récemment est que les spécialistes d'Aristote n'évoquent pas de rangs ethnotaxonomiques (LAURIN 2023). C'est d'autant plus étrange que les ethnobiologistes ayant étudié la nomenclature des Romains de l'Antiquité pensent bien détecter de tels rangs (GUASPARRI 2022). Or, il est bien connu que les Romains ont été fortement influencés par la culture grecque, et donc, par la zoologie d'ARISTOTE. L'absence de discussion de rangs

¹ Accepté le 11 mai 2023

ethnotaxonomiques chez Aristote reflèterait-elle simplement une différence de communauté académique ? En effet, Aristote a été étudié par la communauté des philosophes, des lettres classiques et des historiens, qui a peut-être été moins influencée par la nomenclature linnéenne (avec quelques possibles exceptions, comme Pellegrin) que les ethnotaxonomistes.

Il semble donc que l'histoire précoce de la nomenclature biologique soit encore mal comprise. Plus récemment, il y a « à peine » deux siècles et demi, Linné introduisait la nomenclature binominale, ou du moins, il systématisa son usage, ce qui influença profondément ses successeurs. En effet, d'autres formes de nomenclature plus ou moins binominales avaient existé auparavant, à la fois parmi les systématiciens (LAURIN 2023) et dans une acception plus large, même parmi les peuples indigènes (BERLIN 2014 : 264-265). Suite aux travaux de Linné, la nomenclature binominale s'imposa en systématique, car suite aux découvertes des grands explorateurs, l'explosion de notre connaissance de la biodiversité s'était traduite par un allongement progressif des noms d'espèces, qui les décrivaient (assez pour les différencier des autres espèces attribuées au même genre). TOURNEFORT (1694 : 37-38) s'était plaint que certains noms étaient « si longs qu'on perd haleine en les récitant » ! Cependant, cette nomenclature binominale, qui avait séduit nombre de nos prédécesseurs du XVIII^e siècle par sa simplicité, pose maintenant problème car les noms binominaux incluent de l'information taxonomique (le nom du genre), qui doit changer avec la phylogénie de référence. Ainsi, le gros anoure anciennement initialement nommé *Rana marina* par Linné, qu'on a longtemps appelé *Bufo marinus* Linné 1758 est maintenant connu surtout sous le nom *Rhinella marina* (Linné 1858), même si certains auteurs appellent ce taxon *Chaunus marinus* (FROST *et al.* 2006 : 364). Pour trouver l'ensemble des articles pertinents sur ce taxon, il faut donc chercher sous ces quatre noms ; pas pratique pour les recherches bibliographiques !

Linné a créé d'autres problèmes, à long terme, en renforçant l'usage des fameuses « catégories linnéennes », expression un peu mal choisie car certaines existaient bien avant l'œuvre de Linné, alors que d'autres furent introduites longtemps après. Ainsi on considère généralement que MAGNOL (1689) a introduit l'usage du rang de famille en zoologie, alors que les embranchements furent introduits, sous le terme « phylum », par HAECKEL (1866). Pour Linné, chaque catégorie d'angiospermes était définie par un type de caractère donné. Ainsi, les classes étaient définies par le nombre et l'arrangement des étamines, alors que le nombre de pistils déterminait les ordres (SCHMITZ *et al.* 2007). Au contraire, le rang absolu (en systématique biologique, représenté par la catégorie linnéenne) des taxons d'animaux n'eut jamais une telle base objective, et même chez les angiospermes, de nombreux systématiciens contemporains de Linné n'acceptèrent jamais son système, qui fut abandonné peu après la mort de Linné. Ces rangs absolus sont donc maintenant (et même chez les angiospermes) artificiels et subjectifs. Or, les codes de nomenclature dits « linnéens » utilisent des types et des catégories linnéennes (rangs absolus) pour définir les noms de taxons. En effet, les diagnoses peuvent être révisées régulièrement (c'est d'ailleurs une pratique établie) et ne font

donc pas partie de la définition, contrairement aux types et aux rangs associés aux noms de taxons, qui sont fortement régulés et ne peuvent pas être changés facilement. Comme les catégories linnéennes n'existent pas, l'attribution d'un taxon à l'une d'elle relève d'une décision subjective ; ce système ne délimite donc pas les taxons (ou plutôt, cette délimitation ne vaut que dans le contexte d'une étude donnée). C'est d'ailleurs le but recherché par ces codes, comme l'indique le principe 2 de l'introduction du *Code Zoologique*, qui n'est disponible qu'en anglais (car la version française du code commence au préambule, qui suit l'introduction dans la version anglaise). Je la traduis donc ici :

« *La nomenclature ne détermine ni le caractère inclusif ou exclusif d'un taxon, ni le rang à accorder à un ensemble d'animaux, mais fournit plutôt le nom à utiliser pour un taxon, quels que soient les limites et le rang taxonomiques qui lui sont attribués.* » (Mon emphase dans toutes les citations sauf indication contraire ; toutes les traductions dans cet article sont de moi, sauf mention contraire.)

Le but avoué est donc, paradoxalement, de ne pas délimiter les taxons nommés et définis selon cette nomenclature ; cet exercice consiste donc à nommer des groupes à géométrie variable. Pari gagné ! En effet, malgré l'application des règles de ces codes par les systématiciens, les querelles sur les limites des taxons se poursuivent, même pour des taxons dont la phylogénie semble assez bien établie. Ces débats sont spécialement vifs en paléontologie, mais même chez des taxons actuels relativement bien connus, comme les bufonidés, la confusion nomenclaturale est grande.

Prenons ces cas séparément, à commencer par la paléontologie. Les lacunes phénotypiques qui séparent de façon évidente de nombreux taxons actuels les uns des autres reflètent simplement l'extinction des formes intermédiaires. Or, environ deux siècles de travaux paléontologiques ont partiellement comblé de nombreuses lacunes phénotypiques (du moins, parmi les taxons ayant un bon potentiel de fossilisation), dont celles qui séparent les oiseaux et mammifères de leurs plus proches parents éteints connus, ainsi que l'émergence des tétrapodes au sein des sarcoptérygiens (LAURIN 2008). Ainsi, divers dinosaures mésozoïques documentent l'émergence des oiseaux, la transformation du membre antérieur en une aile et le développement de plumes de plus en plus complexes (Fig. 1). On peut retracer l'origine des mammifères et des oiseaux jusqu'à leur dernier ancêtre commun au Carbonifère (CARROLL 1988, BENTON 2014), il y a environ 330 Ma (DIDIER & LAURIN 2020). Ceci explique en partie (mais seulement en partie) que le nom *Mammalia* ait été appliqué à de nombreux clades emboîtés, qu'on pourrait appeler, du plus petit au plus grand (liste non-exhaustive), *Theria*, *Mammalia*, *Mammaliaformes*, *Mammaliomorpha*, *Cynodontia*, *Therapsida*, et même *Synapsida* (ROWE & GAUTHIER 1992). Cette ambiguïté nomenclaturale, souhaitée par les organismes responsables de nos codes de nomenclature, est-elle bénéfique pour la systématique ?



Fig. 1. Dinosaures mésozoïques et origine des oiseaux. En haut, un *Ceratosaurus* se dispute une carcasse de théropode avec un *Allosaurus*. Cette scène se déroule vers la fin du Jurassique (Kimméridgien ou Tithonien) et met en scène des théropodes relativement basaux, mais dont la main avait déjà perdu deux des cinq doigts que possédaient les premiers amniotes ; le développement de l'aile des oiseaux montre toujours la présence de trois doigts (WAGNER & GAUTHIER 1999). En bas, *Balaur bondoc* (*Dromaeosauridae*, *Maniraptora*), plus étroitement apparenté aux oiseaux et plus tardif (Maastrichtien, fin du Crétacé). Deux caractères primitifs rappellent cependant ses origines : la longue queue et les griffes sur les ailes (qui sont assez petites). Reconstitution du haut par Brian Engh, initialement publiée par DRUMHELLER *et al.* (2020) sous la licence (CC BY 4.0). Téléchargée de Wikimedia Commons (https://commons.wikimedia.org/w/index.php?title=File:Dry_season_at_the_Mygatt-Moore_Quarry.PNG&oldid=674093295). Reconstitution du bas par Emily Willoughby, téléversée dans les Wikimedia Commons en 2014 et publiée sous la licence (CC BY-SA 4.0). Téléchargée de https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Balaur_in_Hateg_environment.jpg

Ci-dessus, j'ai mis tous les noms de taxons (pas seulement ceux des séries genre et espèce) en italique. Ceci est conforme aux recommandations de la plupart des codes de nomenclature (botanique, ceux pour les procaryotes et pour les virus, ainsi que le *PhyloCode*), avec les seules exceptions du code zoologique (ICZN 1999) et de celui pour plantes cultivées (BRICKELL *et al.* 2016). Dans ce dernier cas, cette différence de recommandations typographiques reflète le fait que ce code gère des noms de groupes d'organismes (surtout de niveau infra-spécifique) modifiés par l'Homme et qu'il convient de distinguer des autres formes de vie ayant évolué naturellement.

Retournons maintenant à l'absence de délimitation délibérée en nomenclature linnéenne. Elle résulte en partie de la nature subjective des catégories linnéennes, puisque les définitions des taxons consistent en un type et un rang absolu. On a bien cherché des critères pour allouer objectivement les taxons à de telles catégories, mais aucun n'est satisfaisant. Ainsi, DUBOIS (1982) avait proposé de délimiter les genres en ne retenant à l'intérieur de chacun que le plus petit taxon composé des espèces pouvant donner des hybrides viables (féconds ou pas). Cette suggestion n'a pas connu beaucoup de succès, en partie à cause de la difficulté d'application (il faut tenter des croisements), mais peut-être plus encore à cause des changements drastiques de délimitation des genres qui en résulteraient. Par exemple, parmi les oiseaux, GONZALEZ *et al.* (2009 : 315) rapportèrent que 22 types d'hybrides (sur les 479 répertoriés) chez les anatidés impliquent des espèces parentales alors classées dans des sous-familles différentes ! Parmi des solutions plus générales (pas limitées à une seule catégorie linnéenne), HENNIG (1966) avait bien suggéré d'utiliser l'âge d'origine des taxons à l'aide du registre fossile et de l'échelle des temps géologiques (c'était avant l'ère des datations moléculaires) pour fixer leurs rangs (du genre à la classe). Cependant, il abandonna cette idée trois ans plus tard (HENNIG 1969), dans un livre avant-gardiste et trop peu connu, peut-être parce qu'il était rédigé en Allemand, et que les écrits de Hennig dans cette langue sont notoirement difficiles à comprendre, y compris par les germanophones ! Ce livre fut heureusement traduit en Anglais, une bonne décennie plus tard. On y lit (HENNIG 1981 : xviii), dans la traduction anglaise de la préface de la version allemande (de 1969), que je traduis à mon tour de l'Anglais au Français ici :

« Je me suis abstenu de donner un rang catégoriel (« ordre », « sous-ordre », etc.) aux groupes de rang supérieur. Je l'ai fait parce que j'ai constaté que [les débats sur] les questions fondamentales de la systématique phylogénétique s'enlisent souvent dans la question subsidiaire du rang de chaque groupe, et j'ai voulu éviter ce genre de débat infructueux. »

Étrangement, les auteurs ayant récemment suggéré d'utiliser l'âge géologique d'origine des taxons pour déterminer objectivement leurs rangs semblent ignorer ce revirement d'opinion très précoce de Hennig ! Ainsi, AVISE & JOHNS (1999), qui relancèrent cette idée, créditèrent HENNIG (1966) de sa paternité, mais semblent avoir ignoré que HENNIG (1969) l'avait ensuite rejetée. AVISE & LIU (2011) présentent le même historique incomplet de cette idée dans l'œuvre de Hennig.

Cette lacune bibliographique n'est pas unique à ces auteurs ; on retrouve le même problème chez ZHAO *et al.* (2016). Même LÜCKING (2019), dans sa discussion de cette idée, attribue sa paternité à Hennig et cite même HENNIG (1969), mais passe sous silence le revirement d'opinion de Hennig. Pour l'instant, la recherche d'objectivation des catégories linnéennes supraspécifiques s'avère vaine (MINELLI 2000, 2003 ; LAURIN 2023), ce que ne contestent d'ailleurs pas certains des adeptes les plus enthousiastes de la nomenclature linnéenne. Ceci peut être illustré par cette citation très claire de DUBOIS *et al.* (2021 : 5) :

We stress the fact that nomenclatural ranks do not have biological definitions or meanings and that they should never be used in an 'absolute' way (e.g., to express degrees of genetic or phenetic divergence between taxa or hypothesised ages of cladogeneses) but in a 'relative' way: two taxa which are considered phylogenetically as sister-taxa should always be attributed to the same nomenclatural rank, but taxa bearing the same rank in different 'clades' are by no means 'equivalent', as the number of ranks depends largely on the number of terminal taxa (species) and on the degree of phylogenetic resolution of the tree.

Nous insistons sur le fait que les rangs nomenclaturaux n'ont pas de définitions ou de significations biologiques et qu'ils ne doivent jamais être utilisés de manière 'absolue' (par exemple pour exprimer les degrés de divergence génétique ou phénétique entre les taxons ou les âges hypothétiques des cladogénèses), mais de manière 'relative': deux taxons considérés phylogénétiquement comme des groupes-frères devraient toujours se voir attribuer le même rang nomenclatural, mais les taxons ayant le même rang dans des 'clades' différents ne sont en aucun cas 'équivalents', car le nombre de rangs dépend largement du nombre de taxons terminaux (espèces) et du degré de résolution phylogénétique de l'arbre.

On pourrait penser que déterminer objectivement le rang spécifique est plus facile, car de nombreux systématiciens voient dans l'espèce l'unité fondamentale de la biodiversité, un peu comme l'atome fut longtemps celle de la matière, avant d'être détrônée par des particules plus élémentaires. Malheureusement, ici encore, la réalité est bien plus complexe que le dogme établi le suggère. On verra que ce niveau taxonomique et nomenclatural semble aussi arbitraire que les autres, pour deux raisons principales. D'une part, il existe de nombreuses définitions de l'espèce, et d'autre part, même si on s'accordait sur le très populaire concept « d'espèce biologique » (CEB ci-dessous), on aurait bien du mal à utiliser ce concept pour délimiter objectivement les espèces.

Prenons ces problèmes un à un. Combien de concepts d'espèces y a-t-il en biologie ? LHERMINIER & SOLIGNAC (2005 : 111-123) ont répertorié 146 définitions d'espèces. Bien sûr, elles ne correspondent pas toutes à un concept différent, mais ces définitions expriment néanmoins de nombreux concepts d'espèces. Selon WILKINS (2011), il existe 27 concepts d'espèces, mais il les regroupe en sept types de concepts, dont

celui, classique, d'espèce biologique (CEB) défini comme une communauté de reproduction. Sept concepts d'espèces, c'est bien moins que 146, mais encore trop pour qu'on puisse prétendre qu'il y ait consensus sur la définition du terme « espèce » !

Attaquons-nous maintenant au second problème : si on parvenait à obtenir un consensus dans la communauté scientifique pour adopter le CEB, qui semble susciter le plus d'adhésion chez la plupart des systématiciens, comment l'appliquer ? En paléontologie, c'est impossible, car les fossiles s'accouplent rarement ! Mais ce l'est tout autant pour les bactériologistes et les virologues, car la reproduction sexuée semble être apparue près de la base des eucaryotes (MALIK *et al.* 2008, SCHURKO *et al.* 2009 : 211). D'ailleurs, quelques taxons d'eucaryotes sont retournés à une reproduction asexuée (ceci inclut, parmi nos plus proches parents, des squamates parthénogénétiques). Même si on restreint la question aux formes sexuées actuelles, l'application du CEB est difficile car l'interfécondité décroît graduellement avec la distance évolutive ; on ne trouve pas dans la nature que des groupes bien distincts d'organismes formant des communautés de reproduction complètement isolées d'autres communautés ; on constate plutôt que les flux géniques diminuent progressivement avec la distance évolutive. Ce phénomène fut remarqué par les botanistes il y a déjà plusieurs décennies (e.g., CARSON 1975) et fut énoncé de la façon la plus explicite par MISHLER (1999). Peut-être que notre propre isolement reproducteur nous conduit à penser (faussement) que ceci est un phénomène général chez les métazoaires. Même dans la lignée humaine, cet isolement est un phénomène récent, par rapport à l'origine de cette lignée il y a entre 6 et 7 Ma (BESENBACHER *et al.* 2019). En effet, des études incorporant des données sur l'ADN ancien et sur diverses populations actuelles conclurent que les néanderthaliens et les denisoviens se sont hybridés il y a environ 90 000 ans (SLON *et al.* 2018, ROGERS *et al.* 2020) et qu'ils ont contribué au génome de nombreuses populations humaines actuelles ; les derniers de ces échanges eurent lieu il y a quelques dizaines de milliers d'années seulement, après la sortie des *Homo sapiens* de l'Afrique (PRÜFER *et al.* 2014 : fig. 8). Bref, le niveau spécifique n'est pas plus objectif, plus réel, que les rangs supraspécifiques, comme l'avait déjà conclu ERESHEFSKY (2002).

Comme il n'y a pas de rangs absolus dans la nature, quels objets naturels les systématiciens (dont les paléontologues) peuvent-ils donc étudier ? Il y a des lignées évolutives, constituées de communautés reproductives qui se succèdent dans le temps, qui sont liées par une relation d'ancêtre à descendant, et qui peuvent soit s'éteindre, soit se scinder en deux lignées ou plus (c'est la cladogenèse). Il y a aussi des clades, constitués d'une lignée ou plus. Les lignées évolutives pourraient être considérées comme des espèces, car un des nombreux concepts d'espèce est justement la lignée évolutive, spécialement considérée entre deux cladogenèses ou une cladogenèse et une extinction (e.g., DIDIER *et al.* 2017 : 967). Mais impossible d'attribuer objectivement un rang aux clades ; au-dessus des lignées, il n'y a que des clades emboîtés les uns dans les autres (LAURIN 2023). Cette réalité biologique semble difficilement réconciliable avec les codes linnéens, qui ne sont conçus ni pour les lignées évolutives, ni pour les clades (ce mot n'est même pas mentionné dans le code de nomenclature zoologique, pas plus que celui de monophylie, d'ailleurs).

C'est pourquoi des systématiciens ont développé une nomenclature phylogénétique il y a déjà quelques décennies. Les premières bases de ce système nomenclatural remontent à Hennig qui, on l'a vu, a recommandé d'abandonner les catégories linnéennes dès 1969. De plus, dans la même publication (HENNIG 1969), il distingua clairement les concepts de groupe apical (« crown group » en anglais) et groupe total. Un groupe apical correspond au plus petit clade contenant au moins deux taxons actuels. Par exemple, le taxon *Amniota* est un groupe apical s'il est défini comme le plus petit clade qui inclut les mammifères, les tortues, les squamates et les archosaures. Ou encore, le taxon *Mammalia* est un groupe apical quand il est défini comme le plus petit clade qui inclut les monotrèmes, marsupiaux et placentaires (Fig. 2) Un groupe total inclut un groupe apical, plus tous les taxons éteints plus près de ce groupe apical que des autres groupes apicaux. Ceci peut être illustré par le taxon *Synapsida*, dans son **acception moderne (monophylétique)**, qui inclut les mammifères et tous les amniotes qui sont plus étroitement apparentés aux mammifères qu'aux reptiles actuels. *Synapsida* forme donc un groupe total. La partie du groupe total qui ne fait pas partie du groupe apical s'appelle le groupe-souche (Fig. 2). Ainsi, les synapsides pris dans leur **acception ancienne (paraphylétique)**, c'est-à-dire **sans** les mammifères, forment le groupe-souche des mammifères.

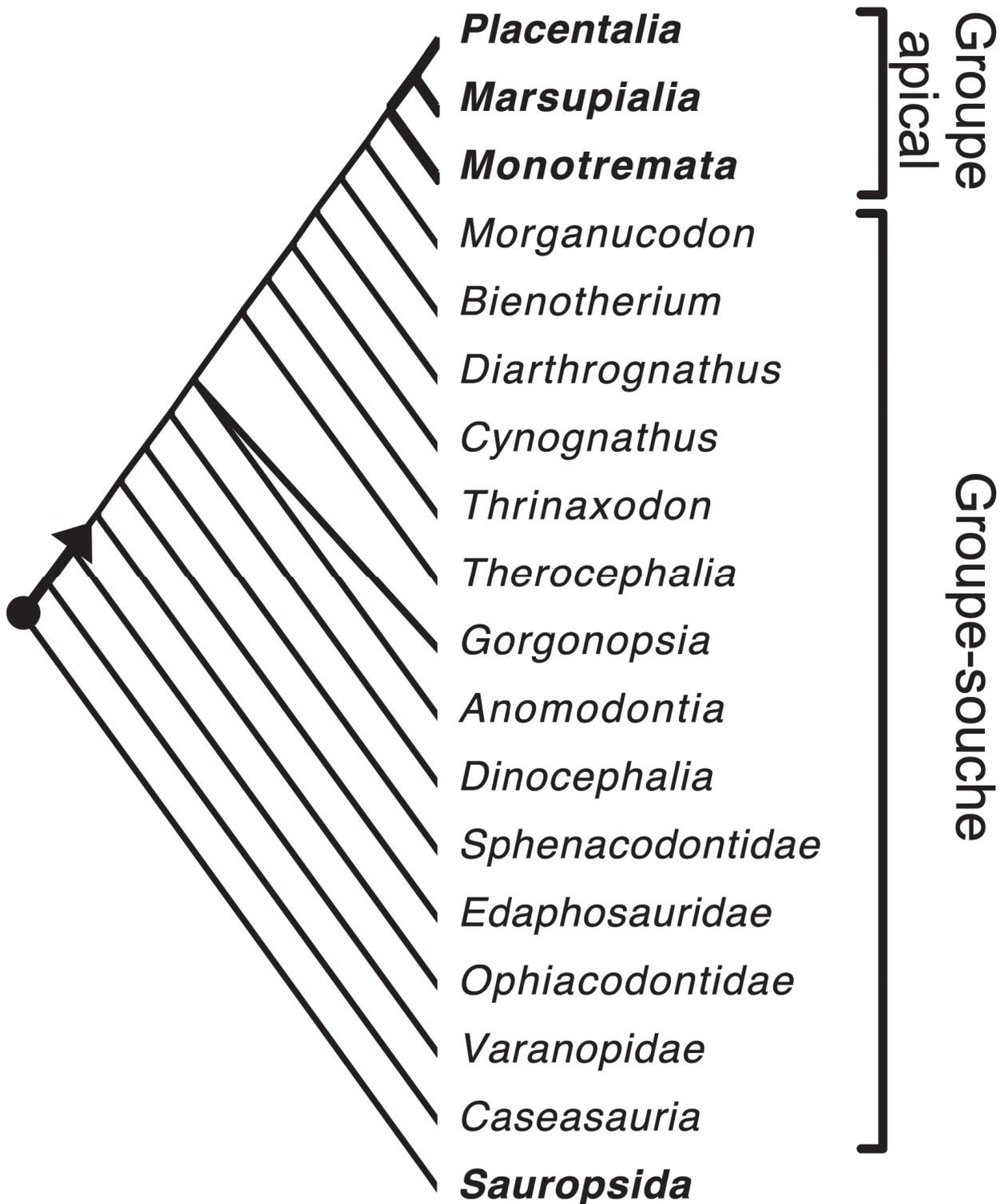


Fig. 2. Concepts de groupe apical, groupe total et groupe-souche, illustré par l'exemple des synapsides. Le taxon *Mammalia* correspond au groupe apical délimité par les monotrèmes, marsupiaux et placentaires (les taxons actuels sont en **caractères gras**). Le groupe-souche (paraphylétique par définition, donc ne correspondant pas à un taxon en nomenclature phylogénétique) inclut tous les taxons éteints (en caractères ordinaires) plus étroitement apparentés aux mammifères qu'aux reptiles actuels. Il correspond aux synapsides dans le sens ancien (paraphylétique) du terme, c'est-à-dire les « pélycosaures » (paraphylétiques ; de *Caseasauria* à *Sphenacodontidae*) et les thérapside, pris aussi dans le sens ancien et paraphylétique du terme (de *Dinocephalia* à *Morganucodon*). Le groupe total inclut le groupe apical plus sa souche ; il inclut donc *Mammalia* et tous les taxons illustrés ici sauf *Sauropsida*, qui est le groupe total qui contient le groupe apical le plus proche, soit le taxon *Reptilia*.

Les groupes apicaux et totaux sont des cas particuliers de taxons définis par des nœuds et des branches, respectivement, qui ont récemment été renommés groupes minimaux et maximaux, respectivement (CANTINO & DE QUEIROZ 2020). Ces concepts furent initialement utilisés dans une thèse sur la phylogénie des diapsides (avec emphase sur les taxons mésozoïques) soutenue en 1984 et publiée deux ans plus tard (GAUTHIER 1986). Ils furent formalisés peu après (DE QUEIROZ & GAUTHIER 1990, 1992, 1994). Les définitions par nœuds (minimales) prennent la forme « le plus petit clade incluant A et B » (Fig. 3). Les définitions par branche (maximales) prennent la forme « le plus grand clade contenant A (ou B) mais pas Z ». Dans ces définitions, A, B et Z sont des espèces, ou leurs spécimens-types. Finalement, la définition par apomorphie prend la forme suivante « le clade diagnostiqué par l'apparition de l'apomorphie M synapomorphique avec A (ou B) » (Fig. 3). Dans le cas hypothétique où on ne connaîtrait que les taxons que A, B et Z dans ce clade, notez que les trois définitions délimiteraient des clades au contenu identique (A et B). Deux des trois taxons ainsi définis seraient redondants, mais ils ne seraient pas synonymes, car en nomenclature phylogénétique, les synonymes doivent appartenir au même type de définition. Si les taxons (éteints, dans cet exemple) C et D sont ultérieurement découverts, les trois clades définis ci-dessus sont différents ; il n'y a plus de redondance, mais les définitions n'ont pas changé. Et contrairement à ce qui survient en nomenclature linnéenne, déterminer l'appartenance des taxons nouvellement découverts (C et D) aux taxons définis de cette façon ne nécessite aucune décision arbitraire. L'application des définitions indique sans ambiguïté que C appartient au taxon défini par une branche, mais pas aux deux autres, alors que D appartient à la fois au taxon défini par une branche et à celui défini par une apomorphie. Remarquez qu'en nomenclature phylogénétique, l'équivalent des types en nomenclature linnéenne, qu'on appelle « spécifiers » en anglais et que j'ai traduit par le terme « déterminant » (LAURIN & CANTINO 2006), peut être soit un spécimen, soit une espèce, soit une apomorphie (mais dont l'utilisation est forcément accompagnée d'au moins un déterminant qui est soit une espèce, soit un spécimen). De plus, certains déterminants sont exclus du taxon, ce qui n'a pas d'équivalent en nomenclature linnéenne, mais ce principe existe dans un système alternatif de nomenclature linnéenne qui vise à assigner les noms aux taxons de façon plus objective que sous les codes linnéens établis (DUBOIS 2016).

La nomenclature phylogénétique se répandit parmi les systématiciens (initialement, surtout en Amérique du Nord et avec une prépondérance de vertébristes) à partir des années 1990 (e.g., LAURIN 1991, WOLSAN 1993, BRYANT 1996, HOLTZ 1996). La société internationale de nomenclature phylogénétique (ISPN) fut inaugurée en 2004 au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris (LAURIN & CANTINO 2004); elle encadre depuis lors le développement du *PhyloCode* (le code de nomenclature phylogénétique qui régle cette nomenclature pour l'ensemble des taxons), qui prit effet en 2020 (CANTINO & DE QUEIROZ 2020), simultanément avec la publication de *Phylonoms*, la monographie qui inclut la première série de noms établis sous ce code (DE QUEIROZ *et al.*

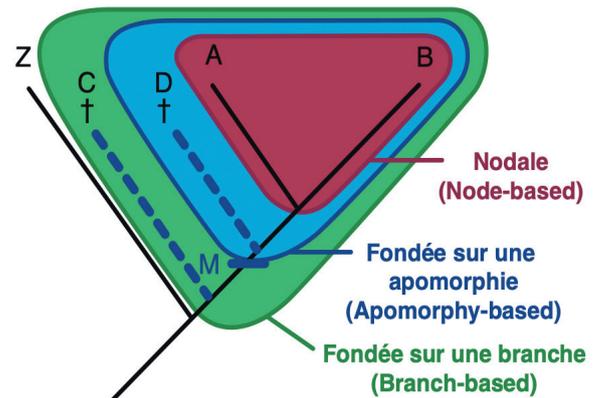


Fig. 3. Définitions phylogénétiques de taxons. On en distingue trois types : par nœud (aussi connue plus récemment sous le nom de « définition minimale »), par branche (aussi connue récemment sous le nom de « définition maximale »), et par apomorphie. Les taxons A, B et Z sont actuels ; C et D sont éteints.

2020). Cette monographie (*Phylonoms*) inclut 285 chapitres (et 1 324 pages) par des centaines d'auteurs. En effet, certains chapitres, comme celui sur le taxon *Lissamphibia* (LAURIN *et al.* 2020), furent rédigés par plusieurs auteurs (treize, dans cet exemple). Chaque chapitre est consacré à la définition d'un seul nom de taxon, avec diverses informations pertinentes, dont une synthèse sur l'historique du taxon montrant comment les idées sur sa composition ont évolué au fil du temps, et comment ceci justifie le choix de nom et de définition de ce taxon. En effet, le but du *PhyloCode* est de stabiliser la délimitation de chaque taxon au plus près possible de son usage récent et, si possible, de son usage plus ancien. Tout le vivant est représenté dans *Phylonoms*, mais le nombre de taxons définis dans cette monographie reflète à la fois la répartition des systématiciens (des taxons charismatiques comme les vertébrés et les angiospermes y sont bien mieux représentés que les eucaryotes unicellulaires) et les problèmes à établir et enraceriner l'arbre des procaryotes, qui sont mal représentés. Ainsi, parmi les taxons basaux, sont définis *Pan-Biota* (le groupe-total du vivant sur Terre), *Biota* (son groupe apical correspondant) et *Eukarya* (l'ensemble des eucaryotes). Aucun nom n'est donc défini pour les grands taxons basaux des bactéries et des archées. Au sein des eucaryotes, plusieurs taxons de formes unicellulaires sont définis, comme *Euglenozoa* et *Foraminifera*, mais tous ces taxons très basaux ne forment que la première des huit sections de *Phylonoms*. La seconde section inclut les eucaryotes photosynthétiques, comme *Rhodophyta* et *Chlorophyta*, alors que les embryophytes forment les deux sections suivantes, dont la quatrième est dédiée aux angiospermes. Dans ces deux sections, des noms de taxons bien connus comme *Embryophyta*, *Hepatica*, *Tracheophyta*, *Lycopodiophyta*, *Spermatophyta* et *Coniferae* (section trois), ainsi que *Angiospermae*, *Magnoliidae*, *Monocotyledonaea*, *Rosidae*, *Asteridae*, et *Campanulidae* (section quatre), entre autres, sont définis. Les quatre dernières sections traitent des métazoaires, dont les trois dernières sont réservées aux vertébrés. Parmi celles-ci, la septième section traite des synapsides et la huitième, des

reptiles (oiseaux inclus). Quelques-uns des noms de taxons familiers de métazoaires qui sont définis incluent *Metazoa*, *Porifera*, *Cnidaria*, *Bilateria*, *Protostomia*, *Lophotrochozoa*, *Brachiopoda*, *Cephalopoda*, *Nematoda*, *Insecta*, *Araneae*, *Deuterostomia*, *Chordata* et *Cephalochordata* (section cinq), *Gnathostomata*, *Osteichthyes*, *Actinopterygii*, *Teleostei*, *Tetrapoda*, *Amphibia*, et *Amniota* (section six), *Synapsida*, *Mammalia*, *Monotremata*, *Xenarthra*, *Primates*, *Chiroptera*, *Ungulata*, *Artiodactyla*, et *Carnivora* (section sept), et finalement *Reptilia*, *Diapsida*, *Testudines*, *Lepidosauria*, *Squamata*, *Serpentes*, *Archosauria*, *Dinosauria*, *Aves*, *Picidae* et *Apodiformes*, entre autres (dernière section). Cette sélection des noms des clades les plus grands et mieux connus donne une idée de la diversité des taxons représentés, qui couvrent donc l'ensemble du vivant, mais de façon assez inégale, avec la lacune évidente des procaryotes, à peu près absents de cette monographie.

Un grand soin a été apporté pour que certaines définitions ne s'appliquent que sous certaines phylogénies, pour mieux respecter la conceptualisation, parfois ancienne mais toujours vivace, de nombreux taxons. Ainsi, la définition du taxon *Lissamphibia* est « The smallest crown clade containing *Caecilia tentaculata* Linnaeus 1758, *Andrias japonicus* (Temminck 1836), *Siren lacertina* Österdam 1766, and *Rana temporaria* Linnaeus 1758 but not *Homo sapiens* Linnaeus 1758 or *Eryops megacephalus* Cope 1877 or *Diplocaulus salamandroides* Cope 1877 », soit, en Français, « Le plus petit clade apical contenant *Caecilia tentaculata* Linnaeus 1758, *Andrias japonicus* (Temminck 1836), *Siren lacertina* Österdam 1766, et *Rana temporaria* Linnaeus 1758 mais pas *Homo sapiens* Linnaeus 1758 or *Eryops megacephalus* Cope 1877 ou *Diplocaulus salamandroides* Cope 1877. » On remarque qu'en plus d'inclure comme déterminants internes un gymnophione (amphibien apode), deux urodèles (car les affinités des sirénidés ont longtemps été débattues) et un anoure, ce qui suffit à délimiter précisément le clade des lissamphibiens selon la plupart des phylogénies publiées, la définition inclut un amniote, un temnospondyle et un lépospondyle comme déterminants externes. Ceci garantit que sous des phylogénies « exotiques » auxquelles n'adhèrent pour l'instant que quelques systématiciens (e.g., ANDERSON *et al.* 2008, PARDO *et al.* 2017), le nom *Lissamphibia* ne s'applique pas. En effet, ce taxon a toujours été conceptualisé comme excluant les amniotes et les stégocéphales paléozoïques, notamment les temnospondyles et les lépospondyles, qui forment le groupe-souche des lissamphibiens sous diverses phylogénies (e.g., BOLT 1969, RUTA & COATES 2007, MANN *et al.* 2019, MARJANOVIC & LAURIN 2019, LAURIN *et al.* 2022). Cette possibilité de déterminer à l'avance les limites d'application d'un nom dans un cadre régulé est propre à la nomenclature phylogénétique, car en nomenclature linnéenne, chaque auteur détermine lui-même son acception de chaque taxon (et peut même changer sa délimitation d'une étude à l'autre, même en l'absence de découverte de nouveaux taxons pertinents ou de changements de la phylogénie de référence).

La nomenclature phylogénétique s'est bien développée pendant les dernières décennies, tant d'un point de vue méthodologique que d'adoption par les systématiciens, mais

beaucoup reste à faire, sur les deux fronts. Une très faible proportion des taxons régulés par les codes linnéens a été « convertie » (redéfinie selon le *PhyloCode*), et des controverses importantes subsistent en nomenclature phylogénétique. Par exemple, certains auteurs aiment les définitions par apomorphies car elles semblent intuitives et correspondre à la conceptualisation des taxons, mais l'histoire (pourtant brève) de la nomenclature phylogénétique montre que ce type de définition mène à une délimitation plus vague que celles par branche ou nœud. Ceci est lié à la fois à la conceptualisation des caractères, qui est propre (à l'intérieur de certaines limites) à chaque systématicien, à l'incertitude sur la distribution taxonomique des caractères, et à celle sur l'histoire de chaque caractère.

Deux exemples, un fondé sur un caractère qui se fossilise bien, et un autre sur un caractère se fossilisant plus rarement, peuvent illustrer les problèmes inhérents aux définitions par apomorphies. Le premier concerne l'origine du membre chiridien (pourvu de doigts), dont l'origine est bien documentée dans le registre fossile, car les os des membres se fossilisent aisément. Si on définit le taxon *Tetrapoda* comme étant le clade délimité par le membre chiridien synapomorphique avec celui de *Homo sapiens*, dans la nature actuelle, la délimitation ne pose pas problème, car une lacune morphologique assez considérable sépare ce type de membre des nageoires des autres gnathostomes. Cependant, cette lacune est nettement moindre si on considère le registre fossile (Fig. 4 ; les parties D à G représentent des taxons éteints). En effet, certains sarcoptérygiens dévonien ont des nageoires à axe métaptérygien assez long et dont certains éléments radiaux endosquelettiques pourraient éventuellement être homologues à des métacarpiens et même des phalanges (Fig. 4D–F), alors que les premiers stégocéphales (le taxon qui inclut l'ensemble des vertébrés munis de doigts, mais défini par une branche ; *Tetrapoda* désigne le clade apical sous le *PhyloCode*) ont des membres polydactyles (à plus de cinq doigts), tel qu'on n'en retrouve plus dans les tétrapodes actuels, sauf cas pathologiques. Or, CLOUTIER *et al.* (2020 : 553), dans leur étude du tétrapodomorphe frasien *Elpistostege*, choisirent de reconnaître une définition par apomorphie du taxon *Tetrapoda* (qui n'est pas valide sous le *PhyloCode*) en utilisant la présence du membre chiridien pour définir ce taxon. De plus, ils suggèrent (sans en être certains) que la nageoire pectorale d'*Elpistostege* possédait deux ou cinq doigts (l'homologie de trois de ces structures étant particulièrement incertaine). Ils concluent que « Si l'on adopte une interprétation des tétrapodes basée sur l'apomorphie et que l'on considère les radiaux distaux parallèles et non ramifiées de la nageoire d'*Elpistostege* comme de véritables doigts, alors *Elpistostege* représente le tétrapode connu le plus ancien et le plus primitif. » Notez ici que la position phylogénétique d'*Elpistostege* n'est pas considérée comme incertaine ; il apparaît toujours très près des stégocéphales dans les phylogénies. La source d'incertitude sur l'appartenance au clade défini par l'apomorphie est liée uniquement à l'incertitude sur l'homologie des radiaux distaux de la nageoire ; s'agit-il de métacarpes et de phalanges ? Y a-t-il donc des doigts ? Même les auteurs de l'étude ne peuvent en être certains, alors imaginez les autres systématiciens !

Même des définitions qui ne semblent pas problématiques initialement peuvent soulever des problèmes ultérieurement, lorsque la phylogénie change. Que dire d'une définition qui

pose problème même lorsque la phylogénie semble bien établie ?

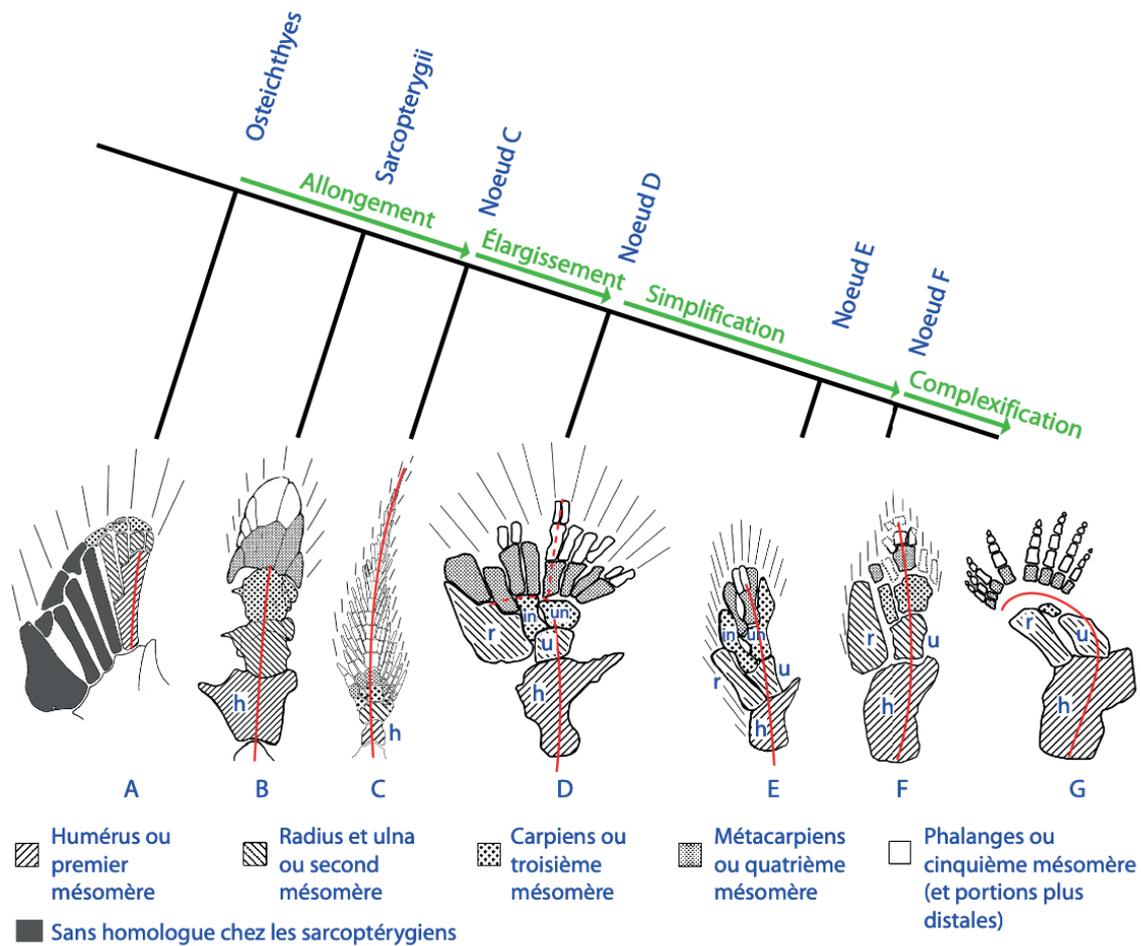


Fig. 4. Appendices antérieurs droits de gnathostomes en vue dorsale (antérieur à gauche). La texture indique l'hypothèse d'homologie maximale entre ces appendices (nageoires et membres chiridiens). Seule celle concernant les deux ou trois mésomères proximaux est bien établie ; les homologies plus distales sont très hypothétiques. A, l'actinoptérygien *Acipenser sturio* (l'esturgeon). B, l'actinistien *Latimeria chalumnae* (le coelacanthe). C, le dipneuste *Neoceratodus forsteri*. D, un rhizodontidé. E, le tristichoptéridé *Eusthenopteron foordi*. F, *Tiktaalik roseae*. G, le stégocéphale *Acanthostega gunnari*. A-C sont actuels alors que D-G datent du Dévonien supérieur (383–360 Ma). L'axe métapterygien est représenté par une ligne rouge (sa position distale chez les rhizodontidés est incertaine ; deux possibilités sont proposées). Légende : h, humérus ; r, radius ; u, ulna.

L'exemple du taxon *Avifilopluma* est encore plus instructif. GAUTHIER & DE QUEIROZ (2001: 25) avaient défini ce taxon ainsi: « « *Avifilopluma* » désigne le clade issu du premier panavien à plumes homologues (synapomorphes) à celles des *Aves* (*Vultur gryphus* Linnaeus 1758). Le terme « plumes » désigne ici des appendices épidermiques filamenteux à base creuse, produits par des follicules ». Cette définition pose deux problèmes pratiques, comme l'avait souligné SERENO (2005 : 607). D'une part, on ignore si les plumes présumées de dinosaures mésozoïques étaient produites par des follicules et si elles avaient une base creuse. D'autre part, la distribution taxonomique de ce caractère à faible potentiel de fossilisation était très incertaine lorsque GAUTHIER & DE QUEIROZ (2001) proposèrent leur définition. SERENO (2005 : 607) commenta

ainsi :

« Sans aucune inquiétude, les auteurs [Gauthier & de Queiroz] ont fait remarquer que leur taxon nouvellement défini pourrait en chevaucher une demi-douzaine d'autres : « *Avifilopluma* pourrait même contenir tous les théropodes, sauf les plus basaux, ainsi que des taxons plus éloignés des oiseaux, tels que les herrerasaures et *Eoraptor* » (GAUTHIER & DE QUEIROZ, 2001:25) ».

En fait, le problème pourrait être pire que GAUTHIER & DE QUEIROZ (2001) l'imaginaient, car des proto-plumes plus simples furent ensuite trouvées chez le dinosaure ornithischien *Tianyulong confuciusi* (WITMER 2009), et plus

tard, des plumes simples (mais ramifiées) furent rapportées chez le ptérosaure *Tupandactylus* (CINCOTTA *et al.* 2022). Ceci soulève la possibilité que de telles plumes simples soient caractéristiques non seulement de l'ensemble des dinosaures, mais même du taxon *Aves*, qui inclut dinosaures et ptérosaures, entre autres. Bref, les définitions par apomorphies permettent de lier un nom de taxon à un caractère, mais le contenu de tels taxons peut varier substantiellement, même si la phylogénie est relativement bien établie, ce qui n'est pas un point positif !

Mais revenons aux différences fondamentales entre nomenclature linnéenne, fondée en partie sur les rangs absolus, et la nomenclature phylogénétique. Dans quelle mesure ces deux types de nomenclature ressemblent-elles aux nomenclatures des autres domaines ? Des comparaisons avec les ethnotaxonomies (évoquées au début de cet article), la stratigraphie, la biogéographie (dont la paléobiogéographie), la géopolitique, et la chimie ou physique (concernant le tableau périodique des éléments) montrent que dans plusieurs autres domaines, des rangs absolus sont utilisés, mais de façon souvent informelle (ils ne sont jamais mentionnés dans les ethnotaxonomies), ils ont souvent une base objective (spécialement en géopolitique et en chimie), et ils jouent toujours un rôle bien moindre qu'en nomenclature linnéenne (LAURIN 2023). De plus, dans quelques domaines, ces rangs peuvent varier soit dans le temps (le rang des entités paléobiogéographiques peut ainsi fluctuer dans le temps avec leur degré d'endémisme et leur étendue géographique) ou dans l'espace (le rang des entités lithostratigraphiques varie avec leur épaisseur, qui change latéralement).

Au contraire, le rang d'un taxon donné ne varie dans l'espace ou dans le temps selon aucun code linnéen. Ainsi, en nomenclature linnéenne (e.g., ROMER 1966), le taxon *Lissamphibia* est considéré comme une sous-classe dès son origine au Carbonifère ou au Permien (MARJANOVIC & LAURIN 2007, PYRON 2011), au moment où il n'était représenté que par deux lignées évolutives (qui n'ont pas été observées mais dont on peut inférer la présence par diverses méthodes de datation) et jusqu'à aujourd'hui, alors qu'on reconnaît 8 605 espèces (incluant celles qui se sont éteintes dans les derniers siècles à cause de notre impact environnemental), selon le site Amphibiaweb (consulté le 28 mars 2023).

Des comparaisons avec les mêmes domaines montrent que les entités sont généralement mieux délimitées qu'en nomenclature linnéenne (LAURIN 2023). Ceci est particulièrement évident en géopolitique, où la délimitation est très précise et les tentatives de redélimiter les états résultent en des guerres, et ce, depuis au moins 4 500 ans, comme en témoigne la stèle des vautours (WINTER 1985). Les guerres, qui ont généralement une motivation territoriale, sont sans doute l'expression la plus intense qu'on puisse imaginer de l'attachement à une délimitation de quoi que ce soit. Le contraste avec la nomenclature linnéenne, dans laquelle chaque auteur délimite à sa guise (dans les limites imposées par les types, les rangs, et le principe de priorité) chaque taxon dans chaque étude, est frappant (voir l'exemple du taxon *Mammalia* ci-dessus). À l'inverse, les entités biogéographiques (incluant celles de la paléobiogéographie) sont mal délimitées, en partie à cause

de l'absence de codes de nomenclature dans ce domaine, qui résulte peut-être en partie de l'absence de sociétés savantes dédiées à la biogéographie (WESTERMANN 2000 : 2). Une tendance à une meilleure délimitation dans le temps semble pourtant visible, notamment en géopolitique (les frontières entre états sont maintenant bien plus précises qu'au XVIII^e siècle) et en géochronologie, car l'avènement des points stratotypiques mondiaux (PSM ; aussi appelés « clous d'or ») permet en effet de fixer pour la première fois des limites précises entre étages géologiques (COWIE 1986, REMANE *et al.* 1996). L'évolution de la géochronologie offre peut-être le parallèle le plus frappant avec celle de la nomenclature biologique, car dans les deux cas, on observe la transition entre des entités qui n'étaient pas précisément délimitées (taxons et étages géologiques) par une nomenclature fondée sur des types (spécimens ou localités, selon le domaine) vers une nomenclature qui délimite précisément ces entités (avec la nomenclature phylogénétique et les PSM, respectivement). En géochronologie, cette évolution a lieu au sein des principaux codes de nomenclature (e.g., NORTH AMERICAN COMMISSION ON STRATIGRAPHIC NOMENCLATURE 2021), car ces codes ont évolué rapidement pendant les dernières décennies et ont ainsi profité des avancées scientifiques et technologiques. De ce point de vue, les géologues semblent gérer cette transition (vers une meilleure délimitation des entités) bien mieux que les systématiciens. En effet, les codes linnéens, particulièrement le *Code Zoologique* (ICZN 1999) et celui utilisé par les botanistes (TURLAND *et al.* 2018) ont très peu changé ; entre autres, ils ne requièrent toujours pas la monophylie des taxons (même pour les taxons supraspécifiques) et n'ont pas été révisés pour tenter de délimiter les taxons. Pourtant, dans la 1^{ère} édition de son livre sur l'origine des espèces, DARWIN (1859 : 486), entrevoyait déjà que nous devions chercher et nommer des clades (qu'il n'a pas nommé ainsi) :

*Our classifications will come to be, as far as they can be so made, **genealogies**; and will then truly give what may be called the plan of creation. The rules for classifying will no doubt become simpler when we have a definite object in view.*

*Nos classifications deviendront, dans la mesure où elles peuvent l'être, des **généalogies** ; elles donneront alors véritablement ce que l'on peut appeler le plan de la création. Les règles de classement deviendront sans doute plus simples lorsque nous aurons un objet précis en vue.*

Cette analyse historique, qui résume très brièvement mon livre paru l'été dernier (LAURIN 2023 ; Fig. 5), a tenté de démontrer que le développement de la nomenclature phylogénétique et l'avènement du *PhyloCode* sont des conséquences logiques, peut-être même inévitables, de l'histoire de la systématique, de la biologie évolutive, et plus globalement, des sciences en général. L'avènement du *PhyloCode* reflète les tendances qu'on observe dans l'évolution des nomenclatures de divers domaines (spécialement évidentes en géopolitique et en géochronologie). Cette évolution vers une nomenclature plus précise, qui délimite les entités, divise bien davantage la communauté des systématiciens que celle

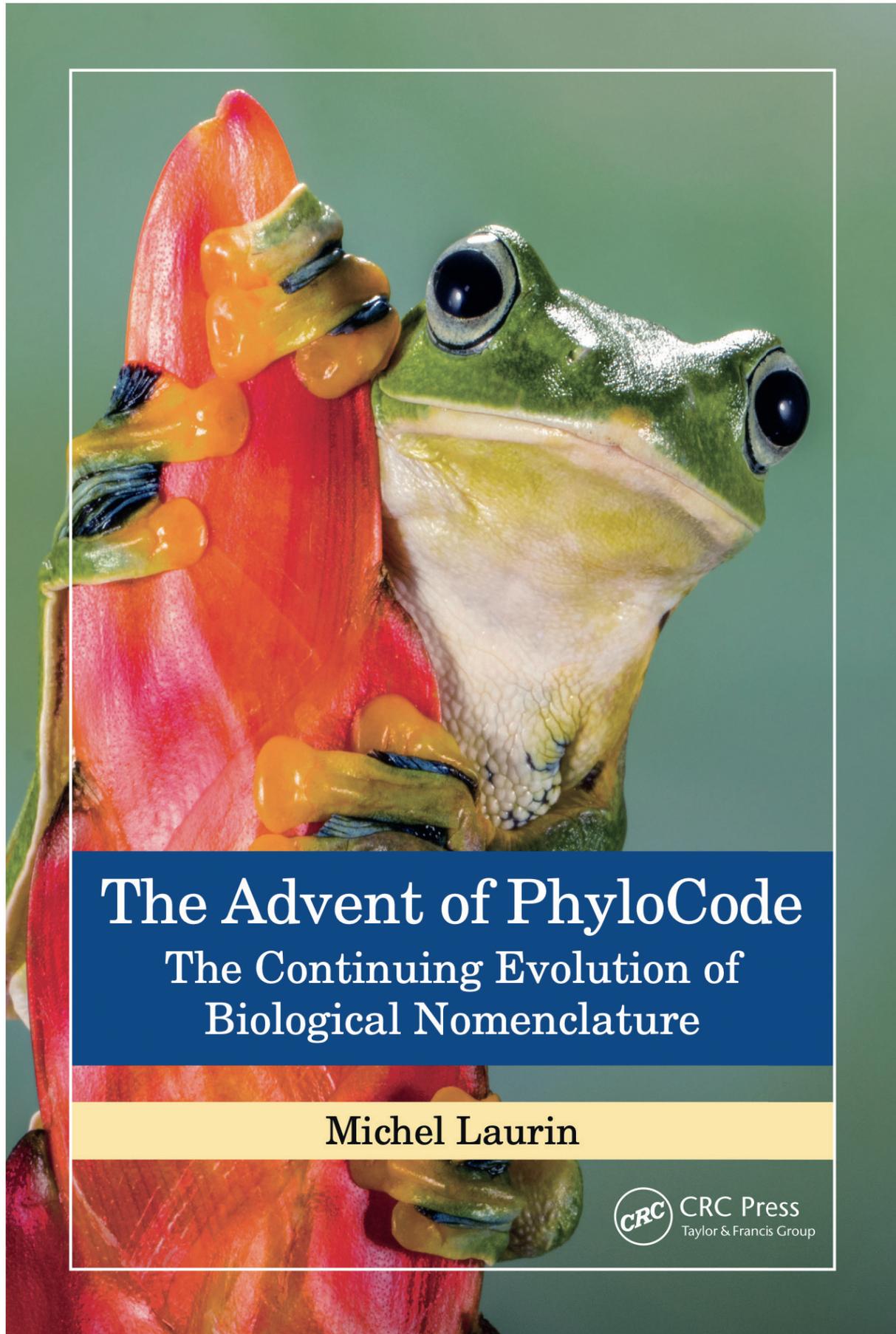


Fig. 5. Page-couverture du livre de nomenclature biologique récemment publié (M. LAURIN 2023).

des géologues. Les systématiciens seraient-ils plus attachés à leurs traditions que les géologues ? Sont-ils moins intéressés à faire progresser la science ? Ou sont-ils simplement victimes des circonstances, peut-être à cause d'une piètre organisation des sociétés ou comités qui régulent l'évolution des codes de nomenclature linnéens ? Peut-être, tout simplement, la division actuelle de la communauté systématique reflète-t-elle la difficulté de réviser les codes linnéens pour y incorporer des principes de nomenclature phylogénétique ? En effet, mener à bien de telles révisions serait plus difficile que de rédiger de nouveaux codes (comme le *PhyloCode*), et les stratigraphes ont décidé dès la fin des années 1970 de rédiger un nouveau code (publié en 1983), plutôt que de réviser l'édition précédente de 1970 (NORTH AMERICAN COMMISSION ON STRATIGRAPHIC NOMENCLATURE 2021: 153).

Dans ce contexte, un profond renouvellement de la nomenclature biologique semble dans l'ordre des choses, d'autant plus que l'inadéquation entre la nomenclature linnéenne et la nature des taxons, dans une perspective évolutive, avait été notée il y a fort longtemps. En effet, on lit, dans un des premiers code de nomenclature biologique, qui fut adopté par la *American Ornithologists' Union* (1886 : 5):

*No one appears to have suspected, in 1842 [when the Strickland code was elaborated], that the Linnaean system was **not the permanent heritage of science**, or that in a few years a **theory of evolution was to sap its very foundations**, by radically changing men's conceptions of those things to which names were to be furnished.*

*Personne ne semble avoir soupçonné, en 1842 [lorsque le code Strickland a été élaboré], que le système linnéen n'était **pas l'héritage permanent de la science**, ou que, dans quelques années, une **théorie de l'évolution allait saper ses fondements mêmes**, en changeant radicalement les conceptions des hommes sur les choses auxquelles des noms devaient être donnés.*

Étrangement, plus d'un siècle après que ce code fut publié (en 1886), la plupart des adeptes de la nomenclature linnéenne ne semblent pas avoir saisi pleinement la portée de ce constat ! Pourtant, encore plus tôt, DE CANDOLLE (1867 : 10-11), dans ses « Lois » de nomenclature botanique, avait déjà prédit le remplacement de la nomenclature linnéenne par « quelque chose de tout différent » ! Les auteurs du code de l'*American Ornithologists' Union* (1886: 2) semblent avoir atteint les mêmes conclusions que De Candolle, sur ce point :

So radically, indeed, has the aspect of the science changed since the Linnaean period, and so profoundly do modern conceptions in biological science differ from those then held, that a strict binomial system has probably had its day, and may be abandoned, with great benefit to science, in the not distant future.

L'aspect de la science a si radicalement changé depuis la période linnéenne, et les conceptions modernes de la science biologique diffèrent si profondément de celles d'alors, qu'un

système binomial strict a probablement fait son temps et pourrait être abandonné, avec un grand bénéfice pour la science, dans un avenir assez proche.

Ces citations suggèrent que des pionniers de la nomenclature linnéenne et de la biologie évolutive de la seconde moitié du XIX^e siècle auraient pu apprécier le développement de la nomenclature phylogénétique, ou du moins, ils l'auraient sans doute vu bien plus favorablement que la plupart des membres de la commission de nomenclature zoologique ! Il y eut au moins une exception, car un ancien président de cette commission alerta ses collègues au sujet de ce problème à diverses reprises (MINELLI 2000, 2003), mais ces avertissements semblent avoir été largement ignorés par les autres membres de la commission. Le futur de la nomenclature biologique concerne l'ensemble de la communauté systématique et des utilisateurs de connaissances taxonomiques et nomenclaturales (en écologie évolutive, biologie de la conservation, paléontologie, etc.). Comment les membres de cette grande communauté scientifique se positionneront-ils dans la grande transition en cours ?

RÉFÉRENCES

- AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION. 1886. – *The Code of Nomenclature and Check-list of North American Birds Adopted by the American Ornithologists' Union*. American ornithologists' union: New York.
- ANDERSON, J.S., R.R. REISZ, D. SCOTT, N.B. FRÖBISCH & S.S. SUMIDA. 2008. – A stem batrachian from the Early Permian of Texas and the origin of frogs and salamanders. *Nature*, 453: 515- 518.
- ANDERSON, J.S., R.R. REISZ, D. SCOTT, N.B. FRÖBISCH & S.S. SUMIDA. 2008. – A stem batrachian from the Early Permian of Texas and the origin of frogs and salamanders. *Nature*, 453: 515- 518.
- AVISE, J.C. & G.C. JOHNS. 1999. – Proposal for a standardized temporal scheme of biological classification for extant species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96: 7358-7363.
- AVISE, J.C. & J.-X. LIU. 2011. – On the temporal inconsistencies of Linnean taxonomic ranks. *Biological Journal of the Linnean Society*, 102: 707-714.
- BENTON, M. 2014. – *Vertebrate palaeontology*. John Wiley & Sons, 480 pp.
- BERLIN, B. 2014. – *Ethnobiological classification: Principles of categorization of plants and animals in traditional societies*. Princeton University Press: Princeton, NJ, 354 pp.
- BESENBACHER, S., C. HVILSOM, T. MARQUES-BONET, T. MAILUND & M.H. SCHIERUP. 2019. – Direct estimation of mutations in great apes reconciles phylogenetic dating. *Nature ecology & evolution*, 3: 286-292.
- BOLT, J.R. 1969. – Lissamphibian origins: possible protolissamphibian from the Lower Permian of Oklahoma. *Science*, 166: 888-891.
- BRICKELL, C.D., C. ALEXANDER, J.J. CUBEY, J.C. DAVID, M.H.A. HOFFMAN, A.C. LESLIE, V. MALÉCOT & X. JIN. 2016. – *International Code of Nomenclature for Cultivated Plants*. International Society for Horticultural Science: Katwijk aan Zee, The Netherlands xvii + 190 pp.
- BRYANT, H.N. 1996. – Explicitness, stability, and universality in the phylogenetic definition and usage of taxon names: a case study of the phylogenetic taxonomy of the Carnivora (Mammalia). *Systematic Biology*, 45: 174-189.

- CANDOLLE, A. DE. 1867. – *Lois de la nomenclature botanique adoptées par le Congrès international de botanique tenu à Paris en août 1867: suivies d'une 2^e édition de l'introduction historique et du commentaire qui accompagnaient la rédaction préparatoire présentée au Congrès*. H. Georg: Genève, 64 pp.
- CANTINO, P.D. & K. DE QUEIROZ. 2020. – *International Code of Phylogenetic Nomenclature (PhyloCode): A Phylogenetic Code of Biological Nomenclature*. CRC Press: Boca Raton, Florida, xl + 149 pp.
- CARROLL, R.L. 1988. – *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W. H. Freeman: New York, 698 pp.
- CARSON, H.L. 1975. – The genetics of speciation at the diploid level. *The American Naturalist*, 109: 83-92.
- CINCOTTA, A., M. NICOLAÏ, H.B.N. CAMPOS, M. MCNAMARA, L. D'ALBA, M.D. SHAWKEY, E.-E. KISCHLAT, J. YANS, R. CARLEER & F. ESCULLIÉ. 2022. – Pterosaur melanosomes support signalling functions for early feathers. *Nature*, 604: 684-688.
- CLOUTIER, R., A.M. CLEMENT, M.S. LEE, R. NOËL, I. BÉCHARD, V. ROY & J.A. LONG. 2020. – *Elpistostege* and the origin of the vertebrate hand. *Nature*, 579: 549-554.
- COWIE, J.W. 1986. – Guidelines for boundary stratotypes. *Episodes*, 9: 78-82.
- DARWIN, C. 1859. – *On the Origin of Species by Means of Natural Selection Or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray: London.
- DIDIER, G. & M. LAURIN. 2020. – Exact distribution of divergence times from fossil ages and tree topologies. *Systematic Biology*, 69: 1068 -1087.
- DIDIER, G., M. FAU & M. LAURIN. 2017. – Likelihood of tree topologies with fossils and diversification rate estimation. *Systematic Biology*, 66: 964 - 987.
- DRUMHELLER, S.K., J.B. MCHUGH, M. KANE, A. RIEDEL & D.C. D'AMORE. 2020. – High frequencies of theropod bite marks provide evidence for feeding, scavenging, and possible cannibalism in a stressed Late Jurassic ecosystem. *PLoS one*, 15: e0233115.
- DUBOIS, A. 1982. – Les notions de genre, sous-genre et groupe d'espèces en zoologie à la lumière de la systématique évolutive. *Monitore Zoologico Italiano-Italian Journal of Zoology*, 16: 9-65.
- DUBOIS, A. 2016. – The Duplostensional Nomenclatural System for higher zoological nomenclature: additional comments. *Dumerilia*, 6: 5-16.
- DUBOIS, A., A. OHLER & R. PYRON. 2021. – New concepts and methods for phylogenetic taxonomy and nomenclature in zoology, exemplified by a new ranked cladonomy of recent amphibians (Lissamphibia). *Megataxa*, 5: 1-738.
- ERESHEFSKY, M. 2002. – Linnaean ranks: Vestiges of a bygone era. *Philosophy of Science*, 69: S305-S315.
- FROST, D.R., T. GRANT, J. FAIVOVICH, R.H. BAIN, A. HAAS, C.F.B. HADDAD, R.O. DE SÁ, A. CHANNING, M. WILKINSON, S.C. DONNELLAN, C.J. RAXWORTHY, J.A. CAMPBELL, B. BLOTTO, P. MOLER, R.C. DREWES, R.A. NUSSBAUM, J.D. LYNCH, D.M. GREEN & W.C. WHEELER. 2006. – The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 297: 1-370.
- GAUTHIER, J. 1986. – *Saurischian monophyly and the origin of birds*. In: Padian K, ed. *The origin of birds and the evolution of flight*. San Francisco: California Academy of Sciences. 1-55.
- GAUTHIER, J. & K. DE QUEIROZ. 2001. – Feathered dinosaurs, flying dinosaurs, crown dinosaurs, and the name "Aves". In: Gauthier J and Gall LF, eds. *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds: Proceedings of the International Symposium in Honor of John H. Ostrom*. New Haven: Peabody Museum of Natural History, Yale University. 7- 41.
- GONZALEZ, J., H. DÜTTMANN & M. WINK. 2009. – Phylogenetic relationships based on two mitochondrial genes and hybridization patterns in Anatidae. *Journal of Zoology*, 279: 310 - 318.
- GUASPARRI, A. 2022. – The Roman classification and nomenclature of aquatic animals: an annotated checklist (with a focus on ethnobiology). *Anthropozoologica*, 57: 19-100.
- HAECKEL, E. 1866. – *Generelle Morphologie der Organismen*. Reimer: Berlin, 1036 pp.
- HENNIG, W. 1966. – *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press: Urbana, Chicago, London, 263 pp.
- HENNIG, W. 1969. – *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Kramer: Frankfurt am Main, 436 pp.
- HENNIG, W. 1981. – *Insect Phylogeny*. John Wiley & Sons: Chichester, xi + 514 p.
- HOLTZ, T.R. 1996. – Phylogenetic taxonomy of the Coelurosauria (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Paleontology*, 70: 536-538.
- ICZN. 1999. – *International Code of Zoological Nomenclature*. The International Trust for Zoological Nomenclature: London, 306 pp.
- LAURIN, M. 1991. – The osteology of a Lower Permian eosuchian from Texas and a review of diapsid phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 101: 59-95.
- LAURIN, M. 2008. – *Systématique, paléontologie et biologie évolutive moderne : l'exemple de la sortie des eaux des vertébrés*. Ellipses : Paris.
- LAURIN, M. 2023. – *The Advent of PhyloCode: The Continuing Evolution of Biological Nomenclature*. CRC Press: Boca Raton, FL (sous presse).
- LAURIN, M. & P.D. CANTINO. 2004. – First international phylogenetic nomenclature meeting: a report. *Zoologica Scripta*, 33: 475- 479.
- LAURIN, M. & P.D. CANTINO. 2006. – Second Congrès International de la Société de Nomenclature Phylogénétique : 28 juin-2 juillet, 2006, Université de Yale, USA. *Journal de l'Association Paléontologique Française*, 50: 18-21.
- LAURIN, M. & M. HUMAR. 2022. – Phylogenetic signal in characters from Aristotle's History of Animals. *Comptes Rendus Palevol*, 21 : 1-16.
- LAURIN, M., J.W. ARNTZEN, A.M. BÁEZ, A.M. BAUER, R. DAMIANI, S.E. EVANS, A. KUPFER, A. LARSON, D. MARJANOVIĆ, H. MÜLLER, L. OLSSON, J.-C. RAGE & D. WALSH. 2020. – Lissamphibia. In: de Queiroz K, Cantino PD & Gauthier JA, eds. *Phyloonyms: A companion to the PhyloCode*. Boca Raton, Florida: CRC Press. 773-778.
- LAURIN, M., O. LAPAUZE & D. MARJANOVIĆ. 2022. – What do ossification sequences tell us about the origin of extant amphibians? *Peer Community Journal*, 2: 1-35.
- LHERMINIER, P. & M. SOLIGNAC. 2005. – *De l'espèce*. Syllepse : Paris, XI + 694 pp.
- LINNÉ, C. 1758. – *Systema naturae*. Holmiae (Laurentii Salvii): Stockholm, 824 pp.
- LÜCKING, R. 2019. – Stop the abuse of time! Strict temporal banding is not the future of rank-based classifications in fungi (including lichens) and other organisms. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 38: 199-253.
- MAGNOL, P. 1689. – *Prodromus historiae generalis plantarum in quo familiae plantarum per tabulas disponuntur*. Pech : Montpellier, 79 pp.

- MALIK, S.-B., A.W. PIGHTLING, L.M. STEFANIAK, A.M. SCHURKO & J.M. LOGSDON JR. 2008. – An expanded inventory of conserved meiotic genes provides evidence for sex in *Trichomonas vaginalis*. *PLoS one*, 3: e2879.
- MANN, A., J.D. PARDO & H.C. MADDIN. 2019. – *Infernovenator steenae*, a new serpentine recumbirostran from the ‘Mazon Creek’ Lagerstätte further clarifies lysorophian origins. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 187: 506-517.
- MARJANOVIĆ, D. & M. LAURIN. 2007. – Fossils, molecules, divergence times, and the origin of lissamphibians. *Systematic Biology*, 56: 369–388.
- MARJANOVIĆ, D. & M. LAURIN. 2019. – Phylogeny of Paleozoic limbed vertebrates reassessed through revision and expansion of the largest published relevant data matrix. *PeerJ*, 6: e5565.
- MINELLI, A. 2000. – The ranks and the names of species and higher taxa, or a dangerous inertia of the language of natural history. In: Ghiselin M.T. & Leviton A.E., eds. *Cultures and institutions of natural history: Essays in the history and philosophy of science*. San Francisco: California Academy of Sciences. 339-351.
- MINELLI, A. 2003. – Zoological nomenclature after the publication of the Fourth Edition of the Code. In: Legakis A., Sfenthourakis S., Polymeni R. & Thessalou-Legaki M., eds. *The New Panorama of Animal Evolution*. Sofia: Pensoft. 649-658.
- MISHLER, B.D. 1999. – Getting Rid of Species? In: Wilson R, ed. *Species: new interdisciplinary essays*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press. 307-315.
- NORTH AMERICAN COMMISSION ON STRATIGRAPHIC NOMENCLATURE. 2021. – North American stratigraphic code. *Stratigraphy*, 18: 153-204.
- PARDO, J.D., B.J. SMALL & A.K. HUTTENLOCKER. 2017. – Stem caecilian from the Triassic of Colorado sheds light on the origins of Lissamphibia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114: E5389–E5395.
- PELLEGRIN, P. 1986. – *Aristotle's classification of animals: biology and the conceptual unity of the Aristotelian corpus*. University of California Press: Berkeley, xiv + 235 pp.
- PRÜFER, K., F. RACIMO, N. PATTERSON, F. JAY, S. SANKARAMAN, S. SAWYER, A. HEINZE, G. RENAUD, P.H. SUDMANT, C. DE FILIPPO, H. LI, S. MALLICK, M. DANNEMANN, Q. FU, M. KIRCHER, M. KUHLWILM, M. LACHMANN, M. MEYER, M. ONGYERTH, M.F. SIEBAUER, C. THEUNERT, A. TANDON, P. MOORJANI, J. PICKRELL, J.C. MULLIKIN, S.H. VOHR, R.E. GREEN, I. HELLMANN, P.L.F. JOHNSON, H. BLANCHE, H. CANN, J.O. KITZMAN, J. SHENDURE, E.E. EICHLER, E.S. LEIN, T.E. BAKKEN, L.V. GOLOVANOV, V.B. DORONICHEV, M.V. SHUNKOV, A.P. DEREVIANKO, B. VIOLA, M. SLATKIN, D. REICH, J. KELSO & S. PÄÄBO. 2014. – The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature*, 505: 43-49.
- PYRON, R.A. 2011. – Divergence-time estimation using fossils as terminal taxa and the origins of Lissamphibia. *Systematic Biology*, 60: 466 - 481.
- QUEIROZ, K. DE & J. GAUTHIER. 1990. – Phylogeny as a central principle in taxonomy: Phylogenetic definitions of taxon names. *Systematic Zoology*, 39: 307-322.
- QUEIROZ, K. DE & J. GAUTHIER. 1992. – Phylogenetic taxonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23: 449-480.
- QUEIROZ, K. DE. & J. GAUTHIER. 1994. – Toward a phylogenetic system of biological nomenclature. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 27-31.
- QUEIROZ, K. DE, P.D. CANTINO & J.A. GAUTHIER eds. 2020. – *Phylonoms: A Companion to the PhyloCode*. Boca Raton: CRC Press.
- RAVEN, P.H., B. BERLIN & D.E. BREEDLOVE. 1971. – The origins of taxonomy. *Science*, 174: 1210-1213.
- REMANE, J., M.G. BASSETT, J.W. COWIE, K.H. GOHRBANDT, H.R. LANE, O. MICHELSEN & W. NAIWEN. 1996. – Revised guidelines for the establishment of global chronostratigraphic standards by the International Commission on Stratigraphy (ICS). *Episodes*, 19: 77-81.
- ROGERS, A.R., N.S. HARRIS & A.A. ACHENBACH. 2020. – Neanderthal-Denisovan ancestors interbred with a distantly related hominin. *Science advances*, 6: eaay5483.
- ROMER, A.S. 1966. – *Vertebrate Paleontology*. University of Chicago Press: Chicago, 468 pp.
- ROWE, T. & J. GAUTHIER. 1992. – Ancestry, paleontology, and definition of the name Mammalia. *Systematic Biology*, 41: 372-378.
- RUTA, M. & M.I. COATES. 2007. – Dates, nodes and character conflict: addressing the lissamphibian origin problem. *Journal of Systematic Palaeontology*, 5: 69-122.
- SCHMITZ, H., N. UDDENBERG & P. ÖSTENSSON. 2007. – *Linné – le rêve de l'ordre dans la nature*. Belin : Paris, 255 pp.
- SCHURKO, A.M., M. NEIMAN & J.M. LOGSDON. 2009. – Signs of sex: what we know and how we know it. *Trends in ecology & evolution*, 24: 208-217.
- SERENO, P.C. 2005. – The logical basis of phylogenetic taxonomy. *Systematic Biology*, 54: 595-619.
- SLON, V., F. MAFESSONI, B. VERNOT, C. DE FILIPPO, S. GROTE, B. VIOLA, M. HAJDINJAK, S. PEYRÉNE, S. NAGEL, S. BROWN, K. DOUKA, T. HIGHAM, M.B. KOZLIKIN, M.V. SHUNKOV, A.P. DEREVIANKO, J. KELSO, M. MEYER, K. PRÜFER & S. PÄÄBO. 2018. – The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father. *Nature*, 561: 113-116.
- TOURNEFORT, J.P. DE. 1694. – *Eléments de botanique ou méthode pour connoître les plantes*. L'Imprimerie Royale : Paris, 562 pp.
- TURLAND, N.J., J.H. WIERSEMA, F.R. BARRIE, W. GREUTER, D. HAWKSWORTH, P.S. HERENDEEN, S. KNAPP, W.-H. KUSBER, D.-Z. LI, K. MARHOLD, T. MAY, J. MCNEILL, A. MONRO, J. PRADO, M. PRICE & G. SMITH. 2018. – *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017*. Koeltz Botanical Books: Glashütten, xxxviii + 254 pp.
- WAGNER, G.P. & J.A. GAUTHIER. 1999. – 1, 2, 3 = 2, 3, 4: A solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96: 5111-5116.
- WESTERMANN, G.E. 2000. – Biochore classification and nomenclature in paleobiogeography: an attempt at order. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 158: 1-13.
- WILKINS, J.S. 2011. – Philosophically speaking, how many species concepts are there? *Zootaxa*, 2765: 58-60.
- WINTER, I.J. 1985. – After the Battle Is Over: The *Stele of the Vultures* and the Beginning of Historical Narrative in the Art of the Ancient Near East. *Studies in the History of Art*, 16: 11-32.
- WITMER, L.M. 2009. – Fuzzy origins for feathers. *Nature*, 458: 293-295.
- WOLSAN, M. 1993. – Phylogeny and classification of early European *Mustelida* (Mammalia: Carnivora). *Acta Theriologica*, 38: 345-384.

ZHAO, R.-L., J.-L. ZHOU, J. CHEN, S. MARGARITescu, S. SÁNCHEZ-RAMÍREZ, K.D. HYDE, P. CALLAC, L.A. PARRA, G.-J. LI & J.-M. MONCALVO. 2016. – Towards standardizing taxonomic ranks using divergence times – a case study for reconstruction of the *Agaricus* taxonomic system. *Fungal diversity*, 78: 239-292.

Les surprises de l'échantillon n° 641 de la collection Picot de Lapeyrouse¹

par Corinne Labat*, Marie Nonclercq** & Didier Béziat***

**Chargée de projet au Service d'Etude et de Conservation des Collections Patrimoniales de l'Université
Toulouse III-Paul Sabatier - corinne.labat@univ-tlse3.fr*

***Chargée d'inventaire au SCECCP de l'Université Toulouse III-Paul Sabatier- marie.nonclercq@univ-tlse3.fr*

**** Professeur émérite au département de Biologie et Géosciences de l'Université Toulouse III-Paul Sabatier, responsable
scientifique de la collection de minéralogie- didier.beziat@get.omp.eu*

RÉSUMÉ

L'Université Toulouse III-Paul Sabatier est l'heureuse propriétaire depuis 200 ans de la collection de minéralogie de Picot de Lapeyrouse. Dans le cadre d'un projet de valorisation, un échantillon de cette collection a fait l'objet d'une exploration. Les analyses effectuées en 2022 avec les techniques et l'instrumentation actuelle viennent expliquer des résultats émis à la fin du XVIII^e siècle mais apportent également de nouvelles informations. Le lien entre le patrimoine scientifique et le monde de la recherche perdure.

Mots-clés : magnésite, île d'Elbe, minéralogie, cristallographie, microanalyses physico-chimiques, patrimoine, histoire

ABSTRACT

Toulouse III-Paul Sabatier University has been the proud owner of the Picot de Lapeyrouse mineralogy collection for 200 years. As part of a valuation project, a sample from this collection was explored. Analyzes carried out in 2022 with current techniques and instrumentation explain the results issued at the end of the 18th century but also provide new information. The link between scientific heritage and the world of research continues.

Keyword : magnesite, Elba island, mineralogy, crystallography, physico-chemical microanalyses, heritage, history.

I. Introduction

« Vous pouvez décrire ce caillou » ? Question simple posée à un minéralogiste. Mais la réponse le sera beaucoup moins. Le « caillou » en question, fait partie de la collection de minéralogie de Picot de Lapeyrouse, la plus ancienne des collections naturalistes de l'Université Toulouse III-Paul Sabatier. Elle a été constituée entre 1763 et 1818 par ce savant toulousain, premier doyen de la Faculté des Sciences. Elle comprend un corpus pyrénéen très représentatif et rare à l'époque, et aussi comme toute grande collection, des échantillons des gisements incontournables en France et en Europe : Alpes, Saxe, Bohême, Suède, Toscane, Sicile, etc. Il

reste aujourd'hui plus de 1 650 spécimens des 2 545 recensés en 1823, lorsque la collection entre dans le giron de la Faculté. A l'occasion de l'année internationale de la minéralogie et de la cristallographie (UNESCO 2022), le Service des collections et le laboratoire Géosciences environnement (GET) ont décidé de proposer, entre autres, une exposition pour présenter cette collection historique, qui a pour titre « Picot de Lapeyrouse, voyage au cœur des pierres ». Au printemps 2022, le projet est en chantier, et pour illustrer le thème « la minéralogie hier et aujourd'hui », l'idée est de montrer par quelques exemples l'évolution de la discipline. La description des minéraux semble être assez parlante : en apposant un descriptif de

¹Accepté le 15 mai 2023

la fin du XVIII^e siècle et le descriptif du même échantillon aujourd'hui, l'évolution est manifeste. Sauf que, l'histoire se complique : le « caillou » n'est peut-être pas tout à fait ce qu'il semblait être.

II. L'échantillon n° 641

1. Sous la loupe de Picot de Lapeyrouse au XVIII^e siècle

Première étape : choisir le spécimen. Et puisqu'il s'agit de description, il faut les notes de l'époque. Pour cette collection, par chance, le catalogue et les étiquettes ont été conservés. Le Catalogue originel a été rédigé par Jean de Charpentier entre 1810 et 1812, géologue et protégé de Picot de Lapeyrouse, et les étiquettes sont des cartes à jouer au dos desquelles sont écrites les indications. Le choix se porte sur un texte qui semble suffisamment représentatif et explicite. Au n° 641, il est écrit : « *En masse, tuberculeuse, blanc de neige et blanc jaunâtre ; cassure terreuse passant à la conçoïde, mat, opaque, ne tache presque pas, devient peu éclatant par la râclure ; happe à la langue, légère, douce au toucher, facile à casser, se trouve dans la serpentine* ». C'est une magnésite. Ne reste plus qu'à actualiser le propos, avec les connaissances et les méthodes actuelles. Et le minéralogiste sollicité, donne une réponse attendue : il faut analyser l'échantillon, l'usage de la simple description « à vue » n'a plus cours. La magnésite quitte sa réserve et sa boîte, direction les laboratoires du XXI^e siècle. Notre chargé de collection, Didier Béziat, prend le relais.

2. Sous le faisceau des électrons au XXI^e siècle

Pour rappel, la magnésite est un carbonate de magnésium, de formule $MgCO_3$. L'échantillon à étudier (Fig. 1) présente un aspect lustré en surface et une patine allant du blanc au gris moyen.



Fig.1. Photo de l'échantillon de magnésite (PL641) de la collection Picot de Lapeyrouse

L'exploration de la surface de l'échantillon [(quelques mm^2 à l'aide du Microscope Electronique à balayage (MEB), couplé avec un spectromètre à sélection d'énergie (EDS-Energy dispersive spectrometer)²], afin d'obtenir une image et une analyse élémentaire de la zone choisie est la technique

la plus rapide. Elle permet d'identifier les éléments chimiques (atomes) présents dans l'échantillon. Et le premier résultat tombe : Mg, O, Si et Hg. Donc, pas de carbone détecté, donc pas de carbonate. Aucune trace de magnésite mais surprise, du mercure (Hg) !

Etonnement général, Picot de Lapeyrouse se serait trompé! Et en léchant l'échantillon, il aurait « ingurgité » du mercure.

Mais pour bien caractériser un échantillon, il faut en fait aller au cœur : la surface est souvent altérée (on dit « patinée »), et ne plus être représentative du minéral originel. Un fragment pluri-millimétriques de l'échantillon (Fig. 2) est prélevé, il montre une couleur blanche représentative de sa nature originelle, il sera ensuite analysé par Diffraction des Rayons X (DRX)³. Si la première phase a permis de reconnaître et de quantifier les éléments chimiques constitutifs du matériau, la DRX assure une identification du ou des composés cristallisés présents dans ce même matériau. Et là, le verdict est indiscutable, le diffractogramme obtenu est bien celui de la magnésite (Fig. 3). Picot de Lapeyrouse ne s'était pas trompé. Mais alors, pourquoi cette analyse MEB est en contradiction avec la nature réelle du minéral ?



Fig.2. Photo montrant la zone où a été prélevé le fragment pour les analyses ; noter la couleur blanche du cœur contrastant avec l'aspect grisâtre de la patine de surface

III. Comprendre les résultats

La question oblige à refaire avec application de nouvelles observations et de nouvelles analyses au MEB. Ces nouvelles observations se portent alors sur le fragment découpé en bordure de l'échantillon afin de s'affranchir de toute contamination. Les images obtenues et les spectres associés montrent sans ambiguïté des cristaux qui présentent un faciès caractéristique des carbonates (forme losangique des cristaux) et un spectre EDS montrant les pics des trois éléments essentiels de ce minéral, à savoir carbone, oxygène et magnésium (Fig. 4a, 4b). Au cours de cet examen, est noté également la présence d'un minéral d'aspect fibreux (Fig. 5a) intercalé entre les cristaux de magnésite ; le spectre EDS (Fig. 5b) de ce minéral

PL 641 (Coupled TwoTheta/Theta)

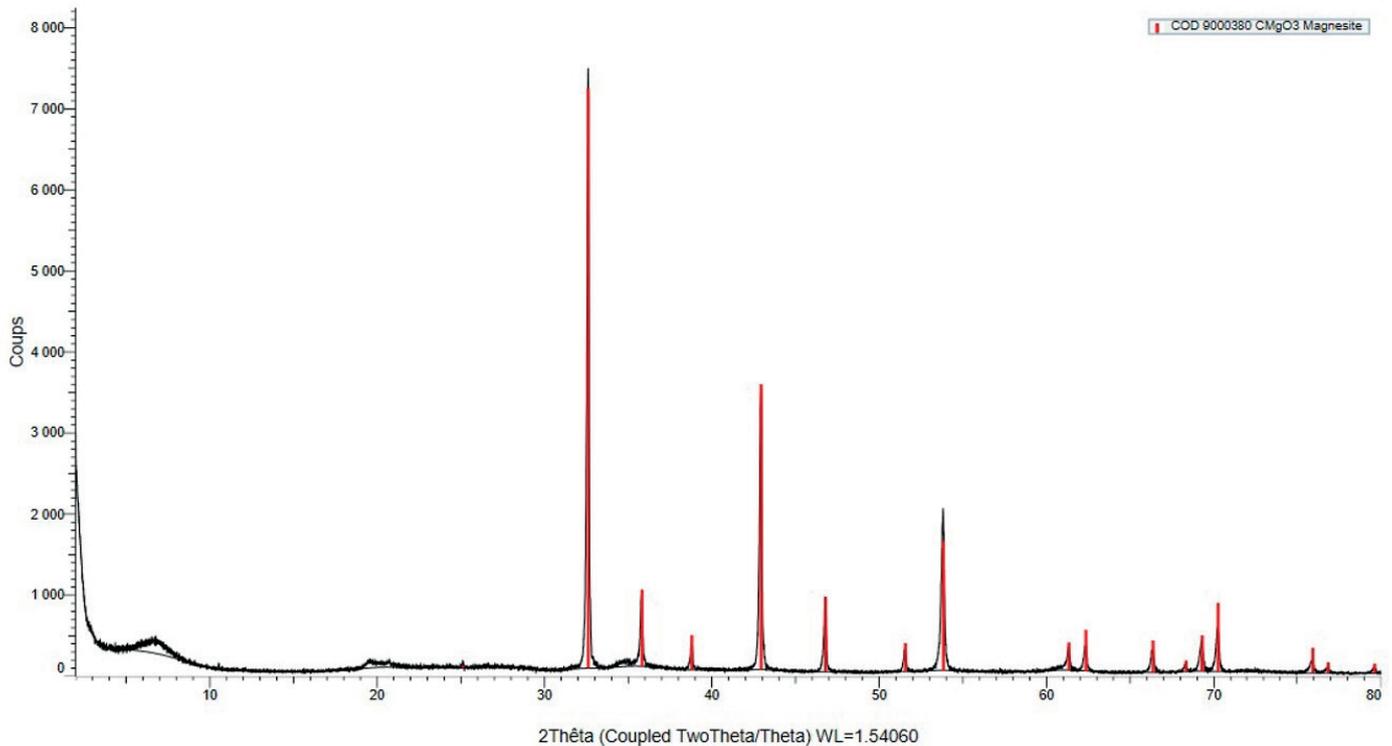


FIG. 3. Diffractogramme réalisé sur le fragment de l'échantillon (PL641)

correspond au chrysolite ($(\text{Mg, Fe})_3\text{Si}_2\text{O}_5(\text{OH})_4$), une variété de serpentine, qui compte tenu de sa texture fibreuse correspond à une variété d'amiante. Et voilà l'explication à la première analyse obtenue au MEB : le premier prélèvement provenait d'une zone à serpentine, et si un train peut en cacher un autre, il en est de même avec les minéraux !

Dans la description faite par Picot de Lapeyrouse (cf supra), il est dit que la magnésite se trouve dans de la serpentine. En réalité, les analyses en 2022 confirment la description de Lapeyrouse. Sachant que cet échantillon provient de l'île d'Elbe (Italie), une recherche bibliographique indique qu'il existe effectivement une carrière abandonnée de magnésite près du village de San Piero in Campo, et l'on considère que ce minéral se forme par altération hydrothermale à partir de serpentine (« *hydrothermally altered metaserpentinite rich in magnesite and dolomite, in the abandoned Facciatoia quarry, east of the village of San Piero in Campo, Elba Island* », BOSI *et al.* 2022). Mais il existe d'autres sites sur l'île d'Elbe où l'on trouve des affleurements de serpentinite contenant de la magnésite, comme par exemple au Capo Castello (BIANCO 2020), donc prudence quant à la provenance exacte de l'échantillon.

IV. Replacer les résultats dans leur contexte géologique

Entre temps, une observation minutieuse de l'échantillon à l'aide de la loupe binoculaire a révélé la présence de grains de couleur rouge (Fig. 6a, 6b) qui rappelle celle du cinabre, le sulfure naturel de mercure (HgS). Des grains de cinabre expliqueraient pourquoi nous avons trouvé du mercure dans l'analyse préliminaire. Alors toujours à l'aide du MEB, la surface de l'échantillon est examinée de façon plus systématique. Ces nouvelles analyses réalisées en divers endroits de l'échantillon confirment que les taches rougeâtres repérées sont bien du cinabre, associé d'ailleurs à de la silice, SiO_2 (Fig. 7a, 7b).

Mais cet examen minutieux a également permis de mettre en évidence un certain nombre de minéraux invisibles à l'œil nu en raison de leur taille inframillimétrique, et ce grâce au mode opératoire choisi : l'analyse en électrons rétrodiffusés qui donne des images où les minéraux constitués d'atomes avec un numéro atomique élevé (éléments lourds) apparaissent plus blancs que les cristaux de magnésite. Ont été ainsi repérés puis déterminés assez souvent : la barytine (BaSO_4), la galène

²Un microscope électronique à balayage équipé d'un spectromètre à sélection d'énergie (SEM-EDX FEG JEOL 6700F, Centre de Microcaractérisation Castaing, Toulouse) a été utilisé pour la réalisation d'images en électrons rétrodiffusés et pour déterminer les compositions élémentaires des minéraux.

³Les diagrammes DRX ont été enregistrés avec un appareil INEL G3000 en utilisant le rayonnement Cu-K α (laboratoire GET, Université de Toulouse).

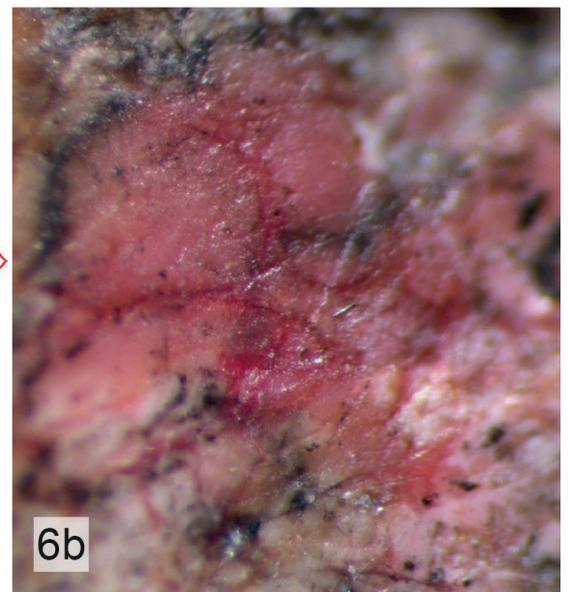
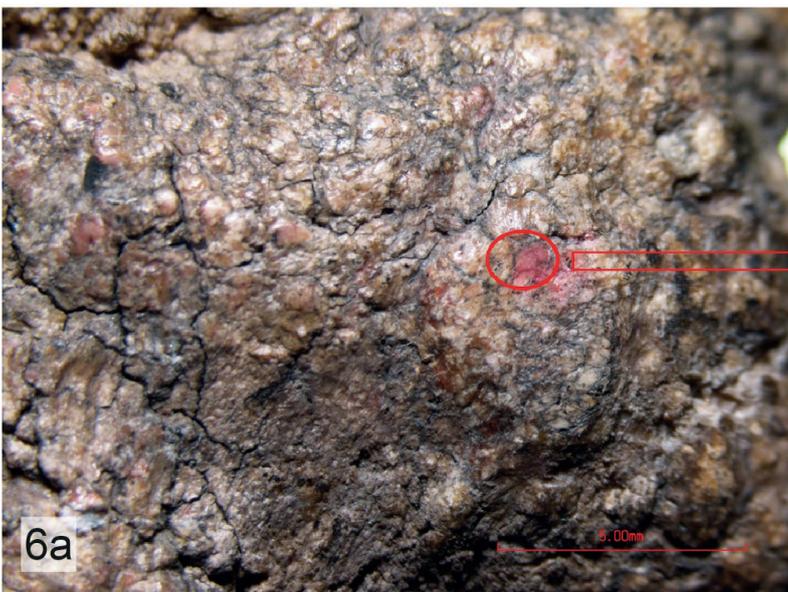
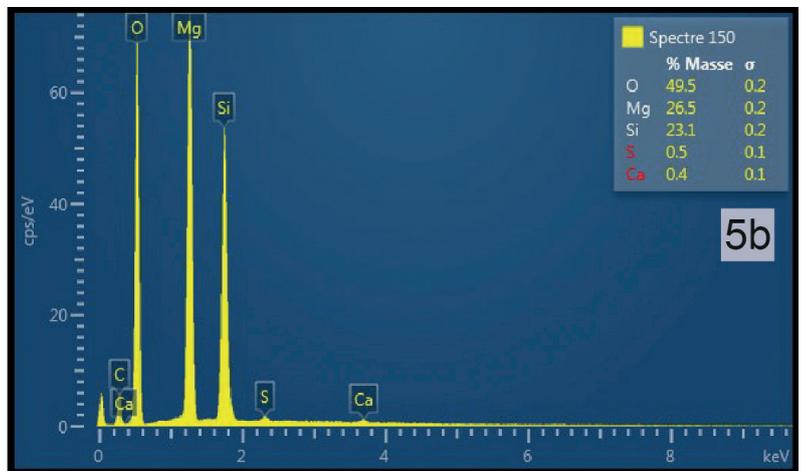
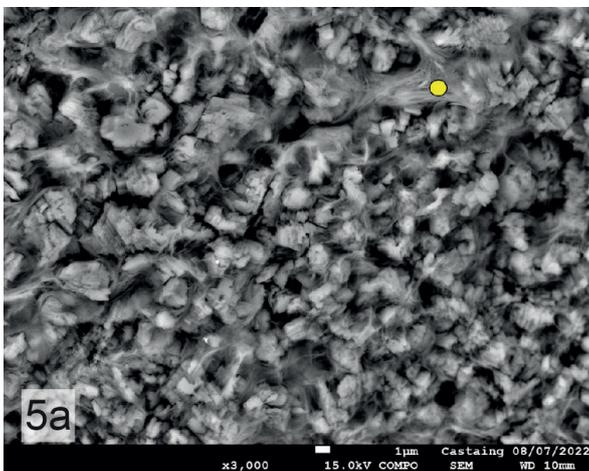
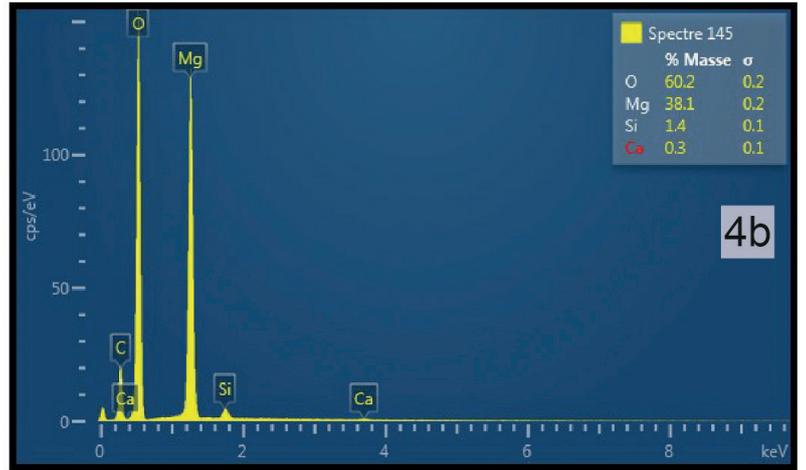
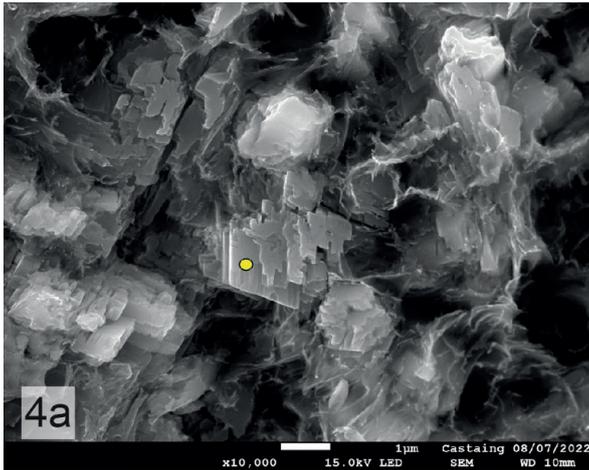


Fig. 4a. Photo prise au MEB en mode rétrodiffusé des cristaux de magnésite. 4b. Spectre EDS du cristal repéré par le point jaune
 Fig. 5a. Photo prise au MEB en mode rétrodiffusé montrant des reliques de cristaux fibreux de serpentine au sein des cristaux de magnésite. 5b.
 Spectre EDS de la serpentine repéré par le point jaune
 Fig. 6a. Photo prise à la loupe binoculaire d'une zone montrant des grains de couleur rouge. 6b. Zoom sur un de ces grains

(PbS) ou son produit d'altération la césurite (PbCO_3), la stibine (Sb_2S_3) (Figs. 8 à 10), et plus rarement la sphalérite (ZnS), le gypse ($\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$), des minéraux argileux et des oxy-hydroxydes de fer.

La présence de cet assemblage minéralogique en dépôt à la surface de la magnésite pose alors question : est-ce que ces divers minéraux étaient bien présents dans l'échantillon prélevé sur le terrain, *i.e.* qu'ils auraient bien précipité à la surface de la magnésite à partir de solutions hydrothermales par exemple, ou bien s'agit-il d'une contamination de l'échantillon de magnésite après son prélèvement, par d'autres échantillons lors du voyage vers Toulouse ?

La consultation des études minéralogiques réalisées dans la région de Toscane à laquelle l'île d'Elbe est rattachée peut peut-être lever ce doute. En 1994, LATTANZI *et al.*, décrivent trois événements minéralisateurs successifs, le dernier relié à l'orogénèse alpine se manifestant par la mise en place de minéralisations à Hg-Sb-Au associées à un processus de silicification des carbonates, avec précipitation de stibine, cinabre, barytine, galène, sphalérite, calcédoine, gypse, minéraux argileux et or. Ces minéralisations ont surtout été décrites au niveau des champs géothermiques de Larderello et du Mont Amiata en Toscane (DINI 2003). Or, excepté l'or, tous les autres minéraux ont été identifiés au sein de l'échantillon de magnésite de la collection Lapeyrouse, ce serait donc une coïncidence extraordinaire si ces minéraux étaient le seul résultat d'une contamination « anthropique ». C'est pour cela que l'hypothèse d'une origine hydrothermale est privilégiée pour cette association de minéraux, sans pouvoir toutefois affirmer avec conviction que la formation de ces divers minéraux métalliques serait en relation avec l'évènement hydrothermal décrit par LATTANZI *et al.* (1994).

V. Conclusion ou « de l'utilité du patrimoine »

Cet échantillon a été choisi initialement parce que la description était fournie, datée et... amusante. Il semblait que le comparatif avec une description actuelle serait parlant. Un minéralogiste sur le terrain et qui plus est au XVIII^e siècle, n'a que ses yeux et ses mains, et aussi... sa langue, pour déterminer un minéral : c'est par le toucher, l'éclat, la couleur, la forme, la densité et la dureté que l'on peut reconnaître un minéral. Aujourd'hui, au sein de nos laboratoires, un grand nombre d'appareils perfectionnés, comme le microscope électronique à balayage, permettent l'identification de minéraux dont la taille est de quelques dizaines de nanomètres, et cette détermination était évidemment impossible au temps de Picot de Lapeyrouse, avec une loupe, un microscope optique "première génération", et quelques expériences adossées à des connaissances encore très sommaires. Si on ajoute que dans cet exemple, les nombreux « petits » minéraux se trouvent disséminés dans un autre minéral, la magnésite, la mission était impossible. Lapeyrouse, en bon naturaliste, a reconnu la magnésite, ce qui est déjà remarquable. Mais en léchant cet échantillon, il a sans le savoir ingurgité du mercure et de l'amiante, sans conséquence apparente sur sa santé, comme pour beaucoup de ses confrères. Enfin, cette

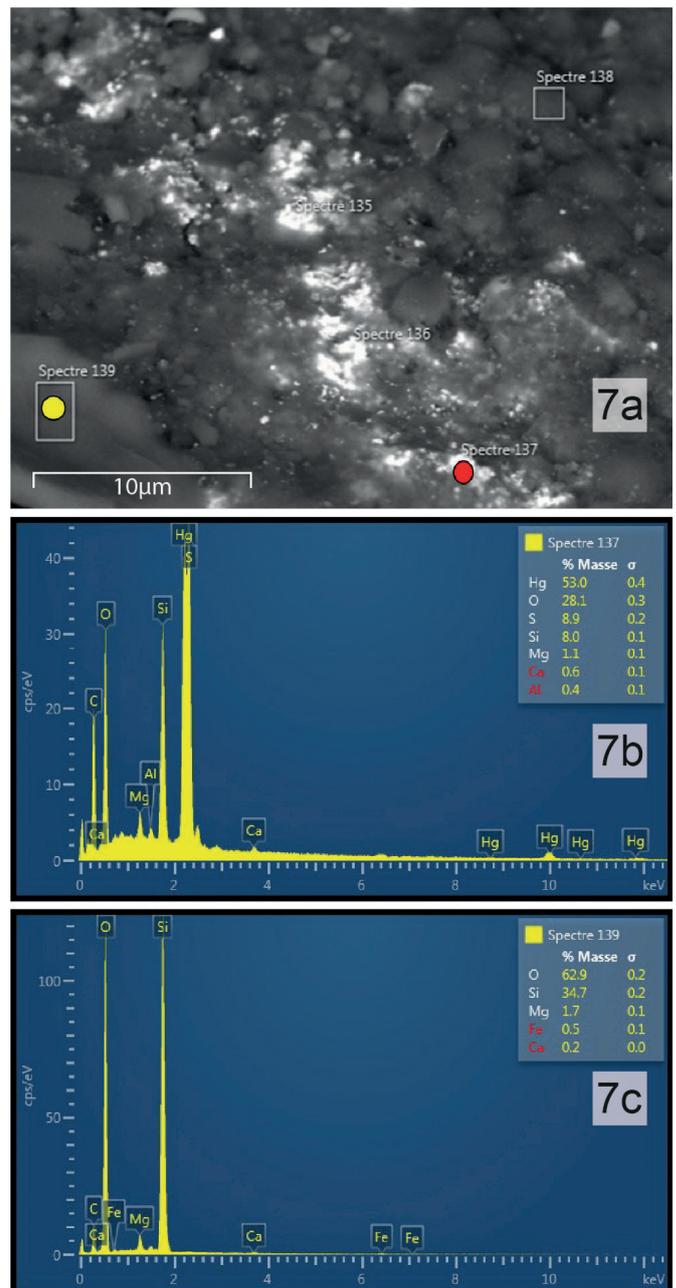


Fig. 7a. Photo prise au MEB en mode rétrodiffusé montrant la présence de grains de cinabre (HgS) associé à de la silice (SiO_2). 7b. Spectre EDS du cinabre repéré par le point rouge. 7c. Spectre de la silice repéré par le point jaune

petite aventure démontre, une fois encore, que les collections patrimoniales sont toujours riches d'enseignements et peuvent être des supports pédagogiques bien utiles pour la diffusion de la culture scientifique.

L'exposition « Picot de Lapeyrouse, Voyage au cœur des pierres » poursuit son itinérance et elle sera visible de juin à septembre 2024 au château d'Usson (09).

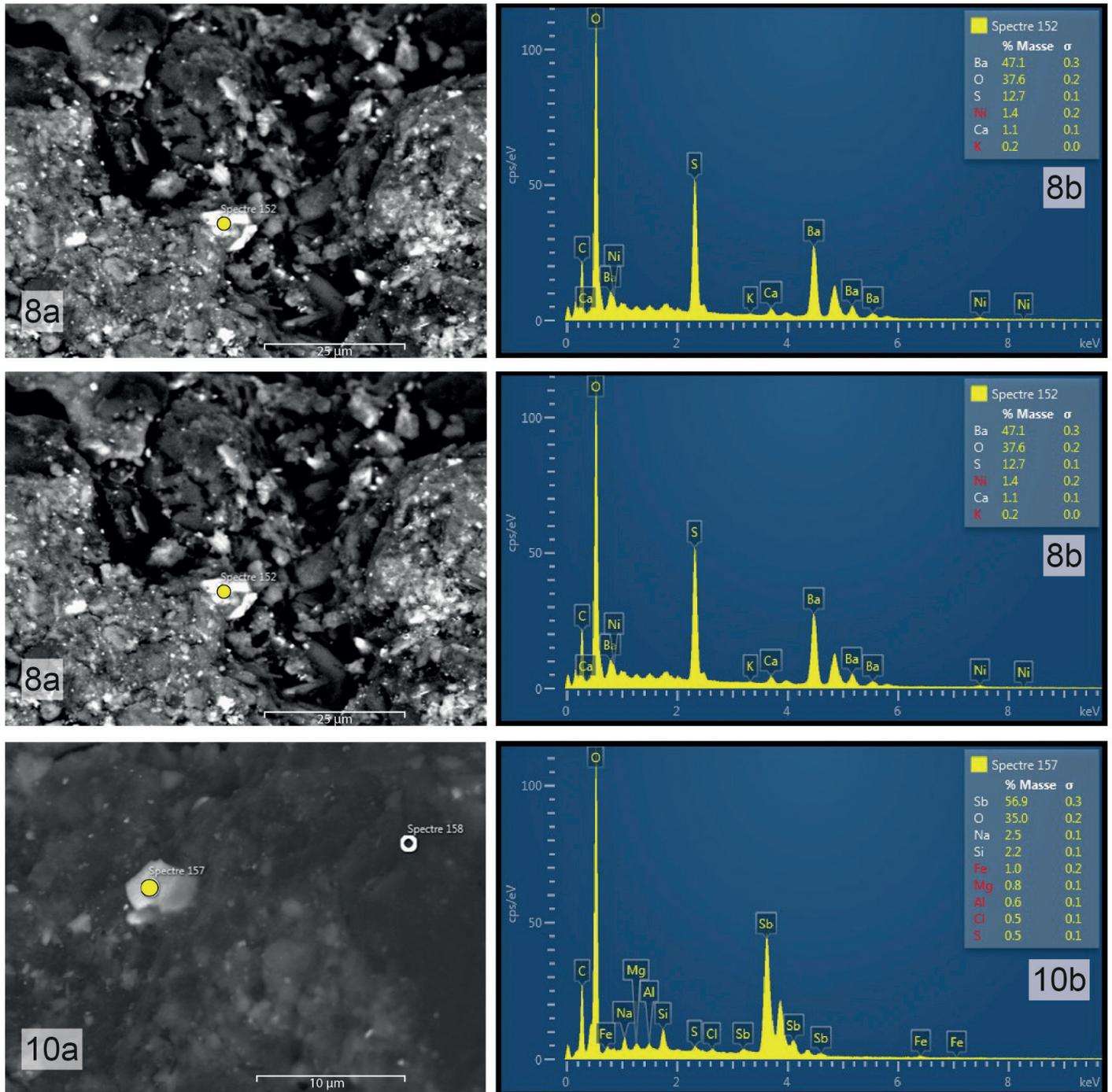


Fig. 8a. Photo prise au MEB en mode rétrodiffusé d'un cristal de barytine (BaSO₄). 8b. Spectre EDS du cristal repéré par le point jaune
 Fig. 9a. Photo prise au MEB en mode rétrodiffusé de minéraux plombifères. 9b. Spectre EDS de la zone indiquée par le point jaune montrant la présence de cérosite (PbCO₃) et de barytine (BaSO₄)
 Fig. 10a. Photo prise au MEB en mode rétrodiffusé d'un cristal de stibine (Sb₂S₃) oxydé. 10b. Spectre EDS du cristal repéré par le point jaune

RÉFÉRENCES

BIANCO, C. 2020. – The Capo Castello Shear Zone (Eastern Elba Island): Deformation at the Contact between Oceanic and Continent Tectonic Units. *Geosciences*, 10, 361; doi: 10.3390/geosciences10090361

BOSI F., C. BIAGIONI, F. PEZZOTTA, H. SKOGBY, H. U. HÅLENIUS, J. CEMPÍREK, F.C. HAWTHORNE, A.J. LUSSIER, Y.A. ABDU, M.C. DAY, M. FAYEK, C.M. CLARK, J.D. GRICE & D.J. HENRY. 2022. – Uvite, CaMg₃(Al₅Mg)(Si₆O₁₈)(BO₃)₃(OH)₃(OH), a new, but long-anticipated mineral species of the tourmaline supergroup from San Piero in Campo, Elba Island, Italy. *Mineralogical Magazine* 86, 767-776. <https://doi.org/10.1180/mgm.2022.54>

DINI, A. 2003.– Ore deposits, industrial minerals and geothermal resources. *Per. Mineral.* 72, 41-52.

LATTANZI P., M. BENVENUTI, P. COSTAGLIOLA & G. TANELLI. 1994. – An overview of recent research on the metallogeny of Tuscany, with special reference to the Apuane Alps. *Memoria. Società Geologica Italiana* 48, 613-625.

Illustration des effets de la tectonique laramienne (Campanien-Maastrichtien) sur la Formation El Abra (Albo-cénomanién) dans le district de Ciudad Valles (Etat de San Luis Potosi, Sierra Madre Orientale, Mexique)¹

par Michel Bilotte * & Joseph Canérot **

* *Faculté des Sciences et Ingénierie, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse, France.*

E-mail : geoloc.meb@gmail.com

** *Faculté des Sciences et Ingénierie, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse, France.*

E-mail : jcanerot@live.fr

RÉSUMÉ

La Formation El Abra (Sierra Madre orientale, Mexique) est surtout connue par des dépôts confinés à grands miliolidés et Requiéniidae et plus encore pour sa grande richesse en rudistes et en particulier pour l'abondance et la variété des Caprinidae qui ont proliféré dans ses environnements carbonatés. Cette richesse en rudistes s'observe en particulier dans différentes carrières qui en exploitent le calcaire. L'extension de ces exploitations permet des observations paléontologiques et sédimentologiques détaillées, mais aussi tectoniques, telles les marques d'un démantèlement ultérieur et d'une resédimentation dans des dépôts du Campanien. Ce travail a pour but d'illustrer les différents aspects, stratigraphiques, paléontologiques, sédimentologiques et finalement tectoniques, qui caractérisent ou affectent la Formation El Abra au cours du Crétacé supérieur.

Mots-clés : rudistes, sédimentologie, tectonique, crétacé, phase laramienne

ABSTRACT

The El Abra Formation (Sierra Madre Orientale, Mexico) is best known for its confined deposits of large miliolids and Requiéniidae and even more for its great richness in rudists and in particular for the abundance and variety of Caprinidae that have proliferated in its carbonate environments. This wealth of rudists is observed in particular in various quarries that exploit the limestone; the extension of these exploitations allows detailed paleontological and sedimentological observations, but also tectonic, such as the marks of subsequent dismantling and reworking in Campanian deposits. This work aims to illustrate the different aspects, stratigraphic, paleontological, sedimentological and finally tectonic, that characterize or affect the El Abra Formation during the Late Cretaceous.

Keywords: Rudists, sedimentology, tectonics, Cretaceous, Laramian phase

Introduction

La Sierra de Abra (Etat de San Luis Potosi) a donné son nom à une formation carbonatée riche en rudistes. L'âge le plus fréquemment avancé pour cette unité lithologique est l'Albo-Cénomanién. De nombreuses carrières exploitent activement ses calcaires. Dans la région de Taninul, les nombreux fronts de taille de la « cantera Aquismon » (ou Taninul quarry), permettent des observations de qualité, à la fois sédimentologiques et paléontologiques. Du point

de vue sédimentologique, l'aspect général qui se dégage de l'empilement régulier des strates sur près de 50 m de hauteur, confirme la stabilité de la plate-forme carbonatée lors du dépôt ; l'extension horizontale de la zone d'exploitation permet de suivre sur plusieurs centaines de mètres le développement spatial des strates les plus basses de l'exploitation et d'analyser la géométrie des surfaces limites et l'extension des corps construits par les rudistes et les organismes associés ; du point de vue paléontologique, ces mêmes fronts de taille et les blocs extraits des parois exploitées révèlent une grande

¹Accepté le 1^{er} juin 2023

diversité maintes fois exprimée. D'autres phénomènes, ceux-ci tectoniques, affectent la Formation El Abra (Anahuac) ; ils ne paraissent pas avoir été décrits, d'où l'intérêt de les présenter et de conforter ainsi l'évolution géodynamique proposée dans une précédente étude pour ce domaine (LARA-CORONA *et al.* 1998). En 1996 et 1997, ces différentes localités ont été visitées sous la conduite du Dr. Pedro Salmeron-Urena, de l'Institut Mexicain des Pétroles (IMP).

1. La Formation El Abra (Albo-Cénomanién)

GARFIAS (1915) fut le premier à introduire le terme de « El Abra Limestones » ; cette appellation fut formellement élevée au rang de Formation par KELLUM (1930). Dans une synthèse détaillée des travaux relatifs à la Formation El Abra, CARRASCO (1970) rappelle les arguments biostratigraphiques qui ont conduit les différents auteurs à lui assigner un âge albo-cénomanién (MUIR 1936, BONET 1952, 1963). Il insiste aussi sur le fait que « en la localidad tipo de la Formación El Abra, no se encuentran expuestas ni la base ni la cima de esta formación ». Le changement de faciès qui accompagne régionalement le remplacement de la Formation El Abra par les dépôts rythmés de milieu marin ouvert de la Formation Agua Nueva est généralement situé au Cénomanién moyen (BONET 1952, SOHL *et al.* 1991, WILSON & WARD 1993). Mais pour AGUAYO-CAMARGO (1998), des arguments (foraminifères planctoniques) existent latéralement (back reef) qui permettent de dater du Turonien supérieur la partie supérieure de la Formation El Abra.

Ces divergences ont conduit au développement de deux conceptions chronostratigraphiques différentes ; l'une qui accepte l'attribution historique à l'Albo-Cénomanién (COOGAN 1973, COLLINS 1988, WILSON & WARD 1993 ; ...) ; l'autre qui regroupe sous le vocable de Formation El Abra tous les faciès à rudistes de la plate-forme Valles – San Luis Potosi et propose des âges extrêmes allant du Valanginién (BASANEZ-LOYOLA *et al.* 1993) au Campanien (PICHARDO-BARRON, 2008). Ces différences de conception peuvent aussi expliquer les variations considérables d'épaisseur de ces carbonates qui fluctuent de 900 m à plus de 2 000 m.

D'un point de vue paléoenvironnemental, KELLUM, (1930) subdivisait la Formation en « Miliolina phase » et « Taninul phase » ; cette distinction a été reconduite par BONET (1952, 1956, 1963) sous les appellations de faciès El Abra, à miliolidés et réquiénidés et faciès Taninul, à caprinidés dominants, respectivement caractéristiques de milieux confinés et de milieux récifaux. Ultérieurement, CARRILLO-BRAVO (1971) puis AGUAYO-CAMARGO (1975, 1998) en s'appuyant sur la distribution de ces faciès à différentes échelle régionales et locales, ont assimilé la plate-forme Valles – San Luis Potosi à une plate-forme isolée (*sensu* READ 1982), ceinturée par un corps récifal à croissance continue : shelf-edge reef zone (GRIFFITH *et al.* 1969, ENOS *et al.* 1983, SCOTT 1990, AGUAYO-CAMARGO 1998). LARA-CORONA *et al.* (1998) se fondant, entre autres, sur le caractère stratifié des dépôts y compris dans le faciès Taninul, et sur l'absence de véritable bioherme morphologique de grande ampleur, ont proposé une

organisation de type rampe homoclinale ; la séquence Taninul, dans une organisation progradante des dépôts, constituant la dernière séquence de dépôt de la Formation El Abra.

2. Stratigraphie et environnements sédimentaires de la Formation El Abra

Dans la Sierra Madre orientale (Mexique), la Formation El Abra s'étend sur les états de San Luis Potosi, Tamaulipas, Queretaro et Hidalgo. Les observations exposées ci-après ont été réalisées dans le district de Ciudad Valles (Etat de San Luis Potosi) où elle est une des composantes de la plate-forme de Valles-San Luis Potosi. Deux sites différents ont été visités : le premier se situe en rive gauche du rio Tampaon (affluent rive gauche du fleuve Panuco qui se jette dans le golfe du Mexique à Tampico) où sont bien exposés les faciès confinés ou faciès El Ebra ; le second, dans la carrière Aquismon (Cementos mexicanos) où le faciès Taninul, riche en rudistes, s'exprime pleinement.

2.1. Les faciès confinés dits faciès El Abra, du rio Tampaon (Fig. 1)

La Formation El Abra affleure au sud-est de la Sierra de Abra-Tanchachin, sur les rives du Rio Tampaon (Pl. 1). Les conditions d'affleurement n'ont pas permis de l'analyser dès sa base ; seuls environ 180m ont été détaillés jusqu'au changement radical de faciès qui justifie le passage à la Formation Agua Nueva, attribuée au Turonien s.l. L'accès à la succession, schématiquement relevée lors d'une mission réalisée en 1996, ne peut se faire qu'en barque. Trois ensembles séparés par des discontinuités sédimentaires majeures ont été identifiés dans cette coupe du Rio Tampaon.

Le premier ensemble [Fig. 2 (1)] est dolomitique (70 m environ) ; il est stratifié en bancs plurimétriques, qui se composent de dolomies massives et homogènes, parfois finement rubanées (Pl. 1 – b), claires, dégagant aux chocs une forte odeur d'hydrocarbures et qui alternent avec des bancs bréchiqes ; les éléments des brèches sont eux-mêmes dolomitiques (Pl.1 – d, e) et leur taille peut atteindre 60 cm ; ils peuvent être anguleux ou émoussés. Quelques silex sont parfois présents. Les surfaces qui limitent les différents bancs sont généralement perforées par de nombreuses bioturbations verticales ; les stylolites, parallèles aux limites des bancs, sont abondants au sein des masses dolomitiques (Pl. 1 – c, f). Les premiers miliolidés apparaissent à la partie supérieure de ce premier ensemble couronné par une surface de discontinuité majeure.

Le deuxième ensemble (110m), est plus carbonaté [Fig. 2 (2) ; Pl.1 – g, h] et marqué par l'apparition de différentes faunes de mollusques ; les plus fréquents sont des gastéropodes (nérinées), des bivalves chondrodontes et des rudistes réquiénidés, ces derniers attribuables à *Toucasia mexicana* ; les microfaunes benthiques se limitent à des miliolidés (*Nummoloculina heimi*). Au fur et à mesure que l'on s'élève dans la série leur fréquence va croissant et ce en raison du caractère de plus en plus carbonaté des bancs. Bioturbations, stylolites, bird-eyes et fenestras sont abondants dans tout ce deuxième ensemble. Faune, microfaune et figures sédimentaires sont classiques des

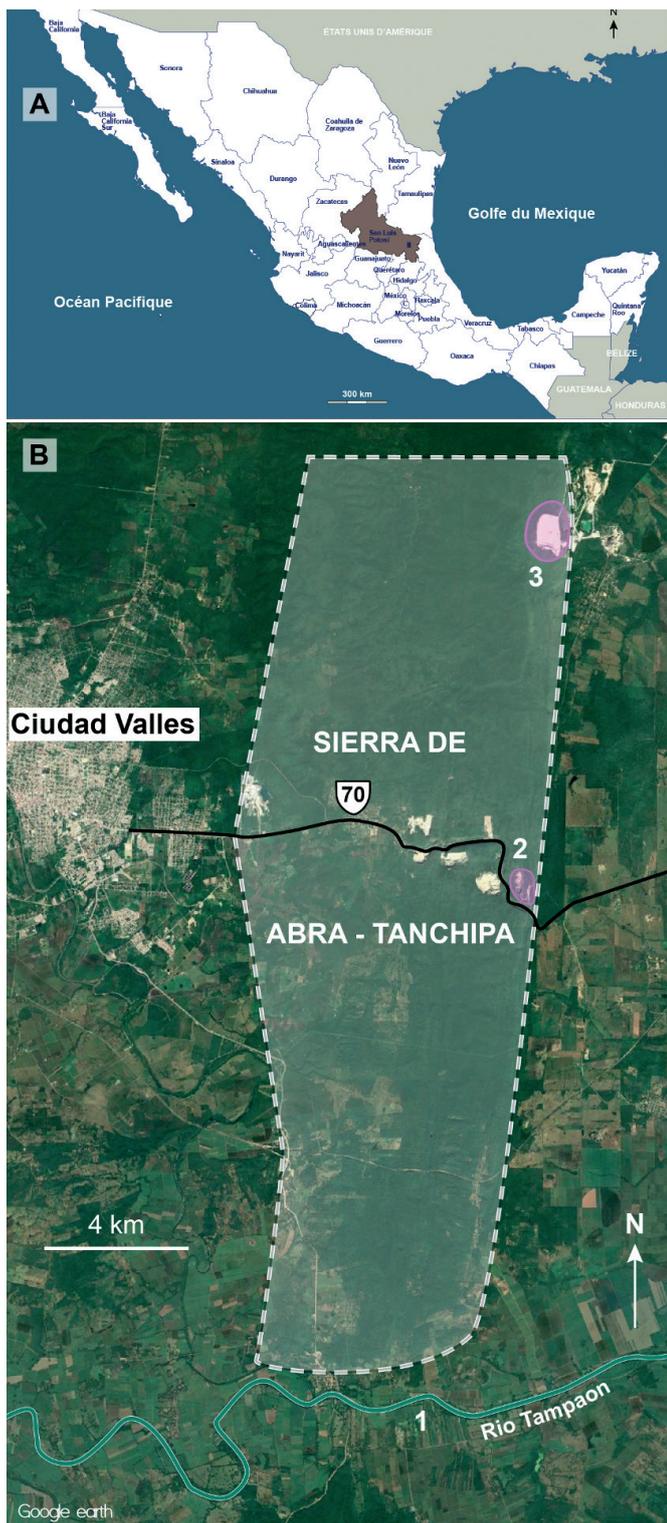


Fig. 1. A : Situation de l'Etat de San Luis Potosi (SL) dans les Etats-Unis du Mexique. B : Schéma de localisation des principaux affleurements visités, dans et aux abords de la Sierra de Abra - Tanchipa : 1. Rio Tampoan – 2. Carrière Aquismon – 3. Carrière Anahuac – 70 : Route fédérale 70 reliant Cuidad Valles à Tampico milieu confinés de la Formation El Abra.

Le troisième ensemble [Fig. 2 (3)] marque, au-dessus d'une nouvelle surface de discontinuité, un changement radical de lithologie. Il se compose d'une alternance de bancs carbonatés décimétriques et de fins intervalles d'argile sombre (anoxique ?)

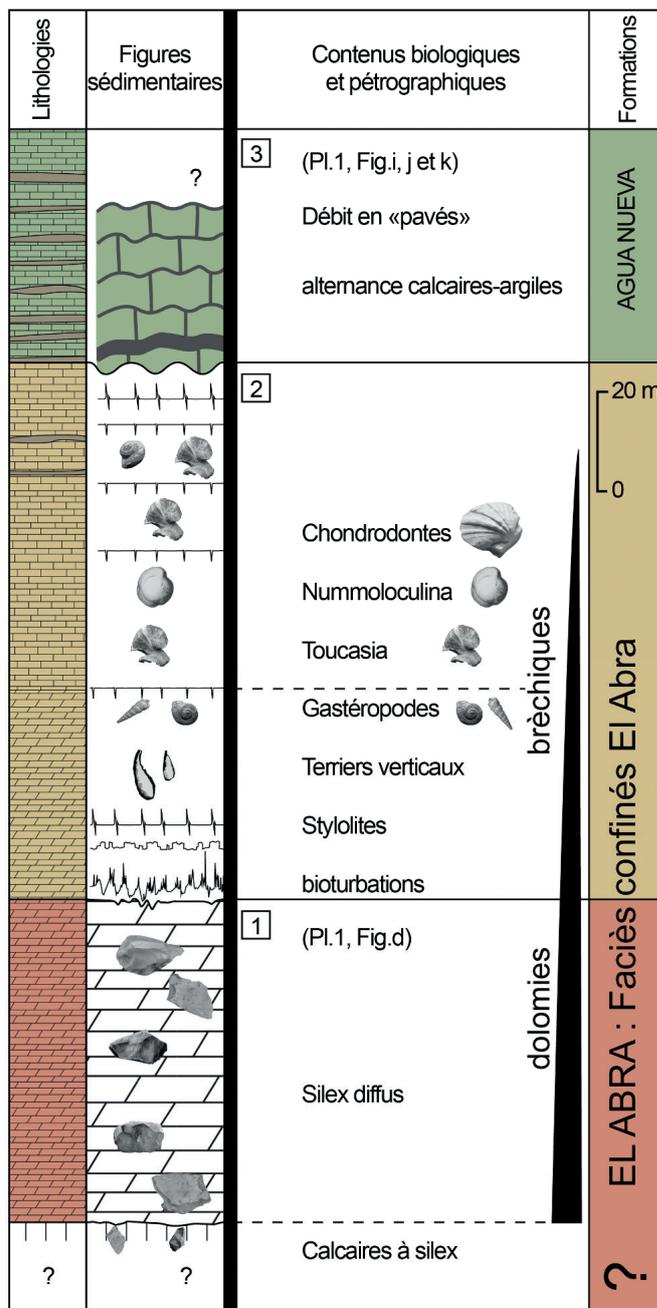


Fig. 2. Coupe schématique de la partie supérieure de la Formation Abra (faciès Abra), et de la partie inférieure de la Formation Agua Nueva, aux abords du rio Tampoan

qui se répètent sur plusieurs mètres (Pl. 1 – i, j, k) ; ce faciès est celui attribué à la Formation Agua Nueva, d'âge Turonien, qui succède chronologiquement à la Formation El Abra.

2.1.1 Conclusion 1

Bien que non « calée » à sa base, la succession relevée en bordure du rio Tampoan, est dans sa totalité attribuable au faciès El Abra de la Formation du même nom. Si les éléments directs de datation sont peu nombreux, les faciès et les quelques faunes et microfaunes reconnues sont typiques des faciès confinés de cette Formation El Abra. Dans cette coupe, le passage net à la Formation Agua Nueva, limite sans équivoque le toit de la Formation El Abra.

2.2. Le faciès Taninul dans la carrière Aquismon

La « cantera Aquismon » se situe sur le flanc est de la Sierra de Abra-Tanchipa (Fig. 1). Elle est contiguë à la localité type de la Formation El Abra située au niveau du tunnel de Taninul (CARRILLO-BRAVO, 1971). La masse des calcaires exploités se situe dans le faciès Taninul, caractérisé par l'abondance des rudistes (Pl. 2 – h, k, l, m, n). Comme cela a déjà été mentionné (CARRASCO 1970), ni la base de Formation, ni son sommet n'affleurent dans la carrière Aquismon. Les rudistes sont dominants dans ce faciès ; aussi, la découverte à la base de la carrière de Taninul de « two specimens of the ammonites *Mariella (Plesioturrites) bosquensis* (Adkins) » (AGUAYO-CAMARGO 1998), espèce connue pour caractériser le « Lower Cenomanian » (KENNEDY *et al.* 2005) constitue un élément de datation fondamental. La partie supérieure est la surface topographique actuelle qui n'a pas donné d'élément de datation. Sur ces bases, il paraît logique de penser que les affleurements ouverts dans la « cantera Aquismon » ne représentent qu'une partie du Cénomanién.

2.2.1. Les rudistes

D'un point de vue paléontologique, la richesse en rudistes du faciès Taninul est depuis longtemps reconnue et son contenu a été comparé à celui des formations analogues qui se sont développées au Crétacé moyen autour du golfe du Mexique. COOGAN (1973) en a donné une liste exhaustive, bibliographique et paléontologique, de laquelle il ressort que la faune de Taninul serait exclusivement cénomaniénne. En tenant compte des travaux les plus récents sur le sujet (AGUILAR-PÉREZ, 2008) on peut estimer la biodiversité des rudistes à 11 espèces, qui se répartissent entre Radiolitidae (*Radiolites abraensis*, *Sauvagesia texana*, *Eoradiolites* sp.), Caprinidae (*Caprinuloidea multitubifera*, *Mexicaprina cornuta*, *Mexicaprina minuta*, *Ichthyosarcolites alata*, *Immanitas anahuacensis*, *Kimbleia capacis*, *Texicaprina* sp.) et Requiéniidae (*Toucasia texana*). En règle générale les Requiéniidae extrêmement abondants dans le faciès El Abra sont anecdotiques dans le faciès Taninul : « There are also beds of requieniid rudists » (COOGAN 1973).

2.2.2. L'organisation des dépôts

Dans la carrière les fronts de taille recoupent les calcaires sur environ 50 m d'épaisseur et permettent des observations horizontales sur plus de 1 500 mètres (Pl. 2 – a à g). Comme cela a déjà été mentionné (CARRASCO 1970), ni la base de Formation, ni son sommet n'affleurent dans la carrière Aquismon. Les fronts de taille montrent la superposition de plusieurs séquences organisées de façon strato-croissante (Pl. 2 – a) et, apparemment strictement parallèles. Le matériel qui constitue chacune de ces unités lithologiques est constitué majoritairement de débris de rudistes (Pl. 2 – d), ce qui témoigne de l'importante d'un hydrodynamisme vigoureux capable de détruire des colonies entières de rudistes et de briser les tests les plus résistants. Un grano-classement est parfois visible (Pl. 2 – c, e) témoignant d'un transport des débris sous l'effet des courants marins, mais la granulométrie généralement grossière des éléments n'a pas permis de mettre en évidence des figures de traction. L'apparente régularité des

strates empilées les unes sur les autres est parfois perturbée par des figures d'érosion pouvant s'apparenter à des chenaux (Pl. 2 – f, g, i) par où transitait un matériel bioclastique déposé sur un mode grano-décroissant (Pl.2 – c).

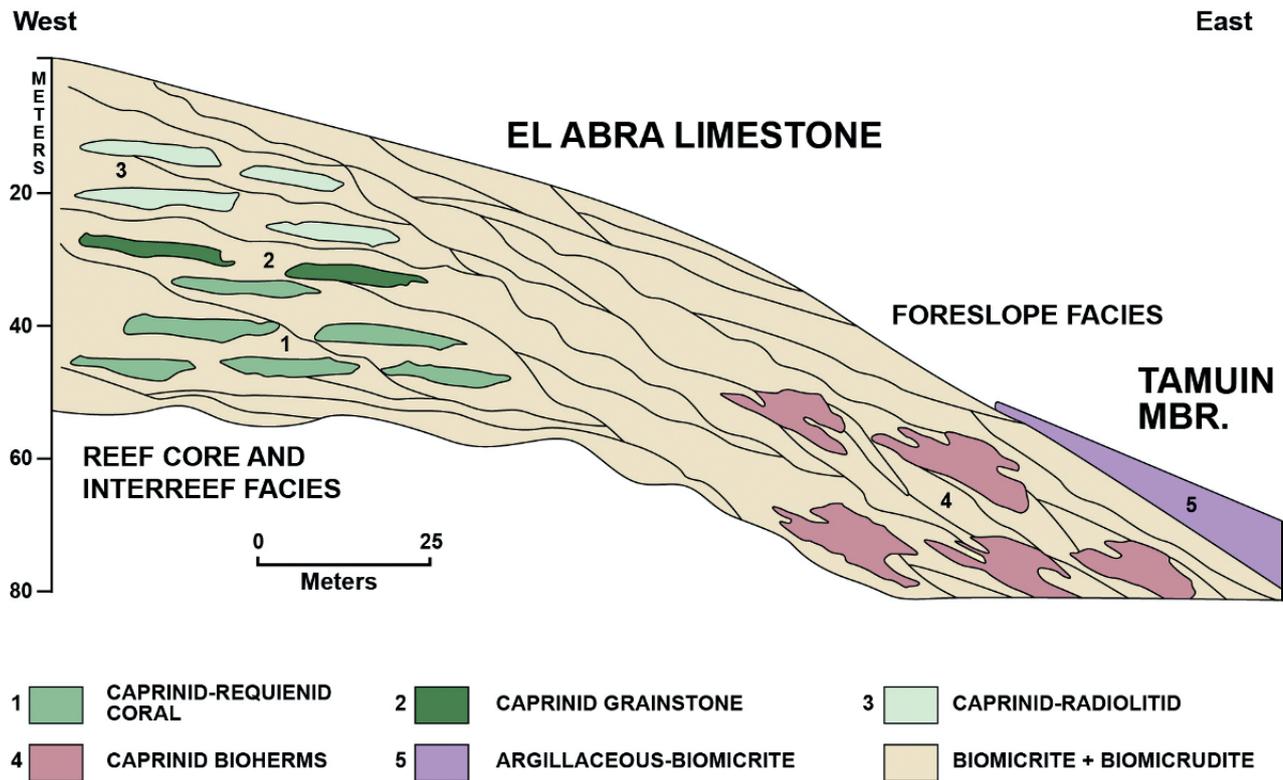
Dans les parties préservées de ces zones à forte énergie s'observent de petits groupements de rudistes *in situ*. Ils s'organisent généralement de la manière suivante : au-dessus d'un fond durci, qui correspond au sommet de la séquence sous-jacente, s'implante une nouvelle colonie, généralement composée de petites formes pionnières ; leur croissance les expose à une énergie de plus en plus forte qui n'empêche pas la croissance de grandes formes résistantes ; quand un événement très dynamique parvient à briser ces grandes formes, leurs débris retombent quand l'hydrodynamisme décroît. Ainsi, la matrice qui lie les organismes est fine (mudstone-wakestone) quand il s'agit de groupements *in situ* (Pl. 2 – h), grossière (rudstones, Pl. 2 – e) quand elle soutient des accumulations de débris de rudistes. Si les rudistes sont dominants, ils cohabitent parfois avec des madréporaires (Pl.2 – j).

2.2.3. Conclusion 2

Le faciès Taninul observé dans la carrière Aquismon, montre une stratification indéniable des dépôts. Si les rudistes sont abondants au sein de chacune des strates, c'est surtout par leurs débris que cette abondance se manifeste. Les bioconstructions conservées sont toujours d'épaisseur modeste et d'extension limitée au sein de chaque strate, ce qui répond bien aux qualificatifs d'un biostrome. L'empilement de ces différents biostromes peut contribuer à donner d'eux l'apparence d'un « récif stratigraphique » puisque la zone de développement des rudistes est restée inchangée pendant de longues périodes. Par contre cette stratification s'oppose à la notion même de bioherme qui caractérise les récifs écologiques qui sont plutôt l'apanage des madréporaires. Le faciès Taninul caractérise les dépôts d'une plate-forme ouverte aux influences marines mais qui s'est développée sous une tranche d'eau faible soumise à un hydrodynamisme important.

2.3. La Formation El Abra aux abords de la carrière Anahuac

Vers la fin du Crétacé (Campanien-Maastrichtien), l'ensemble du domaine est affecté par une intense activité tectonique qui se traduit, au cours du sénonien, par une phase de distension suivie, à la fin du Crétacé et au Paléocène, par la phase compressive laramienne. Les calcaires de la Formation El Abra, du fait de ces jeux distensifs-compressifs complexes, se trouvent impliqués dans la tectonique régionale. Ces effets sont enregistrés sur le front oriental de la carrière Anahuac (Fig. 1). Ce sont, d'une part, de vastes ablations postérieurement remplies par les marnes bleues de la Formation Mendez (Campano-Maastrichtien), d'autre part, des resédimentations de panneaux entiers de calcaires sous le faciès Taninul qui se retrouvent à l'état d'olistolites dans ces mêmes marnes bleues.



Schematic facies cross section of the El Abra Formation platform margin in the Cementos Anahuac quarry (modified from Aguayo, 1978).

Fig. 3. Interprétation de la Formation El Abra au niveau de la carrière Anahuac selon R.W.ScOTT (1990). L'unité 5 repose de façon normale sur les calcaires à caprinidés de l'unité 4, considérée comme représentant la marge externe de la construction récifale

2.3.1. Les surfaces d'ablation

Les calcaires de la Formation El Abra sous faciès Taninul (Pl. 3 – f à l), affectés d'un pendage d'une trentaine de degrés (Pl. 3 – a à d) présentent de vastes surfaces d'érosion de quelques mètres à plus d'une centaine de mètres d'ampleur. Ces ablations impliquent une disparition de la couverture post-cénomaniennne à anté campanienne. Dans l'état actuel de nos connaissances il n'est pas possible de savoir dans quel contexte (aérien ou marin) elles se sont produites. Toujours est-il que ces dépressions sont remplies par des marno-calcaires bleutés qui précèdent le faciès marnes bleues de la Formation Mendez (Pl. 3 – a, b). Ces marnes ont livré une microfaune planctonique composée de : *Globotruncana gr. arca*, *Gl. linneiana*, *Gl. bulloides*, *Gl. stuartiformis*, *Contusotruncana patelliformis*, *Pseudotextularia elegans*, *Heterohelix* sp., association classique du Campanien.

2.3.2. Les olistolites

Les calcaires de la Formation El Abra, sous le faciès Taninul, se retrouvent emballés dans les marnes bleues de la Formation Mendez. Les olistolites sont de taille variable, allant du m³ à plusieurs m³. Ils sont fracturés et déformés au même titre que les marnes bleues auxquelles ils sont associés (Pl.3 – e).

2.3.3. Conclusion 3

On peut proposer une évolution en plusieurs temps pour

expliquer ces deux dispositifs. D'abord, (a) un morcellement de la plateforme sur laquelle s'étaient déposés les calcaires de la Formation El Abra et leur couverture turono-sénonienne. Ce morcellement s'accompagne, (b) de l'érosion des dépôts turono-santonien qui la recouvraient (Formations Agua-Nueva et San-Félice) et entraîne la dénudation de la Formation El Abra; (c) au Campanien, la reprise en compression de ces dispositifs font que les différents blocs, composés majoritairement par la Formation El Abra, vont s'affronter, se chevaucher, acquérir des pendages différents ; ces perturbations s'accompagnent d'érosions (aériennes ? sous-marines ?) qui engendrent les grandes surfaces d'ablation. En même temps, des crêtes de blocs sont démantelées et alimentent la Formation d'olistolites qui se retrouvent dans les marnes de la Formation Mendez. Au paroxysme de la déformation, tous les dépôts, au niveau du front de chevauchement, sont fortement déformés. Autant de dispositifs qui ne s'accordent pas avec le positionnement de la marge externe de la Formation Abra, au niveau de la carrière Anahuac, tel que proposé par SCOTT (1990, Fig. 3).

Conclusion

L'édification de la Formation El Abra au Crétacé moyen s'est réalisée sur une plate-forme stable, peu profonde, qui a favorisé le grand développement de zones internes confinées protégées par des franges de bioconstructions à rudistes

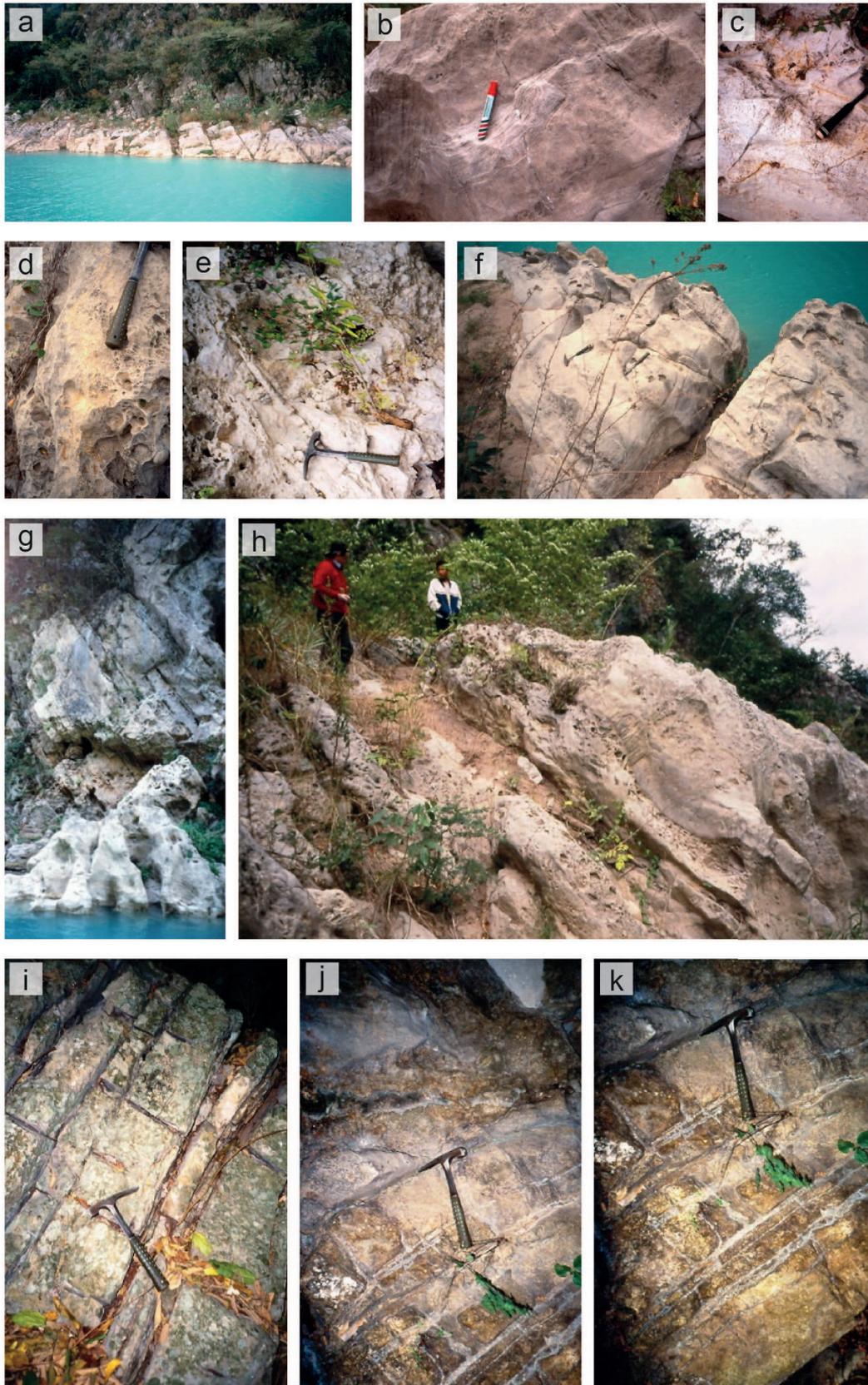
ouvertes aux influences marines. Dans chacune des séquences qui vont se succéder au cours des quelques millions d'années que dure le Cénomaniens (*pro parte* ?), les aires écologiques ne vont guère varier, donnant au final l'aspect trompeur, pour l'ensemble de la Formation, d'une zone de construction récifale continue, ce qui n'est pas le cas compte tenu du caractère stratifié des dépôts, modèle qui est celui des récifs stratigraphiques. Enfin, la Formation El Abra, dans la sierra de Abra-Tanchipa, débarrassée de sa couverture turonosantonienne, s'est trouvée impliquée, au Campanien, dans la phase tectonique laramienne qui a affecté l'ensemble des Formations antérieures de la Sierra Madre orientale.

RÉFÉRENCES

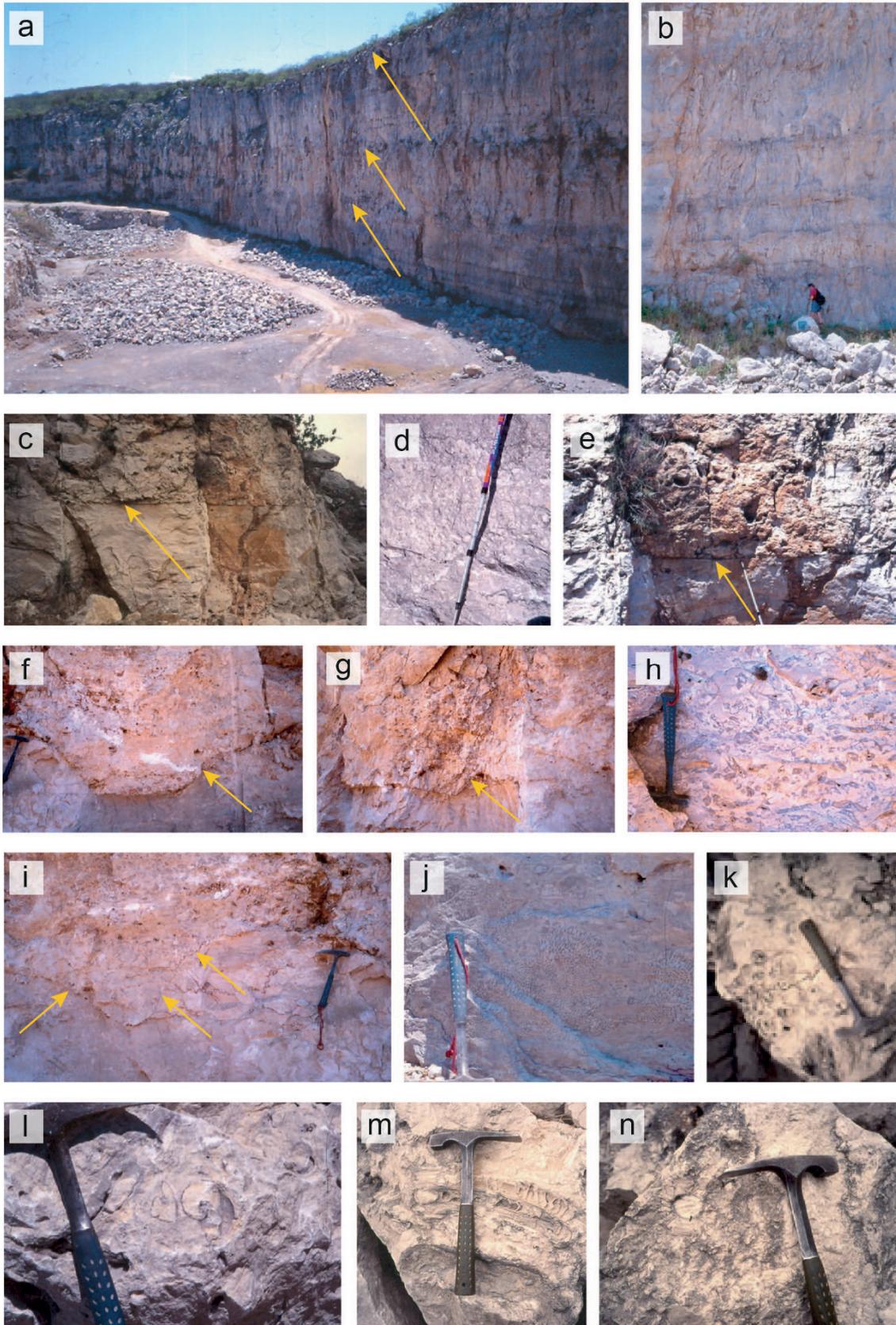
- AGUAYO-CAMARGO, J.E. 1975. – Sedimentary environments and diagenetic implications of the El Abra limestone at its type locality, east Mexico. *University of Texas, Dallas*. Ph.D. dissertation, 1-159.
- AGUAYO-CAMARGO, J.E. 1998. – The Middle Cretaceous El Abra limestone at its type locality (facies, diagenesis and oil emplacement), east-central Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 15, 1, 1-8.
- AGUILAR-PERES, J. 2008. – Rudistas del cretácico inferior y medio. Barremano-cenomaniens, noreste, centro y oeste de México. Thèse doctorale, publication *Université Autonome de Barcelone*, 1-140.
- BASANEZ-LOYOLA, M.A., R. FERNANDEZ-TURNER & C. ROSALES-DOMINGUEZ. 1993. – Cretaceous Platform of Valles-San Luis Potosi, Northeastern Central Mexico, in Simo, J.A.I., Scott R.W. and Masse J.P. eds, Cretaceous carbonate platforms: *American Association of Petroleum Geologists*, 56, 5, 51-59.
- BONET, F. 1952. – La facies urgoniana del Cretácico medio en la region de Tampico. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 4, 5-6, 153-262.
- BONET, F. 1956. – Itinerario Taninul, S.L.P. - Ciudad Victoria, Tamps. Mexico D.F. *Congreso Geológico Internacional*, 20, Excursion A-14 and C-6, guidebook, 293-309.
- BONET, F. 1963. Biostratigraphic notes on the Cretaceous of eastern Mexico, in Boyd D.R. ed., *Geology of Peregrina Canyon and Sierra El Abra*. *Corpus Christi Geological Society*, Annual Field, 15, 36-38.
- CARRILLO-BRAVO, J. 1971. – La plataforma Valles-San Luis Potosi. *Boletín Asociación Mexicana Geólogos Petroleros*, 13, 1-113.
- CARRASCO, V.B. 1970. – La formación El Abra (Formación El Doctor) en la Plataforma de Valles-San Luis Potosi. *Revista del Instituto Mexicano de Petróleo*, II, 3, 97-99.
- COLLINS, L.S. 1988. The faunal structure of a mid-Cretaceous rudist reef core. *Lethaia*, 21, 271-280.
- COOGAN, A. H. 1973. – New rudists from the Albian and Cenomanian of Mexico and South Texas. *Revista del Instituto Mexicano del Petróleo*, 5, 51-83.
- ENOS, P., C.J. MINERO & J.E. AGUAYO-CAMARGO. 1983. – Sedimentation and diagenesis of mid-Cretaceous platform margin, east-central Mexico, with accompanying field guide. Annual meeting of AAPG and SEPM; *Dallas Geological Society*, 1-168.
- GARFIAS, V. R. 1915. – The Oil Region of Northeastern Mexico. *Texas University Bureau of Economic Geology Bulletin*, 10, 195-224.
- GRIFFITH, L.S., M.G. PITCHER & G.W. RICE. 1969. – Quantitative environmental analysis of a Lower Cretaceous reef complex. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists*; Special Publication 14, 120-137.
- KELLUM, L.B. 1930. Similarity of surface geology in front range of Sierra Madre Oriental to subsurface in Mexican south fields. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, 16, 73-91.
- KENNEDY, W. J., W.A. COBBAN, J.M. HANCOCK & A.S. GALE. 2005. – Upper Albian and Lower Cenomanian ammonites from the Main Street Limestone, Grayson Marl and Del Rio Clay in northeast Texas. *Cretaceous Research*, 26, 349-428.
- LARA-CORONA, E., J. CANEROT & M. BILOTTE. 1998. – La Sierra Madre orientale (Mexique). Une rampe homoclinale mésocrétracée en bordure du golfe. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris* ; *Sciences de la terre et des planètes*, 326, 723-728.
- MUIR, J.M. 1936. Geology of the Tampico region, Mexico. *American Association of Petroleum Geologists*, Tulsa, Oklahoma, Special volume, 1-280.
- PICHARDO-BARRON, Y. 2008. – Facies carbonatadas del Cretácico superior en un sector de la Sierra Madre Oriental, San Luis Potosi, Mexico: microfacies y macrofauna. *Thesis doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona*, 1-126.
- READ, J.F. 1982. Carbonate platforms of passive (extensional) continental margins: types, characteristics and evolution. *Tectonophysics*, 81, 195-212.
- SCOTT, R. W. 1990. – Models and stratigraphy of mid-Cretaceous reef communities, Gulf of Mexico. *Society for Sedimentary Geology*. Concepts in sedimentology and paleontology, 2, 1-102.
- SOHL, N. F., R. E. MARTINEZ, P. SALMERON-URENA & F. SOTO-JARAMILLO. 1991. – Upper Cretaceous, in The geology of North America, vol. J; The Gulf of Mexico Basin, *Geological Society of America*, 10, 205-244.
- WILSON, J.L. & W. C. WARD. 1993. – Early Cretaceous carbonate platforms of northeastern and east-central Mexico, in Simo, J.A.I., Scott R.W. and Masse J.P., eds., Cretaceous carbonate platforms: *American Association of Petroleum Geologists*, Memoir 56, 4, 35-49.

REMERCIEMENTS

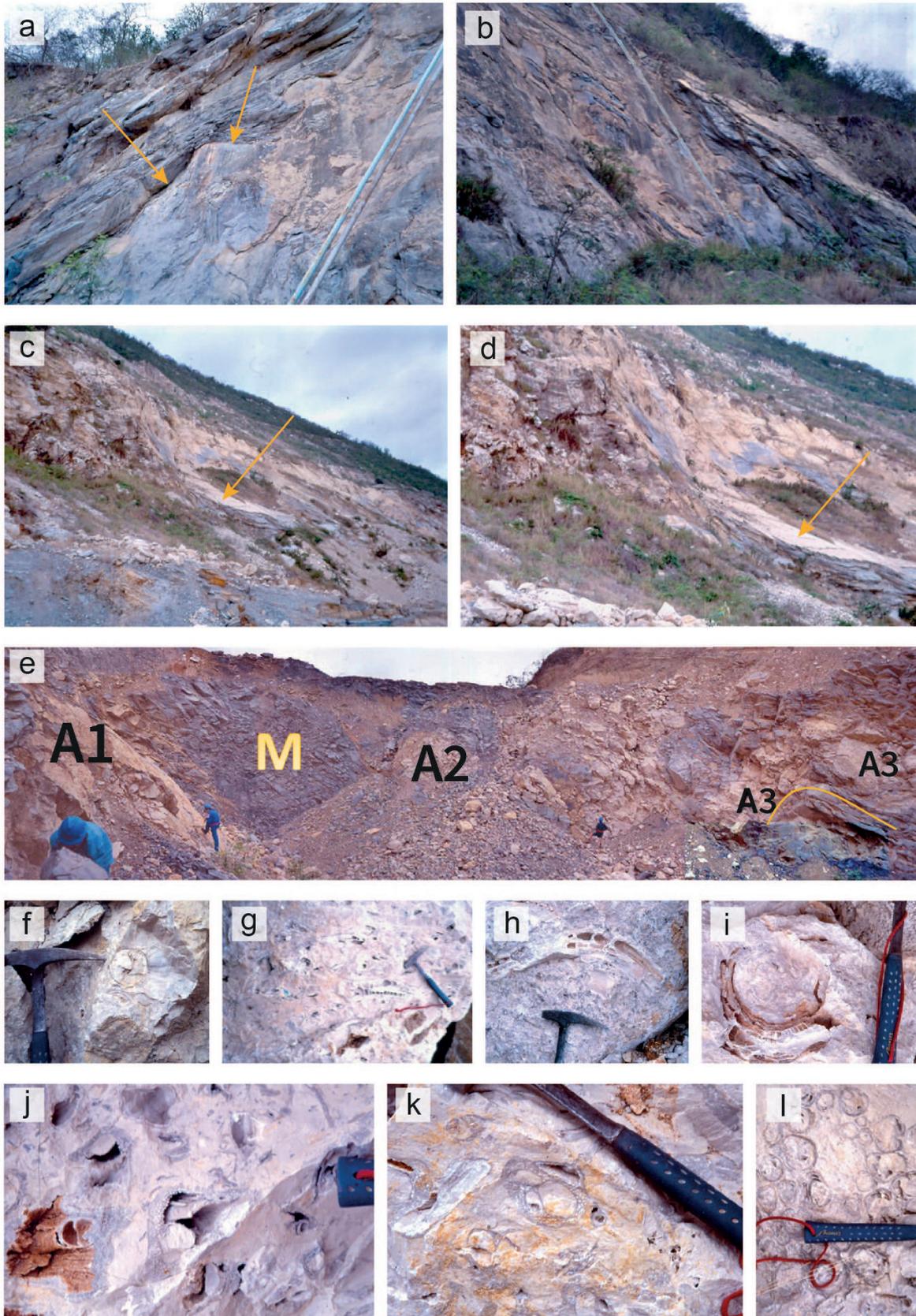
Le Dr. Pedro Salmeron-Uranes nous a guidés pendant nos missions mexicaines ; J.P. Bellier a déterminé les foraminifères planctoniques, Mme Anne-Marie Cousin a réalisé l'iconographie de cet article. Nous leur adressons nos sincères remerciements pour leur aide bienveillante.



Pl. 1. Le faciès El Abra, sur les rives du rio Tampoan : a - aspect général des dolomies blanches ; b - dolomies rubanées ; c - dolomie bréchique au-dessus d'une surface bioturbée ; d - dolomie bréchique ; e - strates dolomitiques surmontées de dolomies bréchiques ; f - limites bioturbées de bancs massifs de dolomie, devenant bréchiques à la partie supérieure ; g, h - stratifications et bréchifications des bancs dolomitiques. La Formation Agua Nueva sur les rives du rio Tampoan : aspect général montrant l'alternance de bancs calcaires décimétriques limités par des feuillets argileux - i, j, k. Remarquer le découpage en « pavés », souligné par la pénétration de feuillets argileux



Pl. 2. Le faciès Taninul, dans la carrière Aquismon. a - aspect général montrant l'organisation stratocroissante des dépôts ; b - détail montrant les stratifications parallèles des bancs ; c et e - limites de séquences ; d - faciès rudstone ; les éléments blancs arrondis sont des fragments de rudistes caprinidés, roulés ; f, g et i - surfaces d'érosions encadrant des chenalisations plus ou moins prononcées ; h - rudistes caprinuloidinés dans une matrice wackestone ; j - madréporaire ; k et n - radiolitidés indéterminés ; l - réquienidé ; vraisemblablement *Toucasia mexicana* ; m - *Immanitas anahuacensis* ? ; n - radiolitidé indéterminé



Pl. 3. Le front de démantèlement des calcaires de faciès Taninul au niveau de la Carrière Anahuac. a b, c et d - différents aspect des surfaces d'érosion qui affectent les calcaires à rudistes de faciès Taninul ; e - olistolites (A2, A3) de calcaires à rudistes de faciès Taninul resédimentés dans les marnes de la Formation Mendez, datées ici du Campanien ; remarquer la déformation qui affecte A3 ; A1 correspond au calcaires de Abra *in situ* ; f à l - rudistes du faciès Taninul ; f - radiolité indéterminé ; g, j et k - rudistes caprinuloidinés : *Mexicaprina* ?, *Texicaprina* ?, ... ; h, i - *Immanitas anahuacensis* ? l - *Radiolites cf. abraensis*

**Description d'une espèce nouvelle de *Pachycrommium*
(Gastropoda, Caenogastropoda, Ampullinidae)
endémique du Bartonien (Éocène moyen)
de Pédelail, Horsarrieu (Landes)¹**

par Jean-Michel Pacaud *, Sébastien Buisson **, Sébastien Coppini ***
& Frédéric Meunier ****

* CR2P Centre de Recherche en Paléontologie – Paris, Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Université, CNRS, 57 rue Cuvier, CP 38, 75005 Paris (France).

E-Mail : pacaud@mnhn.fr

** 11 rue Adélaïde Hautval, Résidence Vauban, Appt A103, 33390 Blaye

E-Mail : sebbuisson5@gmail.com

*** 30 rue Lantiez, 75017 Paris

E-Mail : bigfish027@hotmail.com

**** 18 rue Denis Papin, 33400 Talence

E-Mail : meunier.frederic@gmail.com

RÉSUMÉ

L'espèce nouvelle endémique *Pachycrommium gourguesi* nov. sp. est décrite des argiles sableuses bartoniennes (Éocène moyen) de Pédelail, Horsarrieu (Landes). C'est la seconde espèce de *Pachycrommium* décrite dans le Bartonien du bassin d'Aquitaine. Elle est comparée aux espèces affines du Paléogène.

Mots-clés : Mollusca, Gastropoda, Ampullinidae, *Pachycrommium*, Éocène, Bartonien, Bassin d'Aquitaine, nouvelle espèce.

**Description of a new endemic species of *Pachycrommium* (Gastropoda, Caenogastropoda, Ampullinidae) Bartonian
(Middle Eocene) from Pédelail, Horsarrieu (Landes)**

ABSTRACT

The new species endemic *Pachycrommium gourguesi* nov. sp. of the bartonian sandy clay (Middle Eocene) from Pédelail, Horsarrieu (Landes) is described. It is the second record of the genus *Pachycrommium* in the Bartonian (Middle Eocene) from the Aquitaine Basin. It is compared with Palaeogene affine species.

Key words : Mollusca, Gastropoda, Ampullinidae, *Pachycrommium*, Eocene, Bartonian, Aquitaine Basin, new species.

I. Introduction

Les espèces cénozoïques du genre *Pachycrommium* Woodring, 1928 (Espèce type : *Amaura guppyi* Gabb, 1873 par désignation originale) sont représentées en France par 12 taxons (voir Tableau 1) ; l'espèce la plus ancienne, *P. ciplense*

(VINCENT, 1930), remonte au Danien (Paléocène inférieur) (VINCENT, 1930 : 24, text-fig. 13, pl. 1, fig. 12 ; PACAUD, 2018 : 29). Concernant le bassin d'Aquitaine, nous n'avons trouvé aucune observation concernant l'espèce discutée ici dans les courtes listes plus ou moins inspirées des coquilles du bassin de Paris dans les articles de BENOIST (1887), de LAMBERT

¹Accepté le 3 août 2023

<i>Pachycrommium abbencuriense</i> Pacaud & Ledon, 2014	Thanétien [Paris Basin]
<i>Pachycrommium acuminatum</i> (Lamarck, 1804) Basin, Cotentin, Loire-Atlantique, Gironde, Landes]	Lutétien-Bartonien [Paris Basin]
<i>Pachycrommium ciptyense</i> (Vincent, 1930)	Danien [Paris Basin]
<i>Pachycrommium doncieuxi</i> (Cossmann, 1923)	Ilerdien [Aude]
<i>Pachycrommium eburnoides</i> (Grateloup, 1834)	Chattien [Gironde, Landes]
<i>Pachycrommium gabayense</i> Pacaud & Ledon, 2014	Bartonien [Gironde, Landes]
<i>Pachycrommium gourguesi</i> nov. sp.	Bartonien [Landes]
<i>Pachycrommium hybridum</i> (Lamarck, 1804)	Lutétien-Bartonien [Cotentin, Paris Basin]
<i>Pachycrommium longispinum</i> (Leymerie, 1846)	Ilerdien [Aude]
<i>Pachycrommium praescalariforme</i> (Cossmann, 1923)	Cuisien [Pyrénées-Atlantiques]
<i>Pachycrommium productum</i> (Deshayes, 1864)	Bartonien [Paris Basin]
<i>Pachycrommium scalariforme</i> (Deshayes, 1825)	Lutétien [Paris Basin]
<i>Pachycrommium suessoniense</i> (d'Orbigny, 1850)	Cuisien [Paris Basin, Pyrénées-Atlantiques]

Tableau 1. Inventaire des espèces du Paléogène français assignées au genre *Pachycrommium* Woodring, 1928

d'ABRARD (1931) ou de LARROUDÉ (1967). Seul FABRE (1939 : 241) notait la présence du genre *Pachycrommium*, sur la base du matériel récolté par Marcel Neuville, mais rapportait les spécimens des argiles sableuses du Bartonien (Éocène moyen) de Pédelail, Horsarrieu (Landes) à *Ampullospira scalariformis* (DESHAYES, 1825) et à *A. producta* (DESHAYES, 1864) du Lutétien (Éocène moyen) du bassin de Paris.

Les spécimens de Pédelail cités sous le nom de *A. productum* par Fabre représentent en fait l'espèce *Pachycrommium acuminatum* (Lamarck, 1804) que nous avons nous-mêmes récolté dans ce gisement [MNHN.F.A88377 et A88743] ainsi que dans les calcaires bartoniens (Éocène moyen) de Blaye (Gironde) [MNHN.F.A49894 et A49895] où nous l'avions signalée et figurée (PACAUD & LEDON, 2014 : 184, pl. 1, fig. 2a-c ; pl. 3, fig. 1-2). *Pachycrommium productum* (Deshayes, 1864) du Lutétien (Éocène moyen) du bassin de Paris est plus allongée et plus étroite, elle a des tours plus nombreux et plus élevés [MNHN.F.J02210]. On notera, que la population de *P. acuminatum* récoltée à Pédelail présente des dimensions bien plus faibles que celles observées dans les sables du Lutétien du Bassin parisien. Quant aux exemplaires cités sous le nom de *A. scalariformis* (DESHAYES, 1825), l'examen des spécimens récoltés par Neuville [15 ex., UB Tyfipal 118.2.1] montre que ces derniers ne représentent pas ce taxon et correspondent à *P. gabayense* Pacaud & Ledon, 2014 que nous avons décrits des calcaires de Blaye (Gironde) (PACAUD & LEDON, 2014 : 185, pl. 1, fig. 1-2 pl. 2. Fig. 1-5). L'espèce nouvelle décrite et discutée ici se distingue nettement par des caractères constants, notamment de *P. gabayense* [holotype MNHN.F.A49885], espèce syntopique du gisement bartonien de Pédelail et seul autre taxon connu et issu du bassin d'Aquitaine. Nous signalons également pour la première fois dans les sédiments de Pédelail [MNHN.F.A88742 (coll. Buisson)] la présence de cette espèce. Cette note propose donc un supplément à la connaissance des mollusques fossiles de l'Éocène de cette région.

Abréviations

MNHN.F	Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection de Paléontologie (France)
UCMP	University of California Museum of Paleontology (Berkeley, USA)
UB	Université de Bordeaux (France)
UJF-ID	Université Grenoble-Alpes (ex Institut Dolomieu), Grenoble (France)

II. Systématique

Ordre incertain

Super-famille Campaniloidea Douvillé, 1904

Famille Ampullinidae Cossmann, 1919

Genre *Pachycrommium* Woodring, 1928

Espèce type : *Amaura guppyi* Gabb, 1873 par désignation originale

Localité/âge: Hispaniola, Miocène

Pachycrommium gourguesi nov. sp.

(Pl. 1, fig. 1-5)

Matériel-type. Holotype MNHN.F.A90017 (coll. Buisson), paratypes, 6 ex., MNHN.F.A90018, A90019, A90020 et A90021 (coll. Buisson), 3 ex., MNHN.F.A90022 et A90023 (coll. Coppini), 8 ex., UB Tyfipal 118.2.2 à 118.2.9 (coll. Neuville)

Localité type. Pédelail, Horsarrieu (Landes)

Etage type. Argiles sableuses de la base du Calcaire de Brassempouy Bartonien (Éocène moyen).

Étymologie. Espèce dédiée à la mémoire de Didier Gourgues qui avait retrouvé le gisement de Pédelail signalé par les anciens auteurs.

Autre matériel examiné. 12 ex. (coll. Buisson), 3 ex. (coll. Coppini), 2 ex. (coll. Meunier)

III. Dimensions

Holotype MNHN.F.A90017.

Hauteur : 37,0 mm – diamètre : 28,0 mm

Paratype MNHN.F.A90018a.

Hauteur : 9,5 mm – diamètre : 7,9 mm

Paratype MNHN.F.A90018b.

Hauteur : 11,4 mm – diamètre : 10,4 mm

Paratype MNHN.F.A90019.

Hauteur : 16,4 mm – diamètre : 12,7 mm

Paratype MNHN.F.A90020.

Hauteur : 22,8 mm – diamètre : 18,1 mm

Paratype MNHN.F.A90018c.

Hauteur : 36,6 mm – diamètre : 30,8 mm

Paratype MNHN.F.A90023a.

Hauteur : 47,2 mm – diamètre : 35,2 mm

Paratype MNHN.F.A90021.

Hauteur : 48,2 mm – diamètre : 37,6 mm

Paratype MNHN.F.A90022.

Hauteur : 66,4 mm – diamètre : 67,4 mm

Paratype MNHN.F.A90023b.

Hauteur : 66,7 mm – diamètre : 52,3 mm

IV. Description

La coquille est de taille moyenne, globuleuse, à test épais. La spire est courte, composée d'environ sept tours peu convexes, étroits, séparés par une suture peu profonde, bordée par une importante rampe spirale, moyennement large et fortement canaliculée. La protoconque n'a pas été observée. Le dernier tour est très grand, oblong, occupant près de 80 % de la hauteur totale et orné de faibles traces de filets spiraux et de stries de croissance d'orientation prosocline. Il présente une base et un contour adapical légèrement convexe. L'ouverture, ovoïde, haute, moyennement large, à peine rétrécie dans son angle pariétal, est largement arrondie en avant. La columelle est rectiligne. Le bord columellaire à peine calleux, sans échancrure, peu étalé de la région pariétale à la région ombilicale, est rétréci subitement en avant. Fente ombilicale faiblement ouverte, circonscrite par un limbe moyennement large et épais. Le labre, fin, d'orientation orthocline, est appliqué sur le dernier tour. L'observation des coquilles sous éclairage UV ne montre aucun motif de couleur préservé.

V. Discussion

On observe chez *Pachycrommium gourguesi* nov. sp. une constance dans les caractères conchyliologiques, aussi bien chez les spécimens juvéniles que chez les adultes, dans la hauteur et la forme des tours, l'étendue du limbe ombilical et le développement de la fente ombilicale. *P. gourguesi* nov. sp. n'est connue que par les spécimens récoltés dans les sédiments de Pédelail, alors que les taxons syntopiques *P. acuminatum* (Lamarck, 1804) (Pl. 2, Fig. 4a-b) et *P. gabayense* Pacaud & Ledon, 2014 (Pl. 2, Fig. 5a-b) sont signalés dans d'autres gisements et d'autres régions. *P. gourguesi* nov. sp. diffère de la première par des dimensions plus importantes, par un dernier tour moins arrondi, par une spire plus courte, nettement moins acuminée et par ses sutures bordées par une importante rampe

spirale fortement canaliculée. Elle se distingue de la seconde par son galbe globuleux et oblong, non oval et allongé, par sa spire courte, aux tours étroits, par son dernier tour plus grand, par sa rampe spirale canaliculée plus large et par la présence d'une fente ombilicale, circonscrite par un limbe moyennement large et épais (PACAUD & LEDON, 2014 : 185, pl. 1, fig. 1-2 ; pl. 2, fig. 1-5).

Les exemplaires de Pédelail que FABRE (1939 : 241) rapportait à *P. scalariforme* (DESHAYES, 1825) correspondent à *P. gabayense* Pacaud & Ledon, 2014. *P. scalariforme* du Lutétien (Éocène moyen) du bassin de Paris en diffère radicalement par des dimensions bien plus importantes (Pl. 2, Fig. 2-3), par un dernier tour au contour adapical plus plan, occupant près de la moitié de la hauteur totale, par des tours fortement carénés, par des sutures non canaliculées mais présentant une rampe spirale très importante, par une spire plus allongée, plus acuminée, par son bord labral appliqué sur le dernier tour (DESHAYES, 1825 : 138, n° 1, pl. 16, fig. 8-9 ; PACAUD & LEDON, 2014 : 185, pl. 4, fig. 1-2). *P. longum* (Bellardi, 1854) [*Natica longa* Bellardi, 1851 est un *nomen nudum* – BELLARDI, 1851:261] du Bartonien (Éocène moyen) de Nizza (Égypte) et *P. possagnense* (OPPENHEIM, 1901) du Priabonien (Éocène supérieur) de Possagno (Italie) en diffèrent nettement par leurs dimensions bien plus importantes et montrent plus d'affinités avec *P. scalariforme* (BELLARDI, 1854 ; 175-176, n° 14, pl. 1, fig. 3 ; OPPENHEIM, 1901 : 197-198, pl. 6, fig. 13). *P. misrense* Pacaud, 2016 de l'Éocène moyen de Garf Sarhan (Égypte) rappelle plus par son galbe *P. possagnense* et *P. gabayense*.

L'espèce de Pédelail est en fait plus proche des taxons *P. suessoniense* (d'Orbigny, 1850) du Cuisien (Yprésien, Éocène inférieur) du bassin de Paris et des Pyrénées-Atlantiques (PACAUD, 2007 : 38 ; CAZE *et al.*, 2011 : 341-343 text-fig. 8A-B) et *P. hybridum* (Lamarck, 1804) du Lutétien et du Bartonien (Éocène moyen) du Cotentin, du bassin de Paris, d'Italie et de Moravie (République tchèque) (DAINELLI, 1915 : pl. 50, fig. 31 ; LORENC, 1950 : 293, pl. 4, fig. 9a-b ; MALARODA, 1954 : 65, pl. 13, fig. 3-11 ; PACAUD, 2016 : 100, pl. 1, fig. 3-4 ; pl. 2, fig. 4). La première espèce (Pl. 3, fig. 1-2) en diffère cependant par des dimensions plus importantes, par un dernier tour plus large, plus globuleux, par des tours fortement carénés présentant une rampe spirale plus importante, horizontale, voire légèrement excavée mais non canaliculée comme sur l'espèce landaise. La callosité columellaire est simple, sans limbe et sans fente ombilicale. La seconde espèce (Pl. 3, Fig. 3-5) présente des dimensions bien plus importantes, un dernier tour beaucoup plus large, plus arrondi, au contour plus convexe, par des tours moins nombreux, séparés par une suture plus profonde, bordée par une importante rampe spirale, plus large, excavée, mais non canaliculée. La callosité columellaire est plus large, plus épaisse. Parmi les nombreux spécimens de toutes tailles et de tous âges que nous avons étudiés de *P. suessoniense* et de *P. hybridum* nous n'avons jamais rencontré d'exemplaires présentant les caractères que nous venons de donner pour l'espèce de Pédelail, notamment la présence d'une fente ombilicale faiblement ouverte, circonscrite par un limbe.

En Aquitaine, une autre espèce, *P. eburnoides* (GRATELOUP, 1845) du Chattien (Oligocène supérieur), de l'Aquitainien et du Burdigalien (Miocène inférieur) est également comparable par ses sutures fortement canaliculées (Pl. 2, fig. 1a-b). Toutefois cette dernière est plus petite, plus globuleuse, au dernier tour au contour plus convexe, à spire plus allongée et à ouverture plus courte, plus arrondie et par l'absence de fente ombilicale et de limbe (GRATELOUP, 1845 : pl. 3 [8], fig. 17-18 ; LOZOUET *et al.* 2001 : 21, pl. 18, fig. 9 ; PACAUD & LEDON, 2014 : 185, pl. 3, fig. 5).

Le taxon égyptien *P. soror* Pacaud, 2016 [holotype MNHN.F.B43850] du Bartonien (Éocène moyen) du Gebel el Ahmar, Gebel Mokattam (Égypte) se rapproche plus des taxons *P. suessoniense* et *P. hybridum* (voir ci-avant) ; elle diffère ainsi de *P. gourguesi* nov. sp. par l'absence de rampe suturale (PACAUD, 2016 : 101-102, pl. 2, fig. 3). *P. moradi* (ABBASS, 1967), provenant également de l'Éocène moyen d'Égypte (ABBASS, 1967 : 74, pl. 12, fig. 1-2 et 5-6), en diffère radicalement par l'absence de rampe suturale, par son dernier tour large et arrondi et par sa spire conique, aux tours convexes. *P. marocanum* (MORET, 1938) [syntypes UJF-ID.11266 et 11267] du Lutétien (Éocène moyen) de Taselft (MORET, 1938 : 29-30, pl. 7, fig. 3-32) et de Youssoufia au Maroc [MNHN.F.R05536 et A83796] (SALVAN, 1955 : 181-182, pl. 12, fig. 30-3 ; PACAUD & LEBRUN, 2019 : 24, pl. C, fig. 3), s'en rapproche par son dernier tour oblong, mais en diffère cependant par sa spire plus développée, plus haute, par sa rampe spirale non canaliculée et par l'absence de fente ombilicale et de limbe. *P. clarki* (STEWART, 1927) [holotype UCMF 31385] de l'Éocène du sud-ouest de l'État de Washington (USA) et de Baja California Sur (Mexique) montre également quelques affinités (STEWART, 1927 : 336-339, pl. 26, fig. 8-9 ; SQUIRES, 1984 : 24-25, fig. 7e), notamment la présence d'une fente ombilicale, circonscrite par un limbe large et épais. *P. gourguesi* nov. sp. présente cependant un dernier tour moins large, plus haut, une rampe spirale moins large mais nettement canaliculée, une ouverture plus ovoïde, plus haute et une fente ombilicale bien plus faiblement ouverte.

P. gourguesi nov. sp., espèce endémique des argiles sableuses de Pédélail, n'a en fait pas d'équivalent au Paléogène d'Europe. DE GREGORIO (1880 : pl. 3, fig. 13) dans sa *Fauna di San Giovanni Ilarione*, référence incontournable et qui reste à ce jour la meilleure iconographie concernant l'étude de cette faune, a figuré une coquille qui présente quelques affinités. Malheureusement, ce travail est resté inachevé ; en effet, toutes les espèces illustrées n'ont pas été traitées dans le texte et cette coquille n'a été ni nommée ni discutée. Dans une étude de ce « catalogue » ajourné des mollusques fossiles du Lutétien (Éocène moyen) de San Giovanni Ilarione (Vérone, Italie), QUAGGIOTTO & MELLINI (2008 : 46) ont assigné cette espèce à *Pseudamaura* cf. *circumfossa* (Rauff, 1884). Cependant, *Pachycrommium circumfossa* (Rauff, 1884) du Lutétien (Éocène moyen) de Monte Postale (Italie) [MNHN.F.J12995, J10914 et J10915] (RAUFF, 1884 : 80-81 ; MAYER-EYMAR, 1889 : 321-322, pl. 14, fig. 4 ; OPPENHEIM, P., 1896 : pl. 16, fig. 6-6a ; BRIGANTINI, 1985 : 412, pl. 2, fig. 19 ; PACAUD & LEDON, 2014 : 185, pl. 3, fig. 4) [= *Natica* (*Ampullina*) *babylonica* Mayer-Eymar, 1889], est une espèce

au dernier tour moins large, à spire plus turriculée et dont les sutures sont plus étroitement canaliculées ; elle est de fait bien plus proche de *P. gabayense* Pacaud & Ledon, 2014 que de la coquille dessinée par De Gregorio. Nous avons examiné quatre exemplaires [MNHN.F.B21812] du Lutétien de San Giovanni Ilarione qui correspondent tout à fait à la coquille de De Gregorio et cette espèce diffère de *P. gourguesi* nov. sp. par ses dimensions plus faibles, par l'absence de rampe spirale et par ses sutures profondément canaliculées ; par ailleurs, ce n'est pas un *Pachycrommium*.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Philippe Loubry (MNHN/CNRS) pour les photographies et l'infographie des planches et Bruno Cahuzac (UB) pour l'accès au matériel de Pédélail de la collection Maurice Neuville.

RÉFÉRENCES

- ABBASS, H.L. 1967. – A monograph on the Egyptian Paleocene and Eocene gastropods. *United Arab Republic, Geological Survey-Geological Museum, Palaeontological Series, Monograph*, 4 : 1-154, pl. 1-24.
- ABRARD, R. 1931. – Étude stratigraphique et paléontologique des calcaires de Saint-Palais et de Blaye. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 5 (1) : 3-20, pl. 1.
- BELLARDI, L. 1851. – Liste des fossiles nummulitiques d'Égypte de la collection du Musée royal de minéralogie de Turin. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 2 (8) : 261-262.
- BELLARDI, L. 1854. – Catalogo ragionato dei Fossili Nummulitici d'Egitto della raccolta del Regio Museo Mineralogico di Torino. *Memorie della Reale Accademia delle Scienze*, 2 (15) : 171-203, pl. 1-3. [Publié également par BELLARDI, L., 1854. *Catalogo ragionato dei Fossili Nummulitici d'Egitto della raccolta del Regio Museo Mineralogico di Torino*, Dalla Stamperia Reale, Torino, 35 p., 3 pl.]
- BENOIST E.-A. 1887. – Esquisse géologique des terrains tertiaires du Sud-Ouest de la France (suite). *Journal d'Histoire naturelle de Bordeaux et du Sud-Ouest*, 2 (2) : 20-22.
- BRIGANTINI, T. 1985. – Cypreidi, Naticidi e Olividi (Gastropodi) del Cenozoico nell'Italia nordorientale. *Memorie degli Istituti di Geologia e Mineralogia dell'Università di Padova*, 37 : 407-422, pl. 1-2.
- CAZE, B., D. MERLE, M. LE MEUR, J.-M. PACAUD, D. LEDON, & J.-P. SAINT MARTIN. – 2011. Taxonomic implications of the residual colour patterns of ampullinid gastropods and their contribution to the discrimination from naticids. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56 (2) : 329-347, fig. 1-11.
- DAINELLI, G. 1915. – *L'Eocene Friulano – Monografia geologica e paleontologica*, *Le Memorie Geografiche*, Firenze, 721 pp., 56 pls.
- DE GREGORIO, A. 1880. – *Fauna di S. Giovanni Ilarione* (Parisiano). *Parte 1^a: Cefalopodi e Gastropodi*, Montaina and C., Palermo, xxviii + 110 p., 9 pls.
- DESHAYES, G.-P. 1825. – *Description des coquilles fossiles des environs de Paris*. Tome 2.

- Livraisons 8, 10 et 12, l'auteur, Béchot Jeune, Baudoin frères, Treuttel & Wurts, Paris : 81-146. Atlas 2, Levraut, Paris, pl. 9-17.
- FABRE, A. 1939. – *Études géologiques sur le département de la Gironde. Description géologique des terrains tertiaires du Médoc et essai sur la structure tectonique du département de la Gironde*, Imprimerie Drouillard, Bordeaux, 533 pp.
- GRATELOUP, J.-P.S. de 1845. – *Conchyliologie fossile des terrains tertiaires du bassin de l'Adour (environs de Dax). Tome 1. Univalves*, Lafargue, Bordeaux, pl. 1, 3, 5-10 et 12-48.
- LAMBERT, J. 1914. – Sur la présence du Bartonien dans la Chalosse. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4 (14) : 23-27.
- LARROUDÉ, J. 1967. – Le Nummulitique de Saint-André-de-Cubzac à Blaye. *Bulletin de l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine*, 3 : 137-180.
- LORENC, L. 1950. – Eocenní fauna z Heršpic u Slavkova. *Zvláštní otisk ze Sborníku Státního geologického ústavu Československé Republiky, Oddělení. Geologie*, 17 : 269-351, pl. 1-8.
- LOZOUET, P., J.-F. LESPORT & P. RENARD. 2001. – Révision des Gastropoda (Mollusca) du Stratotype de l'Aquitainien (Miocène inf.) : site de Saucats « Lariey », Gironde, France. *Cossmanniana*, hors-série n° 3 : 1-189, text-figs. 1-19, pl. 1-37, 1 tabl.
- MALARODA, R. 1954. – Il Luteziano di Monte Postale (Lessini Medi). *Memorie degli Istituti di Geologia e Mineralogia dell'Università di Padova*, 19: 1-108, pl. 1-14.
- MAYER-EYMAR, C. 1889. – Description de coquilles fossiles des terrains tertiaires inférieurs (suite). *Journal de Conchyliologie*, 36 (4) : 320-328, pl. 14.
- MORET, L. 1938. – Contribution à la paléontologie des couches crétacées et éocènes du Versant Sud de l'Atlas de Marrakech. *Notes et Mémoires du Service des Mines et de la Carte Géologique du Maroc*, 49 : 1-77, pl. 1-12.
- OPPENHEIM, P. 1896. – Die Eocænfauna des Monte Postale bei Bolca im Veronesischen. *Palaeontographica*, 43: 125-222, pl. 12-19.
- OPPENHEIM, P. 1901. – Die Priabonaschichten und ihre Fauna, im Zusammenhange mit gleichalterigen und analogen Ablagerungen vergleichend betrachtet. *Palaeontographica*, 47: 137-348, pl. 13-21.
- PACAUD, J.-M. 2007. – Nouveautés nomenclaturales et taxonomiques introduites par Alcide d'Orbigny dans le *Prodrome* (1850, 1852) pour les espèces du Paléocène et de l'Éocène. *Geodiversitas*, 29 (1) : 17-85, text-fig. 1-14, tabl. 1-4.
- PACAUD, J.-M. 2016. – Notes taxonomiques et nomenclaturales sur quelques Ampullinidae du Cénozoïque. *Cossmanniana*, 18 : 94-111, pl. 1-2.
- PACAUD, J.-M. 2018. – *Liste des espèces du Danien du bassin de Paris : Gastropoda*. In : Montenat, C. & Merle, D. *Stratotype Danien (Patrimoine géologique ; 9)*, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, pp. 24-33 du CD-ROM.
- PACAUD, J.-M. & P. LEBRUN. 2019. – Les phosphates du Maroc (2) : des faunes d'invertébrés dominées par les bivalves et les gastéropodes. *Fossiles. Revue française de paléontologie*, 40 : 17-37, fig. 1-4, pl. A-G.
- PACAUD, J.-M. & D. LEDON. 2014. – Révision des Mollusques de l'Éocène de Blaye (Gironde). 4. Description d'une espèce nouvelle de *Pachycrommium* (Gastropoda, Caenogastropoda, Ampullinidae). Notes taxonomiques et nomenclaturales sur quelques Ampullinidae avec la description de trois espèces nouvelles. *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 149, n.s., n° 42 (2) : 183-198, pl. 1-7.
- QUAGGIOTTO, E. & A. MELLINI. 2008. – Catalogo aggiornato dei molluschi fossili Eocenici di San Giovanni Ilarione (Verona – Italia settentrionale) prima parte: Mollusca, Gastropoda. *Studi e Ricerche*, 15: 41-58, pl. 1-7.
- RAUFF, H. 1884. – Über die gegenseitigen Altersverhältnisse der mittleren Eocänschichten von Monte Postale, von Ronca und von San Giovanni Ilarione im Vicentinischen Tertiärgebirge. *Sitzungsberichte der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde in Bonn (für 1883)*: 80-86.
- SALVAN, H. 1955. – Les invertébrés fossiles des phosphates marocains. *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, 93 (1954) : 1-257, pl. 1-18.
- SQUIRES, R.L. 1984. – Megapaleontology of the Eocene Lajas Formation, Simi Valley, California. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 350: 1-76, fig. 1-19.
- STEWART, R.B. 1927. – Gabb's California fossil type gastropods. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia*, 78: 287-447.
- VINCENT, E. 1930. – Études sur les Mollusques montiens du poudingue et du tuffeau de Ciplu. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire naturelle de Belgique*, 46 : 1-115, pl. 1-6, text-figs. 1-37.

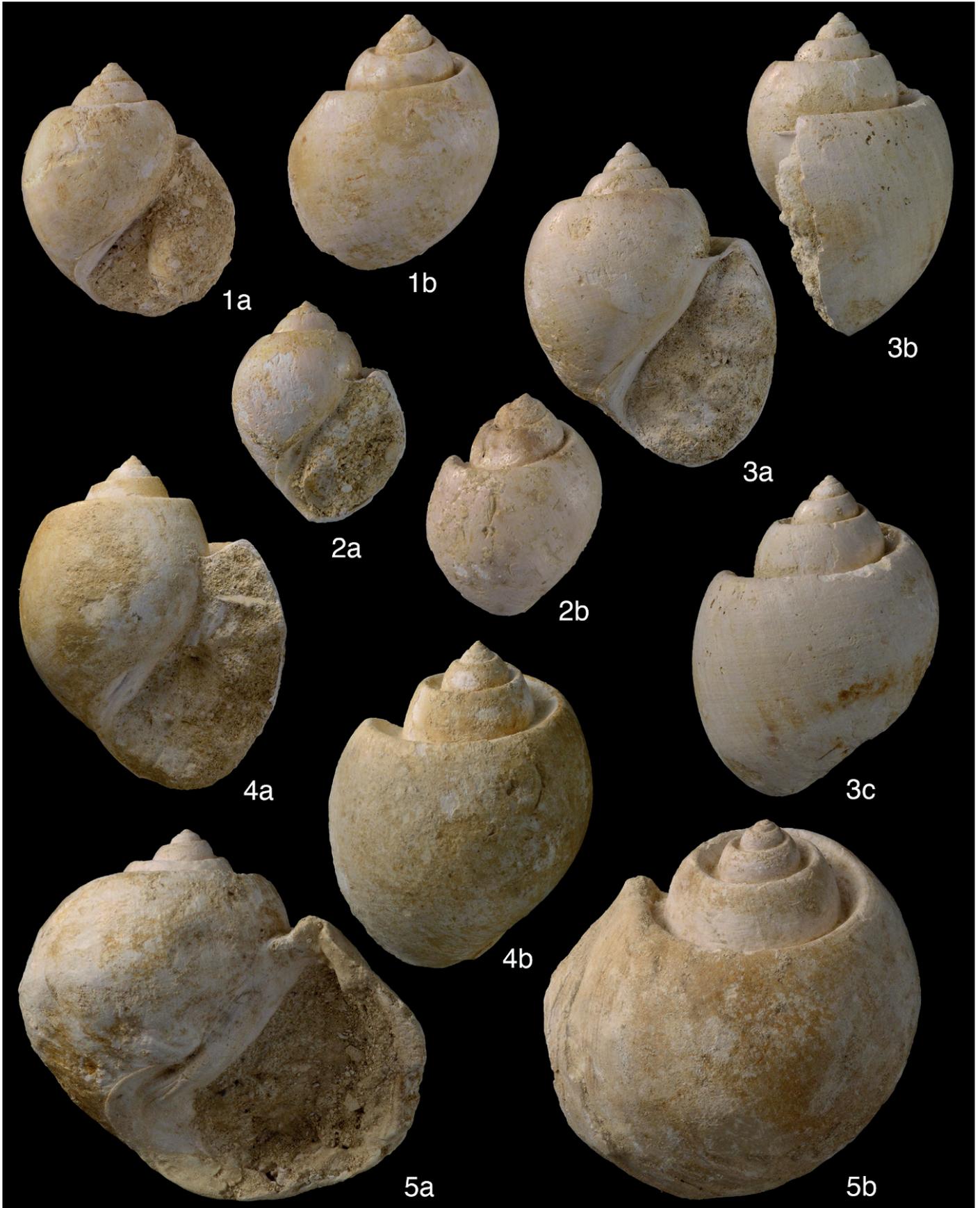


Planche 1. *Pachycrommium gourguesi* nov. sp. Bartonien (Éocène moyen) de Pédelail, Horsarrieu (Landes). **1a-b** : Paratype MNHN.F.A90020 (coll. Buisson), h: 22,8 mm. **2a-b** : Paratype MNHN.F.A90019 (coll. Buisson), h: 16,4 mm. – **3a-c**. Holotype MNHN.F.A90017 (coll. Buisson), h: 37,0 mm. **4a-b** : Paratype MNHN.F.A90021 (coll. Buisson), h: 48,2 mm. **5a-b** : Paratype MNHN.F.A90022 (coll. Coppini), h: 66,4 mm

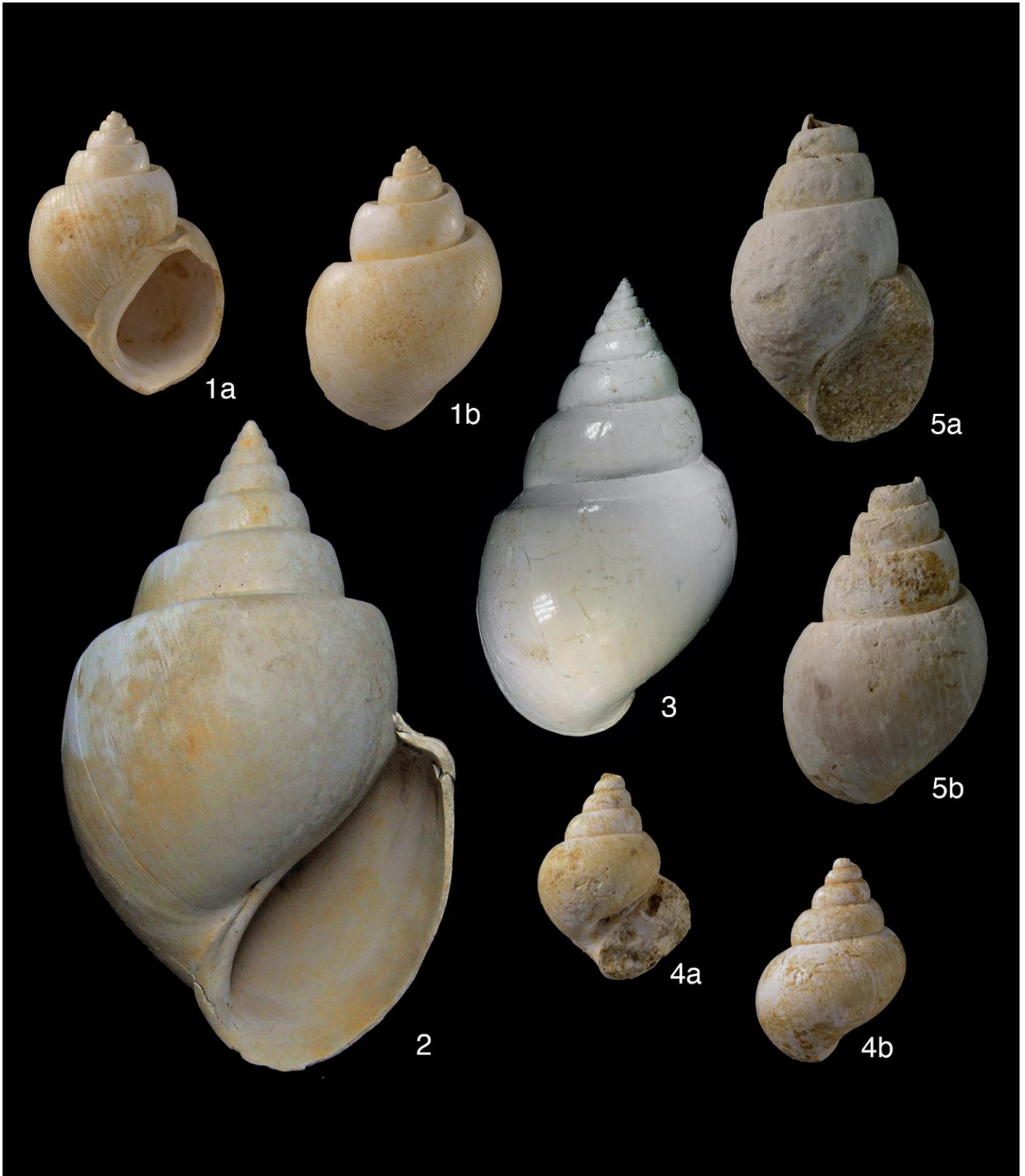


Planche 2. **1a-b** : *Pachycrommium eburnoides* (Grateloup, 1834), Burdigalien (Miocène Inférieur) de Cabanne, Saint-Paul-lès-Dax (Landes), MNHN.F.A30406 (coll. Faullummel), h: 26,0 mm. **2** : *Pachycrommium scalariforme* (Deshayes, 1825), Lutétien (Éocène moyen) de Maulette (Yvelines), (coll. Ledon), h: 120,0 mm. **3** : *Pachycrommium scalariforme* (Deshayes, 1825), Lutétien (Éocène moyen) de Châteaurouge, Cauvigny (Oise) (coll. Boucher), h: 68,0 mm. **4a-b** : *Pachycrommium acuminatum* (Lamarck, 1804), Bartonien (Éocène moyen) de Pédelail, Horsarrieu (Landes) MNHN.F.A88743 (coll. Buisson), h: 16,4 mm. **5a-b** : *Pachycrommium gabayense* Pacaud & Ledon, 2014, Bartonien (Éocène moyen) de Pédelail, Horsarrieu (Landes) MNHN.F.A88742 (coll. Buisson), h: 39,8 mm

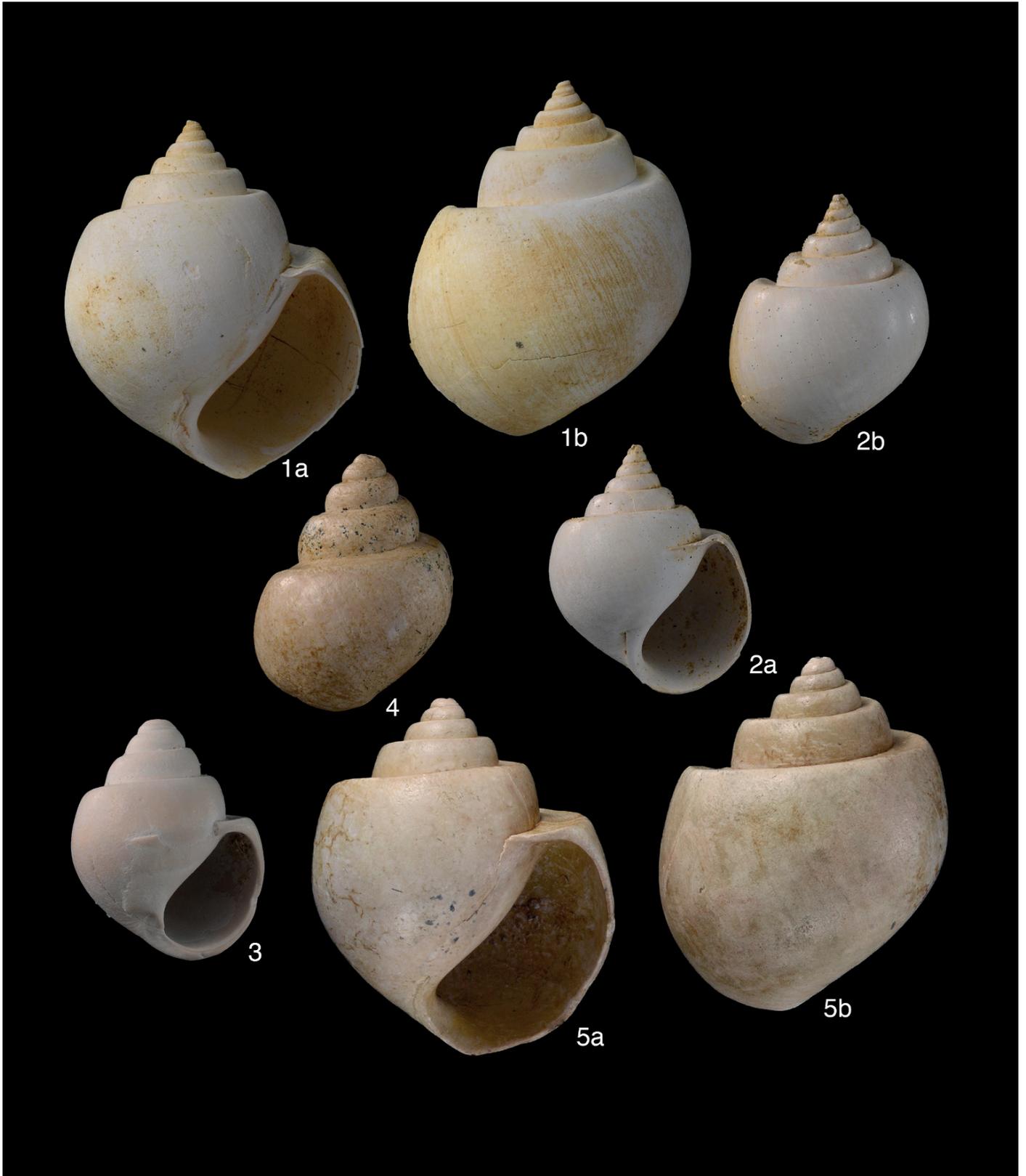


Planche 3. **1a-b** : *Pachycrommium suessoniense* (d'Orbigny, 1850), Cuisien (Yprésien, Éocène inférieur) de Celles-sur-Aisne (Aisne), MNHN.F.90015 (coll. Pacaud), h. 64,7 mm. **2a-b** : *Pachycrommium suessoniense* (d'Orbigny, 1850), Cuisien (Yprésien, Éocène inférieur) de Celles-sur-Aisne (Aisne), MNHN.F.90014 (coll. Pacaud), h. 30,7 mm. **3** : *Pachycrommium hybridum* (Lamarck, 1804), Auversien (Bartoniien, Éocène moyen) de la sablière Heudebert, Baron (Oise), MNHN.F.A90016 (coll. Pacaud), h: 25,8 mm. **4** : *Pachycrommium hybridum* (Lamarck, 1804), Auversien (Bartoniien, Éocène moyen) de Bézu-le-Guéry (Aisne), MNHN.F.A31158 (coll. Faullummel), h: 27,7 mm. **5a-b** : *Pachycrommium hybridum* (Lamarck, 1804), Auversien (Bartoniien, Éocène moyen) de de Bézu-le-Guéry (Aisne), MNHN.F.A58063 (coll. Pacaud), h: 61,0 mm.

**Description d'une espèce nouvelle de *Pseudomiltha*
(Mollusca, Bivalvia, Lucinidae) endémique
du Bartonien (Éocène moyen)
de Pédelail, Horsarrieu (Landes)¹**

par Jean-Michel Pacaud *, Sébastien Coppini **, Sébastien Buisson ***
& Frédéric Meunier ****

* CR2P Centre de Recherche en Paléontologie – Paris, Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Université,
CNRS, 57 rue Cuvier, CP 38, 75005 Paris (France).

E-Mail : pacaud@mnhn.fr

** 30 rue Lantiez, 75017 Paris

E-Mail : bigfish027@hotmail.com

*** 11 rue Adélaïde Hautval, Résidence Vauban, Appt A103, 33390 Blaye

E-Mail : sebbuisson5@gmail.com

**** 18 rue Denis Papin, 33400 Talence

E-Mail : meunier.frederic@gmail.com

RÉSUMÉ

L'espèce nouvelle endémique *Pseudomiltha horcsarriu* nov. sp. est décrite des argiles sableuses bartoniennes (Éocène moyen) de Pédelail, Horsarrieu (Landes). C'est la seconde très grande espèce de *Pseudomiltha* décrite à l'Éocène en France. Par ailleurs, les noms « *Myrtea* » *toamasina* nom. nov., *Epicodakia boamilliensis* nom. nov., « *Lucina* » *hungarica* nom. nov. et *Lucina dickersoni* nom. nov. sont respectivement proposés pour corriger les homonymies *Lucina elongata* Odhner, 1919 non *Lucina corbarica elongata* Leymerie, 1846, *Lucina (Codakia) quadrata* Angas, 1877, *Lucina quadrata* (Dickerson, 1914) et *Lucina quadrata* Kutassy, 1933 non *Lucina corbarica quadrata* Leymerie, 1846.

Mots-clés : Mollusca, Bivalvia, Lucinidae, *Pseudomiltha*, Éocène, Bartonien, Bassin d'Aquitaine, nouvelle espèce.

**Description of a new endemic species of *Pseudomiltha* (Mollusca, Bivalvia, Lucinidae) of the Bartonian (Middle Eocene)
from Pédelail, Horsarrieu (Landes)**

ABSTRACT

The new species endemic *Pseudomiltha horcsarriu* nov. sp. of the bartonian sandy clay (Middle Eocene) from Pédelail, Horsarrieu (Landes) is described. This is the second very large species of *Pseudomiltha* described of the Eocene in France. Moreover, the names « *Myrtea* » *toamasina* nom. nov., *Epicodakia boamilliensis* nom. nov., « *Lucina* » *hungarica* nom. nov. and *Lucina dickersoni* nom. nov. are proposed here to correct respectively the homonymy *Lucina elongata* Odhner, 1919 non *Lucina corbarica elongata* Leymerie, 1846, *Lucina (Codakia) quadrata* Angas, 1877, *Lucina quadrata* (Dickerson, 1914) and *Lucina quadrata* Kutassy, 1933 non *Lucina corbarica quadrata* Leymerie, 1846.

Key words: Mollusca, Bivalvia, Lucinidae, *Pseudomiltha*, Eocene, Bartonian, Aquitaine Basin, new species.

I. Introduction

Dans le registre fossile, les Lucinidae ont une longue et riche histoire durant le Mésozoïque et le Cénozoïque (CHAVAN 1937, 1938, 1969). L'espèce nouvelle des argiles sableuses du Bartonien (Éocène moyen) de Pédelail, Horsarrieu (Landes) que nous décrivons ici est le second plus grand taxon de la famille des Lucinidae décrit à l'Éocène en France et est assigné au genre *Pseudomiltha* Fischer P., 1887 (Espèce type : *Lucina gigantea* Deshayes, 1825 par monotypie). La grande taille est souvent considérée comme une caractéristique des bivalves chimiosymbiotiques (TAYLOR & GLOVER, 2009, 2021). Actuellement, les Lucinidae ne sont pas significativement plus grands que d'autres bivalves hétérodontes ; la plupart des espèces se situent dans une fourchette de taille de 5,0 à 30,0 mm. Par contre, durant le Cénozoïque plusieurs espèces fossiles de Lucinidae présentent des dimensions considérablement plus grandes que toutes les espèces vivantes connues. On peut ainsi citer par exemple les taxons suivants : *Hadracina xenica* Woodring, 1982 du Miocène du Panama (Lap : 115,0 mm) (WOODRING, 1982 : 623-624, pl. 95, fig. 6, 9), *Bulacanites obtusiplicatus* KASE & AGUILAR, 2007 du Pliocène des Philippines (Lap : 120,0 mm) (KASE & AGUILAR, 2007 : 178-181, fig. 2-3), *Pseudomiltha gigantea* (DESHAYES, 1825), Pl. 2, fig. 1, du Lutétien du bassin de Paris (Lap : 124,5 mm) (DESHAYES, 1825 : 91-92, pl. 15, fig. 11-12), *Hadracina augustana* Gardner, 1951 de l'Éocène moyen de l'Alabama (USA) (Lap : 145,0 mm) (GARDNER, 1951 : 9, fig. 1a-e), *Loripes goliath* Yokoyama, 1928 du Miocène de Taiwan (Lap : 150,0 mm) (YOKOYAMA, 1928 : 86, pl. 9, fig. 8 ; pl. 10, fig. 1), *Cryptolucina megaseiydes* Saul, Squires & Godert, 1996 de l'Éocène de Washington (USA) (Lap : 180,0 mm) (SAUL *et al.*, 1996 : 791, fig. 2.1-6, 3.1-4), *Saxolucina (Megaxinus) matsushitai* Matsumoto 1971 du Miocène du Japon (Lap : 183,0 mm) (MATSUMOTO, 1971), *Lucina maxima* Martin, 1883 du Miocène d'Indonésie (Lap : 213,0 mm) (MARTIN, 1883 : 248 ; KASE & AGUILAR 2007 : 181), *Nipponothracia gigantea* (Shikama, 1968) du Miocène moyen du Japon (Lap : 220,0 mm) (KASE *et al.*, 2007 : 296-297, fig. 2-8) et *Superlucina*

megameris (Dall, 1901) de l'Éocène de la Jamaïque, le plus grand Lucinidae jusqu'ici décrit, avec une hauteur de 230,0 mm (TAYLOR & GLOVER, 2009 : 99-100, pl. 1, fig. 1-6 ; pl. 2, fig. 3-4).

Les espèces cénozoïques du genre *Pseudomiltha* sont représentées en France par 11 taxons (voir Tableau 1) ; l'espèce la plus ancienne, *P. coquandiana* (d'Orbigny, 1844) [= *L. corbarica* Leymerie, 1846], remonte au Thanétien (Paléocène supérieur) (PLAZIAT, 1970 : 55). Concernant le bassin d'Aquitaine, nous n'avons trouvé aucune observation concernant l'espèce discutée ici dans les courtes listes plus ou moins inspirées des coquilles du bassin de Paris dans les articles de BENOIST (1887), de LAMBERT (1914), d'ABRARD (1931) ou de LARROUDÉ (1967). Seul FABRE (1939 : 239) notait la présence d'une espèce de Lucinidae de taille moyenne, sur la base du matériel récolté par Marcel Neuville et rapportait les spécimens de Pédelail à *Phacoides (Miltha) cuvieri* (Bayan, 1873) du Cuisien (Éocène inférieur) et du Lutétien (Éocène moyen) du bassin de Paris. Rappelons toutefois que le nom *cuvieri* Bayan, 1873 est superflu, en effet BAYAN (1873 : 128), relevant une pseudo-honymie primaire entre les taxons *Lucina defrancei* Deshayes, 1857 et *Lucina defranciana* d'Orbigny, 1846 [= *Lucina pulchella* Agassiz, 1845], introduit bien inutilement le nouveau nom *Lucina cuvieri*. En effet, le nom *defrancei* donné par Deshayes n'est pas un homonyme primaire plus récent de *Lucina defranciana* d'Orbigny, 1846 (orthographe variante) malgré la dédicace à Jacques-Louis Marin DeFrance ; l'usage prédominant du nom *Lucina defrancei* Deshayes, 1857 est ici maintenu. Par ailleurs, le nom *Lucina defrancei* d'Orbigny, 1846, cité par COSSMANN (1887 : 27), est une émendation injustifiée de *Lucina defranciana*. Ceci étant, les spécimens cités sous le nom de *Lucina cuvieri* par Fabre ne correspondent pas au taxon introduit par Deshayes mais à une espèce particulière, *Retrolucina neuvillei* (COSSMANN, 1921) nov. comb., que nous avons nous-mêmes récolté dans les argiles sableuses de Pédelail, Horsarrieu (Landes) [MNHN.F.A90047]. *R. neuvillei*, proche de *R. defrancei* (DESHAYES, 1857), en diffère par ses crochets situés plus en avant, par sa lunule plus courte,

<i>Pseudomiltha argus</i> (Melleville, 1843)	Ilerdien-Cuisien [Aude-Bassin de Paris]
<i>Pseudomiltha caillati</i> (Deshayes, 1857)	Lutétien [Bassin de Paris]
<i>Pseudomiltha coquandiana</i> (d'Orbigny, 1844)	Thanétien-Ilerdien [Aude]
<i>Pseudomiltha delbosii</i> (d'Orbigny, 1852)	Rupélien [Gironde]
<i>Pseudomiltha escheri</i> (Mayer, 1870)	Cuisien [Bassin de Paris]
<i>Pseudomiltha gigantea</i> (Deshayes, 1825)	Lutétien-Bartonien [Bassin de Paris]
<i>Pseudomiltha horsarrii</i> nov. sp.	Bartonien [Landes]
<i>Pseudomiltha mutabilis</i> (Lamarck, 1807)	Lutétien [Bassin de Paris]
<i>Pseudomiltha quadrata</i> (Leymerie, 1846)	Ilerdien [Aude]
<i>Pseudomiltha sherborni</i> Le Renard, 1994	Cuisien [Bassin de Paris]
<i>Pachycrommium productum</i> (Deshayes, 1864)	Bartonien [Paris Basin]
<i>Pseudomiltha subcircularis</i> (Deshayes, 1857)	Cuisien [Bassin de Paris]

Tab 1. Inventaire des espèces du Paléogène français assignées au genre *Pseudomiltha* Fischer P., 1887.

plus creusée et surtout par une disposition différente de ses dents cardinales (COSSMANN, 1921 : 93-94, pl. 5, fig. 45-48). L'espèce nouvelle décrite ici se distingue radicalement de cette espèce syntopique du gisement bartonien de Pédelail.

Dans son Synopsis des mollusques du bassin d'Aquitaine, étude qui complète alors la première étape en cours de publication sur le Néogène du bassin d'Aquitaine, COSSMANN (1921) entreprend l'étude des bivalves de l'Éocène et de l'Oligocène des gisements de la même région. Dans cet important mémoire, dans lequel il passe en revue tous les bivalves depuis le Cuisien (Éocène inférieur) jusqu'au Rupélien (Oligocène inférieur), Cossmann ne fait aucune mention de notre coquille ; il semble donc que l'exploration du gisement de Pédelail par Marcel Neuville, qui a fourni une faune de bivalve importante à partir de laquelle l'auteur a travaillé, n'ait pas permis de trouver ces grandes valves de *Pseudomiltha*, récoltées dans les couches fossilifères les plus basses. Nous n'avons en effet observé aucun spécimen, même fragmentaire, dans la collection Neuville conservée à l'Université de Bordeaux, à Talence. Les exemplaires discutés ici se distinguent très nettement de *Lucina gigantea* Deshayes, 1825, espèce type du genre *Pseudomiltha* Fischer P., 1887 et seul autre représentant de Lucinidae fossile de grande taille à l'Éocène en France, par des caractères constants. Cette note propose donc un supplément à la connaissance des mollusques fossiles de l'Éocène de cette région.

Abréviations des références aux collections

MNHN.F	Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Collection de Paléontologie (France).
UB	Université de Bordeaux (France).

Autres abréviations

<i>iada</i>	Trace d'insertion du muscle adducteur antérieur.
<i>iadp</i>	Trace d'insertion du muscle adducteur postérieur.
<i>irap</i>	Trace d'insertion du muscle rétracteur antérieur du pied.
<i>lap</i>	Longueur antéro-postérieure.
<i>lp</i>	Ligne palléale.
<i>mi</i>	Marge intérieure de la coquille.
<i>sp</i>	Sulcus postérieur.
<i>vsp</i>	Vaisseau sanguin palléal.
<i>ada</i>	Aire dorsale antérieure.
<i>adp</i>	Aire dorsale postérieure.

II. Systématique

Classe Bivalvia Linnaeus, 1758
Ordre Lucinida Gray, 1854
Super-famille Lucinoidea Fleming, 1828
Famille Lucinidae Fleming, 1828
Genre <i>Pseudomiltha</i> Fischer, 1887
Espèce type : <i>Lucina gigantea</i> Deshayes, 1825 par monotypie
Localité/âge: France, Éocène

Remarques

Le genre *Pseudomiltha* n'a pas réellement été défini par FISCHER (1887 : 1144), il écrit en effet : « *Quelques formes*

éocènes ne diffèrent des Miltha que par leurs dents cardinales effacées [L. gigantea, Deshayes]. On pourrait appliquer à ce groupe le nom de *Pseudomiltha* ». C'est COSSMANN (1913 : 81, fig. 92) qui donne plus tard des précisions et des caractères qui permettent de reconnaître ce genre : « [...] caractérisé par l'absence complète des cardinales atrophiées, surtout par l'existence d'une interruption ou coupure échancrée (i) sur le bord dorsal des deux valves, limitant le corselet qui s'étend de i au crochet ; celui-ci est à peine proéminent, ce qui est surprenant pour la grande taille qu'atteignent habituellement les valves. La surface interne porte des oscules irréguliers ou des lignes rayonnantes ; la digitation antérieure — qui prolonge l'adducteur — est très longue et étroite, elle s'étend jusqu'à l'aplomb du crochet, le long de la ligne palléale ; celle-ci forme une zone frangée, à quelque distance du bord lisse. Il est bien certain que *Pseudomiltha* ressemble à *Megaxinus Brugn.*, Section de *Miltha* à charnière édentée et à digitation musculaire allongée ; mais elle s'en écarte absolument par son bord dorsal coupé à l'extrémité du corselet, par sa digitation plus parallèle au bord, tandis que chez *Megaxinus*, cette digitation forme la corde rectiligne de l'arc palléal ; en outre, *Megaxinus* a la lunule plus creuse (il n'y en a pas pour ainsi dire chez *Pseudomiltha*) et la surface interne montre une cicatrice obsolète, mais constante, qui traverse en biais de la nymphé à l'adducteur digité ».

Pseudomiltha horcsarriu nov. sp.

(Pl. 1, Fig. 1a-ce ; text-fig. 2)

Matériel-type. Holotype MNHN.F.A89722, valve droite (coll. Coppini), paratype, 1 ex. aux valves en connexion (coll. Coppini).

Localité type. Pédelail, Horsarriu (Landes).

Etage type. Argiles sableuses de la base du Calcaire de Brassempouy, Bartonien (Éocène moyen).

Étymologie. De sa localité type, « Horcs Arriu » en occitan. Nom donné en apposition.

Autre matériel examiné. 2 ex. (coll. Buisson).

Dimensions. Holotype. Hauteur : 124,9 mm – Longueur antéro-postérieure [lap] : 131,2 mm.

Description. La coquille est de grande taille, presque aussi haute que large ([lap] du paratype : 152,0 mm), au test relativement épais (épaisseur de la coquille à la marge [mi] : 3,0 mm ; près de la cicatrice de l'insertion du muscle adducteur postérieur [iadp] : 4,7 mm), de forme suborbiculaire, oblique, subéquilatérale, relativement convexe. L'aire dorsale postérieure [adp] est large, nettement déclive en arrière du crochet, bien marquée, délimitée par un sulcus postérieur [sp], puis présente une rupture de profil nette, dans sa partie margino-ventrale, le bord antérieur est largement arrondi. L'aire dorsale antérieure [ada] est nettement déclive en avant du crochet, délimitée par une lunule large, nettement excavée, lancéolée, fortement marquée par les accroissements. La surface dorsale est ornée de lamelles comarginales arrondies, rugueuses, assez régulières, avec plusieurs arrêts de croissance. La sculpture radiale est absente mais de légères stries radiales sont présentes sur la coquille juvénile. L'umbo est large et proéminent. L'escutcheon est large et profond, bordé de lamelles élevées.

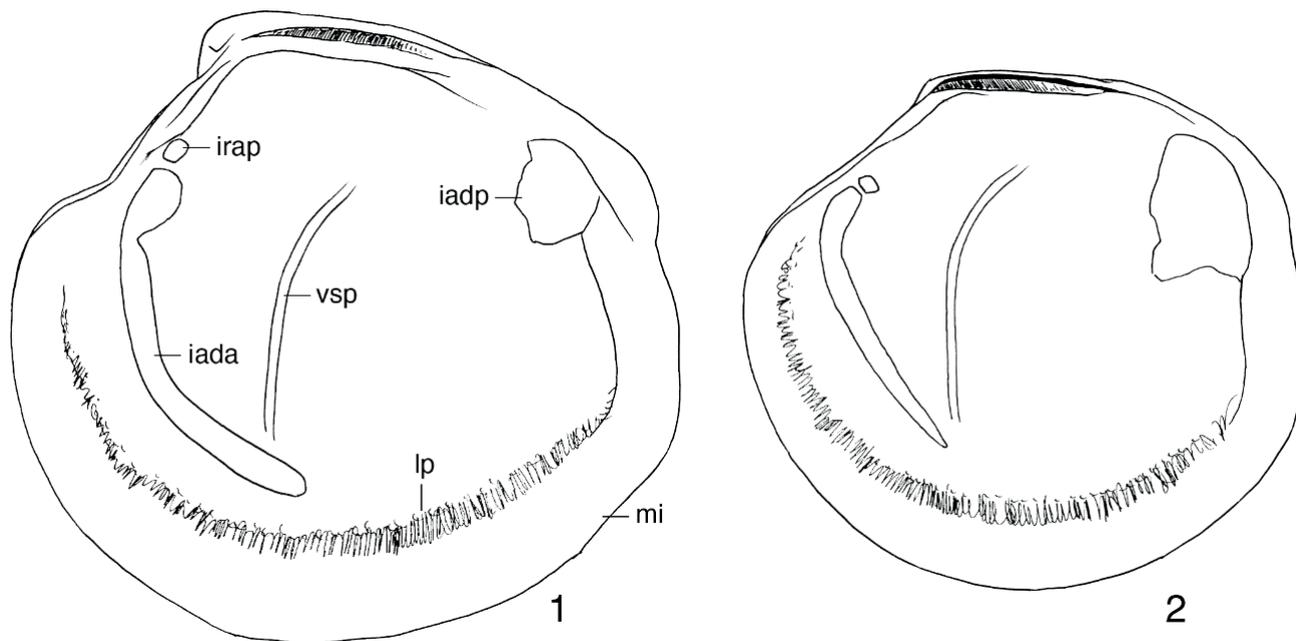


Fig. 1. Intérieur de la valve droite. **1** : *Pseudomiltha horcsarriu* nov. sp. Holotype MNHN.F.A89722 (coll. Coppini), Bartonien (Éocène moyen) de Pédailail, Horsarriu (Landes). **2** : *Pseudomiltha gigantea* (Deshayes, 1825), du Lutétien (Éocène moyen) des Boves, Parnes (Oise), MNHN.F.A90042 (coll. Sarazin), **iada** : trace d'insertion du muscle adducteur antérieur. – **iadp** : trace d'insertion du muscle adducteur postérieur. – **irap** : trace d'insertion du muscle rétracteur antérieur du pied. – **lp** : ligne palléale. – **vsp** : vaisseau sanguin palléal. – **mi** : marge intérieure.

La charnière est édentée. La cicatrice de l'insertion du muscle adducteur antérieur [iada] est extrêmement longue, large et arquée. La cicatrice musculaire est parallèle à la ligne palléale [lp], mais largement séparée de celle-ci, se terminant antérieurement avant la ligne médiane de la coquille ; elle est surmontée postérieurement par la cicatrice de l'insertion du muscle rétracteur antérieur du pied [irap], petite et arrondie. La partie dorsale de la cicatrice de l'insertion du muscle adducteur antérieur se termine en pointe. La cicatrice de l'insertion du muscle adducteur postérieur [iadp] est large, quadrangulaire et irrégulière. La ligne palléale [lp] est continue, avec de nombreuses projections dorsales complexes et lobées. La zone à l'intérieur de la ligne palléale montre de nombreuses petites marques circulaires représentant les divers points d'attaches du manteau. L'empreinte du vaisseau sanguin palléal [vsp] est marquée par un sillon incurvé s'étendant de la zone dorsale postérieure à l'extrémité postérieure de la cicatrice du muscle adducteur antérieur. La marge intérieure [mi] de la coquille, à l'extérieur de la ligne palléale, est lisse.

IV. Discussion

Pseudomiltha horcsarriu nov. sp. diffère de l'espèce type *P. gigantea* (Deshayes, 1825) du Lutétien et du Bartonien (Éocène moyen) du bassin de Paris (Pl. 2, fig. 1-2) par des dimensions légèrement supérieures, par des valves suborbiculaires, subéquivalentes, plus convexes, par l'aire dorsale postérieure [adp] nettement déclive en arrière du crochet et marquée par un sulcus [sp], totalement absent chez *L. gigantea*, par une rupture de profil nette dans sa partie margino-ventrale, par

le bord antérieur plus largement arrondi, par l'aire dorsale antérieure [ada] nettement déclive en avant du crochet, par une lunule plus large, plus nettement excavée, lancéolée, fortement marquée par les accroissements. Outre les arrêts de croissance, la surface dorsale est ornée de lamelles comarginales arrondies plus rugueuses, assez régulières. L'umbo est plus large et plus proéminent. La cicatrice de l'insertion du muscle adducteur antérieur [iada] est plus longue, plus arquée, se terminant antérieurement au niveau de la ligne médiane de la coquille et dépassant l'empreinte du vaisseau sanguin palléal [vsp]. La cicatrice de l'insertion du muscle adducteur postérieur [iadp] est moins large, bien plus petite et située plus haute.

La similitude de galbe et de taille avec les taxons « *Lucina* » *prominensis* Oppenheim, 1901 et « *Lucina* » *illyrica* Oppenheim, 1904 de l'Éocène supérieur de Bosnie-Herzégovine, de Croatie et des Alpes-de-Haute-Provence (OPPENHEIM, 1901 ; DAINELLI, 1904 ; BOUSSAC, 1911b) n'est probablement que superficielle. Les spécimens sont de préservation médiocre et les diverses illustrations ne présentent aucun caractère discriminant ; l'intérieure des valves est par ailleurs inconnu. COSSMANN (1901 : 203) écrit : « *Lucina illyrica*, n. sp., grande coquille du groupe de *L. corbarica* Leym. et qui n'est peut-être qu'une déformation de *L. prominensis* ». Nous sommes donc peu enclins à rapporter l'espèce du Bartonien de Pédailail à l'une de ces espèces priaboniennes peu connues.

Les espèces *Lucina pseudogigantea*, *L. postalensis* et *L. silenus*, décrites par OPPENHEIM (1896 : 154-155, pl. 12, fig. 3-4 ; pl. 15, fig. 8) du Lutétien (Éocène moyen) de Monte

Postale (Italie), diffèrent peu de *Pseudomiltha gigantea* (Deshayes, 1825) et ne présente ni sulcus sur l'aire dorsale postérieure [adp], ni une large lunule, nettement excavée et lancéolée, délimitant une aire dorsale antérieure [ada], ni les dimensions de *P. horsarrii* nov. sp. ; ces taxons en diffèrent donc nettement. L'espèce *L. supragigantea* De Gregorio, 1894 [= *Lucina pullensis* Oppenheim, 1894] du Lutétien (Éocène moyen) de Monte Postale et du Bartonien (Éocène moyen) de Monte Pulli (Italie) et de Biarritz (France) est bien plus proche de notre espèce nouvelle par la présence d'un sulcus sur l'aire dorsale postérieure [adp] et d'une lunule large et nettement excavée (DE GREGORIO, 1894 : 36-37, pl. 8, fig. 221-222 ; OPPENHEIM, 1894 : 348-349, pl. 22, fig. 4-5 ; pl. 24, fig. 1 ; BOUSSAC, 1911a : 32, pl. 7, fig. 15 ; COSSMANN, 1921 : 94-95, pl. 5, fig. 55-57 ; MALARODA, 1954 : 25, pl. 8, fig. 14-15). Cependant, par ses dimensions plus faibles, par son contour subquadrangulaire, par sa coquille moins convexe, ornée de lamelles comarginales plus fortes, bien plus irrégulières, par son sulcus délimitant une zone postérieure plus large, par son umbo plus large, moins proéminent et par son aire dorsale antérieure [ada] non déclive en avant du crochet, ce taxon diffère de *P. horsarrii* nov. sp. Par ailleurs, la présence sur cette espèce de dents cardinales à la charnière (COSSMANN, 1921 : 94), la sépare radicalement des *Pseudomiltha* dont la charnière est édentée.

Pseudomiltha coquandiana (d'Orbigny, 1844) [= *Lucina corbarica* Leymerie, 1846] du Thanétien (Paléocène supérieur) et de l'Ilerdien (Yprésien, Éocène inférieur) [MNHN.F.A10600, A71584, A89337, A89338, A89339, A89340, A89341, A89342] des Corbières (D'ORBIGNY, 1844 : 120-122, pl. 282, fig. 1-2 ; 1850 : 324, n° 494 ; LEYMERIE, 1846 : 361, n° 16, pl. 14, fig. 5 ; D'ARCHIAC, 1850 : 260 ; PACAUD, 2007 : 58-59) (Pl. 2, fig. 3-4) en diffère par des dimensions plus faibles, aux valves plus nettement orbiculaires et inéquilatérales, par son aire dorsale postérieure [adp] sans rupture de profil, nettement arrondi, par son aire dorsale antérieure [ada] fortement déclive, verticale, bilobée, marquée par une lunule plus étroite, plus profonde et plus longue. La surface dorsale est ornée de lamelles comarginales, rugueuses, espacées et irrégulières. Les taxons *Lucina corbarica regularis* Leymerie, 1846 et *L. corbarica elongata* Leymerie, 1846, provenant des mêmes gisements (LEYMERIE, 1846 : 361, n° 16, pl. 14, fig. 5 et 7), publiées par le même auteur et dans le même ouvrage, sont considérées comme des synonymes subjectifs de *Lucina corbarica* Leymerie, 1846 par DONCIEUX (1911 : 134-135) [et de fait de *L. coquandiana* d'Orbigny, 1844]. Quant à *Pseudomiltha quadrata* (Leymerie, 1846) nov. comb., toujours des mêmes gisements (LEYMERIE, 1846 : 361, n° 16, pl. 14, fig. 6 ; DONCIEUX, 1911 : 135-136), elle est totalement différente de *P. coquandiana*. Elle diffère de *P. horsarrii* nov. sp. par ses dimensions plus faibles, par sa coquille subquadrangulaire, par sa Longueur antéro-postérieure plus importante que sa hauteur, par son aire dorsale postérieure [adp] bien plus large et peu déclive et par son aire dorsale antérieure [ada] nettement tronquée.

On notera d'une part, que les espèces actuelles *Lucina elongata* Odhner, 1919 et *Lucina (Codakia) quadrata* Angas, 1877 ainsi que l'espèce fossile *Lucina quadrata* Kutassy,

1933 sont respectivement des homonymes primaires plus récent de *Lucina corbarica elongata* Leymerie, 1846 et de *Lucina corbarica quadrata* Leymerie, 1846 ; ces taxons sont de fait nomenclaturalement invalides et ne peuvent conserver ces noms. Ces espèces ne sont plus actuellement considérées comme congénériques et l'usage prédominant des noms *Pseudomiltha coquandiana* (d'Orbigny, 1844) [= *Lucina corbarica elongata* Leymerie, 1846], *Pseudomiltha quadrata* (Leymerie, 1846) et « *Lucina* » *quadrata* Kutassy, 1933 pour



Fig. 2. *Pseudomiltha horsarrii* nov. sp. Paratype (coll. Coppini), Bartonien de Pédelail, Horsarrieu (Landes), vues des valves droite et gauche d'un exemplaire aux valves en connexion, lap : 152,0 mm. (Photo Coppini).

les espèces fossiles et « *Myrtea* » *elongata* (Odhner, 1919) (GBIF – the Global Biodiversity Information Facility. <https://www.gbif.org/species/6523426>) et *Epicodakia quadrata* (Angas, 1877) (IREDALE & McMICHAEL, 1962 : 18) pour les espèces actuelles pourrait être maintenu mais le cas devrait être obligatoirement soumis à la Commission Internationale de Nomenclature pour une décision dans l'exercice de ses pleins pouvoirs. D'autre part, l'espèce fossile *Phacoides quadrata* Dickerson, 1914 du Paléocène (Martinez Formation) de Lake County (Californie, USA) (DICKERSON, 1914 : 131-132, pl. 10, fig. 6) est un homonyme secondaire plus récent (dans le genre *Lucina* – MOORE, 1988 : D8, pl. 4, fig. 11) et ne peut également conserver ce nom. Dans ces conditions, nous proposons pour *Lucina elongata* Odhner, 1919, espèce actuelle de Tamatave (Madagascar) (ODHNER, 1919 : 26-27, pl. 2, fig. 19) le nouveau nom « *Myrtea* » *toamasina* nom. nov. Etymologie : de sa localité type, Tamatave, « Toamasina » en malgache. Nom donné en apposition. Cette espèce n'est pas un Lucinidae et appartient plus probablement au Semelidae (TAYLOR & GLOVER, 2021 : 14). Nous proposons également pour *Lucina (Codakia) quadrata* Angas, 1877, espèce actuelle de Port Jackson (Australie) le nouveau nom *Epicodakia boamilliensis* nom. nov. Etymologie : de sa localité type, Shark Island, Port Jackson (Australie), appelée « Bo-a-Millie » par les Aborigènes d'Australie (ATTENBROW, 2010 : 12). Nous proposons aussi pour *Lucina quadrata* Kutassy, 1933, du Trias de Hongrie (KUTASSY, 1933 : 233, pl. 2, fig. 32) le nouveau nom « *Lucina* » *hungarica* nom. nov. Etymologie : de son pays d'origine. Enfin, nous proposons pour *Lucina quadrata* (Dickerson, 1914) du Paléocène de Californie le nouveau nom *Lucina dickersoni* nom. nov. Etymologie : dédiée à Roy Ernest Dickerson qui a décrit cette espèce.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Philippe Loubry (MNHN/CNRS) pour les photographies et l'infographie des planches et Bruno Cahuzac (UB) pour l'accès au matériel de Pédelai de la collection Marcel Neuville.

RÉFÉRENCES

ABRARD, R., 1931. – Étude stratigraphique et paléontologique des calcaires de Saint-Palais et de Blaye. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 5 (1) : 3-20, pl. 1.

ANGAS, G.F., 1877. – Description of one genus and twenty-five species of marine shells from New South Wales. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 171-177, pl. 26.

ARCHIAC, A. d', 1850. Histoire des progrès de la géologie de 1834 à 1849. Tome 3 : Formation nummulitique, Roches ignées ou pyrogènes des époques quaternaire et tertiaire. *Société géologique de France*, Paris, 624 pp.

ATTENBROW, V.J., 2010. – *Sydney's Aboriginal Past. Investigating the Archaeological and Historical Records* (2nd edition), UNSW Press, Sydney, 264 pp.

BAYAN, F., 1873. – *Études faites dans la collection de l'École des Mines sur des fossiles nouveaux ou mal connus*. 2^{ème} fascicule,

Notes sur quelques fossiles tertiaires, Savy, Paris, p. 91-136, pl. 13-15.

BENOIST E.-A., 1887. – Esquisse géologique des terrains tertiaires du Sud-Ouest de la France (suite). *Journal d'Histoire naturelle de Bordeaux et du Sud-Ouest*, 2 (2) : 20-22.

BOUSSAC, J., 1911a. – Études stratigraphiques et paléontologiques sur le Nummulitique de Biarritz. *Annales Hébert. Annales de Stratigraphie et de Paléontologie du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de l'Université de Paris*, 5 : 1-96, pl. 1-24.

BOUSSAC, J., 1911b. – Études paléontologiques sur le nummulitique alpin. *Mémoires pour servir à l'explication de la carte géologique détaillée de la France* : 1-437, pl. 1-22.

CHAVAN, A., 1937. – Essai critique de classification des lucines. *Journal de Conchyliologie*, 81 (2) : 133-153 ; 81 (3) : 193-216 ; 81 (4) : 237-282.

CHAVAN, A., 1938. – Essai critique de classification des lucines. *Journal de Conchyliologie* 82 (1) : 59-97 ; 82 (2) : 105-130 ; 82 (3) : 215-241.

CHAVAN, A., 1969. – *Superfamily Lucinacea* Fleming, 1828. In Moore, R.C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, Mollusca 6, Bivalvia, (2)*. Geological Society of America, Boulder and University of Kansas Press, Lawrence, N491-N518.

COSSMANN, M., 1887. – Catalogue illustré des coquilles fossiles de l'Éocène des Environs de Paris faisant suite aux travaux paléontologiques de G.-P. Deshayes. 2^{ème} fascicule. *Annales de la Société Royale Malacologique de Belgique*, 22 : 3-214, pl. 1-8. [Également publié par COSSMANN, M., 1887 (août) : *Catalogue illustré des coquilles fossiles de l'Éocène des Environs de Paris faisant suite aux travaux paléontologiques de G.-P. DESHAYES*. 2^{ème} fascicule, Société royale Malacologique de Belgique, Bruxelles, 213 p. 8 pls.]

COSSMANN, M., 1901. – [Analyse d'article]. Ueber einige alttertiäre Fannen des Österreichisch-Ungarischen Monarchie, von Dr Paul Oppenheim. Vienne. 1901. — Vol. in-4 de 133 p. avec 9 pl. lith. et 7 figs. dans le texte. Extr. de *Beitr. zur Pal. und geol. Österr. Ungarns und des Orients*, Bd. XIII, Heft III et IV, pp. 144-177, pl. XI-XIX. *Revue critique de Paléozoologie*, 5 (4) : 202-204.

COSSMANN, M., 1913. – Appendice n° 5 au Catalogue illustré des coquilles fossiles de l'Éocène des environs de Paris. *Annales de la Société royale Zoologique et Malacologique de Belgique*, 49 : 19-238, pl. 1-8, text-figs. 1-154. [Également publié par COSSMANN, M., 1913 : *Catalogue illustré des coquilles fossiles de l'Éocène des environs de Paris faisant suite aux travaux paléontologiques de G.-P. Deshayes*. Appendice n° 5, Société royale Malacologique de Belgique, Bruxelles, 224 p., 8 pls, 154 text-figs.]

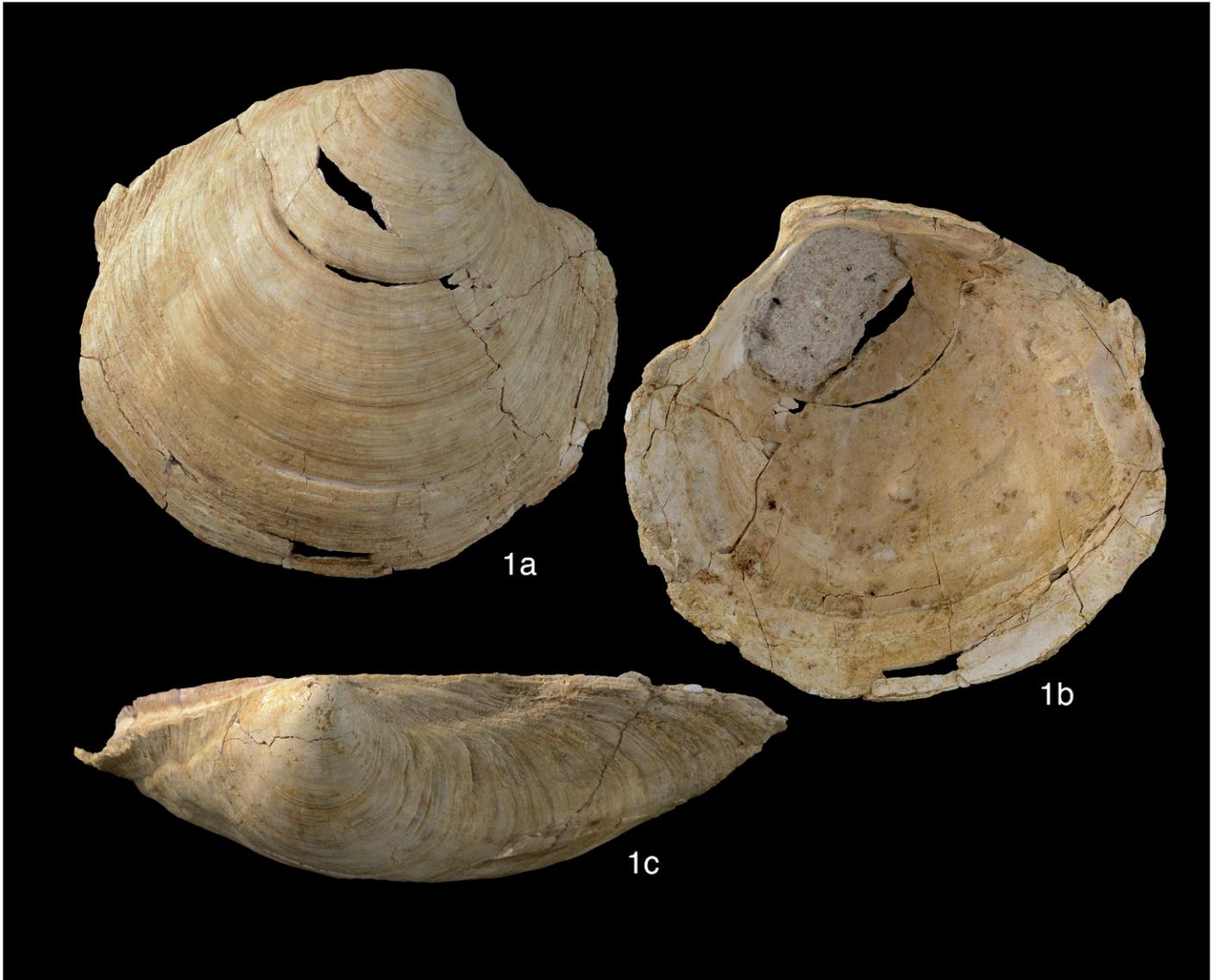
COSSMANN, M., 1921. – Synopsis illustré des mollusques de l'Éocène et de l'Oligocène en Aquitaine. *Mémoires de la Société Géologique de France*, 55 : 1-112, pl. 1-8.

DAINELLI, G., 1904. – La fauna eocenica di Bribir in Dalmazia. Parte prima. *Palaeontographia Italica*, 10:141-273, pl. 15-17.

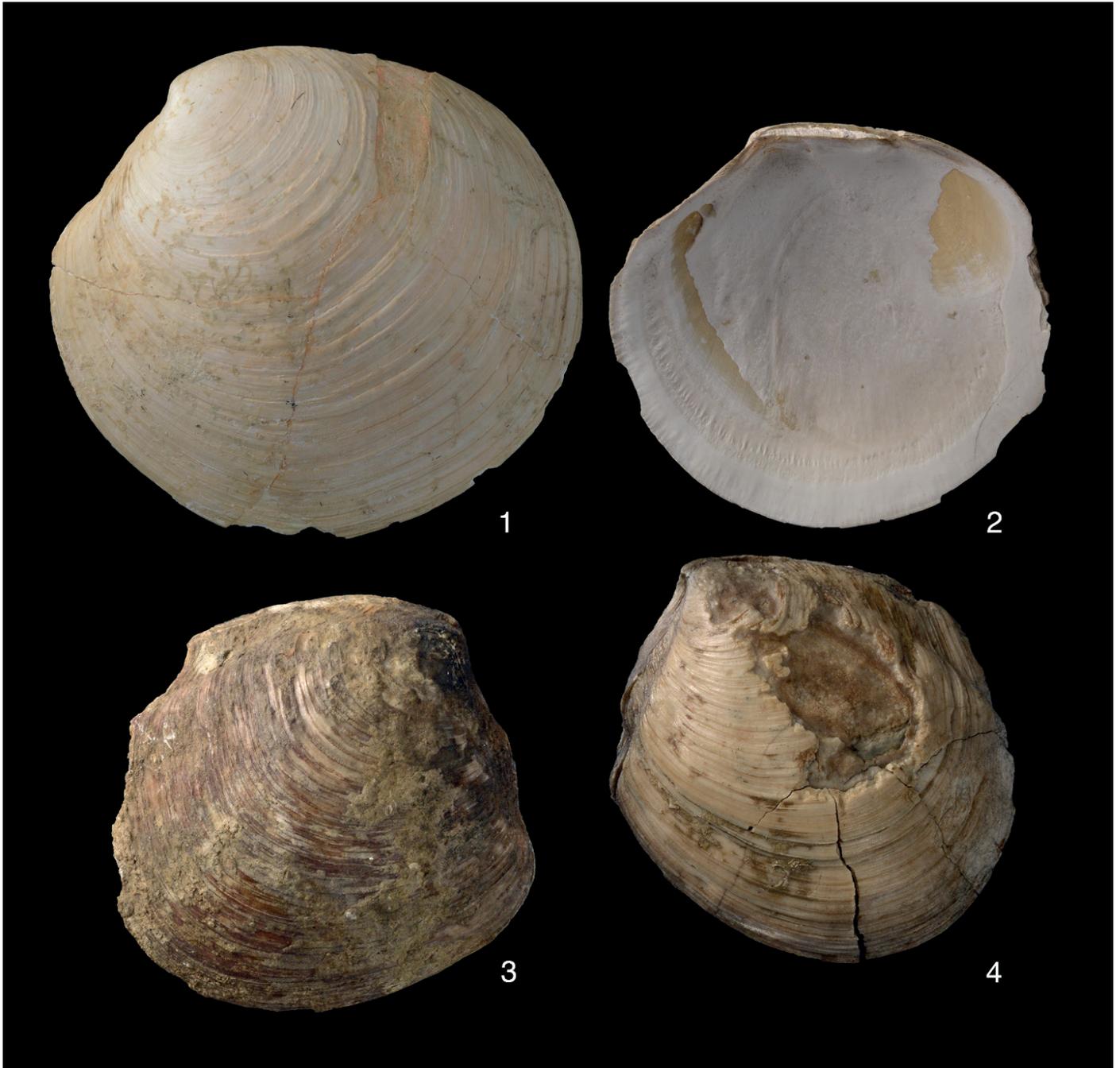
DE GREGORIO, A., 1894. – Description des faunes tertiaires de la Vénétie. Monographie des fossiles éocènes (Étage parisien) de Monte Postale. *Annales de Géologie et de Paléontologie*, 14 : 1-55, pl. 1-9.

DESHAYES, G.-P., 1825. – *Description des coquilles fossiles des environs de Paris*. Tome 1. Livraisons 7, l'auteur, Béchet Jeune, Baudouin frères, Treuttel & Wurtz, Paris, pp. 81-104. Atlas 1, Levrault, Paris, pl. 13-16.

- DICKERSON, R.E., 1914. – Fauna of the Martinez Eocene of California. *University of California Publications, Bulletin of the Department of Geology*, 8: 61-180, pl. 1-18.
- DONCIEUX, L., 1911. – Catalogue descriptif des Fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault. Deuxième partie (Fascicule 2). Corbières septentrionales. *Annales de l'Université de Lyon [nouvelle série]*, 30 : 1-199, pl. 1-16.
- FABRE, A., 1939. – *Études géologiques sur le département de la Gironde. Description géologique des terrains tertiaires du Médoc et essai sur la structure tectonique du département de la Gironde*, Imprimerie Drouillard, Bordeaux, 533 pp.
- FISCHER, P., 1887. – *Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique ou Histoire naturelle des Mollusques vivants et fossiles suivi d'un appendice sur les Brachiopodes* par D. Oehlert, Savy, Paris, fascicule 11 : 1009-1369.
- GARDNER, J.A., 1951. – Two new guide fossils from the Tallahatta formation of the southeastern states. *Washington Academy of Science Journal*, 41: 8-12.
- IREDALE, T. & D.F. McMICHAEL, 1962. – A reference list of the marine Mollusca of New South Wales. *The Australian Museum, Sydney, Memoir*, 11: 1-109.
- KASE, T. & Y.M. AGUILAR, 2007. – *Bulacanites obtusiplicatus* gen. and sp. nov., a large lucinid bivalve (Mollusca) from the Pliocene of Central Luzon, Philippines. *Memoirs of the National Science Museum*, Tokyo, 44: 175-183, fig. 1-3.
- KASE, T., Y. KURIHARA & K. HAGINO. 2007. – Middle Miocene chemosymbiotic thraaciid *Nipponothracia gigantea* (Shikama, 1968) from central Japan is a large lucinid bivalve (Lucinoidea: Mollusca). *The Veliger*, 49: 294-302.
- KUTASSY, E., 1933. – Újabb adatok a Budapest-Környéki Dachsteini mészkő Faunájának ismeretéhez [Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fauna des dachsteinkalkes in der Umgebung von Budapest]. *Matematikai és Természettudományi Ertesítő*, 49 : 222-248, pl. 1-2.
- LAMBERT, J., 1914. – Sur la présence du Bartonien dans la Chalosse. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4 (14) : 23-27.
- LEYMERIE A., 1846. – Mémoire sur le terrain à Nummulites (épicrotécé) des Corbières et de la Montagne Noire. *Mémoires de la Société géologique de France*, (2) 1 : 337-372, pl. 12-17.
- LARROUDÉ, J., 1967. – Le Nummulitique de Saint-André-de-Cubzac à Blaye. *Bulletin de l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine*, 3 : 137-180.
- MALARODA, R., 1954. – Il Luteziano di Monte Postale (Lessini Medî). *Memorie degli Istituti di Geologia e Mineralogia dell'Università di Padova*, 19: 1-108, pl. 1-14.
- MARTIN, K., 1883. – Nachträge zu den "Tertiärschichten auf Java" Erster Nachtrag: Mollusken. *Sammlungen des Geologischen Reichs-Museums in Leiden*, 1 (1): 194-265.
- MATSUMOTO, E., 1971. – Oligocene molluscs of the Setogawa Group in Central Japan. *Bulletin of the National Science Museum*, Tokyo, 14: 661-669.
- MOORE, E.J., 1988. – Tertiary Marine Pelecypods of California and Baja California: Lucinidae through Chamidae. *U.S. Geological Survey Professional Paper*, 1228 D: i-iv + 1-46, pl. 1-11.
- ODHNER, N.H.J., 1919. – Contribution à la faune malacologique de Madagascar. *Arkiv för Zoologi*, 12 (6): 1-52, pl. 1-4.
- OPPENHEIM, P., 1894. – Die eocäne Fauna des Mt. Pulli bei Valdagno im Vicentino. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, 46: 309-445, pl. 20-29.
- OPPENHEIM, P., 1896. – Die Eocaenfauna des Monte Postale bei Bolca im Veronesischen. *Palaeontographica*. 4: 125-221, pl. 12-19.
- OPPENHEIM, P., 1901. – Ueber einige alttertiäre Faunen der Österreichisch-ungarischen Monarchie. Zweiter Theil. *Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients : Mitteilungen des Geologischen und Paläontologischen Institutes der Universität Wien*, 13: 185-277, pl. 11-19.
- ORBIGNY, A. d', 1844. *Paléontologie française. Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de France. Terrain crétacé*, Tome 3, Lamellibranches. Livraisons 74-90. Masson, Paris : 33-288.
- ORBIGNY, A. d', 1850. *Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des Animaux mollusques et rayonnés faisant suite au cours élémentaire de Paléontologie et de géologie stratigraphiques*, vol. 2, Masson, Paris, 428 pp.
- PACAUD, J.-M., 2007. Nouveautés nomenclaturales et taxonomiques introduites par Alcide d'Orbigny dans le *Prodrome* (1850, 1852) pour les espèces du Paléocène et de l'Éocène. *Geodiversitas*, 29 (1) : 17-85, fig. 1-14, tabl. 1-4.
- PLAZIAT, J.-C., 1970. – Contribution à l'étude de la faune et de la flore du Sparnacien des Corbières septentrionales. *Cahiers de Paléontologie du Centre National de la Recherche Scientifique* : 1-121, pl. 1-15.
- SAUL, L.R., R.L. SQUIRES & J.E. GODERT. 1996. – A new genus of cryptic lucinid bivalve from Eocene cold seeps and turbidite influenced mudstone, Western Washington. *Journal of Paleontology*, 70: 788-794, fig. 1-3.
- TAYLOR, J.D. & E.A. GLOVER. 2009. – A giant lucinid bivalve from the Eocene of Jamaica – systematics, life habits and chemosymbiosis (Mollusca: Bivalvia: Lucinidae). *Palaeontology*, 52 (1): 95-109, fig. 1-6, pl. 1-2.
- TAYLOR, J.D. & E.A. GLOVER. 2021. – Biology, evolution and generic review of the chemosymbiotic bivalve family Lucinidae. *Ray Society Monographs, London (Volume 182)*, 319 pp., 138 fig.
- WOODRING, W.P., 1982. – Geology and paleontology of Canal Zone and adjoining parts of Panama. Description of Tertiary mollusks (Pelecypods: Propeamussiidae to Cuspidariidae; additions to families covered in P 306-E; additions to gastropods; cephalopods). *United States Geological Survey Professional Paper*, 306-F: 541-759, pl. 83-125.
- YOKOYAMA, M. 1928. – Mollusca from the oil-field of the island of Taiwan. *Report Imperial Geological Survey of Japan*, 101: 1-112.



Pl. 1. 1a-c : *Pseudomiltha horcsarriu* nov. sp., Bartonien (Éocène moyen) de Pédelail, Horsarrieu (Landes), Holotype MNHN.F.A89722 (coll. Coppini), lap : 131,2 mm.



Pl. 2. 1 : *Pseudomiltha gigantea* (Deshayes, 1825), Lutétien (Éocène moyen) de Liancourt-Saint-Pierre (Oise), MNHN.F.A89719 (coll. Schtrock), lap : 124,5 mm. 2 : *Pseudomiltha gigantea* (Deshayes, 1825), Lutétien (Éocène moyen) des Boves, Parnes (Oise), MNHN.F.A90042 (coll. Sarazin), lap : 102,0 mm. 3 : *Pseudomiltha coquandiana* (d'Orbigny, 1844), Ilerdien (Yprésien, Éocène inférieur) d'Albas (Aude), MNHN.F.A89342 (coll. Courtessole-Griffe), lap : 82,6 mm. 4 : *Pseudomiltha coquandiana* (d'Orbigny, 1844), Ilerdien (Yprésien, Éocène inférieur) de Coustouge (Aude), MNHN.F.A89338 (coll. Courtessole-Griffe), lap : 83,5 mm.

La collection de paléontologie du premier musée de Castres ; devenir de la collection Roux du Carla¹

par Philippe Fauré

Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse, Allées Jules-Guesde, 31000, Toulouse.

E-Mail : philipfaure@gmail.com

RÉSUMÉ

Avant de devenir le Musée Goya, spécialisé dans l'art hispanique, le premier musée de Castres hébergeait des collections d'histoire naturelle dans lesquelles la zoologie, la minéralogie et la paléontologie étaient représentées au même titre que les objets d'art, peinture et sculpture. En 1943, cette collection est transférée au collège Jean-Jaurès de Castres. Elle est détruite en 1956.

Plusieurs inventaires permettent d'en reconstituer le contenu. La collection de paléontologie renfermait de nombreux échantillons provenant du Tertiaire du Castrais, en particulier la collection du géologue castrais Léonce Roux du Carla. Les paléontologues qui l'ont visitée, entre 1900 et 1940, nous permettent d'en reconstituer le contenu et de donner des précisions sur le devenir de plusieurs spécimens types qui ont échappé à la destruction.

Mots-clés : Paléontologie, Mammifères, Bartonien, Eocène, collection, Musée, France, Tarn, Castres, Patrimoine

The paleontology collection of Castres' first museum (Tarn, France). The future of the Roux du Carla collection

ABSTRACT

Before it became the Musée Goya, specialising in Hispanic art, the first Musée de Castres housed natural history collections in which zoology, mineralogy and palaeontology were represented alongside works of art, painting and sculpture. In 1943, this collection was transferred to the Collège Jean-Jaurès in Castres. It was destroyed in 1956.

Several inventories make it possible to reconstruct the content. The palaeontology collection contained many samples from the Tertiary period in the Castrais region, in particular the collection of Castres geologist Léonce Roux du Carla. The palaeontologists who visited the collection between 1900 and 1940 allow us to reconstruct its contents and give details of the fate of several type specimens that escaped destruction.

Key words : Paleontology, Mammals, Bartonian, Eocene, collection, Museum, France, Tarn, Castres, Heritage

I. Introduction

Contrairement aux organismes actuels, les objets paléontologiques ne se reproduisent pas et leur détérioration entraîne leur perte définitive. Leur préservation est pourtant essentielle à la compréhension des biodiversités actuelles. Il existe une prise de conscience récente de la fragilité du patrimoine géologique et il a fallu attendre 1995 pour que des lois relatives à la protection de la Nature soient ouvertes à la notion de patrimoine géologique, et que la conservation des géosites (patrimoine *in situ*) et des collections (patrimoine *ex situ*) soit maintenant devenue une priorité.

Nous verrons dans le présent article, qu'il n'en a pas été toujours ainsi, à l'exemple de la collection de paléontologie du premier musée de Castres qui a été confiée au collège de Castres pour laisser la place à d'autres collections dans le musée qui manquait cruellement d'espace et détruite en 1956 sans autre raison que celle de libérer de l'espace.

Le patrimoine paléontologique *ex situ* tarnais est d'une richesse et d'une diversité méconnues du grand public. Il s'agit de fossiles de vertébrés, témoins d'une biodiversité datant de l'Ère tertiaire, entre 37 et 40 millions d'années. Ces fossiles sont principalement découverts entre les années 1850

¹Accepté le 21 septembre 2023

et 1900, à la faveur de petites exploitations de matériaux de construction ou de marne à briqueterie, et par le caractère artisanal des moyens d'exploitation. Ces gisements sont maintenant épuisés, inaccessibles et leur emplacement souvent oublié depuis longtemps. Malgré l'importance des travaux autour des agglomérations (élargissement de routes, percement de rocade, d'autoroutes, fondations d'habitations, ...), peu de nouvelles découvertes sont depuis venues enrichir les anciennes collections de fossiles du Tertiaire tarnais, vraisemblablement en raison de la mécanisation des moyens. Ce précieux patrimoine *ex situ* est depuis conservé dans les musées régionaux, musées de Toulouse, de Gaillac, de Montauban, et dans de nombreuses institutions françaises et étrangères. Le musée de Castres était l'un de ces musées.

Sa collection de paléontologie renfermait un certain nombre de fossiles, rares et uniques, provenant du Tertiaire des environs de Castres ainsi que des spécimens de référence pour la paléontologie, trouvés par le jeune géologue castrais Léonce Roux du Carla. Les témoignages de plusieurs paléontologues qui l'ont visitée au début du XX^e siècle nous ont permis d'en reconstituer le contenu.

II. Les collections d'Histoire naturelle du musée de Castres

Les collections de paléontologie faisaient partie d'un plus vaste ensemble de collections recouvrant tous les domaines des Sciences de la Nature. Ces collections sont entretenues et enrichies dès 1844 par J. Brianne « *préparateur d'histoire*

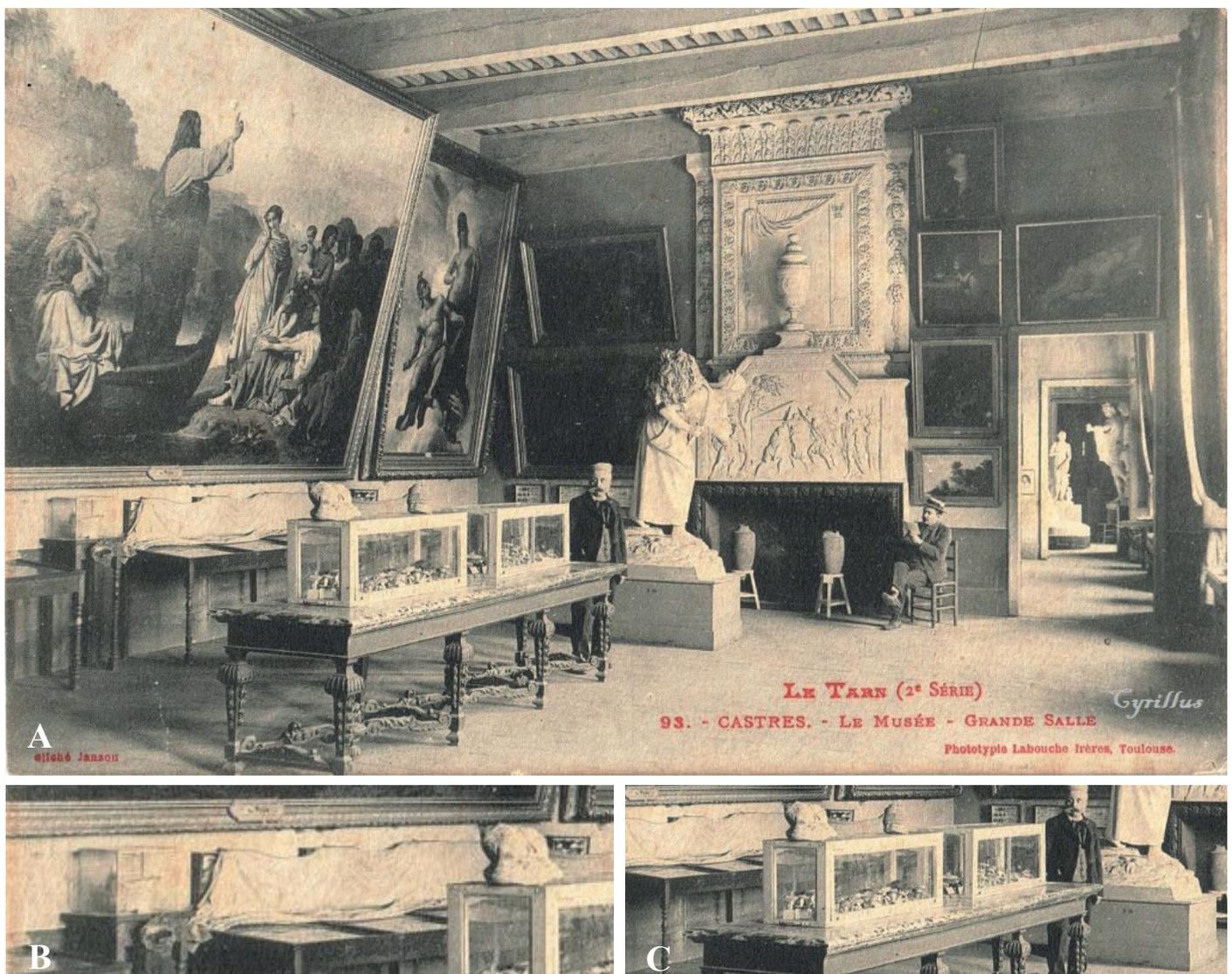


Fig. 1A-C. – A. La grande salle du musée de Castres autour de 1900, l'une des deux salles consacrées à l'archéologie et aux sciences naturelles. Le conservateur A. Chamayou pose à côté des vitrines de mycologie. Noter l'éclectisme de l'exposition et le mélange des objets de beaux-arts, statues, tableaux, et d'histoire naturelle. B. Agrandissement de la mâchoire du spécimen type de *Paleotherium castrense*, visible à gauche de la photo, placée sur une console et protégée par un verre. C. Agrandissement de la collection de mycologie contenue dans deux vitrines horizontales posées sur une table. Accrochés aux murs, une dizaine de cartons vitrés exposent la collection d'insectes et de papillons (partiellement recouverte par un drap). D'après CHAMAYOU (1911), la collection de mycologie et les fossiles du Castrais sont, autour de 1900, exposés dans la 2^e salle, dite de géologie.

naturelle, fondateur et conservateur du Cabinet d'histoire naturelle de la Ville de Castres » (ESTADIEU 1893). Le fonds de Science naturelle ne possède alors qu'une collection d'oiseaux et d'insectes, quelques fossiles et une collection de minéralogie.

La diversité des collections faisait alors du musée un lieu de conservation universelle, géologie, sciences du vivant, archéologie, art, ... Dans les années 1880-90, le musée de Castres s'enrichit d'importantes donations ou legs de peintures et de sculptures, mais sa véritable vocation se dessine en 1893 avec le legs de Pierre Briguiboul, fils du peintre Marcel Briguiboul, legs comprenant notamment plusieurs chefs-d'œuvre de Goya.

Le musée de Castres est installé en 1879 dans l'aile est de l'hôtel de ville ; sa surface est augmentée de trois salles en 1887 grâce à l'espace libéré par le transfert de la bibliothèque, puis à onze salles en 1910, sept consacrées à la peinture et à la sculpture et quatre à l'archéologie et aux sciences naturelles (Fig. 1A-C).

En 1891, l'acquisition de l'importante collection de science naturelle de Adalbert Chamayou a fortement contribué à l'attractivité des collections du musée de Castres. Ce don comporte de nombreux minéraux, roches et fossiles qui seront exposés jusqu'en 1943 dans les salles n° 1 et 2. A. Chamayou deviendra conservateur du musée en 1892. Il dynamisera et enrichira les collections du « *Cabinet d'histoire naturelle* » jusqu'en 1914.

Mais à partir des années 1920, les sciences de la Nature ne sont plus prioritaires. Plus aucun don n'est enregistré dans le domaine de la paléontologie après cette date. La multiplication des legs et des dépôts d'œuvres d'art permet en effet au musée d'accéder à un niveau de spécialisation qui sera dans les années 1940 à l'origine d'une rénovation de ses salles. Le nouveau musée ouvre ses portes le 17 juin 1945 et prend en 1947 le nom de Musée Goya. Les sciences de la Nature en sont définitivement écartées.

Lors de cette réorganisation, les collections d'Histoire naturelle sont transférées dans les locaux du collège Jean-Jaurès et exposées dans deux salles de classe qui sont inaugurées le 4 mars 1943.

Mais dès janvier 1949, « *considérant que le musée ne recevait jamais aucun visiteur* », l'administration du collège « *émet le vœu qu'il soit procédé au transfert de ce musée afin que les salles qu'il occupe puissent à nouveau être utilisées comme salles de classe* ». Un avis favorable est donné par la mairie de Castres le 23 mars 1949.

L'ensemble de cette collection est évacué vers la décharge publique un matin de 1956.

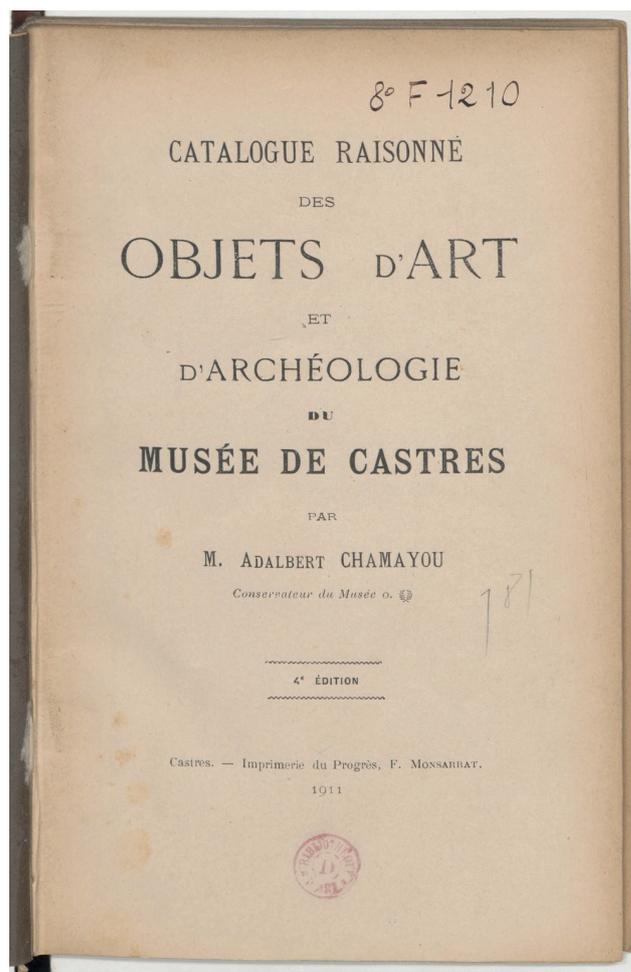
Nous devons ce témoignage à Bernard Sigé, alors élève du Lycée de Castres, « *élève studieux mais facétieux* » (note d'Alain Lévy), qui se trouvait ce jeudi matin en retenue dans l'établissement. Bernard Sigé (1939-2017), natif de Castres, allait devenir paléontologue de renommée internationale, professeur à l'institut de sciences de l'Évolution de Montpellier, avec pour spécialité l'étude des Chiroptères fossiles (chauves-souris). Il témoigne de cet épisode, qu'il qualifie de « *désastre* » dans une lettre manuscrite datée du 15 septembre 1993, adressée au chef d'établissement, M^{me} Lacourarié, lettre dont nous avons connaissance grâce à la bienveillance de M. Alain Lévy.

III. La collection Roux du Carla dans les inventaires du musée de Castres

Il n'est fait aucune référence à la collection du naturaliste Léonce Roux du Carla avant le 3^e « *Catalogue des tableaux et statues, gravures et portraits exposés au musée de Castres* » qui note en 1887 « *une collection de Fossiles et Coquillages, formée par notre regretté naturaliste et cher compatriote M. Léonce Roux du Carla et disposée en treize vitrines* » (Bonnet, 1887). C'est en effet en 1886 que la collection Roux est donnée au musée de Castres par sa famille (ESTADIEU, 1893).

Le détail des éléments de cette collection, exposés en vitrines, sera donné par Adalbert Chamayou, devenu conservateur, dans une lettre adressée au maire de Castres datée du 8 janvier 1892 :

- *Un certain nombre de coquilles fossiles provenant en presque totalité des calcaires du Tarn ; une partie sont déterminées par le Docteur Noulet.*
- *Quelques végétaux du Carbonifère de Carmaux.*
- *Quelques fragments d'animaux provenant des fouilles faites par M. Lartet dans les grottes de l'Ariège.*
- *Quelques coquilles de mollusques marins et terrestres provenant de nos côtes et de nos régions.*



Source gallica.bnf.fr / Bibliothèque de l'INHA / coll. J. Doucet

Fig. 2. Première de couverture de la 4^e édition du « *Catalogue raisonné des Objets d'Art et d'Archéologie du musée de Castres* », par ADALBERT CHAMAYOU (1911).

Dans la 4^e édition de l'inventaire de la collection de paléontologie du musée, Adalbert Chamayou, (Fig. 2) cite de « nombreux fossiles caractérisant les époques primaire, secondaire, tertiaire et quaternaire » et liste des fossiles de « l'Éocène Castrais », dont certains ont été « recueillis dans le pays par M. Roux du Carla, naturaliste distingué » (CHAMAYOU, 1911) :

- Mollusques particuliers de l'Éocène ;
- Une mâchoire inférieure de *Paleotherium* de la collection Roux ;
- Une partie de mâchoire de *Lophiodon* trouvée dans une carrière de grès à La Trinque ;
- Des fragments de défense de l'*Elephas primigenius* provenant de Peyregoux, près Castres ;
- Des empreintes de feuilles de palmiers et de nombreuses dents de sauriens provenant de La Fosse.

Le 5^e inventaire réalisé en 1915 par le conservateur Louis Azaïs n'apporte aucune précision et mentionne, sans en fournir le détail, des « fossiles éocènes du Castrais, don de M. Roux de Castres » (n° 340) et des fossiles divers déjà mentionnés en 1911.

Les deux inventaires qui suivent (AZAÏS 1922 et PUECH 1943) sont plus détaillés mais n'attribuent plus à Roux du Carla que la « Mâchoire inférieure de *Paleotherium castrense* » (1922 et 1943 n° 31). En complément de ce fossile, les spécimens suivants, provenant du Tertiaire du Castrais :

- Petite mâchoire fossile noire, collection Chamayou (inventaires 1922 et 1943, n° 30).
- Grande écaille de tortue, collection Chamayou (inventaires 1922 et 1943, n° 30).
- Grand os fossile indéterminé, collection Chamayou (inventaire 1943, n° 30).
- Mâchoire de *Lophiodon* don de l'abbé Belanger (inventaire 1915, n° 342).
- Plaques de sauriens trouvés à La Fosse et empreintes de feuilles de palmiers, don de M. Brianne (inventaires 1915, n° 343 et 1943, n° 22 bis).
- Grande carapace d'une tortue fossile provenant de Saint-Martial, attribuée en 1922 (n° 30) à la collection Chamayou, mais attestée par ailleurs comme un « don de M. de Robert » daté de 1918.
- De nombreux spécimens de Priapolites du Castrais, « dons de MM. Chamayou, de Robert, Laran et de l'abbé Couderc » (inventaires 1922 et 1943, n° 7, 7 bis, 8).
- Quatre fragments d'une défense de l'*Elephas primigenius* provenant de Peyregoux, don de M. Chamayou (1911, 1922 et 1943, n° 22), en réalité don de M. Combeguille à Léonce Roux.

Ces trois inventaires (AZAÏS 1915, 1922 et PUECH 1943) nous révèlent la diversité des donateurs de fossiles du Castrais et nous éclairent sur la provenance de certains spécimens jadis attribués à la collection Roux, par exemple, les apports de J. Brianne, présents dans les collections de Castres dès les années 1840-60, ou encore la « Mâchoire de *Lophiodon* », qui est un don de M. l'Abbé Belanger.

A contrario, on peut certainement attribuer à la collection Roux la « petite mâchoire fossile noire » provenant de toute évidence du gisement de Sagnes jadis exploité par Roux. Le

restant de sa collection, en particulier les « coquilles fossiles déterminées par le docteur Noulet » ainsi que les « fragments d'animaux provenant des fouilles faites par M. Lartet », semble avoir été fusionné avec les importantes collections apportées par A. Chamayou, acquises par la ville en 1891.

Il est étonnant de constater que le nom de Léonce Roux du Carla, qui était mis en avant par les inventaires de 1887 (BONNET 1887) et de 1911 (CHAMAYOU lettre de 1892, 1911), n'est désormais plus associé, qu'à la seule « mâchoire inférieure de *Paleotherium castrense* ». S'agissait-il du seul spécimen de la collection Roux en exposition (Fig. 1B), les autres spécimens, peu démonstratifs, étaient-ils alors conservés dans les réserves du musée ? Quoi qu'il en soit, les conservateurs successifs semblent avoir compris l'importance de ce fossile qui sera plus tard le seul survivant de l'ensemble de la collection de sciences naturelles du musée.

IV. La collection de fossiles du Castrais du musée de Castres d'après les témoignages de visiteurs entre 1903 et 1940

La reconstitution du contenu de la collection de fossiles du Tertiaire tarnais du musée de Castres peut être approchée en recoupant les listes des divers inventaires (BONNET 1887, CHAMAYOU 1892, 1911, AZAÏS, 1915, 1922 ; PUECH, 1943) et les écrits, inventaires et notes paléontologiques fournies par d'éminents paléontologues de passage, venus entre 1903 et 1940 visiter la collection de Castres avant son déménagement vers le collège de Castres.

Hans Georg Stehlin est le premier paléontologue à témoigner de ses visites au musée de Castres. Éminent spécialiste des mammifères du Tertiaire, Stehlin est alors directeur du Naturhistorische Museum de Bâle. Il s'intéresse aux faunes tarnaises entre 1899 et 1910. Sa visite au musée de Castres date de 1903, comme il le précise dans une lettre manuscrite à ROMAN & JOLEAUD (1909, p. 38). Ses écrits et remarques paléontologiques sur la collection de Castres vont s'échelonner de 1903 à 1912.

Dans les années 1925-30, la collection est visitée par le paléontologue toulousain Gaston Astre, futur conservateur du Muséum d'histoire naturelle de Toulouse, qui s'intéresse alors aux Crocodyliens fossiles du Tertiaire du Tolosan (ASTRE 1931). A la même période, le père Frédéric-Marie Bergounioux, paléontologue toulousain alors professeur à l'Institut catholique et spécialiste des Chéloniens fossiles (tortues) témoigne aussi de sa visite au musée de Castres (BERGOUNIOUX 1935). Marguerite Richard, que Gaston Astre a chargé de faire l'inventaire des fossiles de vertébrés recueillis dans le Tertiaire de l'Aquitaine, sera la dernière à l'avoir visitée autour des années 1940 (RICHARD 1946). Plus aucune visite n'est ensuite répertoriée, ni même au collège de Castres. La collection tombe progressivement dans l'oubli et les éléments qui la composent sont progressivement considérés comme perdus.

La confrontation de ces comptes-rendus de visite avec les écrits de Léonce Roux du Carla nous confirment que, malgré leur absence dans les inventaires, de nombreux échantillons cités dans son ouvrage (Roux 1860), sont bien présents dans

les vitrines et les réserves du musée de Castres jusqu'en 1943, date de leur transfert au collège.

V. Léonce Roux du Carla (1835-1859)

Léonce Roux du Carla, né au Carla (commune de Burlats) se fait très tôt remarquer pour son intérêt pour les Sciences de la Nature et par ses travaux sur la botanique et surtout sur la géologie (COMBES 1860, CARAVEN-CACHIN, vers 1870, BALSSA & FAURÉ 2008). Ses découvertes de restes de vertébrés aux environs de la ville de Castres suscitent l'intérêt des géologues de la faculté de Toulouse, en particulier du Docteur Jean-Baptiste Noulet, alors conservateur du Muséum d'histoire naturelle de Toulouse, auquel il confie ses découvertes dès 1855. Ce sont des fossiles de mollusques lacustres « *provenant des calcaires du Castrais* » mais surtout des restes de mammifères fossiles provenant des « *sables du Castrais* », parmi lesquels le genre *Palaeotherium* est reconnu. Cette découverte permet à NOULET (1858) de dater formellement la molasse du Castrais à l'Éocène supérieur. En remerciement, le jeune ROUX reçoit de l'Académie des Sciences de Toulouse une médaille d'argent en juin 1855. Il n'a alors que 20 ans (il ne sera bachelier qu'en août 1855). La poursuite de ses recherches lui permettra de multiplier les découvertes dans plusieurs gisements des environs de Lautrec et de Castres. En 1855 et 1856, il exhume plusieurs mandibules qui serviront de support à la description, par NOULET (1863), de l'espèce nouvelle *Palaeotherium castrense*. Pendant toutes ces années « *ce bon, studieux et intelligent jeune homme* » (NOULET 1863, p. 4) jouit de la confiance et de l'estime de Noulet auquel il confie la totalité de son matériel paléontologique.

Avec la rédaction de son étude « *Géologie du Bassin de l'Agout* », il est admis le 23 juillet 1858 au sein de la jeune

Société des lettres et des sciences de Castres qui lui octroie une médaille d'argent (25 novembre 1858) et accepte son manuscrit pour publication en 1859.

Mais Léonce Roux est tombé malade en 1856 et doit renoncer à ses études supérieures à Toulouse. Il décède à Castres le 24 juin 1859 à l'âge de 24 ans. Sa « *Géologie du Bassin de l'Agout* » fait preuve d'une connaissance et d'une maturité hors du commun. L'ouvrage sera publié à titre posthume en 1860 et réédité en 1910 par la Revue du Tarn.

Dans cet unique ouvrage, Léonce Roux donne suffisamment de détails sur ses découvertes effectuées entre 1855 et 1857, pour qu'il soit aisé de reconstituer le contenu de sa collection personnelle donnée, par « *M^{me} Veuve Roux du Carla* », sa mère, au musée de Castres en 1886 (ESTADIEU 1893), soit plus de vingt-cinq ans après son décès. Nous trouvons aussi dans les écrits du Docteur Noulet, de nombreux éléments permettant d'en préciser le détail.

VI. Inventaire détaillé reconstitué de la collection de fossiles du Tertiaire du Castrais du musée de Castres entre 1900 et 1940

La reconstitution de la collection Roux du musée de Castres est possible en confrontant les écrits de Roux, les inventaires du musée et les écrits des paléontologues qui l'on visitée. Ces derniers fournissant un avis particulièrement spécialisé, une discussion taxinomique avec réactualisation des déterminations qui, bien que la plupart de ces spécimens aient disparu, permettent une lecture modernisée de la « *Géologie du Bassin de l'Agout* » de ROUX (1860).

1. Spécimens appartenant à la collection Roux

- Mâchoire de *Paleotherium castrense* (NOULET 1863) : C'est le seul spécimen bien identifié noté par les inventaires 1911, 1922 et 1943 (n° 31). Il est successivement vu au musée de Castres par STEHLIN (1904a, p. 456, 1904b, p. 168) et par RICHARD (1946, p. 60). Il y est présent sur la photographie de la grande salle, prise aux alentours de 1900 (Fig. 1B). Cette mandibule inférieure gauche est trouvée par Roux « *dans les sables de Viviers-les-Montagnes, au quartier des Bessous* » en septembre 1855 (ROUX 1860). Le fossile a servi de support à la description de l'espèce nouvelle *Palaeotherium castrense* par NOULET (1863, p. 9). Le spécimen type de l'espèce (Fig. 3) comporte la branche horizontale du maxillaire droit et la partie antérieure de la branche montante, avec trois prémolaires et trois molaires très usées. A noter que le fossile original comportait en plus trois incisives et une canine (NOULET 1863 et Fig. 1B), absentes actuellement, comme toute la partie antérieure du maxillaire.

- Une prémolaire supérieure de *Palaeotherium castrense* « *sans provenance exacte mais d'après sa gangue, trouvée dans les grès bartoniens des environs de Castres* » (STELHIN 1904a), spécimen figuré par STEHLIN, 1904a, pl. XI, fig. 6, 6a et reproduit ici (Fig. 4). Il s'agit de la seule figuration d'un spécimen conservé dans le premier musée de Castres.

- Plusieurs molaires de *Paleotherium castrense* provenant



Fig. 3. *Paleotherium castrense* Noulet, 1863. Holotype de l'espèce. Branche horizontale du maxillaire droit et partie antérieure de la branche montante, avec les dents P3-M3 et M3. « *Grès des Bessous* » (Viviers-les-Montagnes). Âge bartonien, MP16. Collection Roux du Carla, conservé au musée de Castres.

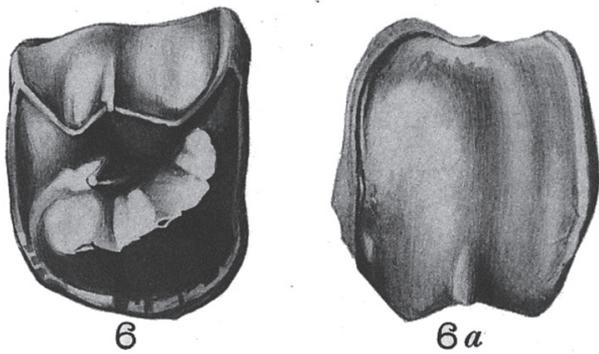


Fig. 4. *Paleotherium castrense* Noulet, 1863. Spécimen paratype, aujourd'hui disparu. Prémolaire P2 supérieure droite, reproduite de STEHLIN, 1904a, pl. XI, fig.6, 6a., provenant des « Sables du Castrais ». Collection Roux.

de Viviers-les-Montagnes, dont la présence au musée de Castres est évoquée par RICHARD (1946 p. 59).

- *Leptolophus nouleti* (STEHLIN, 1904). Il s'agit de la « molaire inférieure, trouvée dans les grès des Bessous, dont la surface triturante est fort étroite » (ROUX 1860, p. 118), vue par STEHLIN (1904a, p. 460). Le fossile sera plus tard identifié à *Plagiolophus nouleti* Stehlin, puis placé dans le genre *Leptolophus* par REMY (1998).

- *Paleotherium pomeli* FRANZEN (1968). Cette mandibule avec deux branches comportant M3-P1 gauches et M3-P2 droites, sans indication de provenance exacte, n'est pas signalée par ROUX (1860) mais est vue au musée de Castres par STEHLIN (1904a, p. 459) qui la place dans *Paleotherium* sp., spécimen que FRANZEN nommera plus tard *Paleotherium pomeli* (1968, p. 32).

- Une molaire supérieure d'un Artiodactyle signalée dans la collection Roux par STEHLIN (1904a, p. 468), sans indication de provenance exacte.

- *Elephas primigenius*. Quatre fragments d'une défense d'*Elephas primigenius* signalés par les inventaires de 1911, 1922 et 1943 sont décrits par ROUX (1860) comme « une magnifique défense trouvée à Peyregoux ». L'histoire de ce fossile est évoquée par A. CARAVEN-CACHIN (1880, p. 3-4 ; 1881) qui relate « le don à Léonce Roux par M. Combeguille, d'une défense de ce proboscidiien qu'il venait de retirer des alluvions du ruisseau du Bagas. À la mort de Roux (1859), cette défense entra dans le Cabinet d'histoire naturelle de la ville de Castres. Malheureusement, on négligea à cette époque de la solidifier et pour comble de malheur, lors des réparations qui eurent lieu en 1879 dans cet établissement, des ouvriers ignorants la jetèrent par la croisée comme une pièce de rebut. Cette précieuse défense qui, d'après Léonce Roux, mesurait 1,5 m lors de sa découverte, n'est plus représentée aujourd'hui que par 0,50 m de débris informes qui attendent encore une restauration ».

Note : la collection Roux étant acquise par le musée en 1886, ce fossile a nécessairement été placé bien avant dans les collections de la ville.

- Crocodiles. Lors de sa visite au musée, ASTRE (1931, p. 50) décrira la présence du fragment de maxillaire découvert par

Roux aux Bessous, pourtant absent de tous les inventaires, spécimen « ayant environ 30 cm de longueur sur une largeur de 20 cm et portant 7 dents d'une conservation parfaite » « ce fragment appartenait à un crocodile de grande dimension : sa mâchoire aurait eu 60 ou 70 cm de longueur » (ROUX, 1860, p. 145) (voir aussi NOULET 1863, p. 17). Elle est identifiée par ASTRE (1931, p. 50) à *Pristichampsus rollinatti* (Gray, 1831). L'espèce est actuellement attribuée à *Iberosuchus crassiproratus* (Astre).

- Chéloniens. Des plaques d'une tortue de grande taille (ROUX 1860, p. 146), appartenant d'après BERGOUNIOUX (1935, p. 59) à la tortue *Hadrianus castrensis* qui serait « connue en un certain nombre d'exemplaires conservés... au musée de Castres ».

Ces échantillons sont tous, à une unique exception près (évoquée plus loin), définitivement détruits en 1956.

On peut ajouter à cette liste d'échantillons détruits un certain nombre de spécimens cités par ROUX dans sa « Géologie du Bassin de l'Agout » (1860), dont la présence dans les collections du musée de Castres n'a été observée par aucun des paléontologues de passage et dont on ne sait s'ils ont été détruits ou si la famille de Roux les avait gardés :

- « Deux tibias, un humérus et un fragment d'un second, un morceau d'omoplate et d'os du bassin, une canine et deux incisives de Lophiodon, venant des calcaires de Lunel » (ce fossile appartient vraisemblablement à l'espèce *Lophiodon rhinoceros* Ruthymeyer, 1862).

- « Une incisive de Lophiodon » trouvé à Sagnes, donnée à Léonce Roux par M. Valette.

- « Une incisive de Lophiodon » provenant des grès des Bessous.

- « Une molaire supérieure Anoploteridés et une molaire de rongeur *Anoema* », provenant des Bessous.

- Une dent de crocodile « gigantesque, de cinq centimètres de longueur sur deux et demi de largeur, encore est-elle fracturée à sa base et fortement usée au sommet », provenant de Sagnes.

2. Spécimens n'appartenant pas à la collection Roux ou de provenance inconnue

- Mâchoire de *Lophiodon lautricense* Noulet, 1851. Notée en 1911 comme trouvée « dans une carrière de grès à La Tringue » et en 1915 comme donnée par l'abbé Belanger, elle est signalée au musée de Castres par STEHLIN (1903, p. 95 ; 1904a, p. 447) et RICHARD (1946, p. 59) comme provenant de Viviers-les-Montagnes. Il s'agit d'une partie de mâchoire supérieure de *Lophiodon lautricense* Noulet, 1851, portant les molaires de lait.

- Des débris d'Anthracotheridés provenant des environs de Puylaurens, « donnés par les ouvriers de la gravière qui exploitaient les poudingues oligocènes ». Leur présence est signalée au musée de Castres en 1903 par Stehlin, dans une lettre manuscrite adressée à ROMAN & JOLEAUD (1909, p. 38).

- Crocodiles. De nombreuses « dents et plaques de sauriens » provenant de La Fosse sont listés par l'inventaire de 1911. Les inventaires de 1915, 1922 et 1943 en attribuent le don à J. Brianne, ainsi qu'à M. Viraben.

- Des empreintes de feuilles de palmiers du genre

« *Flabellaria* » (ROUX, 1860, p. 152), provenant de La Fosse d'après CHAMAYOU (1911) dont le don est attribué à J. Brienne dans les inventaires 1915, 1922 et 1943. NOULET (1863, p. 22) les rapproche du palmier *Sabal major* HEER. Des graines de *Chara destructa* de Saporta, proviennent de la Marcelle.

Aucune référence à la « grande carapace de tortue fossile » donnée en 1918 « par M. de Robert », pourtant consignée dans les inventaires 1922 et 1943.

VII. Spécimens de la collections Roux retrouvés au musée de Toulouse

Certains des spécimens que les paléontologues de passage notent comme absents dans les collections de Castres seront retrouvés dans les collections du Muséum de Toulouse. De toute évidence, ils avaient été confiés pour étude au docteur Noulet avant que la mort ne surprenne Roux en 1859. Ces échantillons adressés à Noulet dans les années 1855-57, n'ont pas été restitués à la famille. Ils figuraient déjà dans les collections du musée d'histoire de Toulouse, trente ans avant même le don de la collection Roux au musée de Castres (1886). Ils y demeurent encore. Parmi les fossiles cités par Roux dans son ouvrage et appartenant à sa collection, nous avons pu localiser au muséum de Toulouse les spécimens suivants :

1. *Lophiodon lautricense* 1851

Plusieurs « molaires de *Lophiodon* provenant des grès des Farguettes données à Noulet » (ROUX, 1860, p. 147).

2. *Plagiolophus (Paloplotherium) annectens* (Owen, 1848)

La « deuxième mâchoire presque aussi complète ... de *Palaeotherium minus* (in Roux), provenant des Bessous, conservant cinq molaires », découverte en mars 1856 (ROUX, 1860, p. 147). Ce fossile est confié à Noulet après la mort de Roux, par son père (NOULET, 1863, p. 12). Il est désigné *Paloplotherium minus* par NOULET (1863, p. 12), *Plagiolophus* cf. *minor* par STEHLIN (1904a, p. 463) qui « n'a cependant pu réexaminer l'échantillon », puis attribué à

Plagiolophus (Paloplotherium) annectens (OWEN, 1848) par REMY (2004).

3. *Paleotherium castrense* Noulet, 1863

« Un fragment de maxillaire inférieur droit portant trois molaires, deux de lait et une troisième, l'avant-dernière, sortant encore de l'alvéole » provenant « de quelques charretées de grès grossier apporté à Castres pour la construction, et provenant d'une carrière exploitée à la Marcelle, près Castres, à 3 km Nord, sur la route d'Albi ». L'échantillon avait été confié à NOULET (1863, p. 9) qui l'avait identifié à *Paleotherium medium* Cuvier. Il est vu au Muséum de Toulouse par STEHLIN (1904a, p. 457) qui le rapporte à *Paleotherium castrense* Noulet, 1863.

4. La plupart des fossiles trouvés à Sagnes par Roux.

Ce matériel comporte deux espèces nouvelles décrites par Noulet, *Adapis rouxi* et *Crocodylious rouxi*, sur lesquels nous revenons ci-dessous.

Un doute subsiste concernant un fragment de maxillaire « des grès de Lautrec portant les deux dernières molaires » attribué par Roux à *Paleotherium curtum* Cuvier, que NOULET (1863, p. 13) « qui a eu le spécimen en main », rapporte à *Paloplotherium annectens* Owen, et que STEHLIN (1904a, p. 462) « a cherché en vain dans la collection Roux du musée de Castres dont elle faisait partie », mais qu'il rapporte plus tard à *Plagiolophus cartailhaci* Stehlin, 1904. Ce spécimen sera vraisemblablement retrouvé dans les collections de Toulouse.

VIII. Plusieurs espèces types de la collection Roux miraculeusement sauvés du « désastre » de 1956

La collection Roux du Carla renferme plusieurs spécimens types, support d'espèces nouvelles décrites par Noulet, en 1863. Leur perte définitive eût été irréparable. Ces spécimens à haute valeur patrimoniale ont été longtemps considérés comme perdus pour la Science. L'histoire de leur re-découverte mérite ici d'être racontée.

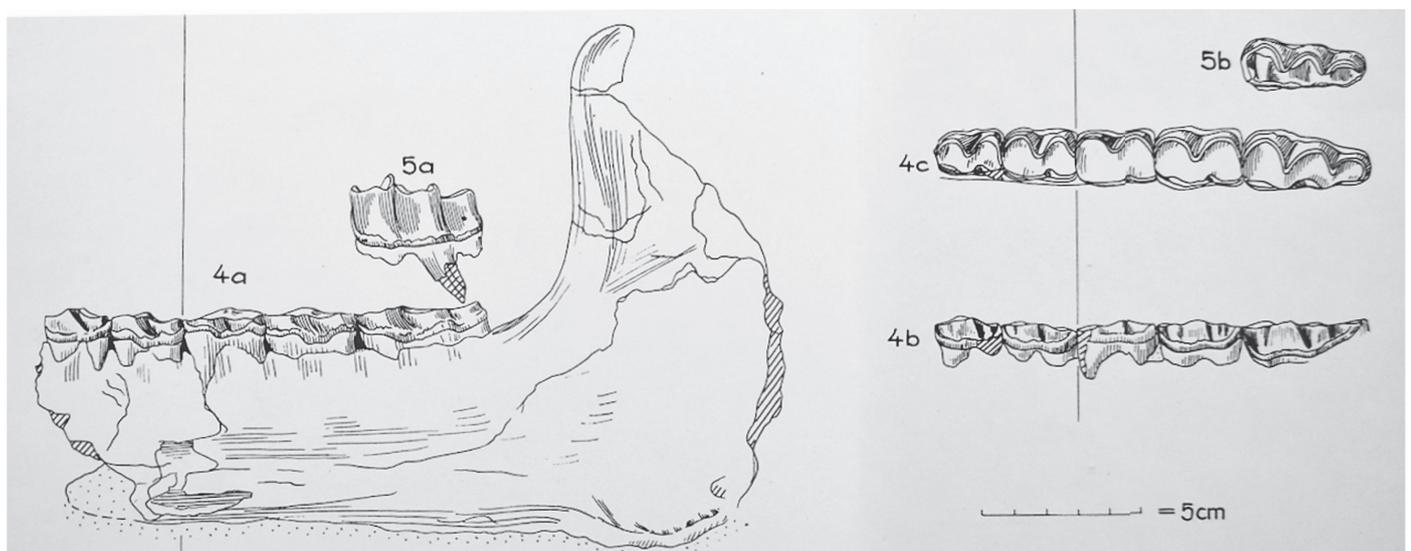


Fig. 5. *Paleotherium castrense* NOULET, 1863. Maxillaire droit. Reproduction de l'holotype, par JENS FRANZEN (1968, p. 37, pl. 5.4).

1. Le type de *Paleotherium castrense* NOULET, 1863. Seul rescapé du premier musée de Castres

Le spécimen type (holotype) du *Palaeotherium castrense* de la collection Roux, décrit par NOULET en 1863, puis redéfini par Stehlin en 1904, était considéré comme perdu, victime de l'évacuation vers la décharge de 1956.

Il est retrouvé en 1968 par Jens Franzen (FRANZEN, 1968, p. 37, pl. 5.4) dans le laboratoire de biologie du Lycée de Castres où il était encore conservé avec l'étiquette, toujours visible, « *Collection Roux. Mâchoire de Paléotherium Grès Eocène* » (Fig. 3, 5). C'est un travail de thèse sur les mammifères du genre *Paleotherium* de l'Eocène qui amène Jens Franzen (qui a plus tard été directeur du Senckenberg Museum de Franckfort) à retrouver le fossile et à en réactualiser l'étude paléontologique. Le spécimen est ensuite étudié par Jean Remy (REMY, 1992, p. 121) qui, à l'initiative du paléontologue castrais Bernard Sigé, réalise plusieurs moulages en 1994 à l'Institut des sciences de l'évolution (Université de Montpellier). Ces moulages ont été déposés dans divers musées.

Le spécimen type du *Palaeotherium castrense*, est d'abord conservé dans une vitrine de la Bibliothèque de Castres, puis il est transféré en 2005 dans les collections du CERAC (Centre d'Étude et de Recherche Archéologique du Castrais). De retour au musée de Castres en 2022, il attend un dépôt vers les collections pérennes du Muséum d'histoire naturelle de Toulouse.



Fig. 6. *Adapix rouxi* (NOULET, 1863). Holotype de l'espèce. Maxillaire inférieur droit comportant quatre molaires. Fontaine de Sagnes (Castres), âge bartonien, MP13-14. Collection Roux, conservée au Muséum d'histoire naturelle de Toulouse sous le n° 2012. 0.182. Photographie de l'échantillon type M. D. Descouens, Institut Picot de Lapeyrouse, Muséum de Toulouse.

2. Deux spécimens de la collection Roux, miraculeusement conservés à Toulouse

2.1. *Adapix rouxi* (NOULET, 1863)

Il s'agit « *du fragment de maxillaire inférieur droit présentant le caractère d'une mâchoire d'écureuil* » signalé par ROUX (1860, p. 150) parmi les fossiles donnés par M. Valette (architecte à Castres), provenant d'un lit d'argile ligniteuse interstratifié dans le calcaire lacustre de la Fontaine de Sagnes, à Castres. Ce gisement, aujourd'hui immergé, est situé sur la rive gauche de l'Agout, 100 m en amont du Pont Miredames. Ce fossile de maxillaire comportant quatre molaires, est décrit par Noulet comme espèce nouvelle, *Aphelotherium rouxi* Noulet (1863, p. 14). S'y ajoutent trois dents mandibulaires isolées. Noulet rapporte à cette même espèce les « *deux molaires d'Anoploteridés, deux rongeurs, une molaire de carnassier de petite taille, un Mustela probablement, un maxillaire de rat* » signalés par ROUX (1860), qu'il a vraisemblablement eu aussi en main (NOULET, 1863, p. 14).

D'après STEHLIN (1904a, p. 474 ; 1912, p. 1373), cette espèce pourrait se rattacher à un Lémurien primitif du genre *Adapix*. Mais il n'a pu étudier l'échantillon qu'il n'a retrouvé ni à Castres, ni à Toulouse, et considère l'holotype perdu pour la Science (STEHLIN, 1904a, p. 474 ; 1912, p. 1373, ainsi que RICHARD, 1946, p. 31).

Il est retrouvé en 2012 à l'occasion du récolement des collections de paléontologie du Muséum de Toulouse. Depuis l'holotype de *Adapix rouxi* (Noulet, 1863) y est conservé sous le n° 2012. 0.182. Non encore décrit, ni figuré, l'espèce reste considérée à ce jour comme un *nomen nudum*.

Nous devons à la bienveillance de M. D. Descouens (Institut Picot de Lapeyrouse, Muséum de Toulouse) une photographie de l'échantillon type (Fig. 6).

2.2. « *Crocodylius* » *rouxi* Noulet, 1863

« *Plusieurs dents, deux corps vertébraux et des plaques dermiques d'un crocodile n'atteignant guère qu'un mètre de longueur* » provenant de Sagnes sont signalés par ROUX (1860, p. 146) sous le nom nouveau informel de « *Crocodylius rouxi* », puis décrits sous ce même nom par NOULET (1863, p. 18). Ces échantillons figurent dans la collection du Muséum d'histoire naturelle de Toulouse où ils ont été admis en 1855, pour la série de dents, et en 1856, pour les plaques dermales et les deux corps vertébraux, soit, du vivant de Léonce Roux qui les avait confiés à Noulet pour étude. Ils ont été à nouveau décrits et figurés par ASTRE (1931) (Fig. 7).



Fig. 5. — *Crocodylius Rouxi*. De la fontaine de La Sagne. — Dents : 1, vue latérale; 2, 3, 4, vue postérieure. — Corps vertébral : 5. — Grandeur naturelle.

Fig. 7. « *Crocodylius* » *rouxi* NOULET, 1863. Spécimens types et paratypes. Dents et corps vertébral reproduits de ASTRE, 1931, p. 53, fig. 5. Fontaine de Sagnes (Castres), âge bartonien, MP13-14. Collection Roux, conservés au Muséum d'histoire naturelle de Toulouse.

IX. Conclusion

Les collections de paléontologie du premier musée de Castres ont été acquises entre 1844 et 1920. Lorsque la vocation artistique du musée se dessine et qu'il devient Musée Goya, ses collections sont déplacées au collège de Castres en 1943, où elles sont oubliées et échappent progressivement à la surveillance des conservateurs du musée.

La reconstitution du fonds de cette collection est permise par les témoignages écrits de plusieurs paléontologues en visite au musée de Castres entre 1903 et 1940. On peut grâce à eux affirmer que les collections de vertébrés du Tertiaire sud-tarnais comportaient une majorité de spécimens ayant appartenu à la collection de Léonce Roux du Carla. Ce jeune géologue castrais, disparu en 1859 à l'âge de 24 ans, est à l'origine des premières découvertes de fossiles de mammifères de l'Ère tertiaire dans les « Sables du Castrais ». Il faisait expertiser ces pièces par le docteur Jean-Baptiste Noulet, conservateur du musée de Toulouse, paléontologue à qui l'on doit la description de plusieurs espèces nouvelles récoltées par le jeune Roux.

À l'exception du spécimen type de *Paleotherium castrense*, tous les échantillons de la collection Roux conservés au musée de Castres ont disparu, victimes de leur évacuation vers la décharge en 1956. La découverte de plusieurs spécimens, dont les holotypes de deux espèces nouvelles, *Adapis rouxi* et « *Crocodilius* » *rouxi*, dans les collections du Muséum de Toulouse, tient du miracle. Léonce Roux les avait confiés pour étude au docteur Noulet, avant son décès.

En raison de l'épuisement ou de la disparition totale de la plupart des gisements de fossiles de vertébrés du Tertiaire, c'est dans les collections qu'il faut rechercher les richesses paléontologiques du sous-sol tarnais. Localiser ces échantillons est la première difficulté car leur dispersion dans de très nombreuses institutions de conservation est telle qu'elle a toujours représenté un frein à leur étude synthétique. Un premier travail d'inventaire avait été réalisé, il y a près de 70 ans, par MARGUERITE RICHARD (1946), dont nous conservons le témoignage de la visite au musée de Castres dans les années 1940. Ce travail se poursuit, avec l'obligation d'inventaire des collections des musées de France. Ces inventaires ont révélé la présence de fossiles du Castrais dans de nombreuses collections régionales (université et Muséum de Toulouse, mais aussi de musées de Gaillac et de Montauban), nationales (musées de Bordeaux, Marseille, Muséum et École des mines de Paris...) ou étrangères (musée de Bâle...). Toutes ces structures ont en commun de garantir une conservation pérenne, dans des conditions optimales, ainsi qu'un accès aux chercheurs, permettant d'envisager des études nouvelles et originales, rendues possibles par les progrès de la paléontologie, de nombreuses années après leur récolte.

Ces inventaires ont permis de localiser nombre d'échantillons que l'on pensait irrémédiablement perdus comme certains spécimens que l'on croyait appartenir à l'ancienne collection du musée de Castres, retrouvés au Muséum de Toulouse. Ils ont également permis d'identifier des collections de fossiles tarnais totalement ou en grande partie inédites,

comme les collections de Félix Lacroix et d'Alfred Caraven-Cachin conservées au musée d'Albi, qui renferment aussi un certain nombre de fossiles provenant du Castrais (FAURÉ 2016). Devenu musée Toulouse-Lautrec en 1922, bien que fortement malmenées, ses collections de paléontologie n'ont heureusement pas subi le même sort ultime que celles de Castres. Toutes ces collections sont un « terrain » d'étude *ex situ* indispensable à une meilleure connaissance de l'histoire géologique du Tarn.

REMERCIEMENTS

Je remercie bien vivement à M. Alain Levy, avec lequel nous avons visité le collège Jean-Jaurès, et qui nous a communiqué de précieux documents, M. Yann Logelin, archiviste, qui nous a grandement facilité les recherches de documents conservés à la médiathèque de Castres-Sidobre, M^{me} Joëlle Arche, conservatrice du musée Goya, pour son accueil au musée, son intérêt dans notre recherche et sa relecture constructive de notre manuscrit, M^{me} Cécile Berthoumieux qui a mis à notre disposition les inventaires du musée de Castres, M. Aimé Balssa, président de la Société culturelle du Pays castrais et M. Michel Bilotte pour leur relecture pointilleuse et leurs remarques qui ont permis l'amélioration de notre manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- ASTRE, G. 1931. – Les crocodiliens fossiles des terrains tertiaires sous-pyrénéens. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, t. LXI, p. 25-71, pl. I à III.
- AZAÏS, L. 1915. – Inventaire des Objets d'Art et collections diverses qui se trouvent dans le Musée. Département du Tarn, Ville de Castres.
- AZAÏS, L. 1922. – Inventaire Général du musée « *terminé et mis au net le 30 mars 1922* ». Manuscrit inédit.
- BALSSA, A. & Ph. FAURÉ 2008. – Jean-Henri Léonce Roux, dit Roux du Carla, botaniste, géologue. Biographie de naturalistes tarnais, site internet de l'ASNAT. <https://asnat.fr/Dossier-biographies/biographie-rouxducarla.php>
- BONNET, V. 1887. – *Catalogue des tableaux et statues, gravures et portraits exposés au musée de Castres*. 3^e édition. Imprimerie Abeillou, Castres.
- BERGOUNIOUX, F.M. 1935. – Contribution à l'étude paléontologique des chéloniens : chéloniens fossiles du Bassin d'Aquitaine. *Mémoires de la Société géologique de France*, N.S. Mém. N° 25.
- COMBES, A. 1860. – Hommage à Léonce Roux du Carla. *Société littéraire et scientifique de Castres*, 3 : 289-295. <https://asnat.fr/Dossier-biographies/roux-necrologie.pdf>
- CARAVEN-CACHIN, A. (non daté, vers 1870) – *Roux du Carla Jean-Henri Léonce. Botaniste & géologue (1835-1859). Les hommes célèbres du Pays castrais*. Imprimerie du Progrès, Castres. 13 pp. https://asnat.fr/pdf/RouxduCarla_Caraven-Cachin.pdf
- CARAVEN-CACHIN, A. 1880. – De l'ancienneté de l'*Elephas primigenius* (Blum.) dans le Tarn. Lettre adressée à M. Hébert, membre de l'Institut et professeur de géologie à la Sorbonne. *Bulletin de la Commission des Antiquités de la ville de Castres*, 2, mém. 1, p. 1-10.
- CARAVEN-CACHIN, A. 1881. – Observation sur le Musée de Castres. *Bulletin de la Commission des Antiquités de la ville de Castres*, 3, p. 211-212.

- CHAMAYOU, A. 1911. – *Catalogue raisonné des objets d'Art et d'archéologie du musée de Castres, 4^e édition*. Imprimerie du Progrès - F. Monsarrat.
- ESTADIU, M. 1893. – *Annales du Pays castrais depuis les temps les plus reculés jusqu'à nos jours*. Imprimerie Abeilhou, Castres.
- FAURÉ, Ph. 2016. – Un patrimoine géologique peu connu. Les gisements de vertébrés fossiles de l'Oligocène de la vallée du Tarn, entre Gaillac et Rabastens (Tarn, Stampien, Chattien). Historique des recherches. Histoire de quelques gisements remarquables. *Revue du Tarn*, 241 : 47-59.
- FRANZEN J.L. 1968. – Revision des Gattung *Palaeotherium* CUVIER, 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia). 2 vol. In Dissert. Erlang Doktorwürde Nat.-math. Fak. Freiburg.
- NOULET, J.-B. 1858. – Du terrain éocène supérieur considéré comme l'un des étages constitutifs des Pyrénées. *Bulletin de la Société géologique de France*, p. 277-284.
- NOULET, J.-B. 1863. – Étude sur les fossiles du terrain éocène supérieur de l'Agout (Tarn). *Mémoires de l'Académie des Sciences Inscription et Belles Lettres de Toulouse*, 6^e sér., t. I, p. 181-206.
- PUECH, P. 1943. – Histoire naturelle. Inventaire des objets contenus dans le musée et lui appartenant. Réorganisation complète du musée années 1943-1944. Manuscrit inédit.
- REMY J.A. 1992. – Observations sur l'anatomie crânienne du genre *Palaeotherium* (Perissodactyla, Mammalia) ; mise en évidence d'un nouveau sous-genre *Franzenitherium*. *Palaeovertebrata*, 21 (3-4), p. 105-224, 15 pl.
- REMY, J.A. 1998. – Le genre *Leptolophus* (Perissodactyla, Mammalia) : morphologie et histologie dentaires, anatomie crânienne, implications fonctionnelles. *Paleovertebrata*, vol. 27, 1-2 : 46-108.
- REMY, J.A. 2004. – Le genre *Plagiolophus* (Paleotheriidae, Perissodactyla, Mammalia) : Révision systématique, morphologie et histologie dentaires, anatomie crâniennes, essai d'implications fonctionnelles. *Paleovertebrata*, vol. 33, 1-4 : 17-281.
- RICHARD, M. 1946. – Contribution à l'étude du Bassin d'Aquitaine : les gisements de Mammifères tertiaires. *Mémoires de la Société géologique de France*, Paris, nlle série, n° 52, 380 pp.
- ROMAN, F. & L. JOLEAUD. 1909. – Le *Cadurcotherium* de l'Isle-sur-Sorgues (Vaucluse) et révision du genre *Cadurcotherium*. *Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, t. X, 56 pp.
- ROUX DU CARLA, L. 1860. – Géologie du bassin de l'Agout. *Bulletin de la société littéraire et scientifique de Castres*, 4^e année : 8-32 ; Nouvelle édition annotée par L. Mengaud, *Revue du Tarn*, 1910, tome XXVII, p.129-153.
- STEHLIN, H.G. 1903. – Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. Critisher Catalogue des Materialien. 1^{re} part. *Mémoire de la Société Paléontologique suisse*, teil 1, vol. XXX, p. 154-258, 3 pl.
- STEHLIN, H.G. 1904a. – Sur les Mammifères des sables bartoniens du Castrais. *Bulletin de la Société géologique de France*, Paris, 4^e ser., t. IV, p. 445-475, pl. XI-XII.
- STEHLIN, H.G. 1904b. – Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. Critisher Catalogue des Materialien. 1^{re} partie, *Mémoire de la Société Paléontologique suisse*, Teil 2, vol. XXXII, p. 155-445, 6 pl.
- STEHLIN, H.G. 1912. – Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. Critisher Catalogue des Materialien. 7^{re} partie, 1^{re} moitié. *Mémoire de la Société Paléontologique suisse*, t. XXVIII, p. 1165-1298.

Étude phytosociologique de quelques végétations vasculaires thérophytiques, basophiles, xérophiles, du sud-ouest de la France¹

par Gilles Corriol¹, Francis Kessler², Françoise Laigneau³ & Mathieu Menand⁴

¹Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées, Vallon de Salut BP 315, 65203 Bagnères-de-Bigorre Cedex.
gilles.corriol@cbnmp.fr

²24, rue des Sabotiers 03330 Lourou-de-Bouble. fran6.kess@gmail.com

³Hameau Anglade, 09800 Sentein. francoise.laigneau@lilo.org

⁴Nature En Occitanie, 14 rue de Tivoli, 31000 Toulouse. m.menand@natureo.org

RÉSUMÉ

Neuf associations végétales de tonsures basophiles à thérophytes, sont mises en évidence sur la base de 81 relevés phytosociologiques réalisés dans le sud-ouest de la France, entre le massif pyrénéen et le sud-ouest du Massif central français. Parmi elles, six sont décrites et nommées comme nouvelles, deux sont présentées à titre provisoire et une est reconnue comme étant à rattacher à une association antérieurement décrite des Causses du Quercy pour laquelle nous proposons un nom valide. Un tableau de relevés triés ordonnés est fourni pour chaque association citée ainsi qu'un tableau synthétique les comparant toutes. Leurs propriétés synécologiques, chorologiques, phénologiques et dynamiques sont décrites. Leur classification syntaxinomique est discutée.

Mots-clés : *Brachypodietalia distachyi*, Midi-Pyrénées, Massif central français, *Stipo capensis* – *Trachynietea distachyae*, syntaxinomie, *Thero* – *Airion*, thérophytes

Phytosociological study of some therophytic, calcicolous vascular vegetations from south-western France

ABSTRACT

Nine plant associations of basophilic tonsures with therophytes are highlighted based upon 81 phytosociological surveys carried out in the south-western France between the Pyrenean massif and the south-western French Massif Central. Of these, six are described and named as new, two are presented as provisional and one is recognised as being related to an association previously described from the Causses du Quercy, for which we propose a valid name. A table of sorted and ordered records is provided for each association cited, as well as a synthetic table comparing them all. Their synecological, chorological, phenological and dynamic properties are described. Their syntaxinomic classification is discussed.

Key words : *Brachypodietalia distachyi*, French Massif central, Midi-Pyrénées, *Stipo capensis* – *Trachynietea distachyae*, syntaxonomy, therophytes

I. Introduction

Les végétations thérophytiques basophiles, oligotrophiles d'Europe occidentale, sont rassemblées dans la classe des *Stipo capensis* – *Trachynietea distachyae* proposée par BRULLO en 1985 (JULVE 1993, DE FOUCAULT 1999, BARDAT *et al.* 2004, MUCINA *et al.* 2016) (= *Stipo capensis* – *Brachypodietea distachyi* nom. mut.) ou parfois regroupées avec leurs équivalentes acidophiles dans une grande classe des *Helianthemetea guttati* (Braun-Blanq. *in* Braun-Blanq., Roussine & Nègre 1952) Rivas Goday & Rivas-Mart. 1963

(RIVAS-MARÍNEZ 1978, RIVAS-MARÍNEZ *et al.* 2001 ; BIONDI *et al.* 2014).

De centre de gravité méditerranéen, la classe des *Stipo* – *Brachypodietea* irradie en périphérie de ce domaine. On la trouve notamment répertoriée dans les catalogues des végétations d'Auvergne-Rhône-Alpes (CULAT 2021), de la Gironde (LAFON *et al.* 2018), de Nouvelle-Aquitaine, dans les départements de la Charente, de la Corrèze, de la Dordogne, du Lot-et-Garonne (LAFON *et al.* 2021). Dans le Bassin aquitain sur le territoire d'agrément du Conservatoire botanique

national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées, ces végétations ont été assez peu étudiées à ce jour à l'exception notable du travail de pionnier mené par Verrier sur les Causses du Quercy (VERRIER 1979, 1984). On peut mentionner plus récemment une étude ponctuelle sur les Rougiers du Camarès dans le Sud-Aveyron (KESSLER *et al.* 2019). La synthèse nationale la plus récente publiée pour la classe est celle de DE FOUCAULT (1999).

La présente étude basée sur la synthèse de 81 relevés inédits répartis sur l'ex-région Midi-Pyrénées, met en évidence la bonne représentation de ces végétations en Occitanie hors domaine méditerranéen, irradiant largement dans le bassin de la Garonne depuis les contreforts du Massif central jusqu'au piémont pyrénéen. Elle met également en évidence leur diversification élevée puisque ce sont neuf associations végétales (dont six décrites comme nouvelles et deux mentionnées à titre provisoire) que nous identifions, réparties en trois alliances différentes au sein des *Stipo-Brachypodietea*. Pour chacune d'entre elles, sont présentés le tableau détaillé avec la combinaison caractéristique de taxons, ainsi que des éléments d'écologie, de chorologie, de physiologie et de dynamique. Leur classification phytosociologique est discutée. Un synopsis phytosociologique synthétique des syntaxons ici abordés conclut le travail ainsi qu'un tableau synthétique permettant la comparaison de toutes les associations identifiées.

II. Matériel et méthodes

Les relevés phytosociologiques tous originaux, ont été réalisés sur des surfaces homogènes d'un point de vue écologique, physiologique et floristique, en étendant la surface jusqu'à atteindre la saturation du relevé. Le tableau des relevés a été trié et synthétisé selon la méthode classique des tableaux phytosociologiques, manuellement et à l'aide de classifications ascendantes hiérarchiques automatisées (méthode de Ward). Seuls les thérophytes ont été pris en compte pour la classification des relevés, considérant les taxons plus longévifs comme n'ayant valeur que de compagnes par contact dynamique. Les relevés ont été saisis et cartographiés dans la base de données géoréférencées du CBNPMP. Dans le texte, les auteurs des noms de syntaxons ne sont cités que lors de leur première citation.

La nomenclature des taxons suit le référentiel *TAXREF* v10.0, référentiel taxonomique pour la France du Muséum national d'histoire naturelle (GARGOMINY *et al.* 2016). Les noms des observateurs sont indiqués sous la forme suivante : AP = Anne Paris, CBe = Christophe Bergès, CBr = Cécile Brousseau, GC = Gilles Corriol, FK = Francis Kessler, FL = Françoise Laigneau, FP = François Prud'homme, MM = Mathieu Menand.

III. Descriptions

1. *Arenario leptocladi – Silenetum conicae* Laigneau & Corriol *ass. nov. hoc loco* (tab. 1 & tab. 10, col. A).

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

1.a. Combinaison caractéristique de taxons : *Silene conica*, *Minuartia hybrida*, *Medicago minima*, *Erodium cicutarium*, *Scleranthus annuus* subsp. *polycarpus*, *Arenaria leptoclados*, *Aphanes arvensis*, *Trifolium scabrum*.

1.b. Physiologie (photo 1) : végétation rase, et plus ou moins discontinue sur sables et zones d'érosion dolomitiques, avec une couverture de bryophytes qui peut être importante, à optimum de floraison au printemps (mai), de petites thérophytes à floraison relativement discrète mais néanmoins colorée du rose d'*Erodium cicutarium* et *Silene conica*, parfois mosaïqué avec une pelouse vivace ouverte.

1.c. Synécologie : occupe les zones d'érosion du socle dolomitique, dépôts sableux et microreliefs des lithosols avec accumulation de matière fine, dolines, bords de cultures, pelouses dolomitiques surpâturées, sous climat supraméditerranéen sur haut plateau des Causses méridionaux au dessus de 800 m d'altitude.

1.d. Chorologie : actuellement répertorié uniquement sur le Causse noir dans l'Aveyron, à rechercher ailleurs dans les Grands Causses méridionaux du Massif central français.

1.e. Phénologie : optimum de développement au printemps (mai).

1.f. Variabilité : le tableau 1 montre, au-delà du bloc caractéristique de taxons, une assez grande variation. On peut identifier de gauche à droite :

– un groupe à *Hornungia petraea*, *Cerastium semidecandrum* et *Phleum arenarium*, plus pauvre en espèces (une dizaine), mais aussi moins pénétré d'espèces eutrophiles, plus psammophile (*phleetosum arenarii* Laigneau & Corriol *subass. nov. hoc loco* ; *typus nominis* rel. 3 tab. 1) ;

– un groupe à *Bromus hordeaceus* et *Vulpia unilateralis*, deux fois plus riche. Dans ce groupe, une partie des relevés (6 à 8), enrichis en espèces des *Stipo-Brachypodietea*, représente l'expression centrale de l'association, alors que les relevés 9 à 10, enrichis en espèces eutrophiles peuvent être identifiés comme appartenant à une sous-association distincte, différenciée par *Myosotis ramosissima*, *Anisantha sterilis*, *Geranium molle*, *Scandix pecten-veneris*, *Echinaria capitata*, *Crepis sancta* : *myosotidetosum ramosissimae* Laigneau & Corriol *subass. nov. hoc loco* ; *typus nominis* rel. 10 tab. 1.

1.g. Syntaxinomie : un contingent important de thérophytes basophiles (*Minuartia hybrida*, *Medicago minima*, *Erodium cicutarium*, *Arenaria leptoclados*, *Trifolium scabrum*, *Hornungia petraea*, *Vulpia unilateralis*, *Veronica arvensis*, *Saxifraga tridactylites*, *Alyssum alyssoides*, *Petrorhagia prolifera*, *Bombycilaena erecta*, *Medicago rigidula*, *Bupleurum baldense*...) permet le rattachement à la classe des *Stipo capensis – Brachypodietea distachyi*. L'originalité de la présence conjointe de quelques acidophiles (*Scleranthus annuus* subsp. *polycarpus*, *Anthemis arvensis*, *Myosotis ramosissima*) et psammophiles (*Silene conica*, *Aphanes arvensis*, *Cerastium semidecandrum*, *Phleum arenarium*)



Photo 1. *Arenario leptocladi* – *Silenetum conicae*, à Veyrau (Aveyron), le 23 mai 2012, photo CBNPMP/F. Laigneau

positionne notre association dans l'ordre des *Phleo arenarii* – *Cerastietalia semidecandri* proposé par de FOUCAULT (1999) pour regrouper les thérophytaies calciclinales psammophiles. Parmi les alliances proposées par de Foucault, le *Sileno conicae* – *Vulpion membranaceae* semble être celle la plus à même à accueillir cette nouvelle association. Le *Phleo arenarii* – *Androsacetum maximae* Vanden Berghen 1963 une association dolomiticole caussenarde propre aux cultures de céréales présente quelques similitudes avec la subass. *phleetosum arenarii*, mais s'en éloigne notamment par un important contingent d'espèces des *Stellarietea mediae* Tüxen, Lohmeyer & Preising ex von Rochow 1951.

1.h. Dynamique : ces végétations thérophytiques sont subordonnées à des sols minces peu évolués ou soumis à des perturbations périodiques (cultures, piétinement). L'évolution pédogénétique est susceptible de permettre le développement des végétations vivaces : pelouses pionnières dolomiticoles (*Armerion junceae* Braun-Blanq. ex Valls 2003).

2. *Helianthemo salicifolii* – *Trifolietum scabri* Paris, Menand & Corriol ass. nov. hoc loco (tab. 2 & tab. 10, col. C).
Typus nominis : rel. 3 tab. 2 hoc loco.

2.a. Combinaison caractéristique de taxons : *Trifolium scabrum*, *Medicago minima*, *Erodium cicutarium*, *Arenaria*

serpyllifolia, *Helianthemum salicifolium*, *Petrorhagia prolifera*, *Catapodium rigidum*.

2.b. Physionomie (photos 2 & 3) : végétation rase, et discontinue, parfois mosaïquée avec quelques orpins vivaces (*Sedum acre*), en situation primaire ou secondaire (pionnière), à floraison marquée par le jaune de *Medicago minima*, *Helianthemum salicifolium*, *Trifolium campestre* et le rose de l'*Erodium* et du *Petrorhagia*.

2.c. Synécologie : sols minces à faible réserve en eau, sur roche carbonatée, sous climat thermo-atlantique à subméditerranéen, à altitude modérée (300-700 m) en terrain plat ou favorablement exposé.

2.d. Chorologie : association centrée sur le Tarn, avec des extensions appauvries en *Helianthemum salicifolium* dans les côteaux de Gascogne en Haute-Garonne ; serait à rechercher dans l'Aude, de l'autre côté de la Montagne Noire.

2.e. Phénologie : optimum de développement au printemps (mai).

2.f. Variabilité : notre tableau montre une certaine variabilité de richesse spécifique, avec des relevés plus appauvris (non saturés ?) sur la droite. Pour les relevés les plus riches, *Trifolium campestre*, *Bulpleurum baldense*, *Minuartia hybrida*, *Linum trigynum* et *Bombycilaena erecta* viennent s'ajouter à la combinaison caractéristique. En périphérie de l'aire de répartition, *Helianthemum salicifolium* vient à manquer.

2.g. Syntaxinomie : le rattachement à la classe des végétations thérophytiques basophiles des *Stipo capensis* – *Brachypodietea distachyi* se fait sans difficulté compte-tenu du contingent important de taxons de cette classe dominant largement dans les relevés. Selon la classification proposée par DE FOUCAULT (1999), au sein de cette classe, cette association s'insère dans l'ordre des *Brachypodietalia distachyi* (repris de RIVAS-MARÍNEZ, 1978), dans l'alliance du *Bupleuro baldensis* – *Brachypodium distachyi* (= *Trachynion distachyiae pro parte*), proposé par DE FOUCAULT (1999) pour accueillir les végétations les moins arides (*Alyssum alyssoides*, *Erodium cicutarium*, *Minuartia hybrida*, *Petrorhagia prolifera*...). Nous avons antérieurement identifié dans le sud Aveyron une association végétale riche en *Helianthemum salicifolium*, nommée *Trifolio nigrescentis* – *Helianthemum salicifolii* (KESSLER et al. 2019). Cette dernière association (tab. 10, col. B), développée sur roche péliitique, non carbonatée, se différencie positivement de la présente association par *Arenaria leptoclados*, *Vulpia ciliata*, *Filago germanica*, *Trifolium nigrescens*, *Crepis sancta*, *Trifolium scabrum*, *T. stellatum*, *Sedum cespitosum*, entre autres.

2.h. Dynamique : la dynamique est très lente du fait des sols minces à très faible réserve en eau. Cette association peut cotoyer des végétations crassulescentes vivaces de dalles calcaires appartenant aux *Sedo-Scleranthea*.



Photo 2 : *Helianthemo salicifolii* – *Trifolietum scabri*, à Massaguel (Tarn), le 12 juin 2017, photo A. Paris

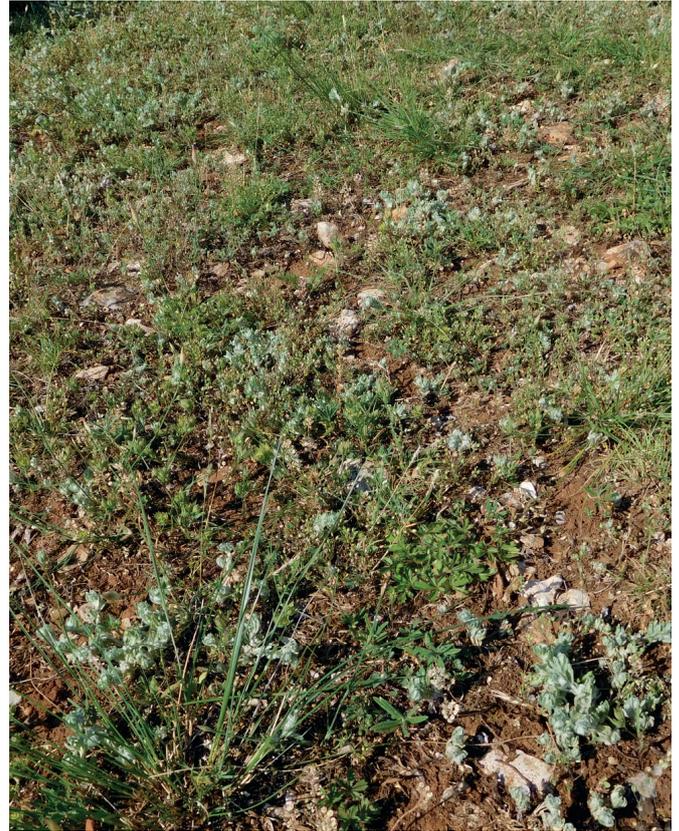


Photo 3 : *Helianthemo salicifolii* – *Trifolietum scabri*, à Millau (Aveyron), le 20 juin 2018, photo NeO/M. Menand

3. *Vulpietum unilateralis* – *ciliatae* Menand, F. Kessler, Laigneau, Paris & Corriol *ass. nov. hoc loco* (tab. 3 & tab. 10, col. D).

Typus nominis : rel. 6 tab. 3 *hoc loco*.

3.a. Combinaison caractéristique de taxons : *Euphorbia exigua*, *Vulpia unilateralis*, *V. ciliata*, *Malva setigera*, *Bombycilaena erecta*, *Teucrium botrys*, *Galium parisiense*, *Myosotis arvensis*.

3.b. Physionomie (photo 4 & 5) : végétation rase, et discontinue, parfois mosaïquée avec quelques orpins vivaces (*Sedum album*, *S. sediforme*), en situation primaire ou secondaire (pionnière), à floraison assez discrète et composante graminéenne plus ou moins marquée.

3.c. Synécologie : sols minces ou érodés, surtout sur roche calcaire, plus rarement sur roche non calcaire mais riche en bases, sous climat thermo-atlantique à subméditerranéen, à altitude modérée (200-400 m, exceptionnellement au dessus de 800 m), en terrain plat ou favorablement exposé.

3.d. Chorologie : observé dans le Tarn et le sud Aveyron, à rechercher dans les zones limitrophes dans le même compartiment stationnel.

3.e. Phénologie : optimum de développement au printemps (mai).

3.f. Variabilité : l'association est bien caractérisée avec une combinaison importante d'espèces à haute fréquence. On peut relever un bloc différentiel pour les 4 relevés de droite avec *Crepis sancta*, *Anisantha madritensis*, *Torilis nodosa* et *Aphanes arvensis* (*crepidetosum sanctae* Menand, Laigneau & Corriol *subass. nov. hoc loco* ; *typus nominis* rel. 10 tab. 3), de niveau trophique plus élevé ?

3.g. Syntaxinomie : le rattachement à la classe des végétations thérophytiques basophiles des *Stipo capensis* – *Brachypodietea distachyi* se fait sans difficulté compte-tenu du contingent important de taxons de cette classe dominant largement dans les relevés. Selon la classification proposée par DE FOUCAULT (1999), au sein de cette classe, cette association s'insère dans l'ordre des *Brachypodietalia distachyi* (repris de RIVAS-MARÍNEZ 1978), dans l'alliance du *Bupleuro baldensis* – *Brachypodion distachyi*, accueillant les végétations les moins arides (*Alyssum alyssoides*, *Cerastium pumilum*, *Clinopodium acinos*, *Draba verna*, *Erodium cicutarium*, *Minuartia hybrida*, *Teucrium botrys*, *Veronica arvensis*...). L'association ici décrite présente des affinités avec le *Vulpio ciliatae* – *Crepidetum foetidae* Verrier 1979 (tab. 10, col. E) décrite des calcaires compacts des Causses du Quercy (VERRIER 1979, 1984), dont elle peut être considérée comme une association vicariante, mais aussi moins eutrophile. L'association quercynoise se différencie positivement par *Bromus squarrosus*, *Bupleurum baldense*, *Brachypodium distachyon*, *Clinopodium acinos*, *Trifolium scabrum*, *T. campestre*, *Crepis foetida*, *Saxifraga*

tridactylites, *Crucianella angustifolia*, *Medicago rigidula*, *Vicia tetrasperma*, *Aegilops geniculata* et négativement par *Euphorbia exigua*, *Galium parisiense*, *Myosotis arvensis* et une moindre fréquence des *Vulpia* et de *Teucrium botrys* notamment (voir tab. 10).

Nous saisissons l'occasion pour typifier ici le *Vulpio ciliatae* – *Crepidetum foetidae* Verrier ex Corriol ass. nov. *hoc loco* (*Vulpio* – *Crepidetum foetidae* Verrier 1979 inval. [art. 5], *Vulpio* – *Crepidetum foetidae* Verrier 1984 inval. [art. 5]) ; *typus nominis hoc loco* rel. 8063 du tableau C1 in VERRIER (1979, Thèse Univ. Paris-Sud) (= rel. 8063, tab. 1 in VERRIER, 1984, *Doc. phytosoc.* NS 6 : 407-434).

3.h. Dynamique : la dynamique est très lente du fait des sols minces à très faible réserve en eau. Les individus au sein de pelouses écorchées par un pâturage intense voient leur dynamique bloquée par cette action biotique. Un lien systémique vers des végétations thérophytiques plus eutrophiles est possible par eutrophisation. La subass. *crepidetosum sanctae* pourrait en être une forme de passage.

4. *Bupleuro baldensis* – *Arenarietum controversae* ass. nov. *hoc loco* (tab. 4 & tab. 10, col. H) (*Lineto* – *Arenarietum controversae* Verrier 1979 inval. [art. 5], *Lino* – *Arenarietum controversae* Verrier 1984 inval. [art. 5] ; tab. 10, col. G).

Typus nominis : rel. 63 du tableau C2 in VERRIER (1979, Thèse Univ. Paris-Sud) (= rel. 63, tab. 2 in VERRIER 1984, *Doc. phytosoc.* NS 6 : 407-434).

4.a. Combinaison caractéristique de taxons : *Arenaria controversa*, *Bupleurum baldense*, *Bombycilaena erecta*, *Brachypodium distachyon*, *Cerastium pumilum*, *Euphorbia exigua*, *Catapodium rigidum*.

4.b. Physionomie (photo 6) : végétation rase, et discontinue, fréquemment en mosaïque avec des pelouses calcicoles plus ou moins xérophiiles des *Brometalia erecti* W. Koch 1926, où elle se localise aux plages à sol nu ; la physionomie est marquée par la cotonnière, les floraisons blanches de la sabline et jaunâtres du Buplèvre et de l'Euphorbe exigüe.

4.c. Synécologie : sols minces ou érodés, surtout sur roche-mère calcaire, sous climat thermo-atlantique, à altitude modérée (entre 100 et 400 m), en terrain plat ou favorablement exposé.

4.d. Chorologie : initialement identifiée par VERRIER (1979, 1984) dans le Lot, sur les Causses de Gramat et de Limogne, nos observations dans le Tarn et le Tarn-et-Garonne montrent que l'association est plus largement représentée dans le sud-ouest de la France.

4.e. Phénologie : optimum de développement au printemps (mai).

4.f. Variabilité : la variabilité de l'association serait à étudier sur l'ensemble de son aire, qui reste à préciser.

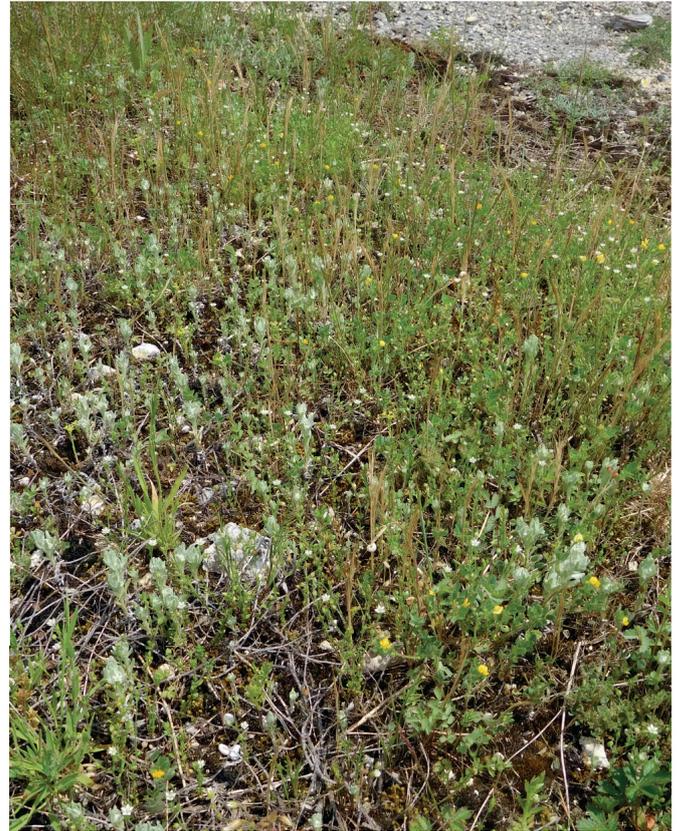


Photo 4 : *Vulpietum unilaterale* – *ciliatae*, à Labastide-Gabausse (Tarn), le 22 mai 2018, photo NeO/M. Menand



Photo 5 : *Vulpietum unilaterale* – *ciliatae*, à Caucalières (Tarn), le 25 mai 2010, photo CBNPMP/F. Laigneau

4.g. Syntaxinomie : comme l'avait déjà identifié VERRIER (1979 : 38), cette association s'insère sans difficulté dans le *Bupleuro baldensis* – *Brachypodium distachyi* (inclus alors dans le *Thero* – *Brachypodium* Braun-Blanq. 1925). Les caractéristiques y sont nombreuses (unités supérieures comprises) et dominent largement la balance floristique (voir tab. 4). Nous proposons ici un nom nouveau pour l'association décrite sous un nom invalide par Verrier, en évacuant du nom le Lin vivace qui appartient aux pelouses des *Brometalia* en mosaïque avec les communautés thérophytiques ici décrites (notamment le *Sideritido guillonii* – *Koelerietum vallesianae* J.-M. Royer 1982). L'extension de l'aire de répartition connue de l'association de Verrier montre qu'elle est également bien représentée hors de l'aire de répartition du Lin qui est essentiellement centrée sur le Quercy. Le nom de *Kandiso perfoliatae* – *Arenarietum controversae* (inval., art. 1 & 5) antérieurement proposé par JULVE (2001) ne nous paraît pas approprié étant donné l'aspect anecdotique de *Microthlaspi perfoliatum* dans les relevés de cette association.

Bien que leurs auteurs n'y fasse pas référence, le *Vulpia unilateralis* – *Desmazerietum rigidi* BRAQUE & LOISEAU 1994, décrit du Berry (tab. 10, col. F), présente des similitudes avec l'association de Verrier (BRAQUE & LOISEAU 1994 : 98-100). Il se différencie positivement notamment par *Vulpia unilateralis*, *Arenaria leptoclados*, *Hornungia petraea*, *Draba verna*, *Veronica arvensis*, et négativement par *Brachypodium distachyon* et *Euphorbia exigua*. Il peut en être considéré comme une association vicariante plus septentrionale.

4.h. Dynamique : la dynamique lente du fait des sols minces à très faible réserve en eau. Les individus au sein de pelouses écorchées par un pâturage intense voient leur dynamique bloquée par cette action biotique. La présence de ces pelouses des *Brometalia erecti* en mosaïque fine avec l'association thérophytique montre toutefois les liens dynamiques possibles. Elle est plus lente lorsque la pelouse relève du *Festucion auquieri* – *marginatae* J.-M. Royer & Ferrez 2020 que du *Thesio humifusi* – *Koelerion pyramidatae* J.-M. Royer & Ferrez 2020 ou du *Bromion erecti* W. Koch 1926. Lors d'été très secs, on constate une dynamique régressive avec mortalité des plantes vivaces (notamment fétuques sociales) créant des ouvertures favorables à l'extension de l'association thérophytique.

5. *Erodio cicutarii* – *Medicaginetum minima* Laigneau, F. Kessler, Menand & Corriol *ass. nov. hoc loco* (tab. 5 & tab. 10, col. I).

Typus nominis : rel. 1 tab. 5 *hoc loco*.

5.a. Combinaison caractéristique de taxons : *Medicago minima*, *Euphorbia exigua*, *Arenaria serpyllifolia*, *Erodium cicutarium*, *Trifolium scabrum*, *Sherardia arvensis*, *Minuartia hybrida*.

5.b. Physionomie : végétation rase, et discontinue, parfois mosaïquée au sein de prairies ouvertes en situation secondaire, à floraison discrète quoique multicolore, marquée notamment par le rose de l'*Erodium* et le jaune du *Medicago*.

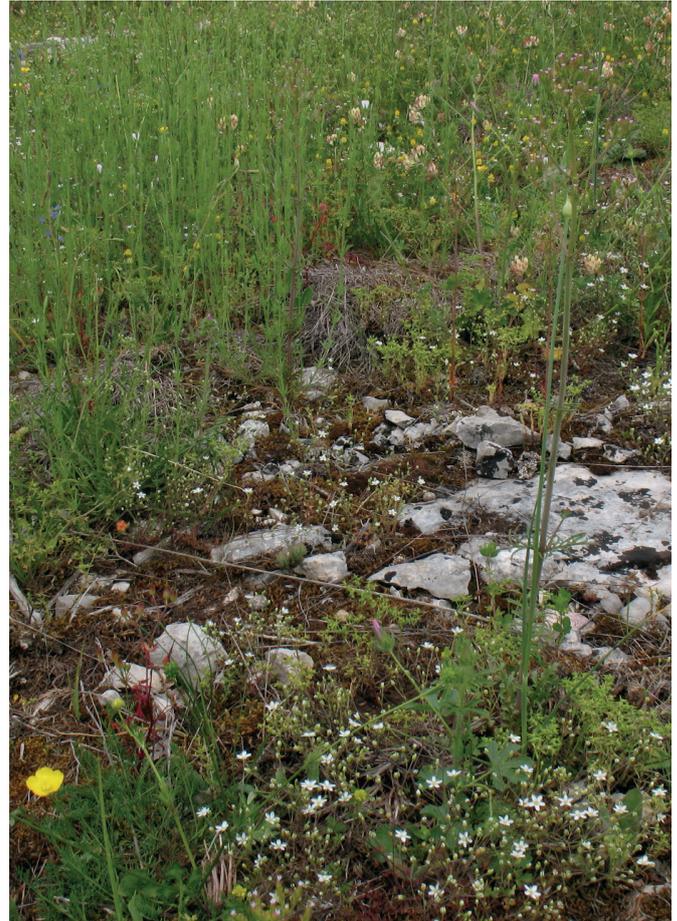


Photo 6 : *Bupleuro baldensis* – *Arenarietum controversae*, au Cirque de Bône (Tarn-et-Garonne), le 1^{er} juin 2023, photo CBNPMP/G. Corriol

5.c. Synécologie : sols érodés ou piétinés, à tendance rudéralisée, sur roche-mère carbonatée, sous climat thermo-atlantique, à altitude modérée (200-700 m), en terrain plat ou pente favorablement exposée.

5.d. Chorologie : association à large répartition, observée à ce jour dans les départements du Tarn, de l'Aveyron, du Lot, de l'Ariège et des Hautes-Pyrénées, mais probablement plus largement répartie dans le Bassin Aquitain et potentiellement au-delà.

5.e. Phénologie : optimum de développement au printemps (mai).

5.f. Variabilité : la forme typique de l'association présente en outre dans sa combinaison caractéristique *Vulpia ciliata*, *Catapodium rigidum* et *Brachypodium distachyon*. On identifie une variante souvent appauvrie, différenciée par *Geranium columbinum*, *Lysimachia arvensis*, *Ajuga chamaepitys* et *Malva setigera* (*ajugetosum chamaepityos* Laigneau, F. Kessler & Corriol *subass. nov. hoc loco* ; *typus nominis* rel. 11 tab. 5), de niveau trophique plus élevé (tendant vers la classe des *Cardaminetea hirsutae* Géhu 1999).

5.g. Syntaxinomie : la balance floristique de cette association tend nettement vers la classe des *Stipo capensis* – *Brachypodietea distachyi* avec *Alyssum alyssoides*, *Arenaria serpyllifolia*, *Brachypodium distachyon*, *Catapodium rigidum*, *Euphorbia exigua*, *Petrorhagia prolifera*, *Medicago minima*, *Minuartia hybrida*, *Teucrium botrys*, *Trifolium campestre*, *T. scabrum*, *Vulpia ciliata*... On note toutefois une certaine pénétration de thérophytes plus eutrophiles (*Ajuga chamaepitys*, *Aphanes arvensis*, *Bromus hordeaceus*, *Erodium cicutarium*, *Geranium columbinum*, *G. rotundifolium*, *Lysimachia arvensis*, *Sherardia arvensis*, *Veronica arvensis*...), particulièrement dans la subass. *ajugetosum chamaepityos*, marquant un caractère un peu rudéral. Comme précédemment, cette association s'insère selon la classification proposée par DE FOUCAULT (1999), dans l'ordre des *Brachypodietalia distachyi*, et l'alliance du *Bupleuro baldensis* – *Brachypodion distachyi* (*Alyssum alyssoides*, *Cerastium pumilum*, *Draba verna*, *Erodium cicutarium*, *Minuartia hybrida*, *Petrorhagia prolifera*, *Saxifraga tridactylites*, *Teucrium botrys*, *Veronica arvensis*...).

5.h. Dynamique : en stations secondaires, la pérennité de ces tonsures est assurée par des perturbations mécaniques (sentiers, piétinement...) entretenant ces zones d'ouvertures au sein de pelouses ou prairies.

6. *Lino stricti* – *Euphorbietum exiguae* F. Kessler, Brousseau, Laigneau, Menand & Corriol *ass. nov. hoc loco* (tab. 6 & tab. 10, col. J).

Typus nominis : rel. 2 tab. 6 *hoc loco*.

6.a. Combinaison caractéristique de taxons : *Euphorbia exigua*, *Catapodium rigidum*, *Linum strictum*, *Arenaria serpyllifolia*, *Medicago minima*, *Bombycilaena erecta*, *Ajuga chamaepitys*.

6.b. Physionomie (photo 7) : végétation rase, et discontinue, en mosaïque au sein de pelouses calcicoles, à floraison discrète, dominée par les teintes jaunes (*Euphorbia exigua*, *Linum strictum*, *Medicago minima*, *Ajuga chamaepitys*, *Alyssum alyssoides*).

6.c. Synécologie : sols minces ou érodés, notamment par le pâturage, sur roche-mère carbonatée, sous climat thermo-atlantique, à altitude modérée (< 700 m), en terrain plat ou pente exposée au sud.

6.d. Chorologie : cette association semble être largement distribuée dans le sud-ouest de la France. Relevée dans les départements de l'Ariège et du Tarn, jusqu'au nord-Aveyron et au Lot vers le nord et au Gers vers l'ouest elle sera probablement retrouvée plus largement dans les départements limitrophes au moins.

6.e. Phénologie : optimum de développement au printemps (mai).

6.f. Variabilité : combinaison caractéristique stable (y

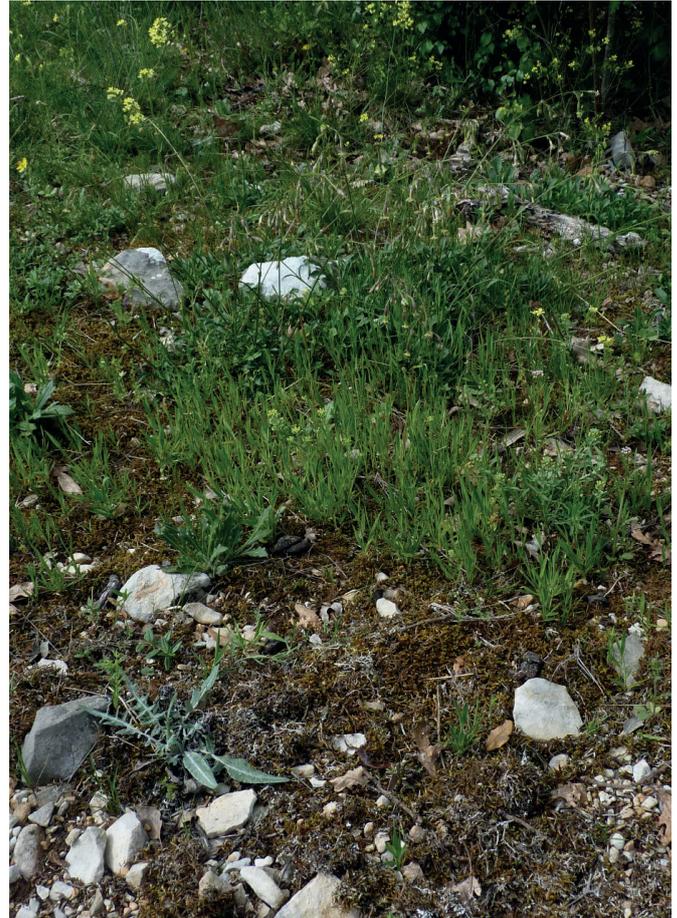


Photo 7 : *Lino stricti* – *Euphorbietum exiguae*, à Larroque (Tarn), le 5 mai 2015, photo NeO/M. Menand

compris pour les relevés les plus pauvres en espèces positionnés à droite du tableau), sans variante notable identifiée à ce jour.

6.g. Syntaxinomie : comme précédemment, le rattachement de cette association à l'ordre des *Brachypodietalia distachyi*, et l'alliance du *Bupleuro baldensis* – *Brachypodion distachyi* ne pose pas de difficulté. Les relevés 2 à 4 du tab. 9 publiés dans FAVARCQUES *et al.* (2021) pourraient être rapprochés de cette association.

6.h. Dynamique : ces tonsures se trouvent en lien dynamique avec des pelouses sèches vivaces (*Festuco* – *Brometea*) qui peuvent les supplanter par dynamique progressive ou régresser à leur profit en dynamique régressive (érosion naturelle ou artificielle, années sèches entraînant la mortalité dans les espèces vivaces).

7. *Petrorhagio proliferae* – *Arenarietum serpyllifoliae* Menand, Laigneau, F. Kessler & Corriol *ass. nov. hoc loco* (tab. 7 & tab. 10, col. K).

Typus nominis : rel. 2 tab. 7 *hoc loco*.

7.a. Combinaison caractéristique de taxons : *Medicago minima*, *Petrorhagia prolifera*, *Arenaria serpyllifolia*, *Trifolium campestre*, *T. arvense*, *T. scabrum*, *Alyssum alyssoides*.

7.b. Physionomie (photo 8) : végétation rase, et discontinue, mosaïquée au sein de pelouses vivaces, marquée par les petites Fabacées annuelles, la floraison rose du *Petrorragia* et jaune du *Medicago* et de *Trifolium campestre*.

7.c. Synécologie : sols minces à faible réserve en haut, sur roche riche en bases mais non nécessairement issus de roche carbonatée, sous climat thermo-atlantique à subméditerranéen, à altitude modérée (300-700 m) en terrain plat ou favorablement exposé.

7.d. Chorologie : association probablement largement distribuée dans le sud-ouest de la France dans les secteurs où les influences méditerranéennes et thermo-atlantiques se font plus discrètes (reliefs pyrénéens, topographies moins chaudes et moins sèches, roches à moindre capacité calorifique). Actuellement relevée dans les départements du Tarn, de l'Aveyron, de la Haute-Garonne et des Hautes-Pyrénées.

7.e. Phénologie : optimum de développement au printemps (mai).

7.f. Variabilité : à étudier sur la base d'un plus grand nombre de relevés. Il semble exister des formes eutrophisées (transition vers les *Cardaminetea hirsutae*).

7.g. Syntaxinomie : bien que la balance floristique soit largement en faveur des végétations thérophytiques basophiles des *Stipo capensis* – *Brachypodietea distachyi* on note un certain appauvrissement par rapport aux associations précédemment étudiées. Ici sont notamment absents *Brachypodium distachyon*, *Euphorbia exigua*, *Helianthemum salicifolium*, *Vulpia ciliata*, *Linum strictum*, *Bombycilaena erecta*, alors que *Bupleurum baldense* se fait très discret. DE FOUCAULT (1989, 1999) avait proposé pour ces végétations de fin de classe, l'alliance de l'*Acini arvensis* – *Arenarion serpyllifoliae* B. Foucault 1989, où cette association pourrait prendre sa place.

7.h. Dynamique : ces tonsures se trouvent le plus souvent en lien dynamique avec des pelouses vivaces (*Festuco* – *Brometea*).

8. *Crupino vulgaris* - *Bombycilaenetum erectae* prov. (tab. 8 & tab. 10, col. L).

8.a. Combinaison caractéristique de taxons : *Bombycilaena erecta*, *Bupleurum baldense*, *Cerastium pumilum*, *Crupina vulgaris*.

8.b. Physionomie : végétation rase, et discontinue, mosaïquée au sein de pelouses vivaces, à floraison multicolore mais assez discrète hormis celle violacée du *Crupina* et par l'appareil végétatif laineux de la cotonnière (*Bombycilaena*).

8.c. Synécologie : sols minces à faible réserve en haut, sur roche calcaire dure, sous climat supraméditerranéen, à altitude pouvant dépasser les 900 m, en hauts de versant, corniches, escarpements rocheux.



Photo 8 : *Petrorragia proliferae* – *Arenarion serpyllifoliae*, à Ambialet (Tarn), le 1^{er} juin 2015, photo NeO/ M. Menand

8.d. Chorologie : association essentiellement identifiée dans le sud-Aveyron. Un relevé lotois y est également rattaché par notre classification (mais sans le *Crupina*). Son irradiation vers le domaine méditerranéen reste à étudier.

8.e. Phénologie : optimum de développement au printemps (mai).

8.f. Variabilité : méconnue.

8.g. Syntaxinomie : un rattachement au *Bupleuro baldensis* – *Brachypodium distachyi* semble peu problématique. Les cinq relevés réunis ne permettent pas d'avoir une bonne idée de la variabilité de l'association. Nous préférons en différer la validation en l'attente de nouveaux relevés afin d'en préciser la caractérisation.

8.h. Dynamique : le plus souvent en lien dynamique avec des pelouses vivaces des *Festuco* – *Brometea*.

9. *Myosotido ramosissimae* – *Sherardietum arvensis* prov. (tab. 9 & tab. 10, col. M).

9.a. Combinaison caractéristique de taxons : *Myosotis ramosissima*, *Sherardia arvensis*, *Veronica arvensis*, *Crepis sancta*, *Geranium molle*, *Valerianella eriocarpa*, *Alyssum alyssoides*

9.b. Physionomie : tonsure écorchée marquée par la couleur rougeâtre du substrat pélitique, à petites thérophytes dicotylédones à floraison discrète parfois supplantées par des faciès graminoides.

9.c. Synécologie : sur sols squelettiques des pélites rouges, dans les zones de ravines et les bords de pistes traversant les rougiers.

9.d. Chorologie : identifiée dans les rougiers du bassin de Camarès dans le sud-Aveyron ; à rechercher ailleurs.

9.e. Phénologie : optimum de développement au printemps (fin avril-début mai).

9.f. Variabilité : on constate une variabilité élevée pour un nombre de relevés limités. Deux blocs semblent se détacher à travers l'échantillon disponible : un premier groupe à *Cerastium brachypetalum* et *Vulpia unilateralis* (forme typique de l'association ?) et un second correspondant à un faciès fortement marqué par les graminées nitrophiles des *Brometalia rubenti – tectorum* Rivas-Mart. & Izco 1977, qui pourrait constituer une subass. *anisanthetosum tectori* prov.

9.g. Syntaxinomie : si les espèces des *Stipo – Brachypodietea* sont bien représentées (*Veronica arvensis*, *Crepis sancta*, *Valerianella eriocarpa*, *Alyssum alyssoides*, *Cerastium brachypetalum*, *Vulpia unilateralis*, *Cerastium pumilum*...), la balance floristique reste assez partagée. Les taxons nitrophiles en provenance des *Stellarietea mediae*, *Cardaminetea hirsutae* et *Sisymbrietea officinalis* sont bien présents et pourraient faire pencher en faveur d'un rattachement aux *Cardaminetea hirsutae* Géhu 1999. Compte-tenu du nombre limité de relevés, de la variabilité du tableau et de l'incertitude du positionnement de ces végétations, nous proposons seulement un nom provisoire dans l'attente d'observations complémentaires.

9.h. Dynamique : ces végétations thérophytiques sont subordonnées à des sols rudimentaires sur roche pélitique érodée. L'évolution pédogénétique est très lente et on peut considérer ces végétations comme substables.

IV. Récapitulatif phytosociologique

STIPO CAPENSIS – BRACHYPODIETEA DISTACHYI Brullo in Brullo, Scelsi & Spampinato 2001 *nom. mut. hoc loco*

[syn. : *Stipo capensis – Trachynietea distachyae* Brullo in Brullo, Scelsi & Spampinato 2001 (*La vegetazione dell'Aspromonte. Studio fitosociologico*. Laruffa, Reggio de Calabre : 215)].

Brachypodietalia distachyi Rivas-Mart. 1978

Acini arvensis – Arenarion serpyllifoliae B. Foucault 1989

Petrorhagio proliferae – Arenarietum serpyllifoliae Menand, Laigneau, F. Kessler & Corriol *hoc loco*

Bupleuro baldensis – Brachypodion distachyi (Braun-Blanq. 1925) B. Foucault 1999

Bupleuro baldensis – Arenarietum controversae hoc loco

Crupino vulgaris – Bombycilaenetum erectae prov.

Erodio cicutarii – Medicaginetum minimae Laigneau, F. Kessler, Menand & Corriol *hoc loco*

typicum

ajugetosum chamaepityos Laigneau, F. Kessler & Corriol *hoc loco*

Helianthemo salicifolii – Trifolietum scabri Paris, Menand & Corriol *hoc loco*

Lino stricti – Euphorbietum exiguae F. Kessler, Brousseau, Laigneau, Menand & Corriol *hoc loco*

Trifolio nigrescentis – Helianthemum salicifolii Laigneau & Corriol in Kessler et al. 2019

Vulpietum unilateralo – ciliatae Menand, F. Kessler, Laigneau, Paris & Corriol *hoc loco*

typicum

crepidetosum sanctae Menand, Laigneau & Corriol *hoc loco*

Vulpio ciliatae – Crepidetum foetidae Verrier ex Corriol *hoc loco*

Phleo arenarii – Cerastietalia semidecandri (Glowacki 1988) de Foucault 1999

Sileno conicae – Vulpion membranaceae B. Foucault 1999

Arenario leptocladi – Silenetum conicae Laigneau & Corriol *hoc loco*

typicum

phleetosum arenarii Laigneau & Corriol *hoc loco*

REMERCIEMENTS

Ce travail a bénéficié de contributions financières de la région Occitanie et de l'Europe (fonds FEDER), dans le cadre d'un appel à projet connaissance (milieux secs de Midi-Pyrénées), et de l'Office français de la biodiversité dans le cadre de la participation du CBN au déploiement du programme national de cartographie des habitats (CarHab) de 2017 à 2023 et de la DREAL Occitanie, dans le cadre de l'appui scientifique et technique du CBN à la mise en œuvre du réseau Natura 2000 de 2005 à 2007. Nous remercions Anne Paris, Cécile Brousseau, Christophe Bergès et François Prud'homme pour les relevés qu'ils nous ont partagés, Anne Paris pour la photographie qu'elle nous a confiée. Philippe Julve enfin est remercié pour la relecture critique de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

- BARDÂT, J., F. BIRET, M. BOTINEAU, V. BOULLET, R. DELPECH, J.-M. GÉHU, J. HAURY, A. LACOSTE, J.-C. RAMEAU, J.-M. ROYER, G. ROUX & J. TOUFFET. 2004. – Prodrôme des végétations de France. Collection « patrimoines naturels », Paris, MNHN/IEGB/SPN, 171 pp.
- BIONDI, E., C. BLASI, M. ALLEGREZZA, I. ANZELLOTTI, M. AZZELLA, E. CARLI, S. CASAVECCHIA, R. COPIZ, E. DEL VICO, L. FACIONI, D. GALDENZI, R. GASPARRI, C. LASEN, S. PESARESI, L. POLDINI, G. SBURLINO, F. TAFFETANI, I. VAGGE, S. ZITTI & L. ZIVKOVIC. 2014. – Plant communities of Italy: The Vegetation Prodrôme. *Plant Biosystem* 148 (4) : 728-814.
- BRAQUE, R. & J.E. LOISEAU. 1994. – Pelouses et ourlets du Berry. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest. Numéro spécial* 12 : 1-193.
- BRULLO, S. 1985. – Sur la syntaxonomie des pelouses thérophytiques

- des territoires steppiques de l'Europe sud-occidentales. *Documents Phytosociologiques*, nouvelle série 9 : 1-24.
- CULAT, A. (coord.) 2021. – *Synopsis des végétations de la région Auvergne-Rhône-Alpes territoire d'agrément du CBN Massif central*. Version 1.0. Conservatoire botanique national du Massif central, 424 pp.
- FAVACQUES, C., P. JULVE, E. CATTEAU, F. KESSLER, G. VILLEJOUBERT & B. VINCENT. 2021. – Contribution à la connaissance des végétations du Quercy (département du Lot). *Bulletin de la Société de botanique du nord de la France*, 74 (1-4) : 97-151.
- FOUCAULT, B. (DE). 1999. – Nouvelle contribution à une synsystème des pelouses sèches à thérophytes. *Documents Phytosociologiques*, nouvelle série 19 : 47-105.
- FOUCAULT, B. (DE). 1989. – Etude complémentaire de la végétation des coteaux secs de la vallée de la Laize entre Bretteville-sur-Laize et Laize-la-ville, (Calvados). *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest*, N.S., 20 : 77-93.
- GARGOMINY, O., S. TERCERI, C. RÉGNIER, T. RAMAGE, C. SCHOELINCK, P. DUPONT, E. VANDEL, P. DASZKIEWICZ & L. PONCET. 2016. – Taxref v10.0, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en œuvre et diffusion. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 144 pp.
- JULVE, P. 1993. – Synopsis phytosociologique de la France (communautés de plantes vasculaires). *Lejeunia*, 140 : 1-160.
- JULVE, P. 2001. – Flore et végétation de trois sites de pelouses calcicoles du P.N.R. des Causses du Quercy (Lot). Parc Naturel Régional des Causses du Quercy. 52 pp. + annexes et cartes.
- KESSLER, F., F. LAIGNEAU, M. INFANTE, C. HANNOIRE, N. SAUTER & G. CORRIOL. 2019 (2015). – Flore, fonge et végétation des Rougiers du Camarès (Aveyron, France). *Monde des plantes* 518 : 3-32.
- LAFON, P., A. AIRD, T. BEUDIN, A. LE FOULER, W. LEVY, K. ROMEYER, A. BELAUD & G. CAZE. 2018. – *Catalogue des végétations de la Gironde. Systématique, répartition, écologie et cortège typique*. Conservatoire botanique national Sud-Atlantique, 209 pp.
- LAFON, P., M. MADY, G. CORRIOL, R. BISSOT & A. BELAUD A. 2021. – *Catalogue des végétations de Nouvelle-Aquitaine. Classification, chorologie et correspondances avec les habitats européens*. Conservatoire botanique national Sud-Atlantique, CBN du Massif central, CBN des Pyrénées et de Midi-Pyrénées, 265 pp.
- MUCINA, L., H. BÜLTMANN, K. DIERSSEN, J.-P. THEURILLAT, T. RAUS, A. ČARNI, K. ŠUMBEROVÁ, W. WILLNER, J. DENGLER, R. GAVILÁN GARCÍA, M. CHYTRÝ, M. HÁJEK, R. DI PIETRO, D. IAKUSHENKO, J. PALLAS, F.J.A. DANIELS, E. BERGMEIER, A. SANTOS GUERRA, N. ERMAKOV, M. VALACHOVIČ, J.H.J. SCHAMINÉE, T. LYSENKO, Y.P. DIDUKH, S. PIGNATTI, J.S. RODWELL, J. CAPELO, H.E. WEBER, A. SOLOMESHCH, P. DIMOPOULOS, C. AGUIAR, S.M. HENNEKENS & L. TICHÝ . 2016. – Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science* 19 (1) : 3-264.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. 1978. – Sur la syntaxonomie des pelouses thérophytiques de l'Europe occidentale. *Colloques Phytosociologiques* 6 : 55-71. (La végétation des pelouses sèches à thérophytes, Lille 1977).
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., T.E. DÍAZ, F. FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, J. LOIDI, M. LOUSĀ & A. PENAS. 2001. – Syntaxonomical checklist of vascular plant communities of Spain and Portugal to association level. *Itinera Geobotanica* 14 : 5-341.
- VANDEN BERGHEN, C. 1963. – *Etude sur la végétation des grands Causses du Massif central de France - Mémoire I*, Société Royale de Botanique de Belgique, Bruxelles, 285 pp. + annexes.
- VERRIER, J.L. 1979. – *Contribution à la synsystème et à la synécologie des pelouses sèches à thérophytes d'Europe*. Thèse Université Paris-Sud centre d'Orsay, 205 pp. + tab. et fig.
- VERRIER, J.-L. 1984. – Etudes phytosociologiques sur les pelouses calcicoles du Quercy. *Documents Phytosociologiques*, nouvelle série 6 : 407-434 + 8 tab.

Numéro de relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Surface relevée (m ²)	30	12	12	40	40	12	6	20	20	4	70	
recouvrement veg. (%)	1	20	10	50	20	99	20	40	70	95	25	
Altitude (m)	859	864	865	730	845	863	858	892	829	910	850	
Exposition	S		E	S	S		-	NO	S	-	-	
Pente (°)	1-6	<1	1-6	1-6	1-6	<1	<1	1-6	1-6	<1	<1	
Nb esp/rel	9	12	11	9	8	19	21	24	32	21	24	11
Combinaison caractéristique <i>Arenario leptocladi - Silenium conicae</i>												
<i>Silene conica</i>	+	1	1	1	2	.	+	1	+	+	+	V
<i>Minuartia hybrida</i>	+	1	+	+	+	+	1	.	+	+	.	V
<i>Medicago minima</i>	+	1	1	2	.	2	2	2	3	.	+	V
<i>Erodium cicutarium</i>	.	2	1	.	.	3	1	1	1	+	1	IV
<i>Scleranthus annuus *polycarpus</i>	+	1	.	2	.	3	1	2	.	.	1	IV
<i>Arenaria leptoclados</i>	.	1	.	+	.	+	1	.	1	1	+	IV
<i>Aphanes arvensis</i>	.	.	.	+	.	+	+	+	2	+	.	III
<i>Trifolium scabrum</i>	.	.	1	+	2	.	2	3	.	.	.	III
Différentielles de variations												
<i>Phleum arenarium</i>	+	.	2	I
<i>Hornungia petraea</i>	+	1	+	II
<i>Cerastium semidecandrum</i>	+	2	1	.	2	1	III
<i>Anthemis arvensis</i>	4	+	1	1	.	.	II
<i>Valerianella eriocarpa</i>	+	+	.	.	.	I
<i>Bromus hordeaceus</i>	+	2	2	1	.	2	2	III
<i>Vulpia unilateralis</i>	1	+	1	.	+	2	2	III
myosotidetosum ramosissimae												
<i>Myosotis ramosissima</i>	+	1	1	II
<i>Anisantha sterilis</i>	1	+	2	II
<i>Geranium molle</i>	+	1	.	I
<i>Scandix pecten-veneris</i>	1	1	.	I
<i>Echinaria capitata</i>	+	2	I
<i>Crepis sancta</i>	1	1	I
Stipo - Brachypodietea												
<i>Veronica arvensis</i>	+	1	+	2	.	1	III
<i>Saxifraga tridactylites</i>	.	2	.	.	.	+	1	.	1	+	.	III
<i>Alyssum alyssoides</i>	1	.	3	1	.	2	II
<i>Petrorhagia prolifera</i>	.	.	+	.	2	.	1	1	.	.	.	II
<i>Bombycilaena erecta</i>	.	1	1	1	.	.	2	II
<i>Medicago rigidula</i>	3	+	2	.	.	.	II
<i>Bupleurum baldense</i>	1	+	.	.	+	II
<i>Cerastium pumilum</i>	1	2	.	.	1	II
<i>Trifolium campestre</i>	1	+	.	.	.	I
<i>Trifolium incarnatum *molinerii</i>	+	.	3	.	I
<i>Draba verna</i>	.	+	+
<i>Veronica praecox</i>	.	.	1	+
<i>Catapodium rigidum</i>	1	+
<i>Clinopodium acinos</i>	1	+
<i>Galium parisiense</i>	+	+
<i>Vulpia ciliata</i>	2	.	.	.	+
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	1	.	.	.	+
<i>Gastridium ventricosum</i>	2	.	.	+
<i>Cerastium brachypetalum</i>	1	.	.	+
<i>Malva setigera</i>	+	.	.	+
<i>Teucrium botrys</i>	1	+
<i>Geranium columbinu</i>	+	+

Tableau 1 : relevé phytosociologique et origine des relevés

Numéro de relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
<i>Medicago monspeliaca</i>	+	+
Autres													
<i>Sherardia arvensis</i>	+	+	1	.	2	1	III	
<i>Anisantha tectorum</i>	.	.	1	+	
<i>Apera interrupta</i>	.	.	.	1	+	
<i>Anthemis cotula</i>	.	.	.	+	+	
<i>Herniaria glabra</i>	3	+	
<i>Geranium sp.</i>	2	+	
<i>Bunias erucago</i>	1	+	
<i>Ajuga chamaepitys</i>	+	+	
<i>Vulpia bromoides</i>	1	+	
<i>Trifolium dubium</i>	1	.	.	.	+	
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	+	.	.	.	+	
<i>Vicia angustifolia</i>	+	.	.	.	+	
<i>Vulpia myuros</i>	2	.	.	+	
<i>Geranium dissectum</i>	1	.	.	+	
<i>Adonis flammea</i>	1	.	.	+	
<i>Viola arvensis</i>	1	.	.	+	
<i>Valerianella locusta</i>	1	.	.	+	
<i>Medicago orbicularis</i>	1	.	.	+	
<i>Legousia hybrida</i>	1	.	.	+	
<i>Valerianella dentata *rimosa</i>	1	.	.	+	
<i>Papaver dubium</i>	1	.	.	+	
<i>Veronica persica</i>	+	.	.	+	
<i>Buglossoides arvensis</i>	+	.	.	+	
<i>Papaver rhoeas</i>	+	.	.	+	
<i>Euphorbia peplus</i>	+	.	.	+	
<i>Legousia speculum-veneris</i>	+	.	.	+	
<i>Rhinanthus pumilus</i>	2	.	+	
<i>Poa bulbosa</i>	1	.	+	
<i>Vicia sativa</i>	+	.	+	
<i>Valerianella sp.</i>	+	.	+	
<i>Veronica sp.</i>	+	.	+	
<i>Bromus squarrosus</i>	2	+	
<i>Senecio vulgaris</i>	+	+	
<i>Androsace maxima</i>	+	+	
<i>Vicia sp.</i>	+	+	

N° rel.	Date	Commune	Dpt	localisation_brute	Obs.
1	23/05/2012	Veyreau	12	Au sud de la Pinède, vers le Villaret	FL
2	23/05/2012	Veyreau	12	En bord de piste, au sud du Villaret	FL
3	23/05/2012	Veyreau	12	Parcelle non cultivée, dans une doline, au sud du Villaret	FL
4	18/06/2009	Peyreleau	12	Pâture au sud- ouest d'Alayrac	FL
5	29/05/2009	Saint-André-De-Vezines	12	Vers les rochers de Roques Altes	FL
6	23/05/2012	Veyreau	12	Bord de parcelle, au sud du Villaret	FL
7	04/06/2012	Saint-André-De-Vezines	12	A l'ouest de Vessac, chemin dans le prolongement d'un itinéraire PR	FL
8	06/06/2012	Veyreau	12	Proches de la piste, à l'ouest du Villaret	FL
9	01/06/2012	Saint-André-De-Vezines	12	Parcelle au sud-est de Vessac	FL
10	18/05/2009	Veyreau	12	Champ à l'ouest d'Aluech	FL
11	09/06/2009	Millau	12	Pâture vers les Avellongs	FL

Tableau 1 (suite) : relevé phytosociologique et origine des relevés

Numéro de relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	
Surface relevée (m ²)	4	4	10	8	20	2	1	3	
recouvrement veg. (%)	30	40	50	70	50	3	5	40	
Altitude (m)	481	471	529	728	549	487	446	312	
Exposition	N	S	SE	O		E	N	SSO	
Pente (°)	7	1	17	5		3	3	1	
Nb esp/rel	16	10	22	16	14	9	9	12	8
Comb. car. <i>Helianthemo salicifolii</i> - <i>Trifolietum scabri</i>									
<i>Trifolium scabrum</i>	3	2	3	2	3	2	1	+	V
<i>Medicago minima</i>	1	2	1	1	+	.	2	1	V
<i>Erodium cicutarium</i>	.	+	+	+	1	2	1	+	V
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	.	1	1	1	1	2	3	.	IV
<i>Helianthemum salicifolium</i>	.	.	2	1	3	3	1	.	IV
<i>Petrorhagia prolifera</i>	+	.	1	1	1	1	.	.	IV
<i>Catapodium rigidum</i>	+	+	+	3	III
Différentielles de variations									
<i>Trifolium campestre</i>	1	1	+	1	+	.	.	.	IV
<i>Bupleurum baldense</i>	2	.	2	2	1	.	.	.	III
<i>Minuartia hybrida</i>	.	1	1	1	+	.	.	.	III
<i>Linum trigynum</i>	2	.	+	.	1	.	.	.	II
<i>Bombacillaena erecta</i>	.	.	1	3	+	.	.	.	II
Stipo - <i>Brachypodietea</i>									
<i>Euphorbia exigua</i>	.	.	1	.	.	1	.	1	II
<i>Geranium columbinum</i>	1	.	1	II
<i>Alyssum alyssoides</i>	.	.	2	2	II
<i>Teucrium botrys</i>	2	I
<i>Campanula erinus</i>	1	I
<i>Brachypodium distachyon</i>	.	3	I
<i>Linum strictum</i>	.	.	1	I
<i>Draba verna</i>	.	.	+	I
<i>Medicago monspeliaca</i>	.	.	.	1	I
<i>Cerastium pumilum</i>	.	.	.	1	I
<i>Veronica arvensis</i>	.	.	.	+	I
<i>Saxifraga tridactylites</i>	2	.	I
<i>Filago pyramidata</i>	4	I
<i>Vulpia unilateralis</i>	1	I
<i>Crepis sancta</i>	+	I
Autres									
<i>Lysimachia arvensis</i>	.	+	+	.	.	2	.	.	II
<i>Reichardia picroides</i>	+	.	.	.	+	1	.	.	II
<i>Centranthus calcitrapae</i>	+	+	.	II
<i>Trifolium stellatum</i>	+	.	.	.	2	.	.	.	II
<i>Geranium rotundifolium</i>	.	.	.	+	.	.	1	.	II
<i>Bromus hordeaceus</i>	.	1	.	.	1	.	.	+	II
<i>Ajuga chamaepitys</i>	+	.	+	II
<i>Linum usitatissimum</i> * <i>angustifolium</i>	1	.	1	II
<i>Linum catharticum</i>	1	.	1	II
<i>Euphorbia stricta</i>	1	I
<i>Euphrasia stricta</i>	.	.	2	I
<i>Geranium robertianum</i>	.	.	+	I
<i>Medicago lupulina</i>	.	.	+	I
<i>Vicia parviflora</i>	.	.	.	+	I
<i>Vulpia bromoides</i>	2	I
<i>Sherardia arvensis</i>	+	I

Tableau 2 : relevé phytosociologique et origine des relevés

N° rel.	Date	Commune	Dpt	localisation_brute	Observateurs
1	12/06/2017	Massaguel	81	Lieu-dit Vergieu, sur versant en contrebas de l'antenne au nord-est du désert de Saint-Ferréol	AP
2	24/05/2017	Aurignac	31	Zone sommitale du coteau au nord de Martin, au sud-ouest d'Aurignac	AP
3	12/06/2017	Sorèze	81	Au nord-ouest de l'entrée de la grotte du Calel	AP
4	20/06/2018	Millau	12	Autour de la croix, au-dessus du Pas Destrech, au Nord de St-Michel-du-Larzac	MM
5	12/06/2017	Dourgne	81	Sur dôme au sud-ouest de la chapelle de Saint-Ferréol	AP
6	12/06/2017	Dourgne	81	Zone sommitale du terrain de décollage de parapentes au sud de la statue de Saint Stapin (roc de l'Abbade)	AP
7	12/06/2017	Dourgne	81	Secteur rocailleux au sud de la statue de Saint Stapin (roc de l'Abbade)	AP
8	22/05/2017	Montesquieu-Volvestre	31	En haut de versant exposé au sud-est, sur le coteau au sud de Testory	AP

Tableau 2 (suite) : relevé phytosociologique et origine des relevés

Numéro de relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Surface relevée (m ²)	5	14	4	10	10	20	3	30	40	10	10	
recouvrement veg. (%)	30	30	30	30	40	70	15	30	50	30	80	
Altitude (m)	289	363	330	329	328	337	825	230	235	330	333	
Exposition		SE			S			S	-	SE	SO	
Pente (°)	0	1-6	0	0	5	0		1-6	<1	30	5	
Nb esp/rel	22	21	10	12	12	24	25	9	9	19	21	11
Combinaison caractéristique <i>Vulpium unilateralis - ciliatae</i>												
<i>Euphorbia exigua</i>	+	1	+	1	+	2	+	1	.	2	1	V
<i>Vulpia unilateralis</i>	2	1	1	1	1	1	.	+	.	1	1	V
<i>Vulpia ciliata</i>	3	+	1	.	1	1	+	.	2	1	2	V
<i>Bombacillaena erecta</i>	.	.	2	1	3	1	1	+	2	1	2	V
<i>Malva setigera</i>	.	+	+	+	.	+	.	1	.	+	+	IV
<i>Galium parisiense</i>	.	.	1	1	1	1	.	2	.	+	1	IV
<i>Teucrium botrys</i>	.	.	1	+	2	1	+	1	+	.	.	IV
<i>Myosotis arvensis</i>	+	.	.	+	+	+	.	.	+	+	+	IV
Différentielles de variations												
<i>crepidetosum sanctae</i>												
<i>Crepis sancta</i>	+	+	1	+	II
<i>Anisantha madritensis</i>	2	3	+	.	II
<i>Aphanes arvensis</i>	+	.	+	+	+	.	II
<i>Torilis nodosa</i>	+	+	.	+	II
<i>Lysimachia foemina</i>	+	.	+	.	+	+	II
Différentielles <i>Vulpo ciliatae - Crepidetum foetidae</i>												
<i>Bromus squarrosus</i>	.	1	+
<i>Bupleurum baldense</i>	+	+
<i>Brachypodium distachyon</i>	1	.	.	.	1	4	II
<i>Clinopodium acinos</i>	+	2	.	+	.	.	.	II
<i>Trifolium scabrum</i>	+	1	.	+	1	.	II
<i>Trifolium campestre</i>	.	1	+
<i>Crepis foetida</i>	+	.	+
<i>Saxifraga tridactylites</i>	+	+
<i>Crucianella angustifolia</i>
<i>Medicago rigidula</i>
<i>Vicia tetrasperma</i>
<i>Aegilops geniculata</i>	+	.	.	+
Stipo - Brachypodietea												
<i>Veronica arvensis</i>	1	+	+	+	+	.	+	.	+	+	+	V
<i>Catapodium rigidum</i>	1	1	.	1	+	1	.	1	1	2	1	V
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	1	+	.	+	1	2	+	.	1	2	1	V
<i>Cerastium pumilum</i>	1	.	.	+	1	1	1	.	1	1	1	IV
<i>Medicago minima</i>	2	2	.	+	.	2	.	.	1	2	2	IV
<i>Sherardia arvensis</i>	1	.	.	.	+	+	1	2	1	+	1	IV
<i>Geranium columbinum</i>	+	1	.	+	+	.	+	1	.	.	.	III
<i>Minuartia hybrida</i>	2	x	.	.	.	+	+	.	1	+	.	III
<i>Erodium cicutarium</i>	.	+	+	.	.	+	+	.	+	+	.	III
<i>Draba verna</i>	1	+	.	.	+	.	II
<i>Valerianella eriocarpa</i>	1	.	+	+	.	.	II
<i>Arenaria controversa</i>	.	.	2	2	.	.	2	II
<i>Ajuga chamaepitys</i>	.	.	+	+	+	+	.	II
<i>Alyssum alyssoides</i>	+	3	.	.	+	.	.	II
<i>Linum strictum</i>	+	.	.	.	+	1	II
<i>Coronilla scorpioides</i>	+	+	.	.	.	I
<i>Geranium molle</i>	+	.	.	1	.	.	I
<i>Filago pyramidata</i>	+	3	I

Tableau 3 : relevé phytosociologique et origine des relevés

Numéro de relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
<i>Lysimachia arvensis</i>	.	.	+	+
<i>Helianthemum salicifolium</i>	2	.	+
<i>Medicago monspeliaca</i>	+	.	+
<i>Petrorhagia prolifera</i>	.	+	+
<i>Anthemis arvensis</i>	2	+
<i>Trifolium incarnatum *molinerii</i>	+	+
Autres												
<i>Bromus hordeaceus</i>	+	1	1	.	.	II
<i>Centranthus calcitrapae</i>	.	.	.	2	.	+	I
<i>Echinaria capitata</i>	+	.	.	.	1	I
<i>Carthamus lanatus</i>	+	+	.	I
<i>Blackstonia perfoliata</i>	+	+	I
<i>Anisantha sterilis</i>	1	+	I
<i>Valerianella dentata *rimosa</i>	.	1	+	I
<i>Vicia sativa/segetalis</i>	.	.	.	+	.	.	+	I
<i>Alopecurus myosuroides</i>	1	.	.	.	+
<i>Xeranthemum sp.</i>	1	.	.	.	+
<i>Geranium dissectum</i>	+	.	.	.	+
<i>Sonchus asper</i>	1	.	.	.	+
<i>Euphorbia falcata</i>	+	.	.	.	+
<i>Trifolium nigrescens</i>	1	.	.	+
<i>Trifolium stellatum</i>	+	.	.	+
<i>Medicago orbicularis</i>	+	.	.	+
<i>Stachys arvensis</i>	+	.	.	+
<i>Rapistrum rugosum</i>	+	.	.	+
<i>Sinapis arvensis</i>	+	.	.	+
<i>Geranium rotundifolium</i>	+	.	+
<i>Rhagadiolus stellatus</i>	+	.	+
<i>Poa annua</i>	1	+
<i>Cerastium glomeratum</i>	+	+
<i>Linum catharticum</i>	+	+
<i>Centaurium erythraea</i>	+	+
<i>Vicia hirsuta</i>	.	+	+
<i>Torilis africana</i>	.	+	+
<i>Crepis pulchra</i>	.	+	+
<i>Linum usitatissimum *angustifolium</i>	+	+

N°rel.	Date	Commune	Dpt	localisation_brute	Observateurs
1	23/05/2017	Donnazac	81	Vers Péligré, au nord-ouest de Donnazac	AP
2	24/05/2018	Saint-Christophe-Vallon	12	Rougier (altérites), à 50 m de la voie ferrée et au N. de Glassac	FK
3	22/05/2018	Labastide-Gabause	81	friche thermophile au-dessus de la Combe Longue	MM
4	22/05/2018	Labastide-Gabause	81	friche thermophile au-dessus de la Combe Longue	MM
5	22/05/2018	Labastide-Gabause	81	friche thermophile au-dessus de la Combe Longue	MM
6	16/05/2017	Lautrec	81	Truffière vers le Tinal, au-dessus de la Combarri	MM
7	08/06/2018	Saint-Léons	12	Au S.E. de Montplo	FK
8	26/05/2010	Labruguière	81	Pelouse vers le Colombier	FL, FP
9	25/05/2010	Caucalières	81	Parcelle non cultivée vers En Durs	FL, NL
10	16/05/2017	Lautrec	81	Pelouse vers le Tinal, au-dessus de la Combarri	MM
11	22/05/2018	Labastide-Gabause	81	Pelouse vers les Bouisses, traversée par des chemins d'exploitation	MM

Tableau 3 (suite) : relevé phytosociologique et origine des relevés

Numéro de relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Surface relevée (m ²)	2	16	3		2	3	10	5	10	40	
recouvrement veg. (%)	25	15				10		60	50	40	
Altitude (m)	382	250	322	338	240	240	294	258	123	360	
Exposition	-	-	S					SO	S	-	
Pente (°)	<1	<1	<1	<1	0	6-	0	1-	5	<1	
Nb esp/rel	13	14	19	7	10	8	23	18	20	33	10
Combinaison caractéristique <i>Bupleuro baldensis</i> - <i>Arenarietum controversae</i>											
<i>Bombycilaena erecta</i>	+	+	+	1	1	+	+	.	1	1	V
<i>Brachypodium distachyon</i>	2	2	1	+	2	.	3	3	.	2	IV
<i>Cerastium pumilum</i>	+	+	1	.	1	1	1	1	1	.	IV
<i>Euphorbia exigua</i>	+	1	1	2	+	+	.	.	2	+	IV
<i>Catapodium rigidum</i>	1	1	+	+	1	.	1	.	1	1	IV
<i>Arenaria controversa</i>	.	2	1	+	3	2	.	3	.	1	IV
<i>Bupleurum baldense</i>	1	+	1	.	.	1	1	1	.	+	IV
Stipo - Brachypodietea											
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	+	+	.	.	+	.	.	.	1	+	III
<i>Sherardia arvensis</i>	1	+	1	+	.	1	III
<i>Medicago minima</i>	.	.	1	.	.	.	1	2	2	2	III
<i>Geranium columbinum</i>	+	+	+	1	1	III
<i>Trifolium scabrum</i>	1	2	.	2	2	II
<i>Veronica arvensis</i>	.	+	+	+	.	.	II
<i>Minuartia hybrida</i>	+	1	+	.	.	.	II
<i>Aegilops geniculata</i>	.	.	+	.	.	.	3	.	.	2	II
<i>Linum strictum</i>	.	+	1	.	.	.	I
<i>Clinopodium acinos</i>	1	.	.	.	+	I
<i>Malva setigera</i>	1	.	.	+	I
<i>Coronilla scorpioides</i>	+	.	.	+	I
<i>Valerianella eriocarpa</i>	1	.	+	I
<i>Teucrium botrys</i>	1	1	+	II
<i>Erodium cicutarium</i>	+	2	+	II
<i>Hornungia petraea</i>	+	+	.	I
<i>Crepis sancta</i>	+	+	I
<i>Alyssum alyssoides</i>	2	+	I
<i>Petrorhagia prolifera</i>	1	+	I
<i>Medicago rigidula</i>	2	+	I
<i>Helianthemum salicifolium</i>	.	.	1	+
<i>Xeranthemum inapertum</i>	.	.	1	+
<i>Alyssum simplex</i>	.	.	+	+
<i>Vulpia unilateralis</i>	+	+
<i>Gastridium ventricosum</i>	1	.	.	.	+
<i>Medicago polymorpha</i>	+	.	.	.	+
<i>Saxifraga tridactylites</i>	1	.	.	+
<i>Draba verna</i>	+	.	.	+
<i>Campanula erinus</i>	2	.	+
<i>Cerastium semidecandrum</i>	+	+
<i>Anthemis arvensis</i>	1	+
Autres											
<i>Ajuga chamaepitys</i>	.	+	r	.	.	.	+	.	+	.	II
<i>Bromus hordeaceus</i>	+	2	1	.	2	II
<i>Trifolium dubium</i>	.	.	.	+	.	.	1	2	.	.	II
<i>Sonchus asper</i>	.	+	+	I
<i>Blackstonia perfoliata</i>	.	.	r	.	+	I
<i>Echium vulgare</i>	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	I
<i>Carthamus lanatus</i>	.	.	+	1	I

Tableau 4 : relevé phytosociologique et origine des relevés

Numéro de relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
<i>Odontites luteus</i>	.	.	1	+	I
<i>Linum usitatissimum</i> *angustifolium	.	.	.	+	2	I
<i>Myosotis arvensis</i>	+	.	.	.	+	.	I
<i>Crepis foetida</i>	+	+	.	I
<i>Bromus squarrosus</i>	+	+
<i>Iberis pinnata</i>	.	.	1	+
<i>Valerianella dentata</i>	1	+
<i>Medicago lupulina</i>	1	.	.	.	+
<i>Vulpia bromoides</i>	+	.	.	+
<i>Geranium molle</i>	+	.	+
<i>Mercurialis huetii</i>	2	+
<i>Microthlaspi perfoliatum</i>	+	+
<i>Aegilops triuncialis</i>	2	+
<i>Valerianella dentata</i> *rimosa	+
<i>Euphorbia falcata</i>	+
<i>Xeranthemum sp</i>	+

N° rel.	Date	Commune	Dpt	localisation_brute	Observateurs
1	04/06/2015	Gréalou	46	Le long de la piste menant au Domaine de Pegourières au SO de Pech Laglaire	FK
2	25/05/2010	Caucalières	81	Haut de versant au nord-est du Pont du Gué Sec	FL, NL
3	22/05/2015	Puylaurens	81	Pelouse sur la partie haute du Travers de Gamanel	MM
4	18/05/2018	Ginals	82	Pech-Agut	FK
5	28/05/2015	Montdragon	81	Pelouse sur la partie haute des coteaux entre les Marches et Tanus	MM
6	27/05/2018	Lugagnac	46	A l'est de Lalbrade, Pech de Souleilhan	FK
7	18/06/2015	Bruniquel	82	Pelouse au-dessus de la Vère, vers Ségui	MM
8	10/05/2017	Rocamadour	46	Pelouse au sud-ouest du Cloup, près de la RD32	MM
9	10/05/2017	Rocamadour	46	Pelouse au-dessus de l'Ouyse (près du gouffre de Cabouy), près du GR6	MM
10	02/06/2010	Loze	82	Camp de Caylus, vers Caufour Brunau	FL, NL

Tableau 4 (suite) : relevé phytosociologique et origine des relevés

Numéro de relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
Surface relevée (m ²)	2	40	20	25	20	15	.	2	5	10	.	10	.	
recouvrement veg. (%)	30	40	20	5	10	10	.	7	50	20	.	70	.	
Altitude (m)	274	240	340	270	320	275	670	450	680	623	545	760	360	
Exposition	.	N	SO	-	SSO	-	S	S	S	SO	SO	S	S	
Pente (°)	0	1-6	1-6	<1	.	<1	6-27	1-6	.	27-45	6-27	6-27	27-45	
Nb esp/rel	21	14	17	23	19	18	19	16	12	14	17	24	18	13
Combinaison caractéristique <i>Erodio cicutarii</i> - <i>Medicaginetum minima</i>														
<i>Medicago minima</i>	2	1	1	2	2	3	.	.	.	4	1	1	1	IV
<i>Euphorbia exigua</i>	+	.	+	1	1	1	1	1	.	2	+	.	1	IV
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	1	+	1	.	1	1	+	.	.	1	2	+	1	IV
<i>Erodium cicutarium</i>	r	+	1	.	1	1	.	+	1	1	1	.	.	IV
<i>Trifolium scabrum</i>	1	.	+	+	.	3	1	+	.	2	1	.	+	IV
<i>Sherardia arvensis</i>	1	+	.	2	+	.	1	+	.	+	3	.	.	IV
<i>Minuartia hybrida</i>	1	.	.	+	+	+	+	+	.	+	+	.	.	IV
<i>Veronica arvensis</i>	+	1	+	.	.	.	+	.	.	.	2	1	+	III
Différentielles de variations														
typicum														
<i>Vulpia ciliata</i>	1	1	1	2	1	1	1	III
<i>Catapodium rigidum</i>	+	1	+	2	1	1	1	+	IV
<i>Brachypodium distachyon</i>	2	.	1	2	.	2	3	+	III
ajugetosum chamaepityos														
<i>Geranium columbinum</i>	1	1	+	+	+	+	+	1	1	IV
<i>Lysimachia arvensis</i>	+	+	1	1	+	.	+	III
<i>Ajuga chamaepityos</i>	1	.	+	.	+	+	1	II
<i>Malva setigera</i>	+	.	+	+	II
Stipo - Brachypodietea														
<i>Trifolium campestre</i>	+	.	.	+	.	.	.	+	1	+	.	.	+	III
<i>Teucrium botrys</i>	1	.	+	2	1	II
<i>Petrorhagia prolifera</i>	1	1	1	+	II
<i>Alyssum alyssoides</i>	.	.	.	1	1	+	+	.	II
<i>Aphanes arvensis</i>	+	.	.	+	.	.	.	2	II
<i>Bromus hordeaceus</i>	.	2	+	.	.	+	II
<i>Cerastium pumilum</i>	1	+	3	.	.	II
<i>Bombycilaena erecta</i>	.	.	.	2	+	2	.	.	II
<i>Linum strictum</i>	2	.	+	.	1	II
<i>Gastridium ventricosum</i>	+	.	1	I
<i>Filago pyramidata</i>	+	1	I
<i>Geranium molle</i>	.	2	+	I
<i>Draba verna</i>	.	.	+	+	I
<i>Saxifraga tridactylites</i>	.	.	2	.	+	I
<i>Aegilops geniculata</i>	.	.	.	1	.	2	I
<i>Cerastium semidecandrum</i>	.	.	.	+	.	.	.	+	I
<i>Vulpia unilateralis</i>	.	.	.	+	+	.	.	I
<i>Crepis sancta</i>	.	.	1	+	.	I
<i>Valerianella eriocarpa</i>	+	+
<i>Myosotis arvensis</i>	.	1	+
<i>Arenaria leptoclados</i>	.	.	.	1	+
<i>Myosotis ramosissima</i>	.	.	.	1	+
<i>Medicago rigidula</i>	2	+
<i>Linum trigynum</i>	1	+
<i>Trifolium striatum</i>	+	+
<i>Trifolium arvense</i>	1	+

Tableau 5 : relevé phytosociologique et origine des relevés

Numéro de relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Cerastium brachypetalum</i>	+	+
<i>Clinopodium acinos</i>	+	+
<i>Campanula erinus</i>	+	+
Autres													
<i>Geranium rotundifolium</i>	2	1	+	+	1
<i>Sonchus asper</i>	+	2	.	.	.	+	+
<i>Bromus squarrosus</i>	.	.	.	+	1	+	1
<i>Valerianella dentata *rimosa</i>	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	1
<i>Filago germanica</i>	1	+	1
<i>Crepis pulchra</i>	.	.	.	+	1	1
<i>Veronica persica</i>	.	.	+	2	1
<i>Linum catharticum</i>	+	.	1	.	.	1
<i>Anisantha sterilis</i>	2	+
<i>Blackstonia perfoliata</i>	+	+
<i>Centaurium erythraea</i>	+	+
<i>Adonis annua</i>	r	+
<i>Iberis amara</i>	r	+
<i>Rapistrum rugosum</i>	r	+
<i>Cerastium glomeratum</i>	.	1	+
<i>Torilis nodosa</i>	.	1	+
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	.	+	+
<i>Senecio vulgaris</i>	.	.	+	+
<i>Vicia segetalis</i>	.	.	+	+
<i>Minuartia mediterranea</i>	.	.	.	+	+
<i>Lolium rigidum *rigidum</i>	.	.	.	+	+
<i>Microthlaspi perfoliatum</i>	1	+
<i>Geranium purpureum</i>	1	+
<i>Aegilops cylindrica</i>	+	+
<i>Geranium dissectum</i>	+	+
<i>Centaurium sp.</i>	+	+
<i>Medicago lupulina</i>	1	.	.	.	+
<i>Euphrasia pectinata</i>	1	.	.	.	+
<i>Vicia parviflora</i>	+	.	.	+
<i>Vulpia bromoides</i>	1	.	+
<i>Aira caryophyllea</i>	2	.	+
<i>Lens nigricans</i>	3	+
<i>Centranthus calcitrapae</i>	1	+
<i>Melilotus spicatus</i>	1	+
<i>Buglossoides arvensis</i>	1	+
<i>Myosotis sp.</i>	1	+
<i>Papaver dubium</i>	+	+
<i>Vicia sp.</i>	+	+
<i>Valerianella dentata</i>	1

N° rel.	Date	Commune	Dpt	localisation_brute	Observateurs
1	22/05/2015	Cuq-Toulza	81	Pelouse en bord de chemin au sud-ouest de Salié (château d'eau)	MM
2	19/05/2010	Belfort-Du-Quercy	46	Au sein d'une prairie pâturée vers Pontillou	FL
3	27/04/2018	Marcillac-Vallon	12	Au SE de Cantegrel, à l'entrée SE de St-Christophe	FK
4	04/06/2010	Laibenque	46	Au sud des Saques	FL
5	29/05/2018	Marcillac-Vallon	12	A l'est-sud-est. de Rieuterte	FK
6	01/06/2018	Nauviale	12	Bas de versant au nord de la D22 au lieu-dit Grandsagnes	FK
7	10/06/2008	Montégut-En-Couserans	09	Flanc sud du sarrat de Barousse	FL
8	06/06/2008	Balaguères	09	Proche du sentier qui monte vers le Sarrat	FL
9	12/06/2017	Balaguères	09	Versant sud de la montagne de Sainte Catherine	CBR
10	31/05/2016	Thèbe	65	Au dessus de l'ancienne carrière entre Thèbe et Troubat	GC, FK
11	25/04/2017	Dun	09	Sommet du Pech de Monombre, thérophytes sur replat piétiné par les chevaux	FK, GC
12	03/06/2009	La roque-sainte-marguerite	12	Flancs de la Serre de Cabriole	FL
13	29/05/2008	Prat-Bonrepaux	09	Coteau sec surplombant l'est de Bonrepaux	FL

Tableau 5 (suite) : relevé phytosociologique et origine des relevés

Numéro de relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Surface relevée (m ²)	2	8	8	6	4	3		0,5	0,5	0,5	
recouvrement veg. (%)	60	35	30	50	15	30		50	50	45	
Altitude (m)	348	543	230	235	230	550	912	570	650	640	255
Exposition	SE	SSO	S	S	SE	-	S	S	S	S	S
Pente (°)	<1	1-6	1-6	3		<1	6-27	6-27	27-45	27-45	6-27
Nb esp./rel	14	15	14	8	10	10	13	11	7	6	6
Comb. car. <i>Lino stricti</i> - <i>Euphorbietum exiguae</i>											11
<i>Euphorbia exigua</i>	1	3	+	2	1	+	.	+	+	x	x
<i>Catapodium rigidum</i>	+	2	+	1	+	+	x	+	.	x	x
<i>Linum strictum</i>	.	1	.	+	1	+	x	1	+	x	x
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	+	1	1	.	.	2	x	+	+	x	x
<i>Medicago minima</i>	.	1	.	+	2	+	.	1	+	x	.
<i>Bombycilaena erecta</i>	.	+	2	.	+	.	x	+	.	.	x
<i>Ajuga chamaepitys</i>	+	1	1	+	x	.
Stipo - <i>Brachypodietea</i>											
<i>Sherardia arvensis</i>	+	.	1	+	.	.
<i>Brachypodium distachyon</i>	2	.	.	3	3	.	.	.	1	.	.
<i>Minuartia hybrida</i>	.	1	1	.	.	1	x
<i>Petrorhagia prolifera</i>	.	.	+	.	.	1	x
<i>Trifolium scabrum</i>	2	x	1	.	.	.
<i>Cerastium pumilum</i>	+	1	x
<i>Alyssum alyssoides</i>	1	+	x
<i>Veronica arvensis</i>	+	.	1	1
<i>Crepis sancta</i>	r	2	1
<i>Blackstonia perfoliata</i>	.	+	.	.	1
<i>Teucrium botrys</i>	.	2	+
<i>Draba verna</i>	.	.	.	1	.	.	.	+	.	.	.
<i>Malva setigera</i>	+	.	.	+	.	.	.
<i>Bupleurum baldense</i>	1	x
<i>Trifolium campestre</i>	x	+	.	.	.
<i>Saxifraga tridactylites</i>	+
<i>Valerianella eriocarpa</i>	.	.	1
<i>Echinaria capitata</i>	.	.	+
<i>Vulpia ciliata</i>	.	.	.	3
<i>Hornungia petraea</i>	.	.	.	1
<i>Clinopodium acinos</i>	1
<i>Centaurium pulchellum</i>	x
<i>Silene gallica</i>	x
Autres											
<i>Centranthus calcitrapae</i>	+
<i>Microthlaspi perfoliatum</i>	+
<i>Senecio vulgaris</i>	r
<i>Odontites luteus</i>	.	2
<i>Sonchus asper</i>	.	1
<i>Crepis setosa</i>	.	1
<i>Iberis amara</i>	.	.	2
<i>Cerastium glomeratum</i>	.	.	1
<i>Geranium columbinum</i>	x
<i>Cynosurus echinatus</i>	x
<i>Euphrasia stricta</i>	x
<i>Bromus squarrosus</i>	x
<i>Valerianella sp.</i>	x	.	.

Tableau 6 : relevé phytosociologique et origine des relevés

N° rel.	Date	Commune	Dpt	localisation_brute	Observateurs
1	05/05/2015	Larroque	81	Pelouse sommitale du Puech Ayrol	MM
2	14/06/2016	Sebrazac	12	SE du Causse de Sébrazac, entre Montméja et Le Bousquet	FK
3	11/05/2010	Labruguière	81	Haut des pentes au sud du Colombier	FL
4	04/05/2017	Pessan	32	Coteau exposé au sud au sud-ouest de Pessan, entre la Crabère et Salleneuve	AP
5	07/06/2018	Saint-Projet	46	Au S.E. du Tournier	FK
6	10/06/2010	Ornolac-Ussat-Les-Bains	09	Quiés de Tarascon - Col d'Ussat , rocher au dessus du village	FP
7	12/07/2018	Lordat	09	Butte au-dessus du village	GC, BD, CBe
8	14/06/2016	Foix	09	Pech Saint Sauveur	CBr
9	01/06/2016	Foix	09	Pech Saint Sauveur	CBr
10	01/06/2016	Foix	09	Pech Saint Sauveur	CBr
11	04/06/2010	Lalbenque	46	Pelouse à l'ouest de Bouyssouls, proche de la voie ferrée	FL

Tableau 6 (suite) : relevé phytosociologique et origine des relevés

Numéro de relevé	1	2	3	4	5	6	7	
Surface relevée (m ²)	8	3		2	4	3	3	
recouvrement veg. (%)	80	50		50	5	10	80	
Altitude (m)	257	268	385	570	1303	930	309	
Exposition	-	-		-	O	S	S	
Pente (°)	<1	0		<1	1-6	1-6	27-45	
Nb esp/rel	18	16	14	8	6	7	7	7
Comb. car. <i>Petrorhagio proliferae</i> - <i>Arenarietum serpyllifoliae</i>								
<i>Medicago minima</i>	2	1	x	1	1	2	2	V
<i>Petrorhagio prolifera</i>	1	1	x	1	+	+	+	V
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	1	+	x	1	1	2	.	V
<i>Trifolium campestre</i>	+	+	x	2	.	.	2	IV
<i>Trifolium arvense</i>	.	2	.	.	+	2	3	III
<i>Trifolium scabrum</i>	+	2	x	III
<i>Alyssum alyssoides</i>	2	.	x	.	.	1	.	III
Stipo - <i>Brachypodietea</i>								
<i>Cerastium pumilum</i>	+	1	II
<i>Catapodium rigidum</i>	1	+	II
<i>Minuartia hybrida</i>	1	+	II
<i>Draba verna</i>	+	r	II
<i>Vulpia unilateralis</i>	1	.	x	II
<i>Veronica arvensis</i>	1	+	.	II
<i>Galium parisiense</i>	.	1	I
<i>Erodium cicutarium</i>	.	.	.	1	.	.	.	I
<i>Bupleurum baldense</i>	+	.	.	I
Autres								
<i>Vulpia bromoides</i>	1	2	II
<i>Geranium columbinum</i>	.	.	x	.	+	.	.	II
<i>Myosotis ramosissima</i>	1	I
<i>Lathyrus sphaericus</i>	1	I
<i>Vicia parviflora</i>	+	I
<i>Vicia segetalis</i>	+	I
<i>Trifolium dubium</i>	+	I
<i>Aira caryophyllea</i>	.	1	I
<i>Sedum rubens</i>	.	+	I
<i>Hypochaeris glabra</i>	.	r	I
<i>Valerianella locusta</i>	.	r	I
<i>Ajuga chamaepitys</i>	.	.	x	I
<i>Valerianella dentata</i>	.	.	x	I
<i>Anisantha sterilis</i>	.	.	x	I
<i>Vicia bithynica</i>	.	.	x	I
<i>Linum usitatissimum</i> * <i>angustifolium</i>	.	.	x	I
<i>Crepis pulchra</i>	.	.	x	I
<i>Sherardia arvensis</i>	.	.	.	+	.	.	.	I
<i>Cerastium glomeratum</i>	.	.	.	+	.	.	.	I
<i>Euphrasia stricta</i>	.	.	.	+	.	.	.	I
<i>Vicia sp.</i>	1	.	I
<i>Andryala integrifolia</i>	1	I
<i>Geranium rotundifolium</i>	1	I
<i>Avena barbata</i>	+	I

Tableau 7 : relevé phytosociologique et origine des relevés

N° rel.	Date	Commune	Dpt	localisation_brute	Observateurs
1	18/05/2016	Saint-Félix-Lauragais	31	Tonsure, à l'E. de Peyregrand	MM
2	01/06/2015	Ambialet	81	Bord de route (RD74) sous le Roc, sur graviers	MM
3	29/05/2018	Saint-Christophe-Vallon	12	Au S.E. du Lieu dit Bournac	FK
4	30/06/2009	Gijounet	81	Gijou, au Bouyssas	FP
5	01/07/2011	Gèdre	65	vers la Biasou	FL
6	29/05/2017	Tramezaïgues	65	Bord de piste surplombant le hameau de Travès	FL
7	14/06/2016	Pampelonne	81	Ségala, site de Thuriès	FK

Tableau 7 (suite) : relevé phytosociologique et origine des relevés

Numéro de relevé	1	2	3	4	5
Surface relevée (m²)	6	3	1	10	
recouvrement veg. (%)	50	50	20	30	
Altitude (m)	940	817	376	805	610
Exposition	E	SE	SE	SE	S
Pente (°)	1-6	1-6	1-6	1-6	1-6
Nb esp/rel	9	10	13	15	6
Comb. car. <i>Crupino vulgaris - Bombycilaenetum erectae</i>					5
<i>Bombycilaena erecta</i>	3	2	1	2	x
<i>Bupleurum baldense</i>	1	1	+	1	x
<i>Cerastium pumilum</i>	2	+	1	1	x
<i>Sherardia arvensis</i>	.	1	+	1	x
<i>Crupina vulgaris</i>	3	1	.	.	x
Stipo - <i>Brachypodietea</i>					
<i>Medicago minima</i>	2	1	.	.	.
<i>Arenaria leptoclados</i>	2	.	+	.	.
<i>Alyssum alyssoides</i>	2	.	+	.	.
<i>Veronica arvensis</i>	.	+	1	.	.
<i>Trifolium campestre</i>	.	+	+	.	.
<i>Petrorhagia prolifera</i>	.	.	.	1	x
<i>Teucrium botrys</i>	1
<i>Valerianella eriocarpa</i>	+
<i>Euphorbia exigua</i>	.	1	.	.	.
<i>Brachypodium distachyon</i>	.	.	1	.	.
<i>Catapodium rigidum</i>	.	.	1	.	.
<i>Xeranthemum inapertum</i>	.	.	.	1	.
<i>Crucianella angustifolia</i>	.	.	.	+	.
<i>Malva setigera</i>	.	.	.	+	.
Autres					
<i>Valerianella dentata *rimosa</i>	.	+	.	.	.
<i>Poa bulbosa</i>	.	.	1	.	.
<i>Vulpia bromoides</i>	.	.	+	.	.
<i>Aphanes australis</i>	.	.	+	.	.
<i>Geranium columbinum</i>	.	.	.	1	.
<i>Scandix australis</i>	.	.	.	+	.
<i>Vicia tetrasperma</i>	.	.	.	+	.
<i>Lathyrus sphaericus</i>	.	.	.	+	.
<i>Vicia parviflora</i>	.	.	.	+	.
<i>Euphorbia falcata</i>	.	.	.	+	.
<i>Valerianella sp.</i>	.	.	.	+	.

N° rel.	Date	Commune	Dpt	localisation_brute	Observateurs
1	27/05/2009	Veyreau	12	A l'est de la Serre de la Pinède	FL
2	08/06/2018	Saint-Léons	12	Entre Montpla et Baldare	FK
3	04/06/2015	Gréalou	46	entre Pech Laglaire et le Domaine de Pégourières, sous la piste	FK
4	03/06/2009	La roque-sainte-marguerite	12	au SO de Ruassou	FL
5	07/06/2006	Versols-Et-Lapeyre	12	Causse de Nissac, au SO des Bourssières	FL

Tableau 8 : relevé phytosociologique et origine des relevés

Numéro de relevé	1	2	3	4	5	
Surface relevée (m ²)	6		100	10	100	
recouvrement veg. (%)	80		30		70	
Altitude (m)	415	405	830	354	351	
Exposition	N	SE	-	E	-	
Pente (°)	1-6	1-6	<1	<1	<1	
Nb esp/rel	17	19	17	18	17	5
Comb. caract. <i>Myosotido ramosissimae</i> - <i>Sherardietum arvensis</i>						
<i>Myosotis ramosissima</i>	+	1	1	1	1	V
<i>Sherardia arvensis</i>	2	2	2	+	4	V
<i>Veronica arvensis</i>	1	1	1	.	2	IV
<i>Crepis sancta</i>	.	1	+	+	2	IV
<i>Geranium molle</i>	.	2	+	+	1	IV
<i>Valerianella eriocarpa</i>	1	.	.	+	2	III
<i>Alyssum alyssoides</i>	+	.	.	1	+	III
Différentielles de variations						
<i>Cerastium brachypetalum</i>	1	1	1	.	.	III
<i>Vulpia unilateralis</i>	+	.	1	.	.	II
<i>anisanthetosum tectori</i>						
<i>Anisantha tectorum</i>	.	.	.	4	x	II
<i>Avena barbata</i>	.	.	.	1	2	II
<i>Cerastium glomeratum</i>	.	.	.	+	1	II
<i>Anisantha madritensis</i>	.	.	.	3	.	I
<i>Anisantha diandra</i>	.	.	.	1	.	I
<i>Stipo - Brachypodietea</i>						
<i>Cerastium pumilum</i>	.	2	.	.	1	II
<i>Trifolium angustifolium</i>	2	I
<i>Vulpia ciliata</i>	1	I
<i>Medicago monspeliaca</i>	1	I
<i>Trifolium incarnatum *molinerii</i>	.	.	3	.	.	I
<i>Minuartia hybrida</i>	.	.	+	.	.	I
<i>Erodium cicutarium</i>	.	.	+	.	.	I
<i>Trifolium campestre</i>	.	.	.	+	.	I
<i>Vicia peregrina sp.</i>	+	I
<i>Galium parisiense</i>	+	I
<i>Cardaminetea hirsutae & Stellarietea mediae</i>						
<i>Aphanes arvensis</i>	+	1	.	.	.	II
<i>Senecio vulgaris</i>	+	1	.	.	.	II
<i>Geranium dissectum</i>	+	+	.	.	.	II
<i>Microthlaspi perfoliatum</i>	+	+	.	.	.	II
<i>Draba muralis</i>	.	+	.	+	.	II
<i>Cardamine hirsuta</i>	.	+	.	.	+	II
<i>Lamium amplexicaule</i>	.	+	.	.	.	I
<i>Euphorbia helioscopia</i>	.	.	+	.	.	I
<i>Calepina irregularis</i>	.	.	.	+	.	I
<i>Papaver argemone</i>	.	.	.	+	.	I
<i>Vicia segetalis</i>	.	.	.	+	.	I
<i>Papaver dubium</i>	+	I
Autres						
<i>Trifolium sp.</i>	3	1	.	.	.	II
<i>Bromus hordeaceus</i>	.	.	2	1	.	II
<i>Anisantha sterilis</i>	.	.	+	2	.	II
<i>Astragalus hamosus</i>	3	I
<i>Filago sp.</i>	1	I
<i>Vulpia bromoides</i>	.	1	.	.	.	I
<i>Vicia lathyroides</i>	.	1	.	.	.	I

Tableau 9 : relevé phytosociologique et origine des relevés

Numéro de relevé	1	2	3	4	5	
<i>Trifolium nigrescens</i>	.	+	.	.	.	I
<i>Trifolium dubium</i>	.	.	3	.	.	I
<i>Vicia angustifolia</i>	.	.	1	.	.	I
<i>Poa bulbosa</i>	.	.	1	.	.	I
<i>Rhinanthus pumilus</i>	.	.	1	.	.	I
<i>Aira caryophyllea</i>	1	I
<i>Melilotus spicatus</i>	1	I

N° rel.	Date	Commune	Dpt	localisation_brute	Observateurs
1	25/04/2012	Camarès	12	A l'ouest du ravin de Coste Rouge, sur un chemin	FL
2	27/04/2012	Camarès	12	Au sud du ravin de Pari, à l'est de Solages	FL
3	19/05/2009	Saint-André-De-Vezines	12	Prairie à l'est des rochers de Roques Altès	FL
4	03/05/2010	Montlaur	12	Bord ouest de la D12, au NO du Puech d'Hauterives, proche de la ruine	GC
5	03/05/2010	Montlaur	12	Au nord du ravin de Malecoste	GC

Tableau 9 (suite) : relevé phytosociologique et origine des relevés

Colonne	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K
Origine des relevés	tab. 1 hoc loco	Kessler et al. (2019)	tab. 6 hoc loco	tab. 3 hoc loco	Verrier, 1984	Braque & Loiseau, 1994	Verrier, 1984	tab. 4 hoc loco	tab. 5 hoc loco	tab. 7 hoc loco	tab. 8 hoc loco
Nombre de relevés synthétisés	11	8	8	11	16	12	27	10	13	11	7
Association	Arenario leptocladi - Sileneteum conicae	Trifolio nigrescentis - Helianthemum	Helianthemo salicifolii - Trifolietum scabri	Vulpium unilaterale - ciliatae	Vulpio ciliatae - Crepidetum foetidae	Vulpio unilateralis - Desmazieretum	Lino - Arenarietum controversae	Bupleuro baldensis - Arenarietum controversae	Erodio cicutarii - Medicaginetum minimae	Lino stricti - Euphorbietum exiguae	Petrorragio - Arenarietum serpyllifoliae
<i>Silene conica</i>	V
<i>Scleranthus annuus *polycarpus</i>	IV
<i>Cerastium semidecandrum</i>	III	I	+	I	.	.
<i>Anthemis arvensis</i>	II	.	.	+	I	I	+	II	.	.	.
<i>Saxifraga tridactylites</i>	III	I	I	+	III	III	II	II	I	+	.
<i>Aphanes arvensis</i>	III	III	.	II	I	III	+	I	II	.	.
<i>Arenaria leptoclados</i>	IV	V	.	.	V?	V	.	+	+	.	.
<i>Trifolium stellatum</i>	.	IV	II	+
<i>Trifolium nigrescens</i>	.	IV	.	+
<i>Filago germanica</i>	.	IV	.	.	+	I	.	+	I	.	.
<i>Cerastium glomeratum</i>	.	III	.	+	.	I	.	.	+	+	I
<i>Anisantha tectorum</i>	+	III
<i>Anisantha rubens</i>	.	III
<i>Sedum cespitosum</i>	.	III
<i>Logfia minima</i>	.	III
<i>Helianthemum salicifolium</i>	.	IV	IV	+	.	.	.	+	.	.	.
<i>Linum trigynum</i>	.	.	II	.	+	.	.	+	+	.	.
<i>Galium parisiense</i>	+	I	.	IV	+	.	+	I	.	.	I

Tableau 10 A : phytosociologique synthétique des associations étudiées

Colonne	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K
<i>Myosotis arvensis</i>	.	.	.	IV	I	.	+	II	+	.	.
<i>Teucrium botrys</i>	+	.	I	IV	II	I	II	III	II	I	.
<i>Malva setigera</i>	+	.	.	IV	III	II	II	II	II	I	.
<i>Vulpia ciliata</i>	+	V	.	V	III	.	+	I	III	+	.
<i>Crepis sancta</i>	I	V	I	II	V	.	II	II	I	II	.
<i>Bromus squarrosus</i>	+	.	.	+	V	.	II	II	II	+	.
<i>Crucianella angustifolia</i>	III	.	II	I	.	.	.
<i>Crepis foetida</i>	.	.	.	+	III	.	+	II	.	.	.
<i>Vicia tetrasperma</i>	III	.	+	I	.	.	.
<i>Medicago rigidula</i>	II	II	.	.	III	+	.	II	+	.	.
<i>Vulpia unilateralis</i>	III	III	I	V	III	IV	+	II	I	.	II
<i>Draba verna</i>	+	II	I	II	III	V	II	II	I	I	II
<i>Clinopodium acinos</i>	+	.	.	II	IV	III	IV	II	+	+	.
<i>Hornungia petraea</i>	II	.	.	.	I	IV	I	II	.	+	.
<i>Arenaria controversa</i>	.	.	.	II	.	V	V	IV	.	.	.
<i>Brachypodium distachyon</i>	.	.	I	II	V	.	IV	V	III	II	.
<i>Lysimachia arvensis</i>	.	.	II	+	I	I	II	I	III	.	.
<i>Ajuga chamaepitys</i>	+	.	II	II	.	.	II	III	II	III	I
<i>Linum strictum</i>	.	.	I	II	I	.	II	II	II	V	.
<i>Trifolium arvense</i>	.	I	.	.	I	.	.	+	+	.	III
<i>Petrorhagia prolifera</i>	II	.	IV	+	III	I	.	II	II	II	V
<i>Crupina vulgaris</i>
<i>Geranium molle</i>	I	IV	.	I	.	.	.	+	I	.	.
<i>Myosotis ramosissima</i>	II	+	.	I
<i>Valerianella eriocarpa</i>	I	.	.	II	+	.	I	II	+	+	.
<i>Cerastium brachypetalum</i>	+	.	.	.	I	.	.	+	+	.	.
Stipo - Brachypodietea
<i>Geranium columbinum</i>	+	.	II	III	III	II	II	IV	IV	+	II
<i>Minuartia hybrida</i>	V	II	III	III	III	IV	I	III	IV	II	II
<i>Erodium cicutarium</i>	IV	IV	V	III	III	IV	IV	III	IV	.	I
<i>Euphorbia exigua</i>	.	II	II	V	I	I	IV	V	IV	V	.
<i>Trifolium scabrum</i>	III	IV	V	II	IV	III	IV	III	IV	II	III
<i>Catapodium rigidum</i>	+	.	III	V	V	V	III	V	IV	V	II
<i>Trifolium campestre</i>	I	.	IV	+	IV	III	IV	I	III	I	IV

Tableau 10 B : phytosociologique synthétique des associations étudiées

Colonne	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	+	I	IV	V	V?	.	I	IV	IV	V	V
<i>Bupleurum baldense</i>	II	.	III	+	V	IV	V	V	.	I	I
<i>Bombycilaena erecta</i>	II	.	II	V	III	V	IV	VI	II	III	.
<i>Medicago minima</i>	V	IV	V	IV	IV	V	IV	IV	IV	IV	V
<i>Cerastium pumilum</i>	II	IV	I	IV	IV	V	IV	V	II	II	II
<i>Sherardia arvensis</i>	III	.	I	IV	IV	.	II	IV	IV	II	I
<i>Veronica arvensis</i>	III	IV	I	V	IV	V	+	III	III	II	II
<i>Alyssum alyssoides</i>	II	V	II	II	II	III	I	II	II	II	III
<i>Medicago monspeliaca</i>	+	II	I	+
<i>Aegilops geniculata</i>	.	.	.	+	II	.	.	II	I	.	.
<i>Gastridium ventricosum</i>	+	I	I	I	.	.
<i>Filago pyramidata</i>	.	.	I	I	I	.	.
<i>Coronilla scorpioides</i>	.	.	.	I	I	.	+	II	.	.	.
<i>Campanula erinus</i>	.	.	I	+	+	.	.
<i>Xeranthemum inapertum</i>	+	.	.	I	.	.	.
<i>Phleum arenarium</i>	I
<i>Veronica praecox</i>	+
<i>Alyssum simplex</i>	+	.	.	.
<i>Medicago polymorpha</i>	+	.	.	.
<i>Minuartia mediterranea</i>	+	.	.
<i>Trifolium striatum</i>	+	.	.
Autres											
<i>Bromus hordeaceus</i>	III	IV	II	II	II	.	+	III	II	.	.
<i>Vicia sativa agr.</i>	+	.	.	I	III	.	+	I	+	.	I
<i>Vulpia bromoides</i>	+	.	I	+	+	.	II
<i>Poa bulbosa</i>	+	.	.	.	III	IV	III	I	.	.	.
<i>Geranium rotundifolium</i>	.	.	II	+	I	.	.	+	II	.	I
<i>Sonchus asper</i>	.	.	.	+	II	.	II	II	II	+	.
<i>Microthlaspi perfoliatum</i>	I	.	.	I	+	+	.
<i>Anisantha sterilis</i>	II	.	.	I	I	.	I
<i>Echinaria capitata</i>	I	.	.	I	+	.	.	+	.	+	.
<i>Valerianella dentata *rimosa</i>	+	.	.	I	.	.	.	+	II	.	.
<i>Linum catharticum</i>	.	.	II	+	.	.	+	+	I	.	.
<i>Trifolium dubium</i>	+	II	.	.	I

Tableau 10 C : phytosociologique synthétique des associations étudiées

Colonne	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K
<i>Geranium dissectum</i>	+	.	.	+	+	.	.
<i>Centranthus calcitrapae</i>	.	.	II	I	+	+	.
<i>Trifolium incarnatum *molinerii</i>	I	II	.	+
<i>Senecio vulgaris</i>	+	+	+	.
<i>Vicia parviflora</i>	.	.	I	+	.	I
<i>Blackstonia perfoliata</i>	.	.	.	I	.	.	.	I	+	I	.
<i>Linum usitatissimum *angustifolium</i>	.	.	II	+	.	.	.	I	.	.	I
<i>Centaureum pulchellum</i>	I	.	II	I	.	+	.
<i>Euphorbia falcata</i>	.	.	.	+	II	.	.	I	.	.	.
<i>Aira caryophyllea</i>	+	.	I
<i>Avena barbata</i>	.	II	I
<i>Vulpia myuros</i>	+	+	+	.	.	.
<i>Crepis pulchra</i>	.	.	.	+	I	.	I
<i>Valerianella dentata</i>	+	+	.	I
<i>Papaver dubium</i>	+	+	.	.
etc ...											

Tableau 10 D : phytosociologique synthétique des associations étudiées

L'Oligo-Miocène continental (Chattien, Aquitanien) de l'Île Saint-Martin (Gruissan, Aude)¹

par Philippe Fauré

Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse, allées Jules-Guesdes, F-31000, Toulouse
E-Mail : philipfaure@gmail.com

RÉSUMÉ

Nous décrivons plusieurs témoins d'Oligocène (Chattien) et de Miocène continental discordants sur le Crétacé inférieur de l'Île Saint-Martin (Gruissan, Aude) qui n'avaient pas été décrits à ce jour. Des calcaires lacustres représentatifs de l'Oligocène supérieur (Chattien) du Bassin de Narbonne-Sigean y affleurent clairement au sein de structures en hémigraben. Ils sont surmontés par un important épandage conglomératique dont l'âge miocène (Aquitanien) est vraisemblable.

Continental Oligo-Miocene (Chattien, Aquitanian) of the Île Saint-Martin (Gruissan, Aude)

ABSTRACT

We describe several discordant Oligocene, Miocene Continental deposits (lacustrine and conglomeratic) on the Lower Cretaceous of Île Saint-Martin (Gruissan, Aude) which had not been described to date. Lacustrine limestones representative of the Upper Oligocene (Chattian) of the Narbonne-Sigean Basin clearly outcrop there within hemigraben structures. They are surmounted by an important conglomerate spreading of which the Miocene (Aquitanian) age is probable.

1. Introduction

La fin du Paléogène (Rupélien, Chattien) et le début du Néogène (Aquitanien) sont, en Bas-Languedoc, des périodes clés pour la compréhension de l'évolution post-pyrénéenne de la marge occidentale du Golfe du Lion. L'extension crustale affecte désormais la bordure languedocienne. Celle-ci est dissociée par la reprise, en inversion tectonique négative, des rampes de chevauchement éocènes de la Nappe des Corbières et cède la place à un dispositif en blocs basculés, horsts et grabens, à l'origine de la création de fossés tectoniques subsidents dont le principal est le fossé de Narbonne-Sigean (GORINI 1993, GORINI *et al.*, 1991).

Il s'y dépose durant le Rupélien et le Chattien, plusieurs centaines de mètres de sédiments argilo-carbonatés ou franchement carbonatés déposés en milieu continental, lacustre ou saumâtre.

Après cette période, les massifs de la Clape et de Saint-Martin se placent en position de horst. Les dépôts lacustres de l'Oligocène proprement dit y laissent peu de témoins, alors

qu'ils représentent une importante accumulation dans le fossé Narbonne-Sigean, aux environs de Narbonne. La permanence de leur relief est confirmée par la constance sur leurs flancs de dépôts conglomératiques mal stratifiés, stratigraphiquement mal contraints, mais dont l'âge miocène inférieur, aquitanien, est très vraisemblable.

À cette phase d'extension (rifting) succèdera, au Miocène moyen (Burdigalien, Langhien), une phase de transgression permise par l'ouverture marine franche du Bassin provençal lors de la migration anti-horaire du bloc corso-sarde.

Le bloc de Crétacé inférieur représenté par l'Île Saint-Martin jouit d'une situation paléogéographique intermédiaire entre le horst de la Clape et les régions effondrées du bassin de Narbonne-Sigean, en témoigne sa submersion partielle par des dépôts continentaux et marins de Paléogène et de Néogène, pour la plupart d'entre eux inconnus et non portés sur les cartes géologiques de Narbonne au 1/80 000^e (DONCIEUX 1902, BARRABÉ 1942) et au 1/50 000^e (LESPINASSE *et al.*, 1982). Nous en faisons ici l'inventaire.

¹Accepté le 11 novembre 2023



Fig. 1. – L'Île Saint-Martin et la partie méridionale du massif de la Clape. A : localisation géographique du secteur étudié. B : carte topographique IGN (Source Geoportail) de la Clape et de l'Île Saint-Martin (encadré).

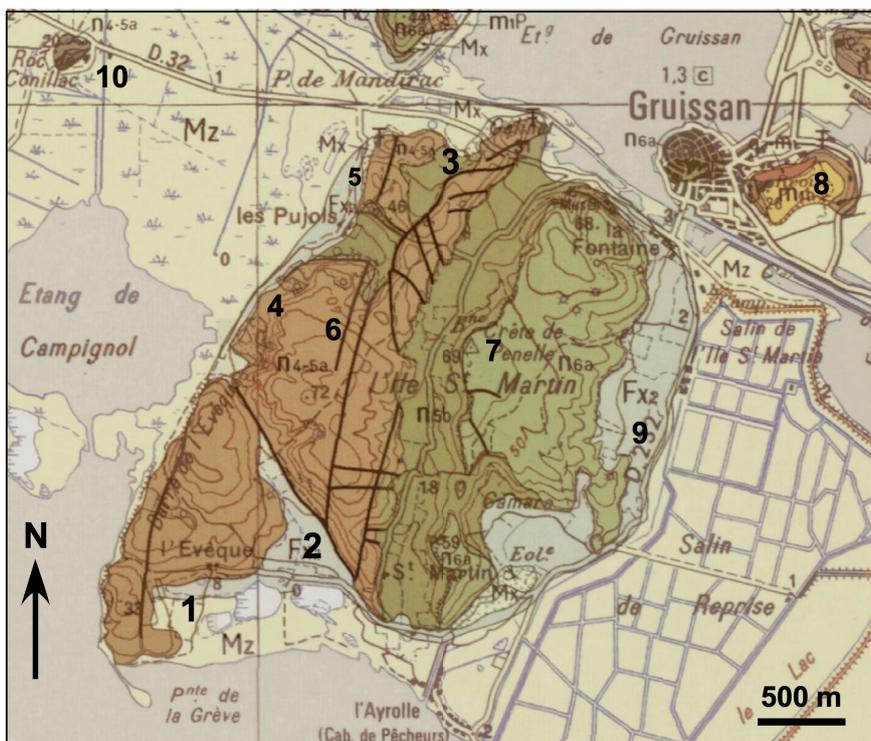


Fig. 2. – Carte géologique de l'Île Saint-Martin. Extrait de la carte géologique au 1/50 000° de Narbonne (source Geoportail). Localisation des affleurements cités dans le texte : 1. Dépression de l'Évêque ; 2. La Plaine ; 3. Combe Espesse ; 4. Sud les Pujols ; 5. Nord les Pujols ; 6 : Combe Pierrasse ; 7. Crête de Penelle ; 8. Pech des moulins de Gruissan ; 9. Penelle ; 10 : Roc de Conilhac.

2. Contexte géologique

Située dans le prolongement méridional du massif de la Clape (Figs. 1, 2), dont elle est séparée par l'Étang de Gruissan, l'Île Saint-Martin montre une succession monoclinale de Crétacé inférieur (Barrémien à Aptien supérieur), présentant globalement un pendage modéré vers l'est, mais dont la structure, plus complexe dans le détail, est marquée par l'interférence entre des contraintes compressives

d'origine pyrénéenne, et des phénomènes extensifs relevant de l'effondrement oriental de l'édifice pyrénéo-provençal à partir de l'Oligocène.

Dans de précédents articles nous décrivions la présence sur ce bâti (FAURÉ 2020, 2022) de plusieurs témoins de la transgression miocène (Fig. 3), le plus complet, situé au sud des Pujols, montrant la superposition classique de l'Île Sainte-Lucie : Calcaires molassiques à *Gigantopecten tournali*

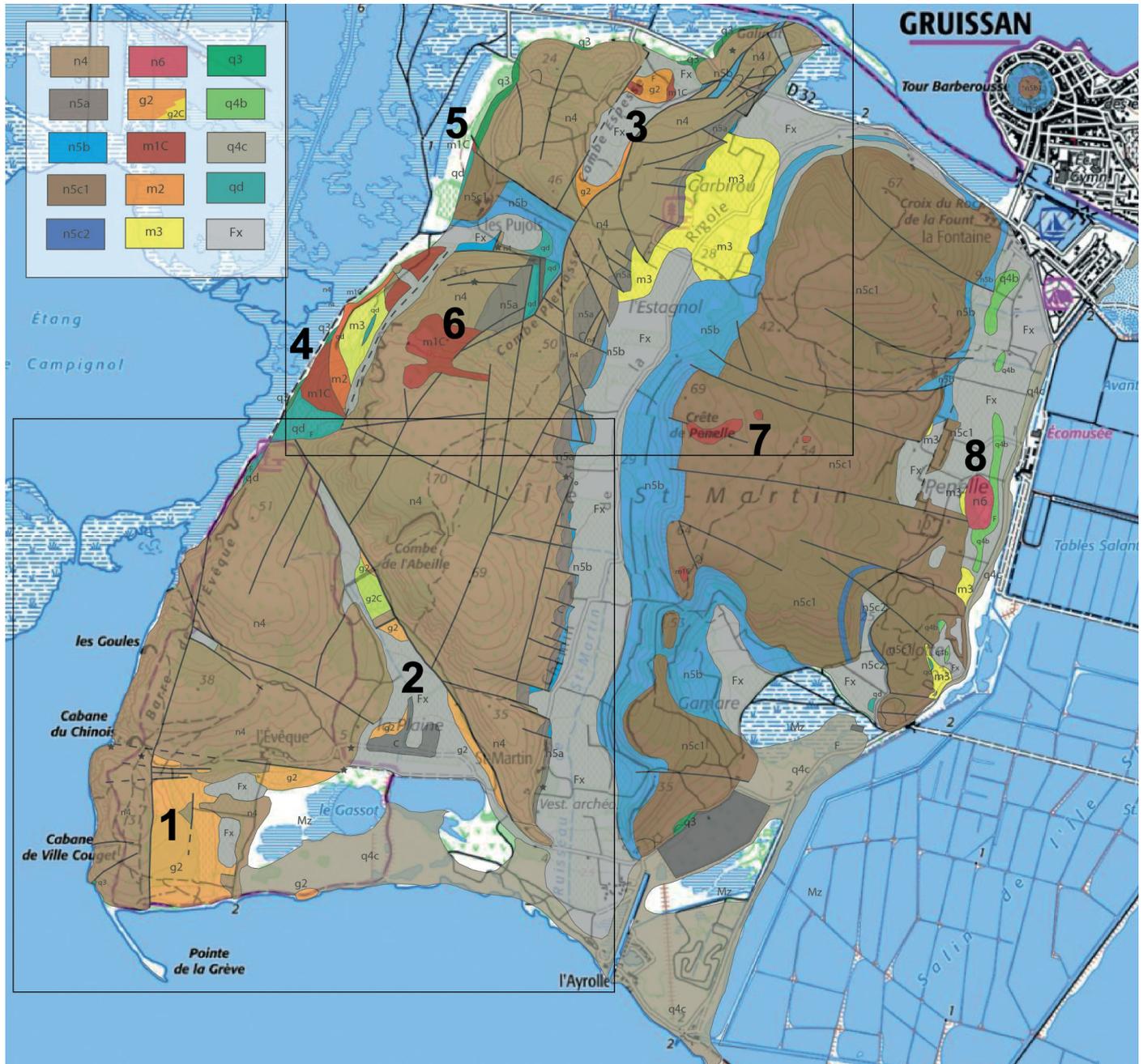


Fig. 3. – Carte géologique de l'Île Saint-Martin (leviers personnels) sur le fond topographique de la carte IGN au 1/25 000^c de Narbonne (source Geoportail). Localisation des affleurements cités dans le texte : 1. L'Évêque ; 2. La Plaine ; 3. Combe Espesse ; 4. Sud Les Pujols ; 5. Nord Les Pujols ; 6. Plateau de Combe Pierrasse ; 7. Plateau et Crête de Penelle ; 8. Penelle. Les encadrés représentent les agrandissements reproduits dans les Fig. 5 et Fig. 7. Légende : n4 : Formation du Puech de Labade (Barrémien) ; n5a : membre de l'Estagnol (Aptien inférieur) ; n5b : formation de Ramade (Aptien inférieur et supérieur *pars*) ; n5c1 : formation du Plan de Roques (Aptien supérieur) ; n5c2 : formation de Tuffarel (Aptien supérieur) ; n6 : grès rouge ou vert (Albien) ; g2 : calcaires lacustres blancs (Chattien, Calcaires de Bages et de Sigean) ; g1c : faciès conglomératique de base ; m1C : conglomérats de « type Berthéliers » (Aquitaniens) ; m2 : calcaires à *Gigantopecten tournali* (Burdigalien moyen-supérieur) ; m3 : calcaires bioclastiques et marnes à *Crassostrea gryphoides* (Langhien) ; q3 : calcaires bioclastiques à *Cerastoderma umbonatum* de la transgression tyrrhénienne (Pléistocène) ; q4b : cordon littoral à *Glycymeris violascens* (Holocène) ; q4c : cordon littoral à galets de quartz laiteux (Holocène) ; qd : formations dunaires et dépôts sableux à graviers d'époque würmienne ; Fx : colluvions quaternaires diverses.

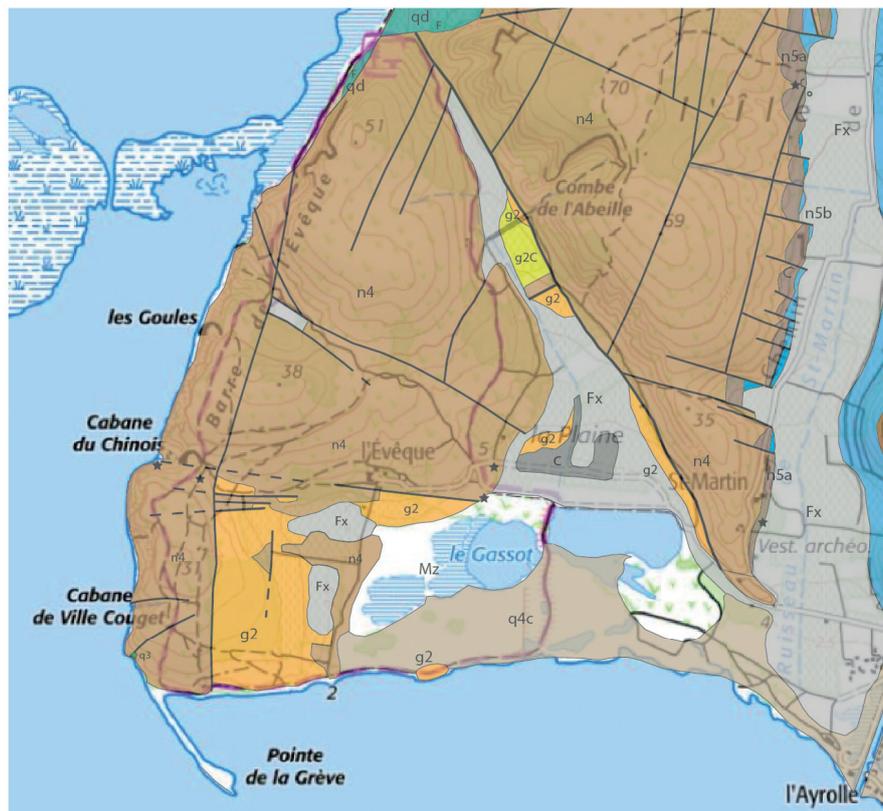


Fig. 4. – Les affleurements d'Oligocène (g2, g2c) de l'extrémité sud-occidentale de l'Île Saint-Martin. Agrandissement de la carte géologique (leviers personnels). Gros plan sur les dépressions de l'Évêque et de la Plaine. Même légende que celle de la Fig. 3.

(Calcaire des Bréguines) (Burdigalien moyen à supérieur) ; Calcaires et marnes à *Crassostrea gryphoides* (Langhien inférieur). Plusieurs autres témoins de Miocène, situés sur la façade méditerranéenne de l'Île (Pech des Moulins de Gruissan, Penelle, La Clotte), sont des placages de calcaire bioclastique et de conglomérats à *Crassostrea* et *Chlamys* (FAURÉ 2022). Situé au centre de l'Île, un placage très étendu, comble la dépression de Garbirou et atteint l'Estagnol à une altitude de 30 m (FAURÉ 2020, 2022).

Dans le présent article, nous décrivons plusieurs affleurements d'un calcaire lité, blanc, à fossiles lacustres, dont le faciès est celui de l'Oligocène du Bassin de Narbonne-Sigean. S'y ajoutent des conglomérats à galets de grès rouges albiens prédominants. Aucun de ces affleurements n'avait été à ce jour décrits et aucun ne figure sur les cartes géologiques au 1/80 000^e (DONCIEUX 1902, BARRABÉ, 1942), ni au 1/50 000^e (LESPINASSE *et al.*, 1982) (Fig. 2).

3. L'Oligocène lacustre de l'Évêque

Situées au sud-ouest de l'Île Saint-Martin (Figs. 3, 4), les deux dépressions côtières de l'Évêque et de la Plaine sont en quasi-totalité occupées par des calcaires lacustres blancs ou beiges. Dans la dépression de l'Évêque, ces dépôts, très étendus, s'échelonnent entre 0 m à 20 m d'altitude et leur extension maximale est de 475 m de longueur dans le sens nord-sud, 540 m dans le sens est-ouest, pour une surface d'affleurement d'environ 180 000 m² (Fig. 4). Dans la dépression de la Plaine, ils sont largement cachés par des colluvions et affleurent dans sa partie méridionale et nord-orientale sur 800 m de longueur,

depuis le lieu-dit Saint-Martin jusqu'au débouché de la Combe de l'Abeille où ils atteignent une altitude maximale de 25 m.

L'affleurement le plus caractéristique se situe en bordure de l'étang de l'Ayrolle, face à la Pointe de la Grève (Figs. 5A-E). La formation est faite de calcaires argileux tendres, microlités, se délitant en fines plaquettes à surface plane ou légèrement ondulée, souvent très bioturbée. Ce faciès alterne avec des bancs de calcaire lacustre plus induré et plus compact, de 15 à 20 cm d'épaisseur maximale, à surface plane ou présentant un débit pseudo-noduleux, certains bancs montrant une structure meuliériforme (Fig. 5E). D'épais lits de marne beige clair intercalés de lits carbonatés existent dans la partie occidentale de la dépression de l'Évêque. Dans la partie nord-occidentale de la dépression de la Plaine, des marnes jaunes alternent avec des calcaires lacustres blancs.

Les fossiles, parfois nombreux, sont une majorité de bivalves d'eau douce du genre *Pisidium*, que l'on peut rapprocher de l'espèce *Pisidium devezei* (NOULET 1877 in ASTRE 1925). S'y ajoutent de rares gastéropodes dont seul le dernier tour est conservé. Ces fossiles ne permettent aucune datation, même approximative. D'après DONCIEUX (1903), *Pisidium devezei* est abondant dans les calcaires lacustres et marnes d'Armissan et de l'Étang de Douil, dont nous admettons l'âge chattiens.

Les calcaires oligocènes reposent directement sur la surface plane des calcaires barrémiens qui émergent de la dépression de l'Évêque à la faveur de horsts. Dans la partie occidentale de la dépression de la Plaine, aux alentours de 20-25 m d'altitude, ils reposent sur un épandage de galets hétérométriques, faiblement usés, qui remanie le calcaire crétaé.

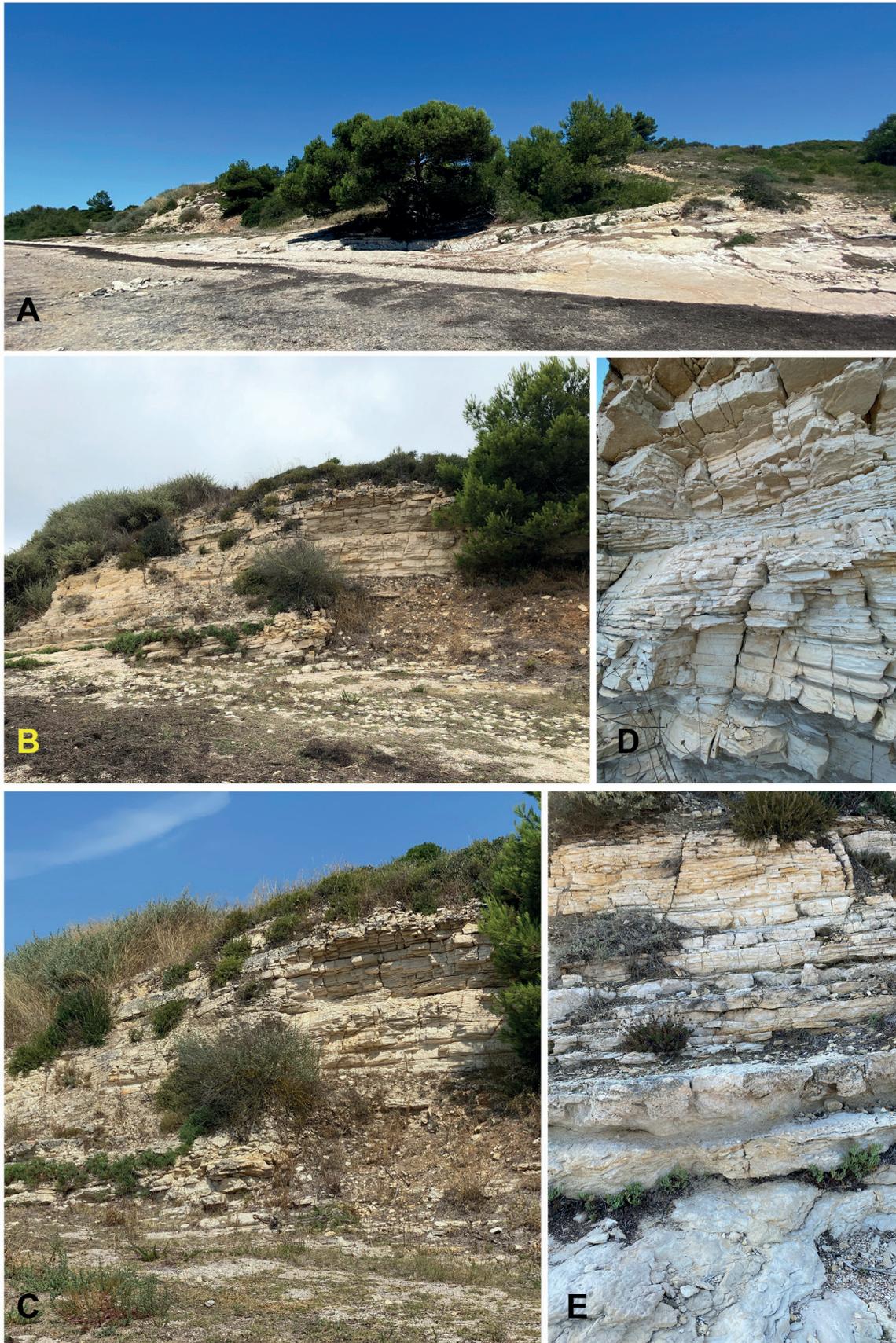


Fig. 5. – Chattien lacustre de la dépression de l'Évêque. Affleurement en bordure de l'étang de l'Ayrolle, face à la Pointe de la Grève. A : vue générale de l'affleurement côtier. Noter le pendage vers l'ouest de 8-10 ° et la forme anticlinale qui occupe la partie est (à droite) de l'affleurement ; B : calcaires lacustres lités blancs affleurant en falaise ; C : gros plan de la photo précédente ; D : calcaires lacustres lités blanc en bancs réguliers intercalés de lits de calcaire microlité ; E : de bas en haut, calcaire marneux massif, bioturbé, puis bancs de calcaire compact meuliérisé, puis calcaires lités blancs.

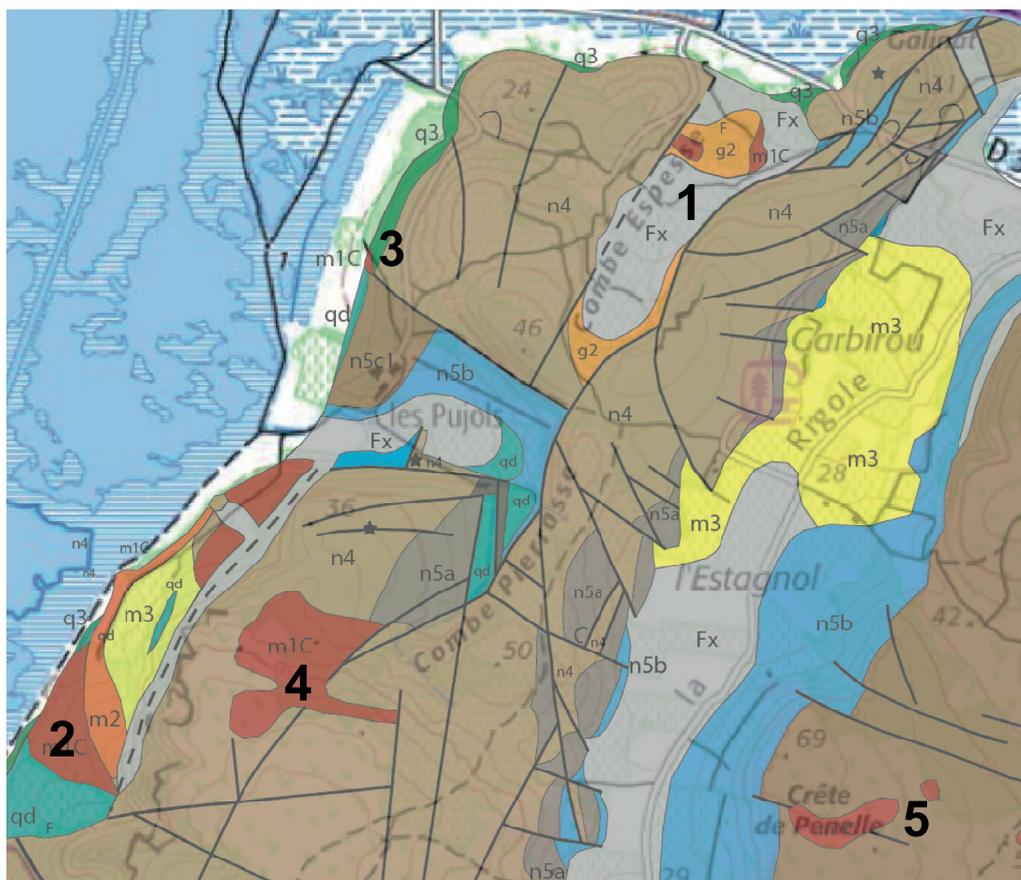


Fig. 6. – Les affleurements d'Oligocène (g2) de la Combe Espesse et des Pujols. 1. Combe Espesse ; 2. Sud Les Pujols. Les conglomérats de type Berthéliers du centre et de la façade occidentale de l'Île Saint-Martin (m1C). 3. Sud Les Pujols ; 4. Nord Les Pujols ; 5. Combe Pierrasse ; 6. Crête de Penelle. Agrandissement de la carte géologique (leviers personnels). Même légende que celle de la Fig. 3.

L'Oligocène de la dépression de l'Évêque est en contact par faille à l'ouest et au nord avec les calcaires barrémiens de la Barre de l'Évêque (Formation du Puech de Labade). À l'ouest, il s'agit d'une faille normale rectiligne, de direction nord-sud, bien visible sur photo aérienne, que l'on peut étudier au sud-est de Ville Couget (face à la pointe de la Grève, sous l'ancien poste de ball-trap), qui se poursuit jusqu'au nord de la Barre de l'Évêque. Au nord, la limite des dépôts tertiaires est aussi rectiligne et correspond à une faille normale de direction est-ouest. C'est à l'ouest, au contact de la faille bordière occidentale, que les dépôts oligocènes sont les plus épais, une trentaine de mètres environ. Ils s'amincissent en direction de l'est où ils reposent en discordance sur les calcaires créacés qu'une remontée subméridienne porte à l'affleurement entre l'Évêque et le point 2. L'examen de la coupe offerte par le trait côtier montre que l'ensemble présente un pendage moyen de 8 à 10° vers l'ouest, mais qu'il existe plusieurs complications structurales avec l'existence d'un dôme anticlinal d'extension décamétrique (Fig. 5A), et de plusieurs accidents aux abords desquels les pendages deviennent anarchiques. Cette disposition générale est typiquement celle d'un ou de plusieurs hémigrabens, la structure anticlinale pouvant être interprétée comme un roll-over anticlinal. La réapparition des calcaires lacustres, une centaine de mètres plus à l'est, émergeant des dépôts holocènes de l'étang, pourrait signaler l'existence d'une structure identique (Fig. 4).

L'Oligocène de la dépression oligocène de la Plaine relève aussi d'un hémigraben manifeste, limité cette fois au nord par une faille normale de direction SE-NW, au contact de laquelle l'épaisseur des calcaires semble maximale.

4. L'Oligocène lacustre et les conglomérats de la Combe Espesse

Au nord de l'Île Saint-Martin, à l'ouest de Gruissan, des dépôts oligocènes occupent la dépression de la Combe Espesse. La carte géologique de Narbonne au 1/50 000^e les figure en « marnes aptiennes » (LESPINASSE *et al.*, 1982) (Figs. 2, 6). Ces dépôts sont largement masqués par les colluvions quaternaires qui tapissent la combe.

L'affleurement principal, constitué de calcaires lités blancs (Fig. 7A-E) occupe le mamelon situé au nord de la combe et sépare les vignes de la Combe Espesse de l'Étang de Gruissan. D'une surface d'environ 8 500 m², il culmine à environ 15 m d'altitude. De bas en haut, on observe la succession suivante :

- 5-6 m : Marnes jaunes, fines et homogènes, parfois rougeâtres intercalées de lits de calcaire marneux beige (Fig. 7A). Leur surface est parfois parsemée de moules internes d'un bivalve, assimilable à l'espèce *Pisidium devezei* (NOULET 1877 *in* ASTRE 1925) et de quelques gastéropodes dont *Planorbarius* sp.
- 10 m : Calcaires lacustres blancs ou beiges, bien lités et

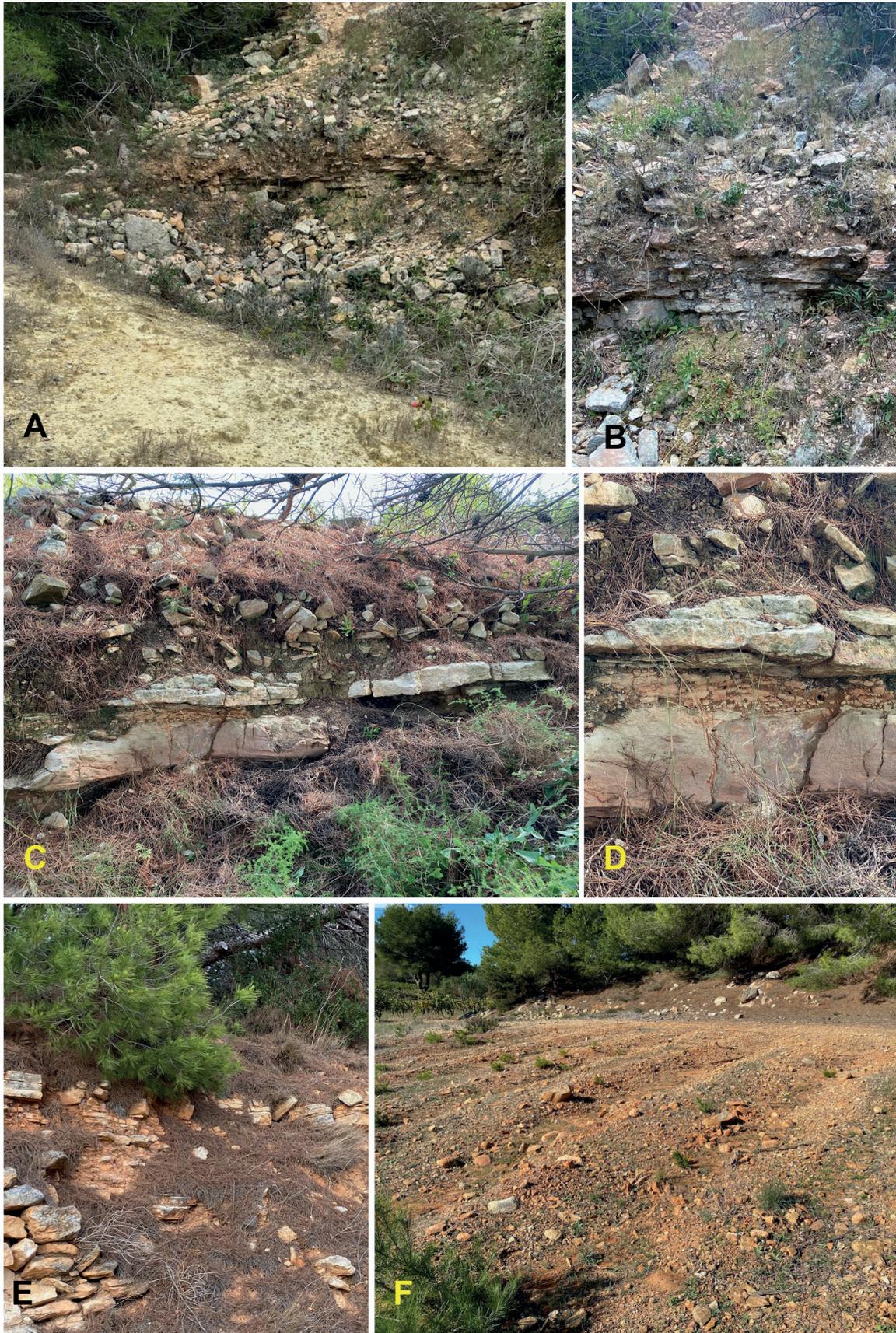


Fig. 7. – Chattien lacustre de la Combe Espesse. A : de bas en haut, marnes jaunes, puis calcaires marneux lités blancs à *Pisidium devezei*. Affleurement sur le versant nord de la colline ; B : gros plan de la photo précédente sur les calcaires marneux ; C : calcaires lacustres lités blancs. Affleurement au sud de la colline ; D : gros plan de la photo précédente ; E : calcaires lités blancs et marnes teintées par les oxydes de fer. Affleurement au sud-est de la colline ; F : argiles rutilantes parsemées de blocs et de galets de grès rouge et vert d'âge albien. Affleurement à l'est de la colline.

disposés en bancs réguliers de 5 à 15 cm d'épaisseur, à structure parfois varvée (Fig. 7B-E). Ce faciès carbonaté est très proche de celui de l'Oligocène lacustre du Bassin de Narbonne-Sigean, ainsi que de celui de l'Évêque. Quelques *Pisidium* et débris de gastéropodes y sont encore présents. Les affleurements carbonatés sont cependant de faible surface (Figs. 6, 7A-E). Ils présentent un léger pendage vers l'est. Les dalles calcaires se retrouvent plus fréquemment au niveau de murs de pierres sèches qui jalonne des terrasses autrefois cultivées, ainsi que d'une curieuse et imposante accumulation linéaire d'une centaine de mètres de longueur, assimilable à un mur de défense médiéval (com. orale GRASG).

- Argiles rutilantes, affleurant sur le versant oriental du mamelon (Fig. 7F). Elles arrivent au contact des calcaires lacustres et, bien que les rapports entre ces deux formations soient peu visibles, semblent bien les surmonter. Ces argiles rouges sont homogènes à leur base, et renferment plus haut des galets et des blocs souvent très volumineux de grès rouge et vert de l'Albien. Cette formation affleure aussi sur une vingtaine de mètres carrés sur le versant occidental du mamelon, sous forme d'un conglomérat à galets de grès albiens, qui surmonte directement les calcaires lacustres.

Les dépôts oligocènes réapparaissent dans la pointe sud de la Combe sous forme de marnes jaunes, sans fossile, surmontées par des calcaires marneux blancs en plaquettes, très altérés (Figs. 2, 6).

À l'ouest de la dépression, le contact rectiligne entre l'Oligocène et le Crétacé se fait vraisemblablement au niveau d'une faille normale qui effondre l'Oligocène. Cette faille est bien visible à l'extrémité méridionale de la combe où elle met en contact direct les calcaires aptiens avec les marnes jaunes oligocènes. La Combe Espesse pourrait ainsi correspondre à un nouvel hémigraben oligocène.

5. L'Oligocène lacustre du Pech des moulins de Gruissan

Des « marnes blanches panachées de rouge et des calcaires lacustres blancs » décrits par d'ARCHIAC (1859) et par DONCIEUX (1903) sur le versant est du Pech sont un témoin peu connu de calcaire lacustre tertiaire, le plus oriental connu. Ils s'interposent entre le Crétacé inférieur qui forme le substratum du Pech (calcaires barrémiens de la Formation du Pech de Labade et marnes aptiennes de la Formation de Ramade) et des conglomérats à galets de grès rouge albiens. L'affleurement est actuellement totalement masqué par les habitations.

6. Les conglomérats oligo-miocènes « de type Berthéliers »

Sont nommés ainsi (FAURÉ 2020) les importants épandages conglomératiques discordants sur le Crétacé qui, à l'extrémité méridionale du massif de la Clape, sont particulièrement représentés entre Capitoul, Berthéliers et Capoulade où leur épaisseur atteint 15 à 20 m. Ces conglomérats sont uniformément constitués de galets hétérométriques, bien roulés, associant une dominante d'éléments de grès albien rouge et vert et de galets de calcaire barrémo-aptien à rudistes.

Aucun témoin de conglomérats de type Berthéliers n'avait à ce jour été identifié et cartographié sur l'Île Saint-Martin (DONCIEUX 1902, BARRABÉ 1942, LESPINASSE *et al.* 1982).

6. 1. Les conglomérats de la façade occidentale de l'Île Saint-Martin au sud des Pujols

Situé entre la falaise des calcaires barrémiens de l'Île Saint-Martin et le rivage de l'étang de Campignol, le Tertiaire affleure sur 450 m, environ, dans le sens nord-sud et 90 m dans le sens est-ouest, pour une surface totale de 38 700 m² (FAURÉ 2020) (Fig. 3, 6). Rappelons que ce « placage de Miocène marin » est découvert par d'ARCHIAC (1859) et est successivement reporté sur les cartes géologiques de Narbonne-Marseillan au 1/80 000^e (DONCIEUX 1902, BARRABÉ 1942). Il est « oublié » par la carte géologique de Narbonne au 1/50 000^e (LESPINASSE *et al.* 1982) (Fig. 2).

Dans la partie méridionale de l'affleurement, les formations marines du Miocène marin, Calcaires à *Gigantopecten tournali* d'âge Burdigalien supérieur et Molasses à *Crassostrea gryphoides* du Langhien inférieur, reposent clairement sur des conglomérats. Il s'agit typiquement de conglomérats de type Berthéliers à galets hétérométriques de grès albien rouge ou vert auxquels se mêlent de rares galets de calcaire aptien, cimentés par une marne sableuse rutilante (Fig. 8D) (FAURÉ 2020). L'affleurement de conglomérats culmine à 15 m d'altitude.

L'ensemble est vraisemblablement en contact par faille à l'est avec les calcaires barrémiens qui le dominent en falaise. L'ensemble des dépôts tertiaires repose sur un compartiment effondré de Crétacé inférieur qui jalonne la bordure occidentale de l'Île Saint-Martin.

Dans partie nord du lambeau tertiaire, les mêmes conglomérats reposent directement sur le Crétacé inférieur (Fig. 3, 6), au niveau d'un vraisemblable bloc effondré intermédiaire.

Un affleurement de conglomérats de type Berthéliers d'extension décamétrique, émerge 250 m au nord des Pujols, des sédiments holocènes du rivage de l'Étang de Campignol (Fig. 3, 6). Ce conglomérat à galets de grès albiens ne dépasse par une altitude de 1 à 2 m. Il est recouvert par des grès grossiers très bioclastiques, localement conglomératiques ou lumachelliques, à *Cerastoderma umbonata* déposés lors de la transgression eutyrrhénienne.

6. 2. Les conglomérats de la Combe Espesse

La formation conglomératique déjà décrite au chapitre 4, affleure entre 15 et 20 m d'altitude sur les versants est et ouest de la colline où elle surmonte les calcaires lacustres oligocènes (Fig. 7). Des galets et des blocs de grès albien, souvent de très grande taille, sont ici associés à des argiles rutilantes, particulièrement visibles sur le flanc oriental de la colline où leur faciès rappelle celui des « Argiles rouges des tuileries de Narbonne » (voir ch. 8.2.6., Fig 7F).

6. 3. Les conglomérats du Roc de Conilhac (Figs. 2, 9A, B)

Nous y avons nouvellement identifié un double placage de conglomérats de type Berthéliers, très caractéristiques. Il repose ici en discordance sur les calcaires à orbitolines de l'Aptien inférieur (Calcaires de l'Estagnol) et sur les marnes aptiennes (Formation de Ramade) du versant méridional du Roc de Conilhac.

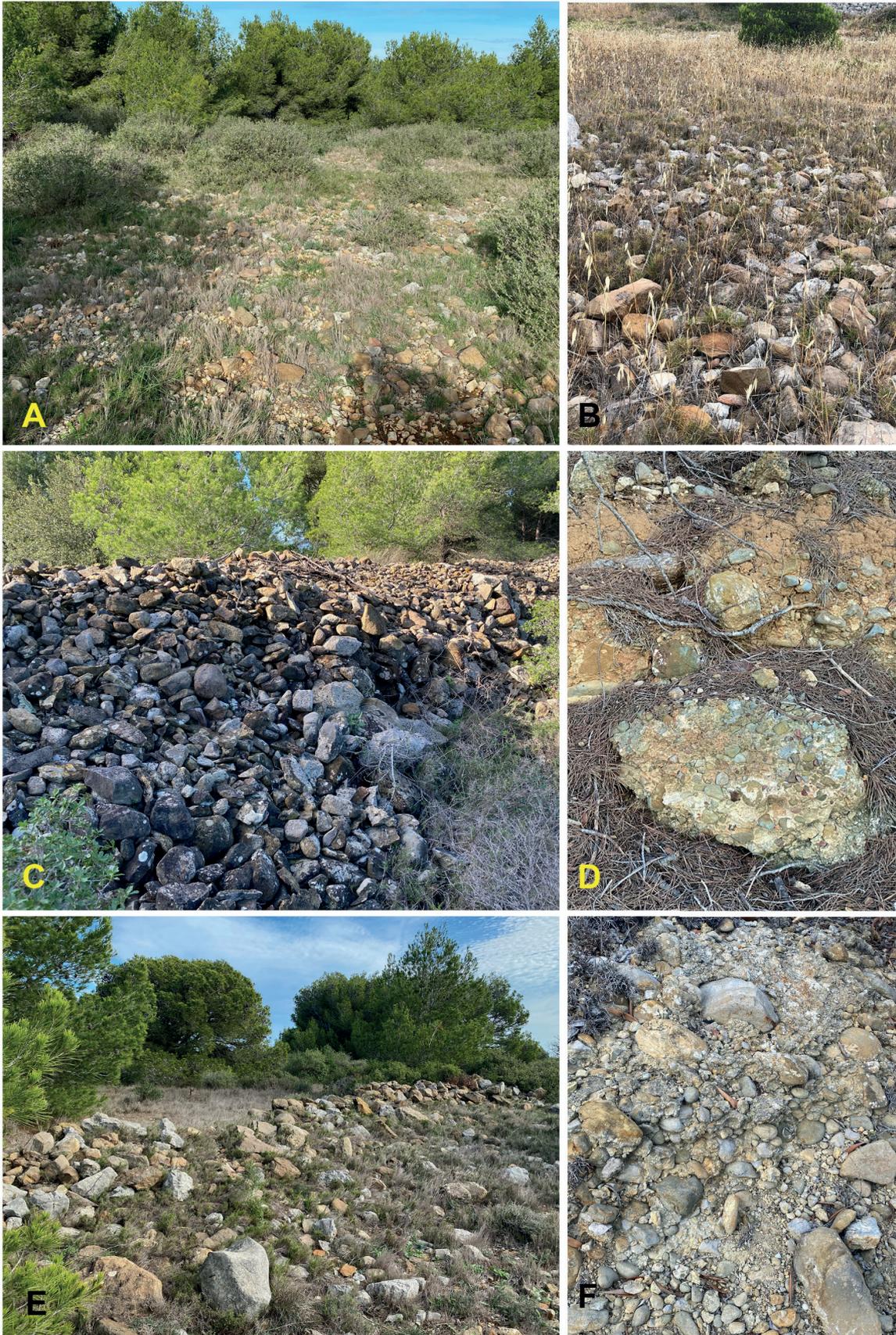


Fig. 8. – Conglomérats « de type Berthéliers ». A-C : plateau de Combe Pierrasse. A : d'anciennes parcelles cultivées sont jonchées de galets de grès rouge et de blocs émoussés ; B : gros plan sur l'épandage de galets de grès rouge ; C : les galets de grès rouge sont accumulés en limites de parcelles ; D : sud Les Pujols. Gros plan sur un affleurement de conglomérats à galets de grès rouges et verts prédominants, situé 5 m sous les calcaires à *Gigantopecten* du Burdigalien ; E : crête de Penelle. Accumulations de galets et de blocs hétérométriques de grès rouge et de calcaire à rudiste en limites de parcelles ; E : roc de Conilhac. Gros plan sur les conglomérats polygéniques à galets de grès rouge et vert et de calcaires à rudistes discordants sur les marnes aptiennes.

6. 4. Les conglomérats des plateaux

Ces conglomérats sont monogéniques, essentiellement constitués de galets de grès verts ou roux albiens et correspondent très typiquement à des conglomérats de type Berthéliers.

- **Combe Pierrasse** (Figs. 3, 5, 8A-B) : dans le prolongement sud-ouest de la combe, un épandage conglomératique occupe une dépression de la surface d'aplanissement des calcaires barrémiens (Fm. du Puech de Labade) aux alentours de 55 m d'altitude. L'affleurement principal mesure environ 150 m de plus grande longueur et sa surface est d'environ 20 000 m². Il se prolonge par deux appendices de direction est-ouest, étroits et sinueux, pouvant correspondre à des remplissages de paléo (?) vallées.

- **Crête de Penelle** (Figs. 3, 5, 8 C, E) : quasiment au point le plus haut du plateau calcaire de l'Aptien supérieur (Formation du Plan de Roque), un placage conglomératique occupe une dépression de la surface d'aplanissement autour de 60 m d'altitude. Cette dépression étroite, orientée est-ouest, mesure 150 m de longueur pour une trentaine de mètres de largeur maximale et une surface de 4 500 m². L'ensemble apparaît plus ou moins chenalisé. Les galets de grès verts ou rouge nous ont fourni une trigonie, *Linotrigoia fittoni*, fossile typique de l'étage albien.

- **Sud du point 64** : un placage conglomératique identique existe 500 m plus au sud sur les mêmes calcaires aptiens, à 65 m d'altitude. Sa surface n'excède pas 50 m².

Ces trois témoins conglomératiques, au faciès identique, appellent les observations suivantes :

- Tous sont très bien délimités et il n'existe aucune dispersion de galets albiens erratiques à la surface des plateaux en dehors de ces trois affleurements.

- Ils sont les témoins d'une surface d'aplanissement anté-aquitaine située à l'altitude de 55 m sur les calcaires barrémiens, 60 et 65 m sur les calcaires aptiens.

- Aux dépressions paléo-topographiques qui ont permis leur conservation, se surimpose un réseau plus ou moins chenalisé, globalement orienté est-ouest.

7. Les « cas particuliers »

7.1. Les conglomérats du Pech des Moulins de Gruissan

C'est à d'ARCHIAC (1859) que l'on doit la description « d'un poudingue à très gros éléments de grès reliés par un ciment de calcaire sableux ». Bien que ne figurant pas sur sa carte géologique au 1/80 000^e, l'information est reprise par DONCIEUX, dans sa thèse (1903). Les conglomérats sont portés sur la carte au 1/50 000^e de Narbonne et rapportés à l'Aquitainien (LESPINASSE *et al.* 1982).

Cette assise conglomératique, qui recouvre la quasi-totalité de la surface du Pech, repose au nord sur le calcaire barrémien et à l'ouest sur les marnes aptiennes. Elle est uniformément constituée de galets de grès vert et rouge de l'Albien, à éléments hétérométriques, non classés, souvent volumineux, pouvant atteindre 0,5 m de grand axe. Son assimilation aux conglomérats de type Berthéliers paraissait évidente (LESPINASSE *et al.* 1982, FAURÉ 2022). Un nouvel affleurement,

situé sur le versant sud du Pech, montre que ces conglomérats, qui semblaient former le substratum de dépôts marins du Miocène (FAURÉ 2022), reposent au contraire très clairement sur la molasse lumachellique à *Crassostrea crassoides* du Langhien marin.

Leur âge n'est donc par ici, aquitainien, mais miocène, à l'identique de tous les autres placages conglomératiques qui ourlent la façade méditerranéenne de la Clape (Pech Rouge, Petite Rouquette, Moyau,...).

7.2. Le témoin albien de Penelle. Massif créacé stratifié ou conglomérats aquitainiens ?

Nous signalons (FAURÉ, 2020) la présence, au lieu-dit Penelle, d'un affleurement « d'Albien conglomératique », ne figurant sur aucune des cartes géologiques (DONCIEUX, 1902 ; BARRABÉ, 1942, LESPINASSE *et al.*, 1982).

Ce témoin occupe toute la surface d'un mamelon boisé de 180 m et 150 m de grands axes, pour une surface de 15 180 m², qui culmine à 8 m d'altitude (Figs. 3, 9A-B). À l'ouest et au sud, il est recouvert par des marnes jaunes d'allure miocène, qui masquent son contact avec les calcaires de l'Aptien supérieur (Fm. du Plan de Roques), au nord par des colluvions et sur sa façade maritime, par des accumulations de galets de grès rouge, qui l'avait en première observation fait assimiler à un conglomérat de type Berthéliers (FAURÉ, 2020). Il s'y mêle cependant des galets de quartz laiteux et de calcaire lumachellique de Miocène marin qui plaident en faveur d'un âge plus récent, d'autant plus que cette formation renferme des mollusques holocènes *Glycymeris violascens*, *Cardium tuberculatum*, *Murex brandaris*. Les levés cartographiques montrent qu'ils relèvent d'un paléorivage dont les témoins, situés vers 0,8 à 1 m d'altitude, s'étirent du Canal du Grazel à la Clotte.

Au contraire, bien que l'étude des dépôts gréseux rouges soit rendue très difficile en raison de leur altération en argile gréseuse rouge et de l'absence de vrai affleurement rocheux (Fig. 9A), on observe que l'essentiel des éléments rocheux déchaussés par les anciennes cultures et disposés en murs de pierres sèches, sont des blocs anguleux, parfois noduleux, d'un grès roux ou ocre, très ferrugineux (Fig. 9B). Dans leur grande majorité, ces blocs ne montrent aucun signe de transport fluvial.

L'Albien de Penelle est ainsi la partie émergente d'un massif stratifié de grès rouges, effondré puis altéré par la proximité des rivages méditerranéens successifs. Par sa situation, sur la face orientale de l'Île Saint-Martin, il est homologué d'autres témoins d'Albien rouge qui jalonnent la façade orientale de la Clape, tels les lambeaux albiens du Pech Rouge et celui de Petite Rouquette. Tous résultent de l'effondrement progressif du massif créacé en direction de la Méditerranée.

8. L'Oligocène du Bassin de Narbonne - Sigean. Un état des connaissances

8.1. Un historique

Les premières descriptions des dépôts tertiaires des environs de Narbonne et Sigean sont l'œuvre de TOURNAL (1828, 1830), de DUFRENOY (1836) et de MARCEL DE SERRE

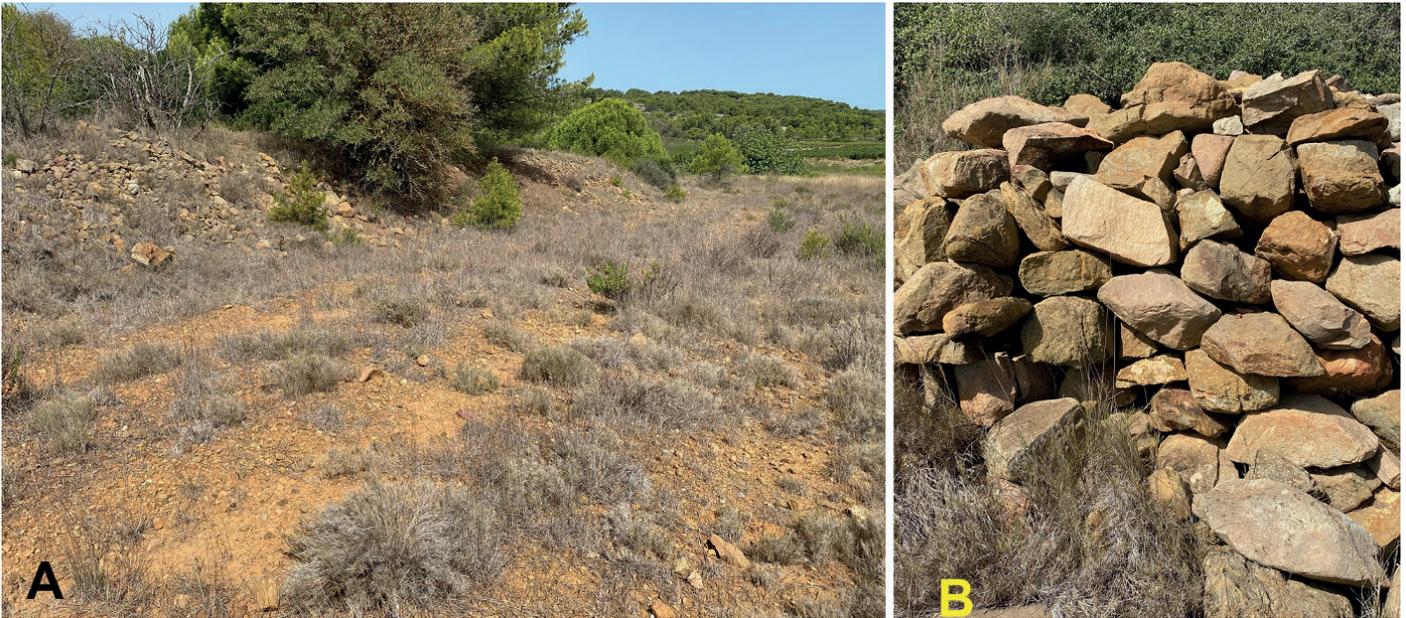


Fig. 9. – Albiens de Penelle. A : grès rouges très altérés et accumulations de nombreux blocs de grès rouge déchaussés, sur le versant est de la colline ; B : gros plan sur un mur de pierres sèches montrant des blocs anguleux de grès rouge déchaussés par les cultures.

(1838). A l'image de la Carte géologique de LEYMERIE (1846), les formations lacustres du Bassin de Narbonne et de Sigean n'étaient pas distinguées des « *Molasses d'eau douce et grès de Carcassonne* » des Corbières, et ces deux ensembles sédimentaires, pourtant géographiquement bien distincts, étaient alors tantôt regroupés dans « *l'Étage tertiaire moyen* » (actuel Oligo-Miocène) (ROLLAND DU ROQUAND 1844, RAULIN 1856, d'ARCHIAC 1856), tantôt dans « *l'Étage tertiaire inférieur* » (actuel Éocène supérieur), en équivalence avec les formations à gypse du Bassin de Paris (TOURNAL 1830, d'ARCHIAC 1857, 1859, GERVAIS 1861, NOGUÈS 1861). Il revient à NOULET (1854, 1858, 1862, 1877) d'en avoir séparé les formations lacustres du bassin de Narbonne-Sigean, qu'il place dans le « *Miocène inférieur* » (actuel Oligocène) en équivalence, selon MATHÉRON (1862), de celles du bassin d'Aix-en-Provence. C'est à VIGUIER (1887), à de ROUVILLE & VIGUIER (1889) et surtout à DONCIEUX (1901, 1902, 1903) que l'on doit le rattachement clair des formations lacustres de Narbonne-Sigean à l'Oligocène dans lequel les étages Stampien et Aquitaniens seraient représentés.

DONCIEUX (1901, 1902, 1903) en donnera la synthèse stratigraphique la plus aboutie, à ce jour. Son découpage repose, notamment, sur la prise en compte de riches faunes malacologiques, et le découpage obtenu ne sera pas démenti par les travaux récents. Avec une nouvelle définition de l'étage Aquitaniens et l'introduction de l'étage Chattien au sommet de l'Oligocène dans la nomenclature des étages stratigraphiques, DONCIEUX (1913) ne fera que réattribuer à cet étage les formations qu'il avait placées dans l'Aquitaniens quelques années auparavant et les dépôts du bassin de Narbonne-Sigean seront implicitement attribués au seul Oligocène. Il sera suivi par BARRABÉ (1942) sur la carte géologique au 1/80 000°.

C'est dans la partie méridionale du bassin de Narbonne – Sigean (régions de Peyriac, Portel, Sigean) que se concentreront

ensuite les recherches. Les datations qui sont données par les malacofaunes, bien que peu précises, permettent à ASTRE (1924, 1925), ROSSET (1964) et REY (1966a, b) de placer l'ensemble des formations lacustres, dans le Stampien (= Rupélien) supérieur. Il faudra attendre l'apport des datations offertes par l'étude des micro-restes de rongeurs pour disposer de datations précises, fiables et que l'on peut corréliser à l'échelle continentale (AGUILAR 1977, 1979 ; AGUILAR & MICHAUX 1977). L'Oligocène situé à l'ouest de Peyriac et de Portel sera en subtotalité placé dans le Chattien supérieur en équivalence avec les biozones mammalogiques de Cournon et de Coderet. La surprise est venue de la découverte dans plusieurs sites des calcaires lacustres des environs de Sigean, de rongeurs de la Biozone de Paulhiac, appartenant à l'Aquitaniens inférieur (Miocène basal).

Les formations lacustres du narbonnais restaient, quant à elles, non datées (à l'exception du bassin d'Armissan). Par analogie de faciès, elles sont en subtotalité attribuées à l'Aquitaniens et cartographiées comme telles sur les cartes géologiques de Narbonne et de Béziers au 1/50 000.

8.2. Synthèse des données récentes (Fig. 10)

Outre les faunes mammaliennes et les gastéropodes continentaux, de nombreuses datations ont été obtenues avec l'étude des charophytes, des ostracodes (ROSSET 1964), des pollens (BESSEDIK 1980), ou encore des paléoflores (BUTZMANN & FISCHER, 2013). Certaines sont peu connues et il manque encore un travail de synthèse qui les intègre toutes. Leur confrontation souligne la complexité de la dynamique sédimentaire du Bassin de Narbonne-Sigean et explique les difficultés à effectuer des corrélations. Nous nous proposons ici de faire le point sur des données les plus récentes, acquises sur plusieurs formations ou suites sédimentaires reconnues, afin d'amorcer une réflexion. De la plus ancienne à la plus récente (Fig. 10) :

8.2.1. La série d'Armissan

Célèbres pour les riches flores qu'elle a livrées, la pierre dite d'Armissan est un calcaire gris, fins, se subdivisant en, exactement, huit dalles de 3 à 5 cm d'épaisseur environ, très dures et susceptibles d'un beau poli, surtout utilisées pour la réalisation de marches d'escalier. Elles sont exploitées à Armissan en galerie « depuis des temps immémoriaux » (CARBOU & CHARTIER 1892) où elles succèdent à une centaine de mètres de marnes ligniteuses et bitumineuses, non affleurantes et révélées par des forages anciens (MATHÉRON 1862 ; VIGUIER 1888).

Les flores fossiles qui ont fait la réputation des carrières d'Armissan proviennent de l'interlit qui séparent les 6 et 7^e dalles (CARBOU & CHARTIER 1892, VIGUIER 1891). Elles ont été successivement étudiées par BRONGNIART (1828), GERVAIS (1861), de SAPORTA (1863a, b), NOULET (1893), VIGUIER (1891), CALMET (1930) et BUTZMANN & FISCHER (2013). Malgré leur richesse, leur datation est longtemps restée imprécise : Aquitaniens inférieurs pour DONCIEUX (1903), Chattien pour DONCIEUX (1913), Aquitaniens pour LAVOCAT (1955) et LESPINASSE *et al.* (1982).

Outre les fossiles de végétaux, le niveau fossilifère et les couches adjacentes ont fourni de nombreux fossiles qui ont parfois permis d'en préciser la datation :

- Des **mollusques** gastéropodes « *Bulimus armissanensis*, *Planorbis cornu*, *Lymnea larteti*, *L. dilatata* » NOULET (1854) et bivalves « *Sphaerium* (= *Pisidium*) *devezei* » NOULET 1854 in ASTRE 1925.
- Des **insectes** (MEUNIER 1898) dont un odonate, *Sapho armissani* (NEL 1987, NEL & PAICHELER 1993).
- Plusieurs **poissons** (MARCEL DE SERRE 1858, GERVAIS 1867, DONCIEUX 1903, PRIEM, 1914), parmi lesquels le genre *Amia* « ne dépassant pas en Europe le Stampien » (GAUDANT 1981).
- Un **batracien** du genre *Rana* (GERVAIS 1867).
- Un **reptile**, *Lazarussuchus inexpectans* (HECHT 1992), un **crocodilien** (GERVAIS 1867).
- Plusieurs **tortues**, *Trionyx* sp. et *Palaeochelys astrei* (BERGOUNIOUX 1935) (GERVAIS 1862, 1867, BERGOUNIOUX 1935, de BROIN 1977, HERVET 2003).
- Deux **oiseaux Gallinacés**, *Toaperdix pessieti* (GERVAIS 1862) (GERVAIS 1867 ; MILNE EDOUARDS, 1871 ; EASTMAN, 1905) et *T. keltica* (EASTMAN 1905).
- Un **rongeur**, *Suevosciurus ehingensis* (DEHM 1937) (LAVOCAT, 1955 ; SCHMIDT-KITTLER 1971), attribué à l'Oligocène supérieur par SCHMIDT-KITTLER (1971), que VIANEY-LIAUD & MARCHANT (2016) synchronisent avec la Biozone d'Itardie, ou MP 23.

Le complexe des dalles d'Armissan relèverait ainsi du **Rupélien supérieur**. On ne peut exclure que les marnes ligniteuses sous-jacentes (plus d'une centaine de mètres) relèvent du Rupélien inférieur (Fig. 10).

Les marnes et calcaires du vallon d'Armissan ont livré, une quarantaine de mètres au-dessus du complexe des dalles (NOULET, 1878), le maxillaire d'un mammifère, *Paenanthracotherium hippoideum* (RUTIMEYER 1857), espèce du passage Rupélien-Chattien MP24-25, plus

vraisemblablement **Chattien ancien (MP25)** selon MÉNOURET (2013-14) et SCHERLER *et al.* (2019) (Fig. 10), **MP 27** selon BRUNET & VIANEY-LIAUD (1987).

8.2.2. Série de Portel

Entre Peyriac (Les Pigeonniers, Oustal Nau) et Portel (Pech Blanc, Chante Perdrix), les couches oligocènes présentent un important développement sur le versant oriental du massif de Fontfroide. Des alternances de calcaire marneux en plaquettes à Potamides (Formation de l'Oustal Nau), des marnes jaunes à ocres (Formation du Sautet) et des calcaires lacustres (Formation de Chante Perdrix) y reposent, à l'est, sur des horsts de jurassique, et passent latéralement à l'ouest à des conglomérats et à des marnes sableuses qui s'appuient sur les reliefs mésozoïques du Pla de Couloubret.

D'après REY (1966a), les associations à *Potamides* de la Formation de l'Oustal Nau relèvent du « Niveau de Lembron » (Fig. 10) que l'auteur place au sommet de l'Oligocène moyen dans un niveau que l'on pourrait actuellement synchroniser avec du Rupélien supérieur. A peine plus récentes, sont les associations à Hélicidés de la Formation du Sautet (à *Leptaxis raulini* et *Parachlorea cadurcense*) qui relèvent, selon lui, du « Niveau de Cieurac et de Cordes », dont l'âge, en Aquitaine, est Chattien inférieur (MP25-26).

Des dents de rongeurs de la biozone de Cournon (MP 28), trouvées dans plusieurs gisements de ce secteur (Pech Blanc, le Sautet) (AGUILAR 1977) tendent à rajeunir les âges donnés par les seuls mollusques, et à les placer dans le **Chattien supérieur** (Fig. 10). Les Hélicidés du Cordais sont en effet présents jusque vers MP 26-27 (dans les Calcaires de Donnazac et de Castelnau-de-Montmiral) (FAURÉ, 2007) et *Potamides lamarcki* est attesté jusque dans le Chattien terminal, MP 30 (NURY 1987, NURY & CAVELIER 1994).

8.2.3. Les gypses de Portel

Ils sont plus récents que la série de Portel (ROSSET 1964), mais leur âge précis n'est pas formellement établi. Ils ont fait l'objet d'une exploitation active d'une couche d'un gypse blanc, pur, d'une quinzaine de mètres d'épaisseur, surmontée d'une alternance de calcaires argileux blanchâtres en plaquettes et de marnes jaunes. Celles-ci renferment des cristaux de gypse qui englobent des inclusions (liquide ou gazeuse) et divers fossiles dont des gastéropodes (DURAND, 1913, ASTRE 1924) et des foraminifères (ROSSET 1966). D'âge Stampien (= Rupélien) pour ASTRE (1924) et ROSSET (1964, 1966), ils seraient aquitaniens pour AGUILAR & MICHAUX (1977) « pour leur seule localisation à l'est de la faille ».

Cet ensemble lagunaire a livré un poisson (PRIEM 1914). Les pollens et des macroflores sont identiques à ceux des gypses d'Aix-en-Provence dont l'âge chattien supérieur est maintenant bien établi (GAUDANT *et al.* 2018). Les gastéropodes signalés (*Potamides lamarcki*, *Hydrobia dubuissoni*) ont un cachet oligocène très accusé. Une molaire supérieure gauche d'un *Anthracotherium* du groupe de *A. alsaticum* (collection GGN, Narbonne) tendrait à vieillir sensiblement l'âge de la série de Portel, qui ne saurait toutefois être plus récent que l'Oligocène. Nous retiendrons un âge **chattien élevé** pour cette assise (Fig. 10).

Il est vraisemblable que les couches à gypse du Lac, si bien décrites en leur temps par MARCEL DE SERRE (1838), se situent à un même niveau stratigraphique.

8.2.4. Les Calcaires des fours à chaux de Narbonne

Cette assise repère se place au-dessus des formations laguno-lacustres de la partie narbonnaise du bassin. Il s'agit d'une dizaine de mètres de calcaires lacustres fins, compacts, souvent utilisés comme « pierre à plâtre » (Narbonne-Le Peyrou, Armissan...). Elle est partout caractérisée par l'abondance du gastéropode *Wenzia ramondi* (BRONGNIART 1828-1829).

Ce gastéropode terrestre est très commun dans les formations continentales de France (Aquitaine, Limagne, Bas-Languedoc, Provence), mais aussi d'Allemagne et de Suisse, où son extension stratigraphique se limite au Chattien (REY 1966a, b, SIGÉ *et al.* 1995), l'espèce n'étant pas attestée dans l'Aquitainien. Au Chattien inférieur, c'est une forme micromorphe (forme *minor*) qui prédomine, alors qu'au Chattien supérieur ses coquilles sont de grande dimension (REY, 1966a, b). C'est cette forme qui est présente dans les Calcaires des fours à chaux (NOULET, 1854, 1858 ; DONCIEUX, 1903 ; REY, 1966a) et que l'on retrouve en abondance à Narbonne, Malvézi, Peyriac-de-Mer, Armissan et Nissan où son âge est Chattien terminal, en équivalence de la biozone de mammifère MP30 (SIGÉ *et al.* 1994) (Fig. 10).

C'est au **Chattien terminal** qu'il faut attribuer les Calcaires des fours à chaux dans lesquels l'abondance de *Wenzia ramondi* permet de formellement écarter l'âge aquitainien donné pour cette assise par les cartes géologiques de Narbonne et de Béziers (LESPINASSE *et al.* 1982, BERGER *et al.* 1982).

8.2.5. Les Calcaires de Sigean

Il s'agit d'une série très monotone de calcaires argileux blanchâtres et de calcaires blancs, qui fait suite aux gypses de Portel et s'indente latéralement, vers le sud, dans une épaisse formation détritique au sein de laquelle se succèdent des marnes jaunes ou orangées, des grès grossiers et des conglomérats à éléments de jurassique, qui reposent en discordance sur les marnes albiniennes du Cap Romarin (BARRABÉ 1944).

Dans les Calcaires de Sigean, des faciès lagunaires à Potamidés (*Potamidés cf. lamarcki...*) alternent puis passent à des faciès lacustres qui ont fourni *Wenzia ramondi*, *W. tournali*, *Lymnea pachygaster*, *L. inflata*, *Planorbis cornu*, que ROSSET (1964) et REY (1966a, b) attribuaient en totalité à un niveau élevé de l'Oligocène supérieur « vraisemblablement équivalent aux calcaires lacustres du Narbonnais ».

La découverte de plusieurs gisements de micro-restes de rongeurs de la Biozone de Paulhiac aux alentours de Sigean (AGUILAR 1977, AGUILAR & MICHAUX 1977) est venue bousculer les conceptions anciennes. Depuis lors, les auteurs nous ont présenté comme inconciliables les datations fournies par les micro-mammifères et celles données par les malacofaunes, les charophytes, les characées, les pollens... et ont privilégié les premières, paraissant incontournables, par rapport aux suivantes, il est vrai moins fiables car reposant sur des groupes moins dynamiques au plan évolutif. Ainsi, l'ensemble des terrains lacustres du bassin de Sigean, à l'est

de la faille de Portel, ainsi que l'essentiel des terrains lacustres des environs de Bages et de Narbonne, sont depuis rapportés à l'Aquitainien dans leur totalité (LESPINASSE *et al.* 1982, MAGNÉ & LESPINASSE 1984, BARNOLAS & CAVELIER 2019).

Il serait souhaitable d'adopter une position intermédiaire et de tempérer l'incidence des résultats mammalogiques sur l'âge des formations lacustres de Sigean. Selon les malacofaunes l'essentiel des terrains lacustres y présentent un fort cachet oligocène (REY 1966a), vraisemblablement Chattien terminal, en raison notamment de la présence de *Wenzia ramondi*. Bien qu'aucun gastéropode évocateur du Miocène n'ait été identifié à ce jour et que les gisements miocènes ne répondent à aucune logique géographique et stratigraphique, il faut admettre qu'au moins une frange supérieure de cette série puisse atteindre l'Aquitainien basal dont les faunes continentales restent trop peu connues, l'étage étant habituellement (Hérault, Bouches-du-Rhône) caractérisé par des faunes saumâtres ou marines qui marquent, dans ces régions, la transgression du Miocène inférieur.

8.2.6. Les Conglomérats et argiles rouges des tuileries de Narbonne

Cette formation continentale très développée dans le secteur de Narbonne, comprend des argiles rouges, des marnes, des sables et quelques lits de calcaire lacustre. Son âge reste indéterminé. Pour AGUILAR & MICHAUX (1977), elle « est aquitainienne du fait qu'elle recouvre des calcaires aquitainiens » et, selon ces mêmes auteurs, serait « Miocène moyen à Narbonne ». Nous la plaçons dans l'**Aquitainien**, car elle succède aux calcaires chattiens, bien que les rares faunes récoltées par DONCIEUX (1903) conservent toutefois des affinités oligocènes et qu'aucune espèce miocène n'y ait été récoltée. Il est difficile ainsi de formellement exclure leur appartenance au Chattien terminal.

8.2.7 Les Conglomérats de Salles-d'Aude – Vinassan - Armissan

Les formations conglomératiques qui affleurent autour du massif de la Clape, sont pour la première fois décrites à l'ouest d'Armissan par DUFRENOY (1836) et RAULIN (1856). Ce dernier observe bien que « ces poudingues à cailloux de grès rougeâtre » reposent sur les « calcaires en dalles d'Armissan ... d'âge Miocène ». D'ARCHIAC (1857, 1859) reconnaît aussi ces conglomérats qui intéressent « le tiers nord-ouest près du massif de la Clape » et les retrouve dans les environs de Ricardelle et « de Capitoul où ils reposent sur la pente inférieure des calcaires crétaqués ». Mais, selon sa conception, il ne les distingue pas des conglomérats associés à la molasse du Tertiaire inférieur (« Poudingue des Montagnes ») et les place implicitement dans l'Éocène. Ils sont miocènes inférieurs pour MAGNAN (1872) qui rapproche leurs éléments de grès siliceux roux dominant, de celui des formations gréseuses qui affleurent dans le nord de la Clape, dans les environs des Bugadelles et de l'Oustalet. Les fossiles qu'il y trouve aux environs de Salles-d'Aude lui permettent d'établir la présence de l'Albien dans le Massif de la Clape.

DONCIEUX (1903) reste indécis. À Armissan, il précise que « ce poudingue termine l'Oligocène et qu'il appartient à

l'Aquitainien supérieur » et qu'il s'agit du « *faciès de bordure de l'oligocène, tout autour de la cuvette lacustre* ». Mais de Vinassan à Fleury, où ces mêmes formations affleurent largement, comme l'avait fait VIGUIER (1887) sur sa carte géologique, il considère que « *des lambeaux de grès rouges albiens émergent des formations oligocènes* » (DONCIEUX 1903, 1913) et il les cartographie comme tels sur la première édition de la carte géologique de Narbonne (DONCIEUX 1902). Il place également les conglomérats de Capitul dans l'Albien.

Ce sont les « *Conglomérats supérieurs* » de BERGER *et al.* (carte géologique de Béziers, 1982), « *à éléments de grès albien et de calcaire néocomien* », qui constituent d'après ces auteurs « *le terme le plus élevé de la série oligocène du bassin de Narbonne-Béziers* » et qui passent latéralement à des argiles bariolées (« *Argiles de Moussan* ») en s'éloignant des reliefs de la Clape. Pour LESPINASSE *et al.* (carte géologique de Narbonne, 1982) « *cet épandage fluvio-continental est aquitainien dans sa totalité ... car il repose sur des calcaires aquitainiens* ». En réalité, ces conglomérats surmontent des calcaires lacustres (Calcaires des fours à chaux) dont nous venons de montrer qu'ils étaient d'âge chattien terminal. Aucune faune tertiaire n'y ayant été récoltée leur âge, encore oligocène ou déjà miocène, ne peut être ici encore précisé.

9. Âge des formations oligo-miocènes de l'Île Saint-Martin

9.1. Âge des calcaires lacustres

Nous avançons un âge chattien inférieur pour les calcaires lacustres de l'Évêque et de la Combe Espesse, sans pouvoir en préciser davantage la datation, en raison de leur faciès identique à celui des couches homologues des environs de Peyriac-de-Mer, de Portel-des-Corbières et du vallon d'Armissan, qui renferment la même abondance de bivalves du genre *Pisidium*.

9.2. Âge des conglomérats de « type Berthéliers »

Les mêmes incertitudes pèsent sur les formations conglomératiques à galets de grès albien des Pujols, de la Combe Espesse et des plateaux de Combe Pierrasse et de la Crête de Penelle. Aucune faune tertiaire n'y ayant été récoltée, leur âge encore oligocène ou déjà miocène ne peut être ici encore précisé.

Cette formation est l'homologue des conglomérats de Salles-d'Aude qui sont particulièrement développés entre Armissan et Salles-d'Aude où ils succèdent à une séquence sédimentaire lacustre complète de l'Oligocène (voir chapitre 8.2.7).

Dans l'Île Saint-Martin, ces conglomérats se superposent, dans la Combe Espesse, aux calcaires lacustres dont nous venons d'admettre l'âge chattien inférieur. Au sud des Pujols, ce sont les molasses marines miocènes qui les recouvrent. Leur âge ne peut-être qu'intermédiaire, très vraisemblablement Aquitainien, en équivalence des Conglomérats de Salles-d'Aude et des Argiles rouges des tuileries de Narbonne dont un faciès identique peut être observé dans la Combe Espesse.

On ne peut toutefois généraliser cette succession. Des conglomérats, à éléments de grès rouge albien, d'un faciès identique, succèdent clairement à la lumachelle miocène

marine à huitres au sud du Pech des Moulins de Gruissan et leur âge miocène est identique à celui des placages conglomératiques qui bordent la façade maritime de la Clape.

10. Conclusion

Nous décrivons sur l'Île Saint-Martin (sud de Gruissan) trois affleurements de calcaires lacustres ; deux sont nouveaux, représentatifs des formations paléogènes du Bassin de Narbonne-Sigeon ; ce sont les témoins les plus orientaux de ces formations. Ils reposent, en discordance, sur les calcaires barrémiens. Leur âge vraisemblable est le Chattien inférieur. On les observe :

- Dans les dépressions de l'Évêque et de la Plaine.
- Dans la Combe Espesse.
- Au Pech de Gruissan.

Ces deux premiers témoins sont préservés dans des hémigrabens qui résultent d'une structuration extensive clairement postérieure au Chattien.

Un épandage fluvio-conglomératique de « type Berthéliers » intéresse une grande partie de l'Île Saint-Martin et le Roc de Conilhac. Il est bien caractérisé par sa composition à galets de grès albien prédominant.

– Dans la Combe Espesse, ces conglomérats succèdent aux calcaires lacustres chattiens.

– Aux Pujols, où leur substratum est invisible, ils sont surmontés par les calcaires marins à *Gigantopecten tournali* du Burdigalien (Calcaires des Bréginés).

Leur âge, nécessairement intermédiaire, est compatible avec l'Aquitainien.

– Sur les plateaux de la Combe Pierrasse et du Crêt de Penelle, leur présence, plus ou moins chenalisée à la surface des calcaires barrémiens et aptiens, souligne l'existence d'une paléosurface d'aplanissement anté-aquitainienne responsable du nivellement des plateaux calcaires de l'île. Leur alignement dans une direction est-ouest suggère l'existence d'un paléochenal alimenté par le massif de grès albien enraciné de Penelle, nouvellement identifié ici.

Les dépôts de l'Oligocène lacustre s'inscrivent parfaitement dans le contexte tectonique connu du bassin de Narbonne-Sigeon (ROSSET 1964), dans le cadre d'un dispositif en blocs basculés, horst et grabens asymétriques post-pyrénéens, de type marge passive en extension tel qu'il est décrit sur la marge occidentale du Golf du Lion (GORINI 1993). En témoignent les hémigrabens de la Combe Espesse, de l'Évêque et de la Plaine dont la structuration post-chattien (aquitainienne ?) est contemporaine de cette phase. Ils résultent d'une extension de direction est-ouest à laquelle il est possible d'ajouter une composante nord-sud qui explique l'effondrement progressif du massif crétacé en direction du sud. On peut, à cette phase extensive en blocs basculés, rapporter l'effondrement des compartiments orientaux de la Clape en direction de la Méditerranée et la mise en place de blocs basculés à l'origine de la reprise d'érosion qui est responsable des épandages conglomératiques à galets de grès albien.

De tels épandages conglomératiques aquitainiens sont bien connus entre Armissan et Salles-d'Aude et leur origine est expliquée par le démantèlement des formations albiennes

ETAGES	Divisions régionales	Formations et suites sédimentaires reconnues	Malacofaune continentale reconnue	Mammifères			
				Gisement	Niveau	Zone	
MIOCENE	AQUITANIEN ?	Argiles rouges des tuileries de Narbonne Calcaires de Sigean (partie sup. ?)		Relais des Cathares Les Trois Moulins	Niveau de Paulhiac	NN1	
		Calcaires des Fours à Chaux Calcaires supérieurs du Doul Calcaires de Sigean (pars)	Wenzia ramondi Wenzia tournali Neritina narbonnensis				
	CHATTIEN	Calcaires et marnes du Doul et de Peyriac	Pisidium devezei	Le Doul	Niveau de Coderet	MP30	
		Calcaires de Sigean (partie inf.)	Wenzia ramondi Wenzia tournali Lymnea pachygaster				
		Gypse de Portel Le Lac	Potamides cf. lamarcki Bithynia dubuissoni Bithynia gypсорum				
		Calcaires de Chante Perdrix Marnes ocrees du Sautet	Parachlorea cadurcense Leptaxis raulini Triptychia escheri Lymnea pachygaster	Le Sautet	Niveau de Cournon	MP28	
	Calcaires et marnes de l'Oustal Nau	Potamides cf. lamarcki Pirenella plicata Typanotonos labyrinthus Typanotonos submargaritaceus Nystia jeurensis	Pech Blanc				
	Chattien inférieur	Calcaires et marnes d'Armissan		Armissan	Niveau du Garouillas	MP25	
OLIGOCENE	RUPELIEN	Rupélien supérieur	Dalles d'Armissan		Armissan	Niveau d'Itardies	MP23
		?	Lignites d'Armissan Malvézi				

Fig. 10. – Tableau récapitulatif de la succession lithostratigraphique de l'Oligo-Miocène du Bassin de Narbonne-Sigean, des faunes principales, malacologiques et mammalogiques et datations proposées.

particulièrement développées dans le nord de la Clape où subsistent encore de larges affleurements dans la zone synclinale de l'Oustalet.

Les accumulations conglomératiques à éléments de grès albien des environs de Gruissan se localisent dans un étroit couloir entre les reliefs méridionaux de la Clape (Berthéliers, Capitoul, Capoulade) et les deux tiers nord de l'Île Saint-Martin (Les Pujols, Combe Espesse, Combe Pierrasse, Crête de Penelle, Roc de Conilhac), de part et d'autre d'un paléo cône de distribution centré sur l'Étang de Gruissan. Elles sont plus difficiles à expliquer dans le sud de la Clape, aucun important dépôt albien oriental n'ayant à ce jour été reconnu à l'affleurement et où les rares témoins d'albien gréseux du Pech Rouge et de Petite Rouquette sont d'extension particulièrement limité.

La découverte sur la façade orientale de l'Île Saint-Martin

(lieu-dit Penelle) d'un nouveau témoin stratifié d'Albien gréseux, émergeant des dépôts quaternaires, pourrait suggérer l'existence, à l'est des massifs émergés de la Clape et de Saint-Martin, d'un plus important massif de grès albien, partiellement effondré par le rifting anté-aquitain, soumis à l'érosion aquitainienne et partiellement disparu sous les sédiments holocènes du littoral du Golfe du Lion.

RÉFÉRENCES

- AGUILAR, J.-P. 1977. – Données nouvelles sur l'âge des formations lacustres des bassins de Narbonne – Sigean et de Leucate (Aude) à l'aide des micromammifères. *Geobios*, 10, 4 : 643-645.
- AGUILAR, J.-P. 1979. – Principaux résultats biostratigraphiques de l'étude des Rongeurs miocènes du Languedoc. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 288 : 473-476.

- AGUILAR, J.-P. & J. MICHAUX 1977. – Remarques sur la stratigraphie des terrains tertiaires des bassins de Narbonne – Sigean et de Leucate (Aude). *Geobios*, 10, 4 : 647-649.
- ARCHIAC, A. d'. 1856. – Histoire des Progrès de la Géologie, t. VI, p. 535.
- ARCHIAC, A. d'. 1857. – Études géologiques sur les départements de l'Aude et des Pyrénées-Orientales (Résumé). *Bulletin de la Société géologique de France*, 2, XIV : 460-510.
- ARCHIAC, A. d'. 1859. – Les Corbières. Études géologiques d'une partie des départements de l'Aude et des Pyrénées-Orientales. *Mémoire de la Société géologique de France*, 2, VI, 2 : 27-446.
- ASTRE, G. 1924. – La faune stampienne incluse dans les cristaux de gypse de Portel. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4, XXIV : 132-145.
- ASTRE, G. 1925. – Recherche critique sur *Sphaerium devezei*. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, LIII : 160-163.
- BARNOLAS, A & C. CAVELIER, coordonnateurs, 2019. – In *Synthèse géologique et géophysique des Pyrénées, vol. 2 : Cycle alpin : stratigraphie : Paléogène, Néogène*, ch. 15 : 434-692.
- BARRABÉ, L. 1942. – Carte géologique de Narbonne (244). Marseillan (245) au 1/80 000^e 2^e édition.
- BARRABÉ, L. 1944. – L'extrémité méridionale du bassin oligo-miocène de Narbonne-Sigean. *Bulletin des Services de la Carte géologique de France*, 2016, XLV : 309-323.
- BROIN F. de, 1977. – Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. *Mémoires du Muséum National d'Histoire naturelle*, série C, XXXVIII, 340 p, 38 pl.
- BRUNET, M. & M. VIANEY-LIAUD. 1987. – Mammalian references levels MP21-30. In : Schmidt-Kittler N. (Ed.). International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogen. Mainz February 18th-21st 1987. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, Reihe A, 10 : 30-31.
- BESSEDIK, M. 1980. – La flore pollinique d'un niveau gypseux de la série de Portel (Aude-France) : Oligocène terminal. *Mémoires du Muséum d'Histoire naturelle*, N.S., XXVII : 196-202.
- BERGER, G., P. FREYTET, C. GUERNET C. & B. PEYBERNÈS. 1982. – Carte géologique de la France au 1/50 000^e Béziers.
- BERGOUNIOUX, F.M. 1935. – Contribution à l'étude paléontologique des chéloniens : chéloniens fossiles du Bassin d'Aquitaine. *Mémoires de la Société géologique de France*, N.S. Mém. N° 25.
- BRONGNIART, A. 1828-29. – Notice sur les plantes d'Armissan, près Narbonne. *Annales des Sciences naturelles*, 15 : 43-51.
- BUTZMAN, R. & T.C. FISCHER. 2013. – Fossil water lily fruits with seeds *Nymphaea* subgenus *Lotos*, from the Oligocene of Armissan/Narbonne (France). *Zitteliana* A 53 (2013) 93-104.
- CALMET, P. 1930. – Les carrières d'Armissan. Liste des plantes et des animaux fossiles observés jusqu'à ce jour sur les dalles de ces carrières. *Bulletin de la Société d'Études scientifiques de l'Aude*, XXXIV : 131-194.
- CARBOU, DR. & L. CHARTIER. 1892. – Rapport sur l'excursion faite par la société d'études le 7 juin 1891 à Armissan et la Clape. Récit de l'excursion. *Bulletin de la Société scientifique de l'Aude*, III : 61-94.
- DEHM, R. 1937. – Über die alttertiäre Nager Familie Pseudosciuridae und ihr Entwicklung. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, Beilband B, 77 : 268-290.
- DONCIEUX, L., 1901. – Feuille de Narbonne. *Bulletin de la carte géologique de France*, 73 : 157-161.
- DONCIEUX, L. 1902. – in DÉPÉRET, C. & L. DONCIEUX. Carte géologique de Narbonne (244). Marseillan (245) au 1/80 000^e 1^{ère} édition.
- DONCIEUX, L. 1903. – Monographie géologique et paléontologique des Corbières orientales. *Annales de l'Université de Lyon*, nouvelle série, I, 11. 377 pp.
- DONCIEUX, L. (1921). – Environs de Narbonne. Corbières septentrionales (Aude) et Minervoises (Hérault). *Réunion extraordinaire de la Société géologique de France* du 28 septembre au 5 octobre 1913. 90 pp.
- DUFRENOY, A. 1836. – Mémoire sur les terrains tertiaires du Midi de la France in *Mémoire pour servir à une description géologique de la France*, Dufrenoy & Elie de Beaumont, 3, VII : 359 pp.
- DURAND, J. 1913. – Sur les coquilles fossiles en inclusion dans les cristaux de gypse limpide de l'Oligocène de Narbonne. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 156 : 1841-1842.
- EASTMAN, C.R. 1905. – Fossil avian remains from Armissan. *Memoirs of the Carnegie museum*, II, 3: 131-138. <https://ia802205.us.archive.org/33/items/fossilavianremai23east/fossilavianremai23east.pdf>:
- FAURÉ, Ph. 2007. – Le Tertiaire du Castrais et de l'albigeois. Ses mollusques fossiles. Un état des connaissances. *Revue du Tarn*, 208 : 1-22.
- FAURÉ, Ph. 2020. – Le Miocène (Burdigalien, Langhien inférieur) de l'Île Saint-Martin (Gruissan, Aude). *Carnets natures*, 7 : 29-39.
- FAURÉ, Ph. 2022. – Le Miocène (Burdigalien, Langhien inférieur) de l'Île Saint-Martin (Gruissan, Aude). Essai de synthèse. *Carnets natures*, 9 : 77-92.
- GAUDAN, J. 1981. – Contribution de la paléoichthyologie continentale à la reconstitution des paléoenvironnements cénozoïques d'Europe occidentale. Approche systématique, paléoécologique, paléogéographique et paléoclimatologique. *Mémoires des Sciences de la terre* 81 (53). 368 pp.
- GAUDAN, J.A., D. NEL, D. NURY, M. VÉRAN & G. CARNEVALE, 2018. – The uppermost Oligocene of Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône, Southern France): A Cenozoic brackish subtropical Konservat-Lagerstätte, with fishes, insects and plants. *Comptes Rendus Palevol*, 17 : 460-478.
- GERVAIS, P. 1861. – Sur les grandes empreintes végétales trouvées à Armissan. *Comptes-rendus de l'Académie des sciences de Paris* : 777-780.
- GERVAIS, P. 1862. – L'examen d'un ornitholithe d'Armissan (Aude). *Comptes-rendus de l'Académie des sciences de Paris*, LIV : 895-896.
- GERVAIS, P. 1867. – Sur les fossiles d'Armissan. In *Zoologie et Paléontologie générale. Nouvelles recherches sur les animaux vertébrés vivants et fossiles (1867-1869)*. Arthus Bertrand éd. p. 193-198, pl. XXXIX-XLIX.
- GORINI, C. 1993. – *Géodynamique d'une marge passive : le Golfe du Lion (Méditerranée occidentale)*. Thèse, Toulouse. 256 pp.
- GORINI, C., P. VIALARD & J. DERAMOND, 1991. – Modèle d'inversion structurale négative : la tectonique extensive post-nappe du fossé de Narbonne-Sigean (Corbières, Sud de France). *Comptes-rendu de l'Académie des Science*, Paris, 312, II : 1013-1019.
- HECHT, M.K. 1992. – A new choristodere (Reptilia, Diapsida) from the Oligocene of France: An example of the Lazarus effect. *Geobios*, 25, 1 : 115-131.
- HERVET, S. 2003. – *Le groupe «Palaeochelys sensu lato - Mauremys» dans le contexte systématique des Testudinoidea aquatiques du Tertiaire d'Europe occidentale. Apport à la biostratigraphie et à la paléobiogéographie*. Thèse de doctorat du Muséum national d'Histoire naturelle.

- LAVOCAT, R. 1955. – Sur un squelette de *Pseudoscirus* provenant du gisement d'Armissan (Aude). *Annales de Paléontologie*, 51 : 77-89.
- LESPINASSE, P., J.C. ALOÏSI, J. BARRUOL, M. DURAND-DELGA, H. GOT, A. MONACO A. & J.P. MARCHAL. 1982. – Carte géologique de la France au 1/50 000°. Narbonne (1061).
- LEYMERIE, A. 1846. – Mémoire sur le terrain à nummulites des Corbières et de la Montagne Noire. *Mémoire de la Société géologique de France*, 2, I, 8 : 337-373.
- MAGNAN, H. 1872. – Mémoire sur la partie inférieure du terrain de Craie (Néocomien, Aptien, Albien) des Pyrénées françaises et des Corbières. *Mémoire de la Société géologique de France*, 2, 9. 82 pp.
- MAGNÉ, J. & P. LESPINASSE, 1984. – Oligocène in Synthèse géologique du Sud-Est de la France, 125 : 443-444.
- MARCEL DE SERRES, 1838. – Notice géologique sur le département de l'Aude. *Actes de la Société linnéenne de Bordeaux*, 50 : 3-64.
- MARCEL DE SERRES, 1858. – De la découverte de *Notaeus laticaudus*, poisson malacoptérygien, dans les terrains d'eau douce anenthalassiques d'Armissan, près de Narbonne. *Bulletin de la Société géologique de France* : 492-496.
- MATHÉRON, Ph. 1862. – *Recherches comparatives sur les dépôts fluvio-lacustres tertiaires des environs de Montpellier, de l'Aude et de la Provence*. Marseille. Typographie et lithographie Arnaud et Cie. 112 pp.
- MÉNOURET, B. 2013-14. – Gisements paléontologiques à mammifères ou empreintes de pas de mammifères du Parc naturel régional du Luberon. *Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon et de la Réserve de biosphère Luberon-Lure*, 12 : 56-74.
- MEUNIER, F. 1898. – Description de quelques coléoptères de l'Oligocène d'Armissan (Aude). *Bulletin de la Société des sciences de Bruxelles*. 3 pp.
- MILNE-EDWARDS, H. 1871. – *Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de France (1869-1871)*, Paris Masson éd., tome 2 + atlas : 225.
- NEL, A. 1987. – Un nouveau Calopterygidae fossile des laminites oligocènes d'Armissan (Aude, France) [Odonata]. *Revue Française d'Entomologie* (N.S.), 9 (3) : 147-148.
- NEL, A. & J.-C. PAICHELER. 1993. – Les Odonata fossiles : état actuel des connaissances. Huitième partie : Les Calopterygoidea fossiles (Odonata, Zygoptera). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 97, 4 : 381-396.
- NOGUÈS, A.-F. 1861. – Note sur Armissan. *Bulletin de la Société géologique de France* : 142-145.
- NOULET, J.-B. 1854. – *Mémoire sur les coquilles fossiles des formations d'eau douce du sud-ouest de la France*, Masson, Paris, 127 pp.
- NOULET, J.-B. 1858. – De l'âge de la formation lacustre de Narbonne et de Sigean (Aude). *Mémoires de l'Académie des Sciences de Toulouse*, 5, II : 412-422.
- NOULET, J.-B. 1862. – Lettre à M. Lartet, sur le calcaire lacustre miocène de Narbonne, et sur la molasse fluviale, également miocène, du bassin de Perpignan. *Bulletin de la Société géologique de France*, 2, 19 : 705-707.
- NOULET, J.-B. 1877. – Sur l'*Anthracotherium hippoideum* découvert à Armissan (Aude). *Mémoires de l'Académie des Sciences de Toulouse*, 7, X : 52-58.
- NOULET, J.-B. 1893. – Catalogue de la flore fossile d'Armissan (Aude) d'après les empreintes du musée de Toulouse. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, XXVII : 81-84.
- NURY, D. 1987. – L'Oligocène de Provence méridionale. Stratigraphie, dynamique sédimentaire, reconstitutions paléogéographiques. *Documents du B.R.G.M.*, 163. 411 pp.
- NURY, D. & C. CAVELIER. 1994. – Révision stratigraphique de l'Oligocène de la Provence méridionale (France). 1^{er} Congrès de Français de Stratigraphie, CFS'94. *Strata*, série 1, 6 : 160.
- PRIEM, F. 1914. – Sur les poissons fossiles des terrains tertiaires d'eau douce de d'eau saumâtre de France et de Suisse. III Poissons fossiles d'Armissan. *Mémoires de la Société géologique de France*, XXI, 3 : 15-16.
- RAULIN, V. 1856. – Lettre adressée à M. d'Archiac, suivi de la réponse de M. d'Archiac *Bulletin de la Société géologique de France*, 2, 13 : 170-176.
- REY, R. 1966a. – *Essai de corrélations entre les bassins oligocènes de l'Europe occidentale à l'aide des Gastéropodes continentaux*. Thèse de l'Université de Rennes, 2 tomes. 522 pp.
- REY, R. 1966b. – Malacologie continentale oligocène dans l'Ouest de l'Europe, *Revue scientifique du Bourbonnais* : 53-129.
- ROLLAND DU ROQUAND, O. 1884. – *Terrain de transition*. Annuaire statistique de l'Aude.
- ROSSET, C. 1964. – Les formations du bassin oligocène de Sigean Portel et leur chronologie. *Comptes-rendus sommaires de la Société géologique de France* : 416-417.
- ROSSET, C. 1966. – Foraminifères inclus dans le gypse oligocène de Portel (Aude) : extraction et conséquences paléogéographiques. *Comptes-rendus sommaires de la Société géologique de France*, 2 : 48-49.
- ROUVILLE, P. G. de & M. VIGUIER. 1889. – Explication de la carte géologique de l'Aude, Montpellier. 254 pp.
- RÜTIMEYER, L. 1857. – Über *Anthracotherium magnum* und *hippoideum*. *Neue Denkschriften der schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft* 15: 1-32.
- SAPORTA G. de, 1865a. – Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire, 2^e partie, I. Introduction à la deuxième partie : 5-60 ; II. Flore des calcaires marneux littoraux du bassin de Marseille (Saint-Jean-de-Garguier, Fenestrelle, Allauch, Marseille, d'Armissan, Peyriac) : 61-152. *Annales des Sciences Naturelles*, 5, III : 5-152.
- SAPORTA G. de, 1865b. – Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire, 2^e partie, III. Flore d'Armissan et de Peyriac, dans le bassin de Narbonne (Aude). *Annales des Sciences Naturelles*, 5, IV : 5-264.
- SCHERLER, L., F. LIHOREAU & D. BECKER. 2019. – To split or not to split *Anthracotherium*? A phylogeny of Anthracotheriinae (Cetartiodactyla: Hippopotamoidea) and its palaeobiogeographical implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 185(2): 487-510.
- SCHMIDT-KITTLER, N. 1971. – Odontologisch Untersuchungen an Pseudosciuriden (Rodentia, Mammalia) des Alttertiärs. *Abhandlungen der Bayerisch Akademie des Wissenschaften*, 150. 133 pp.
- SIGÉ, B., J.-P. AGUILAR, J.G. ASTRUC, B. MARANDAT, J. RIVELINE & J. VILLATTE. 1995. – Sur l'âge mammalogique (MP 30 ; Chattien terminal, Oligocène supérieur) du « calcaire à *Helix ramondi* » de La Salle (Causse du Sud Quercy, Sud-Ouest de la France). *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie Mh.*, 11 : 697-710.
- TOURNAL, P. 1828. – Mémoire sur la constitution géognostique du bassin et des environs de Narbonne. *Annales des Sciences naturelles*, 1^{re} sér., XV. 19 pp.
- TOURNAL, P. 1830. – Description géognostique du bassin inférieur de l'Aude et de la Berre. *Journal de Géologie*, Paris, 1 : 247-337.

VIANEY-LIAUD, M. & L. MARIVAUX. 2016. – Autopsie d'une radiation adaptative : Phylogénie des Theridomorpha, rongeurs endémiques du Paléogène d'Europe. Histoire, dynamique évolutive et intérêt biochronologique. *Palaeovertebrata*, 40 (3). 68 pp.

VIGUIER, M. 1887. – *Études géologiques sur le département de l'Aude*. Thèse, Montpellier, Imprimerie Grolier & Fils. 308 pp.

VIGUIER, M. 1888. – Sur l'Oligocène du bassin de Narbonne et la formation des couches à végétaux d'Armissan. *Comptes-rendus de l'Académie des sciences*, Paris : 1182-1185.

VIGUIER, M. 1891. – Sur l'Oligocène du bassin de Narbonne et la formation des couches à végétaux d'Armissan. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Béziers*, XIV : 60-75.

Évaluation botanique des habitats du Mont Tonkoui (Côte d'Ivoire)¹

par Bertrand Cosson

110 avenue de Rangueil, 31400 Toulouse
E-Mail : bertrand.cosson@hotmail.fr

RÉSUMÉ

La forêt classée du Mont Tonkoui présente une diversité botanique très particulière de par sa position biogéographique et son altitude. Dans les années soixante, les scientifiques y ont installé une station de recherche expérimentale. En fonction du sol, de la pente, de l'exposition ou encore de l'humidité, les habitats montrent des différences écologiques stationnelles. À partir de la liste des espèces reconnues pour le site, il a été possible d'évaluer les statuts de menaces UICN et le niveau d'endémicité, ce qui a permis de sélectionner 42 taxons à enjeux, auxquels ont été rajoutées 14 orophytes africaines. La mission de l'Association *Catharsius* réalisée en 2022 a permis de prospecter sur l'ensemble de la partie centrale du massif et d'inventorier les différents types d'habitats, les espèces associées et leur localisation. À partir de cet inventaire, une carte a été produite, restituant les neuf habitats naturels présents sur le site et les principales menaces qu'ils subissent, afin de visualiser les zones à surveiller de manière prioritaire pour la conservation. Cette étude préliminaire a pour objectif de montrer l'importance de développer une telle démarche pour ce type de forêt dite classée, qui recèle encore une belle biodiversité.

Mots-clés : Botanique, Cartographie, Inventaire, Habitat, Menace, Côte d'Ivoire

Botanical assessment of Mont Tonkoui habitat (Ivory Coast)

ABSTRACT

The classified forest of Mont Tonkoui presents a very particular botanical diversity due to its biogeographical position and its altitude. In the 1960s, scientists set up an experimental research station there. Depending on the soil, slope, exposure or even humidity, habitats show stationary ecological differences. From the list of species recognized for the site, it was possible to assess the IUCN threat status and the level of endemism, which made it possible to select 42 taxa of concern, to which 14 African orophytes were added. The mission of the *Catharsius* Association carried out in 2022 made it possible to survey the entire central part of the massif and to inventory the different types of habitats, the associated species and their location. From this inventory, a map was produced, restoring the 9 natural habitats present on the site and the main threats they face, in order to visualize the areas to be monitored as a priority for conservation. This preliminary study aims to show the importance of developing such an approach for this type of so-called classified forest, which still contains great biodiversity.

Keywords: Botanical, Mapping, Inventory, Habitat, Threat

Acronymes

<i>APD</i> :	African Plant Database
<i>CBJB</i> :	Conservatoire et Jardin Botanique de la ville de Genève
<i>EEE</i> :	Espèce Exotique Envahissante
<i>IDERT</i> :	Institut d'Enseignement et de Recherches Tropicales
<i>IDT</i> :	Société Ivoirienne De Télécommunication
<i>IRD</i> :	Institut de Recherche pour le Développement
<i>ORSTOM</i> :	Organisme de Recherche Scientifique et

	Technique Outre-mer
<i>RBG</i> :	Royal Botanical Garden
<i>SODEFOR</i> :	Société de Développement des Forêts
<i>UICN</i> :	Union Internationale pour la Conservation de la Nature

I. Introduction

Le Mont Tonkoui, situé dans le massif des Dan à l'ouest de la Côte d'Ivoire, près de la frontière avec le Liberia et la Guinée, présente une diversité végétale tout à fait originale, à

¹Accepté le 16 novembre 2023

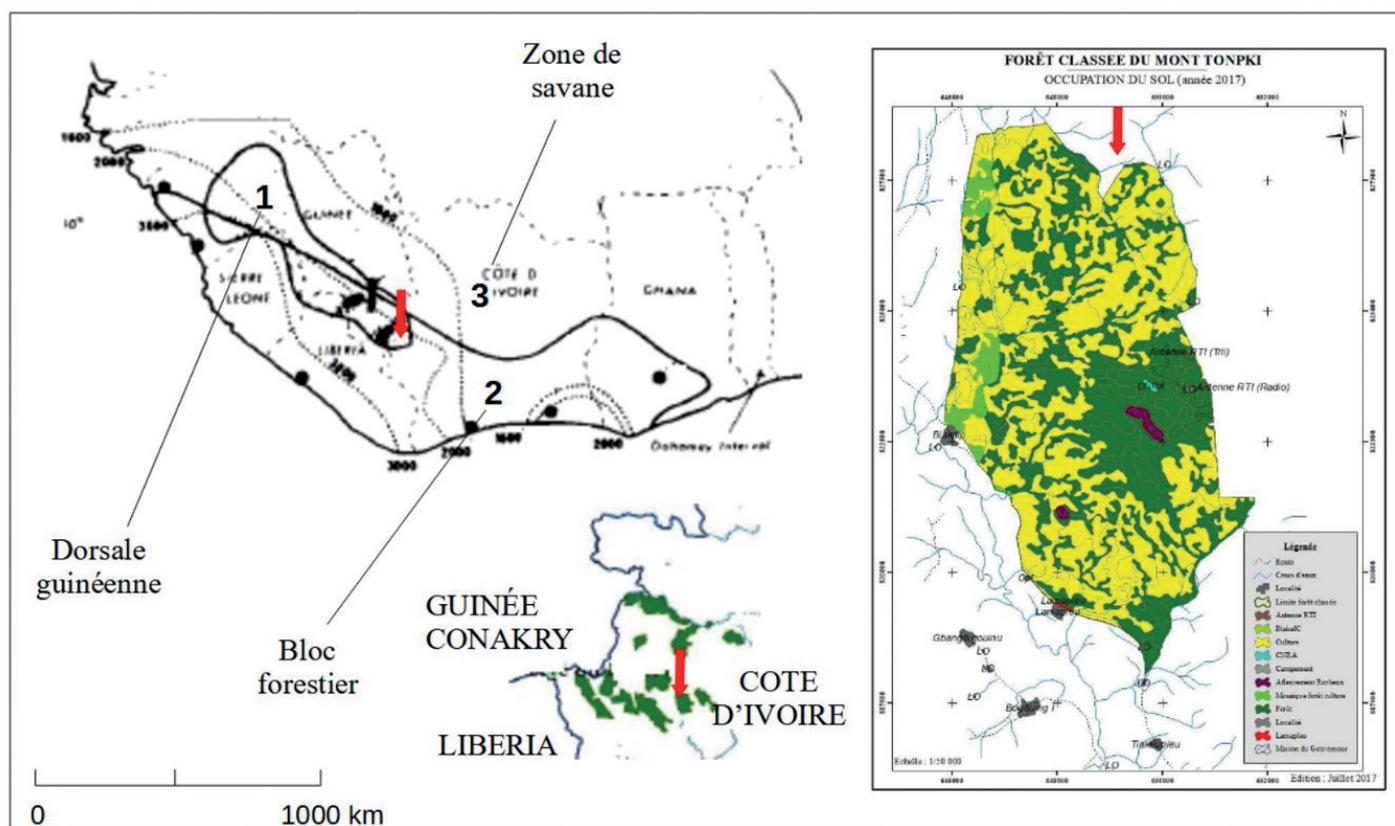
la croisée de plusieurs influences biogéographiques (WHITE 1986). Il se situe à la limite Nord du bloc forestier de Haute-Guinée et à l'extrême Est de la « Dorsale » guinéenne (Carte 1). Les premières descriptions botaniques datant de la période coloniale parlent d'une forêt d'altitude où se déroulaient des rites sacrés (AUBREVILLE 1938). Le classement du Mont Tonkoui en forêt classée a alors été proposé en 1949 par la direction des services de l'état dédiés aux forêts (*cf.* limites Carte 1). A partir de 1962, se sont installées sur le sommet du Tonkoui (1 189 m), les antennes radio-télévision de la société IDT et les stations expérimentales de l'IDERT (*i.e.* ORSTOM/IRD), tandis que les flancs ont été grignotés par les activités agricoles (BROU YAO *et al.* 2000).

Les conditions écologiques et topographiques ont très vite attiré l'intérêt scientifique pour ce site. Les premières études pédologiques (CLAISSE 1950), hydrologiques (DUBREUIL 1960) et botaniques (ADJANOHOUN 1964) ont été réalisées avant l'installation des parcelles expérimentales. Ces études constituent le point de référence de la connaissance du Tonkoui. Constitué d'un socle granitique métamorphique ancien (craton ouest-africain) et d'une pluviométrie relativement importante, le massif est parsemé de plusieurs sources, résurgences et petits ruisseaux. Il abrite notamment la source du Ko et du N'zo qui alimentent le lac artificiel de Buyo avant de se déverser dans le fleuve Sassandra.

Sur le Tonkoui, se succèdent globalement trois grands types de forêts de la plaine au sommet : la forêt mésophile, la forêt ombrophile et enfin la forêt submontagnarde (GUILLAUMET

1979). S'y ajoutent les milieux anthropisés comme les forêts secondaires ou les lisières forestières, et ceux associés à des substrats particuliers, rocheux ou gorgé d'eau. A ce jour, aucune carte précise des différents habitats n'a été réalisée permettant de délimiter géographiquement l'ensemble des formes de végétation présentes au sein de la forêt classée. Plusieurs études botaniques ont permis de montrer l'importance de la diversité et de l'assemblage floristique propre au Tonkoui (MORETTO, COSSON *et al.* 2021), notamment en comparant la liste d'espèces avec les autres milieux similaires relativement bien connus aux alentours tels que le Mont Nimba (SCHNELL 1952a, 1952b, JAEGER & ADAMS 1975, MARSHALL & HAWTHORNE 2013) ou les Monts Loma (COLE 1974, JAEGER 1983), et plus récemment les travaux des équipes du Royal Botanical Garden de Kew (COUCH *et al.* 2019) et du Missouri Botanical Garden (SENTERRE *et al.* 2020) visant à caractériser les zones d'importances pour la conservation dans les massifs de la Guinée et du Libéria.

Face à l'ampleur des modifications de la végétation liées aux dérèglements climatiques et aux activités humaines (transport, défrichement, incendies...), le Mont Tonkoui, qui fait partie intégrante du hot spot de biodiversité ouest-africain (MYERS *et al.* 2000), nécessite de réaliser une évaluation des habitats afin d'améliorer leur protection et répondre aux enjeux de conservation. La présente étude fait la synthèse des connaissances sur la végétation et la flore, et propose une première cartographie simplifiée des habitats et des espèces menacées de la partie sommitale autour de la station de l'IDT.



Carte 1. Position biogéographique de la forêt classée du Mont Tonkoui (WHITE 1986), située à l'Est de la Côte d'Ivoire, à la frontière avec la Guinée Conakry et le Libéria, et Carte d'occupation des sols (SODEFOR 2017).

II. Matériels et Méthodes

1. Inventaire botanique et analyse des enjeux

La liste de référence des espèces du Mont Tonkoui provient pour l'essentiel d'une extraction de la base de données numérisée des herbiers historiques et récents des plantes d'Afrique du CJBG (*African Plant Database* <<https://africanplantdatabase.ch/>>, Chatelain, *com. pers.* 2019). Celle-ci a été complétée par les données personnelles de Carel Jongkind et par les observations réalisées pendant les séjours de l'Association *Catharsius* depuis 2015 (MORETTO, COSSON *et al.* 2021). La campagne de terrain de 2022, qui a duré 16 jours (du 18/11/22 au 02/12/22), a permis de faire l'inventaire intensif de la végétation dans un rayon d'environ 1 km sur la partie haute du Mont Tonkoui, de recenser les différents types d'habitats et de faire un état des lieux afin de vérifier la présence ou l'absence de certaines espèces par rapport à la liste de référence, en particulier les espèces rares et menacées.

L'inventaire botanique a été réalisé en faisant de la prospection itinérante, le long des sentiers déjà existants ou sur des trajets ouverts pour avoir accès à certaines zones comme les bas-fonds de vallée et les inselbergs isolés. Pour l'identification des espèces, plusieurs flores ont été utilisées pour leurs avantages respectifs (HAWTHORNE & JONGKIND 2006, LISOWSKI 2009, AUBREVILLE 1936). Les données biogéographiques et écologiques ont été synthétisées à partir de la base de données de l'APD, complété par celle du RBG de Kew (<<https://powo.science.kew.org/>>) ainsi que par différents ouvrages (CHATELAIN *et al.* 2011, HOLMGREN *et al.* 2004, CORMIER-SALEM *et al.* 2018).

La classification retenue permet de reconnaître les endémiques du Mont Tonkoui (A), de Côte d'Ivoire (B), de la Dorsale Guinéenne (C), des Forêts de plaine à l'ouest du Fleuve Sassandra (D, *i.e.* sassandrienne du groupe I et II au sens de GUILLAUMET (1967) et d'Afrique de l'Ouest, de la Casamance au Bénin (E, *i.e.* sassandrienne du groupe III au sens de GUILLAUMET 1967). Certaines orophytes africaines d'affinité paléarctique ou d'origine gondwanienne (*i.e.* paléoendémique) ont été rajoutées pour leur originalité. Pour la liste rouge des espèces menacées, il faut se référer aux données de l'UICN (CARR 2015 ; <<https://www.iucnredlist.org/search>>).

2. Cartographie et analyse des menaces

Concernant la cartographie, tous les itinéraires ont été tracés par GPS (modèle *Garmin GPSmap-62st*) et les principaux points d'intérêts, non visibles à partir des images satellites, tels que certaines sources et surtout la localisation des espèces rares ou liées à d'anciennes cultures expérimentales, ont été mis en évidence. Pour la création graphique, le logiciel de cartographie *ArcGIS* a été utilisé afin de manipuler le fond de carte en ajoutant différents vecteurs de visualisation.

Certaines données historiques ont pu être utilisées comme la carte de la station expérimentale à l'époque de l'ORSTOM (DUBREUIL 1960). Cependant, la plupart des données d'herbiers historiques ou récents n'ont pas fait l'objet de publication détaillée sur la localisation précise des espèces. Les classes qui ont été retenues pour définir les types d'habitats se basent

sur plusieurs études, réalisées notamment sur le Mont Nimba et d'autres massifs du même type sur l'ensemble de la dorsale guinéenne (GUILLAUMET & ADJANOHOUN 1971, SENTERRE *et al.* 2020).

III. Résultats

1. Inventaire botanique

L'extraction de la base de donnée de l'APD a montré la présence de plus de 600 taxons de végétaux Embryophytes incluant une large majorité de plantes à fleurs (MORETTO, COSSON *et al.* 2021). L'inventaire réalisé en 2022 a permis de compléter la liste d'une vingtaine d'espèces nouvelles pour le site, certaines sont intéressantes d'un point de vue écologique tandis que les autres sont plutôt des espèces anthropophiles. En prenant en compte cette liste, ce sont les Orchidaceae qui sont les plus nombreuses avec 81 taxons dont certains présents uniquement sur les inselbergs (*e.g.* *Polystachia microbambusa*) alors que seulement huit espèces en fleur ont été observées depuis 2015, ce qui est très peu. Il est important de rappeler que toutes ces orchidées sont soumises à la réglementation CITES.

Il est également possible de relever le nombre d'espèces menacées sur la liste rouge de l'UICN et/ou ayant un statut d'endémique. Ainsi, 15 espèces (1 CR, 3 EN et 11 VU) sur les 173 référencées pour la Côte d'Ivoire sont présentes sur le Tonkoui (Tableau 1) et cinq ont été vues. Bien qu'elles ne soient pas sur cette liste, il est important de noter que depuis 2015, 70 espèces ont été rajoutées pour l'ensemble de la Côte d'Ivoire, ce qui montre le travail régulier d'évaluation. Sur l'ensemble, cinq espèces menacées ont été vues en 2022.

Le Mont Tonkoui concentre également 35 espèces endémiques du bloc forestier de Haute-Guinée (Tableau 2), avec 14 endémiques de la dorsale guinéenne (C), six endémiques des forêts à l'ouest du Sassandra (D) et 15 endémiques d'Afrique de l'Ouest (E). Parmi ces espèces, huit sont également considérées comme menacées par l'UICN et seulement neuf d'entre elles ont pu être observé en 2022. Pour l'instant aucune espèce végétale endémique du Mont Tonkoui (A) ou de la Côte d'Ivoire (B) n'a été répertoriée. La révision plus attentive de la distribution et de l'écologie des espèces a permis de revoir et compléter la liste proposée en 2021.

À côté de ces espèces à enjeux, il faut aussi noter la présence d'espèces particulières d'un point de vue biogéographique. Ce sont les espèces afro-alpines d'affinité paléarctique (*e.g.* *Rubus* spp.) ou d'origine gondwanienne (*e.g.* Fougères arborescentes *Cyathea* spp.), qui marquent le caractère submontagnard et relictuel de ce massif. Parmi ces orophytes, 14 espèces ont été retenues (Tableau 3). Cantonnées à l'Afrique tropicale, elles sont associées de préférence aux inselbergs et aux forêts d'altitude.

2. Cartographie

Deux périmètres ont été établis sur la carte (Carte 2), l'emprise forestière qui englobe le massif forestier du Mont Tonkoui et l'emprise de l'étude qui suit les coordonnées GPS, au sein desquelles ont été répertoriés trois grands types d'habitats : les zones humides, les inselbergs granitiques et les

Statut Endémisme	Espèce	Habitat	Observation 2022	UICN
C (Dorsale guinéenne)	<i>Kinghamia angustifolia</i> (AST)	Groupement herbacé à <i>Afrotrilepis</i>	x	
	<i>Nemum bulbostyloides</i> (CYP)	Dalle rocheuse et groupement herbacé à <i>Afrotrilepis</i> ; Proche de <i>N. capitatum</i> .		x
	<i>Mesanthemum prescottianum</i> (ERIO)	Dalle rocheuse et groupement herbacé à <i>Afrotrilepis</i> ; Proche de <i>M. tuberosum</i>	x	
	<i>Coleus lateriticola</i> (LAM)	Lisière forestière sur inselberg	x	
	<i>Beilschmiedia djalensis</i> (LAU)	Non valide		
	<i>Guyonia jaquesii</i> (MELA)	Sur roche avec un peu d'humus	x	
	<i>Trichilia djalensis</i> (MELI)	Forêt naine sur inselberg. Confondu avec <i>T. monadelpha</i>	x	
	<i>Eugenia pobeguini</i> (MYR)	Forêt naine sur inselberg		
	<i>Kylicanthe perezverae</i> (ORC)	Révision du genre par Descourvières et al. (2018). Forêt submontagnarde		x
	<i>Polystachya pseudodisa</i> (ORC)	Lisière forestière sur inselberg		
	<i>Monocymbium deightonii</i> (POA)	Épiphyte ou saxicole, syn. (var. <i>tonkouii</i> Jacq.-Fél). Proche de <i>M. lanceolatum</i>		x
	<i>Gaertnera monticola</i> (RUB)	Description par Jongkind (2018). Forêt submontagnarde		
	<i>Sericanthe adamii</i> (RUB)	Forêt submontagnarde		
	<i>Spermacoce ivorensis</i> (RUB)	Forêt submontagnarde		
D (Forêt de plaine à l'ouest du Sassandra)	<i>Brachystephanus jaundensis</i> ssp. <i>nimbæ</i> (ACA)	Forêt ombrophile		x
	<i>Begonia cavallyensis</i> (BEG)	Forêt ombrophile, épiphytes ou saxicole	x	
	<i>Cassia fikifiki</i> (CAE)	Forêt ombrophile; rare		x
	<i>Beilschmiedia chevalieri</i> (LAU)	Forêt ombrophile		
	<i>Hypselodelphys velutina</i> (MAR)	Description par Jongkind (2008). Forêt ombrophile		
	<i>Psychotria nimbana</i> (RUB)	Forêt ombrophile		
E (Afrique de l'ouest, de la Casamance au Bénin)	<i>Whitfieldia lateritia</i> (BIG)	Révision du genre par Grall & Darbyshire (2021). Forêt galerie	x	
	<i>Chidlowia sanguinea</i> (CAE)	Forêt galerie	x	
	<i>Shirakiopsis aubrevillei</i> (EUP)	Forêt ombrophile		x
	<i>Dolichos tonkouiensis</i> (FAB)	Forêt naine sur inselberg		
	<i>Leptoderris dinklagei</i> (FAB)	Forêt ombrophile		
	<i>Bulbophyllum leucorhachis</i> (ORC)	Forêt ombrophile		
	<i>Polystachya reflexa</i> (ORC)	Lisière forestière sur inselberg; Confondu avec <i>P. galeata</i> .	x	
	<i>Psychotria bidentata</i> (RUB)	Révision du genre par Lachenaud (2019). Forêt ombrophile		
	<i>Keetia rubens</i> (RUB)	Forêt ombrophile		
	<i>Schizocolea linderi</i> (RUB)	Forêt ombrophile		
	<i>Tricalysia reticulata</i> (RUB)	Forêt ombrophile		
	<i>Zanthoxylum chevalieri</i> (RUT)	Forêt mésophile et recrue forestière. Confondu avec <i>Z. rubescens</i> .		x
	<i>Placodiscus attenuatus</i> (SAPI)	Forêt ombrophile; Proche de <i>P. riparius</i> et Confondu avec <i>P. boya</i>		x
	<i>Neolemonniera clitandrifolia</i> (SAPO)	Forêt ombrophile		
<i>Aframomum strobilaceum</i> (ZIN)	Bordure de Forêt galerie			

Tableau 1. Listes des espèces endémiques classées par type d'endémisme. (C) Dorsale Guinéenne, (B) Forêt à l'ouest du Sassandra et (E) Afrique de l'ouest, du Sénégal au Bénin.

Statut UICN	Espèces	Habitats	Observation 2022
CR	<i>Neoshumannia kamerunensis</i> (APO)	Répartition en Afrique de l'ouest jusqu'au S-O Cameroun. Forêt ombrophile	
EN	<i>Cassia fikifiki</i> (CAE)	cf. Tableau 1	
	<i>Dorstenia astyanactis</i> (MOR)	Forêt submontagnarde, épiphyte ou saxicole, connu de seulement 5 localités en Afrique de l'ouest.	x
	<i>Placodiscus attenuatus</i> (SAPI)	cf. Tableau 1	
VU	<i>Brachystephanus jaudensis</i> ssp. <i>nimbae</i> (ACA)	cf. Tableau 1	
	<i>Antrocaryon micraster</i> (ANA)	Forêt ombrophile et mesophile	x
	<i>Nemum bulbostyloides</i> (CYP)	cf. Tableau 1	
	<i>Shirakiopsis aubrevillei</i> (EUP)	cf. Tableau 1	
	<i>Khaya gradifoliola</i> (MELI)	Forêt ombrophile et mesophile; Confusion avec <i>K. anotheca</i>	x
	<i>Eugenia fernandopoana</i> (MYR)	Forêt ombrophile; Proche de <i>E. obanensis</i>	
	<i>Amanoa bracteosa</i> (PHY)	Forêt galerie	x
	<i>Drypetes afzelii</i> (PUT)	Forêt ombrophile	x
	<i>Robynsia glabrata</i> (RUB)	Répartition en Afrique de l'ouest jusqu'au Nigeria. Forêt ombrophile	
	<i>Zanthoxylum chevalieri</i> (RUT)	cf. Tableau 1	
	<i>Eribroma oblongum</i> (STE)	Forêt ombrophile et mesophile	

Tableau 2. Liste des espèces menacées sur la liste rouge de l'UICN. (VU) Vulnérable, (EN) En Danger, (CR) En Danger Critique.

Statut	Espèces	Habitats	Observation 2022
Orophytes	<i>Astropanax barteri</i> (ARAL)	Forêt submontagnarde	x
	<i>Asplenium dregeanum</i> (ASPL)	Forêt submontagnarde	x
	<i>Cyathea manniana</i> (CYAT)	Forêt submontagnarde	x
	<i>Cyathea camerooniana</i> (CYAT)	Forêt submontagnarde	x
	<i>Afrotrilepis pilosa</i> (CYP)	Forme des tapis herbacés de 1,25-2,5 cm d'épaisseur sur inselberg granitique; forte résilience à la sécheresse	x
	<i>Gladiolus aequinoctialis</i> (IRI)	Possible var. <i>aequinoctialis</i> . Sur inselberg granitique et falaise; dans les groupement herbacé à <i>Afrotrilepis</i> . Proche de <i>G. murielae</i>	x
	<i>Ptisana fraxinea</i> (MARAT)	Forêt submontagnarde	x
	<i>Bulbophyllum bidenticulatum</i> (ORC)	Possible ssp. <i>bidenticulatum</i> ? Forêt submontagnarde; épiphytes,	x
	<i>Polystachya microbambusa</i> (ORC)	Groupement herbacé à <i>Afrotrilepis</i> sur inselberg et falaise; Résistante au feu (rhizomes). Proche de <i>P. orophila</i> et Confondu avec <i>P. odorata</i> .	x
	<i>Peperomia fernandopoiana</i> (PIP)	Forêt submontagnarde, épiphyte	x
	<i>Clematis grandifolia</i> (RAN)	Lisière de forêt submontagnarde	x
	<i>Rubus fellatae</i> (ROS)	Lisière de forêt submontagnarde	x
	<i>Rubus pinnatus</i> (ROS)	Lisière de forêt submontagnarde	x
	<i>Synsepalum cerasiferum</i> (SAPO)	Forêt submontagnarde	x

Tableau 3. Liste des espèces Orophytes africaines retenues.

forêts tropicales. Tous les habitats n'ont pas été représentés sur la carte, c'est le cas des trois habitats des inselbergs qui forment une mosaïque étroite, et aussi des lisières forestières réparties le long des pistes et des transitions forêts – roche.

La description, plus ou moins précise, permet d'aller jusqu'à l'association phytosociologique, en fonction des éléments d'écologie notés sur le terrain. Le massif forestier, bien qu'ayant été perturbé, conserve encore une signature spécifique. Ainsi, dans le détail, il est possible de discerner neuf typologies différentes d'habitats (Tableau 4).

Globalement, les forêts tropicales se répartissent en suivant les isohypses, notamment autour de l'altitude de 600 -700 m et de 900 -1000 m d'altitude. Évidemment, il ne faut pas voir les limites sur la carte comme des frontières nettes mais plutôt comme une zone de transition entre les milieux. De même, en fonction du substrat et de la pente, certains types de végétation ne se répartissent pas aux mêmes endroits. Ainsi, les bosquets de forêts naines à *Eugenia leonensis* et *Hymenodictyon floribundum*, tout comme les prairies à *Afrotilipsis pilosa* se retrouvent uniquement sur les inselbergs tandis que la forêt galerie à *Chidlowia sanguinea* se distribue dans le fond de vallée, au pied des dômes centraux et le long du seul cours d'eau qui parcourt le site.

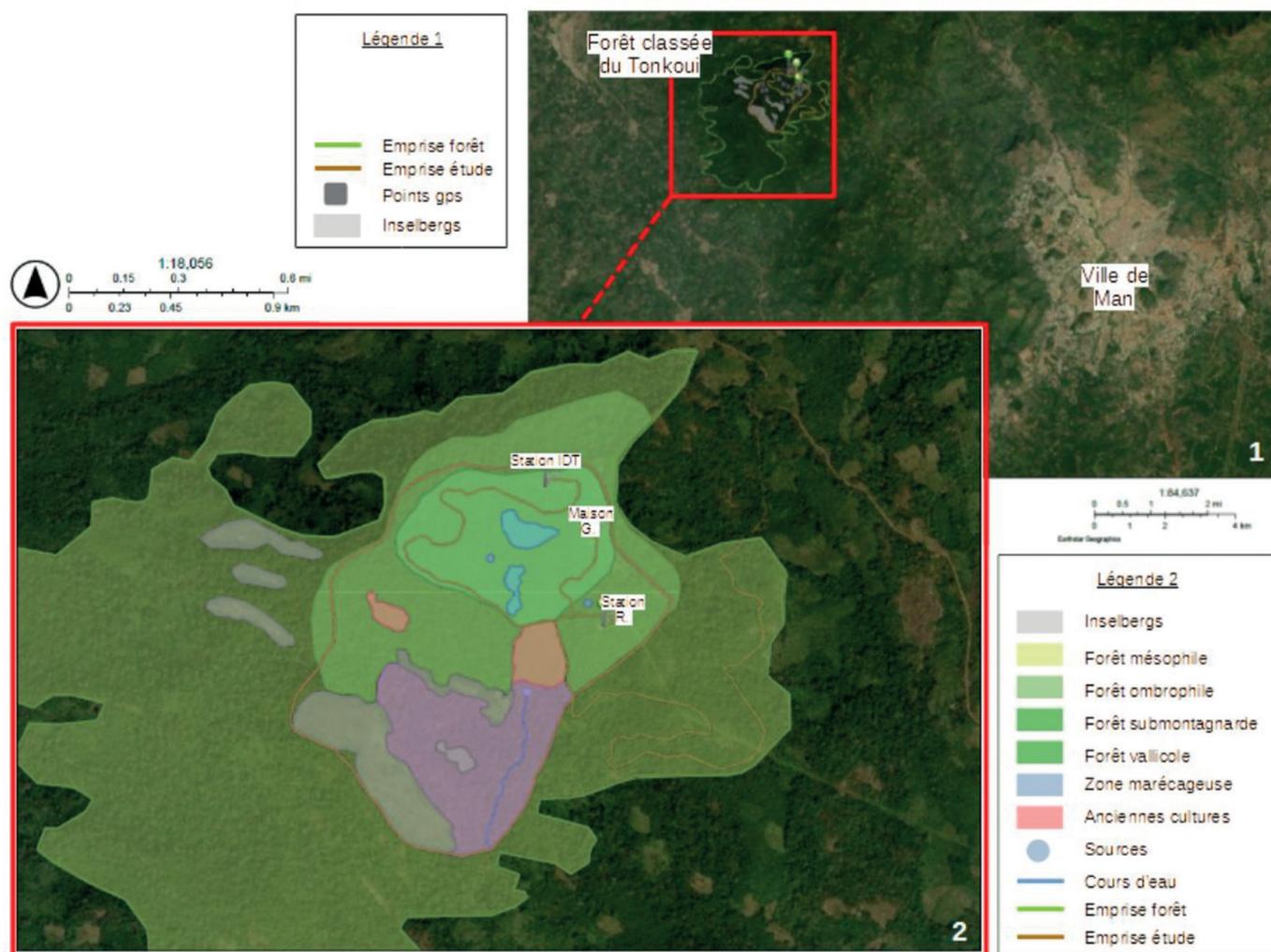
Afin d'évaluer le niveau de vulnérabilité pesant sur les différents habitats, une estimation a été réalisée en prenant en compte la superficie, le nombre d'espèces à enjeux et le type de menaces (Tableau 4). En conséquence, cela permet de prévoir les moyens à allouer afin d'assurer le suivi et une protection suffisante pour maintenir la diversité actuelle.

III. Discussion

1. Inventaire botanique et analyse des enjeux

De manière générale, la forêt du Tonkoui présente une exceptionnelle biodiversité étant donnée le nombre d'espèces végétales recensées en fonction de la superficie (MORETTO, COSSON *et al.* 2021). Celle-ci est à corrélérer aussi à la diversité des habitats. La plupart des espèces à enjeux ont été vues de manière très sporadique, chaque versant en fonction des conditions écologiques apportant son lot de nouvelles observations. Certaines espèces rares n'ont pas du tout été observées et il serait intéressant de savoir si elles n'ont pas totalement disparu du site.

De plus, ce nouvel inventaire a permis de trouver des espèces importantes d'un point de vue biogéographique et qui n'étaient pas dans la liste de référence, avec notamment



Carte 2. Carte des habitats naturels et anthropiques répertoriés. ArcGIS. (1) Vue d'ensemble de la Forêt classée, (2) Vue détaillée de la partie sommitale.

Habitats	Typologies	Description et Localisation	Nb Espèces à enjeux	Menaces et Classement
Zones humides	Ruisseau de forêt	Végétation hygrophile	0	Habitat rare sur le site. Assèchement possible à cause du changement climatique. LC
	Marécage, cf. Groupement à <i>Thalia geniculata</i> (Adjanooun, 1964)	Végétation hygrophile	0	Habitat rare sur le site. Assèchement possible à cause du changement climatique ou des modifications du système hydrique. LC
	Forêt vallicole à <i>Chidlowia sanguinea</i> , <i>Uapaca esculenta</i> et <i>Uapaca guineensis</i> (Guillaumet & Adjanooun, 1971)	Présente un certain nombre d'espèces hygrophiles, occupe le fonds de vallée et les ravins au pied des inselbergs centraux	5	Assèchement possible à cause du changement climatique ou des modifications du système hydrique. LC
Forêts mesophiles et ombrophiles	Forêt mésophile à <i>Celtis spp. et Triplachiton scleroxylon</i> (Guillaumet & Adjanooun, 1971)	Strate arboré haute, peu d'épiphytes et qqs herbacées à feuilles large (< 600-700 m d'alt.)	4	Exploitation forestière, défrichement villageois. VU
	Forêt ombrophile à <i>Chrysophyllum perpulchrum</i> et <i>Tarrieta utilis</i> (Guillaumet & Adjanooun, 1971)	Présence d'une strate herbacée de sous bois, occupe les zones moyennes (entre 600 et 1000 m d'alt.)	19	Exploitation forestière, construction (e.g. <i>Afrocarpus gracilior</i>). LC
	Forêt submontagnarde à <i>Parinari excelsa</i> et <i>Carapa procera</i> (Schnell, 1952)	Strate arborée haute (25 à 30 m) avec nombreuses épiphytes, sur sol à affleurement rocheux, localisé sur les pentes moyennes (> 900-1000 m d'alt.)	5	Exploitation forestière, assèchement à cause du changement climatique, problèmes de régénération. LC-NT
Inselbergs	Affleurement rocheux	Communauté de cyanobactéries, lichens saxicoles et fougères (e.g. <i>Asplenium aethiopicum</i> au niveau des restanques et crevasses, (cf. Grime & Da Silva, 2019)	0	Manque de données. DD
	Groupement herbacé à <i>Afrotrilepis pilosa</i> , <i>Cyanotido lanatae</i> - <i>Afrotrilepidetum pilosae</i> Oumouou & Porembski (Porembski et al., 1994)	Présence d'un peuplement d'arbustes rabougris d' <i>Hymenodictyon floribundum</i> , sur sol mince recouvrant la dalle rocheuse	7	Surfaces réduites. Traces d'incendie visible en 2022, espèces exotiques envahissantes. VU
	Forêt basse à <i>Memecylon fasciculare</i> et <i>Eugenia leonensis</i> (Guillaumet & Adjanooun, 1971)	Forêt basse (4-10m), sur le sol mince de certaines crêtes, les thalwegs et sur le pourtour des inselbergs	3	Surfaces réduites. Feux en saison sèche; Traces d'incendie visible en 2022. Espèces d'affinités savanicoles et/ou de recolonisation. VU

Tableau 4. Liste des habitats naturels présents sur le Mont Tonkoui et classés par grand type. Zones Humides, Forêts tropicales et Inselbergs.

Neurotheca loeselioides présente sur les inselbergs jusqu'en Guyane, *Nauclea* aff. *diderrichii* (confondu avec *N. xanthoxylon*, HAWTHORNE & JONGKIND 2006) qui affectionne les forêts galeries et les zones inondées grâce à ses racines échasses ou encore *Gilbertiodendron diphyllum* (confondu avec *G. preussii* dont les jeunes stades sont également à deux folioles, GUILLAUMET 1967).

Lors de la vérification des données relatives à la répartition et à la nomenclature avec les données du RBG de Kew, il s'est avéré que pour plusieurs espèces, il y avait des incohérences en termes de répartition et de taxonomie. Dans la majorité des cas, sauf exceptions précises, un compromis a été assumé entre les deux principales sources d'informations (Tableau 2). Ainsi,

une orchidée non citée de la Côte d'Ivoire (e.g. *Kylicanthe perezverae*) a été retenue dans la liste des endémiques car elle est citée par d'autres auteurs (PEREZ-VERA 2003, SZLCHETKO 2008). C'est le cas aussi des espèces *Gaertnera monticola* (JONGKIND 2018) et *Sericanthe adamii* (cf. Institut Botanique Aké-Assi 1997). D'autres encore ont été retenues comme endémique car leur présence est douteuse ailleurs en Afrique tropicale (e.g. *Chidlowia sanguinea*, *Dolichos tonkouiensis*, *Cassia fikifiki* et *Psychotria bidentata*). Dans ce cadre, les classes d'endémisme ont pu être entièrement révisées.

D'un autre côté, ont été retirées les espèces présentant des problématiques taxonomiques (e.g. *Tridactyle anthomaniaca* sp. *anthomaniaca* et *Sarcophrynium prionogonum* var.

ivorensis) ou synonymique (e.g. *Leptoderris fasciculata* et *Psychotria rufipilis*), alors que *Beilschmielia djalonensis* dont le nom n'est pourtant pas valide, a été conservée. Aussi, certaines espèces non prises en compte dans la liste rouge de l'UICN, mériteraient certainement d'y figurer, ce qui serait le cas pour *Kylicanthe perezverae* et *K. acuata*, respectivement

classée EN et VU lors de la révision du genre (DESCOURVIÈRES *et al.* 2018) ou encore *Dolichos tonkouensis*.

Enfin, le tableau précise s'il y a des confusions possibles avec d'autres espèces relativement similaires d'un point de vue taxonomique et qui partage le même écosystème (e.g. *Trichilia djalonis*/*T. monadelpha*, *Placodiscus attenuatus*/*P.*



Photos 1 et 2. Montrent l'inselberg principal du Mont Tonkoui avec en mosaïque, le groupement herbacé à *Afrotrilepis*, les affleurements rocheux et les bosquets de forêt naine.

Photo 3. Traces d'incendie sur les rhizomes calcinés d'*Afrotrilepis*. Crédit Photographique : B. Cosson 2022.

Boya ou encore *Polystachya reflexa/P. galeata*). D'ailleurs, afin de répondre à ces questions, il pourrait être utile de faire des prélèvements et des analyses moléculaires type barcode pour vérifier l'identité de ces taxons (HOSEIN *et al.* 2017). Dans ce contexte, il serait également intéressant de faire des inventaires plus intensifs, à différentes saisons, pour rechercher les espèces rares et faire de la génétique afin de mieux cerner l'état ainsi que la dynamique de leur population sur le site (PINHEIRO *et al.* 2014, MARRERO *et al.* 2019).

Concernant la distribution, il pourrait également être intéressant de prospecter sur les autres massifs de la zone (*i.e.* Mont Momy, où est présente une population de *Olea hochstetteri*) ou de réaliser une analyse fine afin d'évaluer l'endémicité et savoir si certaines espèces sont néo-endémiques ou paléo-endémiques (MISHLER *et al.* 2014). En intégrant les données phylogénétiques (LINDER 2014) et paléoclimatiques (MALEY 1991, 2006), il est possible de tester les modèles de spéciations (SOSEF 1994, KORALL & PRYER 2013). Les espèces qui pourraient être utilisées pour tester ce modèle de vicariance incluent les orophytes endémiques et les espèces « Proche de » citées dans le tableau récapitulatif (*e.g.* *Nemum bulbostyloides/N. capitatum*, *Mesanthemum prescottianum/M. tuberosum* ou encore *Eugenia fernandopoana/E. obanensis*).

2. Cartographie et analyse des menaces

Les espèces à enjeux, rares ou endémiques, se présentent essentiellement sur les pentes raides et les bas-fonds forestiers ainsi que sur les inselbergs (Tableau 4), qui en rassemblent respectivement cinq et 10. En effet, les dalles rocheuses présentent une flore xérophile saxicole qui utilise les anfractuosités et les cuvettes pour se développer (POREMBSKI & BARTLOTT 2000, PARMENTIER *et al.* 2006). Celle-ci marque une bonne résilience mais peut commencer à devenir vulnérable si les feux sont trop récurrents (POILECOT & LOUA 2019, POREMBSKI 2007). Un incendie, certainement d'origine naturelle (foudre), a eu lieu sur l'inselberg et a brûlé en 2022 une bonne partie de la flore ligneuse (Photos 1 et 2). Des incendies d'origine anthropique liés au défrichage ou à la cueillette de miel ont également été signalés lors de précédentes missions (MORETTO, COSSON *et al.* 2021).

De même, les forêts tropicales présentent des associations végétales ou au moins quelques groupements encore authentiques, avec la présence d'un grand nombre d'espèces à enjeux : les essences menacées de la forêt mésophile qui sont souvent surexploitées comme bois d'œuvre ; les endémiques de la forêt ombrophile et la forêt submontagnarde qui sont des milieux restreints en Afrique de l'ouest au bloc forestier de Haute-Guinée et à la Dorsale guinéenne. Les autres inselbergs se rencontrent plutôt en zone de savane (POREMBSKI 2000a).

Les forêts concentrent ainsi 28 espèces à enjeux sur les 42 recensées. Cependant, les données sur l'écologie de ces espèces n'est souvent pas suffisante pour les relier précisément au bon habitat, d'autant plus qu'elles sont parfois présentes dans plusieurs d'entre eux. En l'absence d'action de déforestation importante, mise à part le défrichage agricole villageois, la menace pourrait principalement venir du changement climatique (TOMALKA *et al.* 2020). De plus, un suivi par analyse des images satellites permettrait, sur le long

terme, de mieux suivre l'évolution des habitats présent sur le Tonkoui (AYEKO *et al.* 2013, DA SILVEIRA *et al.* 2022).

Il est également à noter qu'en comparaison aux anciennes descriptions (AUBREVILLE 1938, GUILLAUMET & ADJANOHOON 1971), la population de *Parinari excelsa*, composée essentiellement d'individus âgés, semble se réduire inexorablement et persiste aujourd'hui essentiellement sur le sommet le plus haut (>1 000 m, autour de la station IDT). Il semblerait qu'il y ait un obstacle à la régénération naturelle car aucune plantule, ni noyau germé n'ont pu être observés. Cette contrainte écologique est à étudier sur le site et des éléments de réponse sont probablement à chercher du côté des animaux consommateurs de fruits assurant la dispersion (ZHANG 2020, Gross-Camp *et al.* 2009).

Aussi, dans les zones humides, un groupement intéressant a été relevé le long du cours d'eau dans la forêt vallicole qui longe les inselbergs centraux, avec *Chidlowia sanguinea*, *Nauclea aff. diderrichii*, *Gilbertiodendron diphyllum* et *Ruellia primuloides*, entre autres. Au contraire, les zones marécageuses contiennent une flore très banale, correspondant probablement au groupement à *Thalia geniculata* (ADJANOHOON 1964). Malgré tout, ces habitats sont très dépendants du maintien du régime hydrique et de la préservation des sources naturelles résurgentes.

Parallèlement, un certain nombre d'espèces observées, dont quelques-unes sont nouvelles pour la liste de 2021, sont davantage liées à l'activité anthropique et sont présentes dans les milieux perturbés (autour de la station et en bord de piste). Cosmopolites, une partie d'entre elles a une affinité avec les zones savanicoles (*e.g.* *Hybanthus enneaspermus*), les autres sont des exotiques potentiellement envahissantes qui ont été introduites d'Asie (*e.g.* *Centella asiatica*) ou d'Amérique tropicale (*e.g.* *Tithonia diversifolia* ou *Schwenckia americana*) pour des raisons ornementales ou médicinales. Bien qu'elles ne menacent pas directement les zones forestières encore intactes, elles marquent une modification progressive du milieu. Malgré tout, il est important de suivre ces espèces exotiques dont certaines pourraient devenir potentiellement envahissantes sur les inselbergs (POREMBSKI 2000b, BURKE 2003).

Il a été également possible de retrouver les anciennes zones de cultures expérimentales de Thé (*Camelia sinensis*), de Café (cinq espèces de *Coffea* avec une majorité de *C. liberica* et *C. ebracteolata* (BERTHAUD 1984) et de Conifères. Parmi ces derniers, seul *Afrocarpus gracilior* prolifère sur le secteur entre l'ancienne station de Quinquina et la maison du Gouverneur. De plus, entre la zone marécageuse et le Thé, le bambou *Phyllostachys* sp., également introduit, a aussi tendance à prendre de plus en plus de place.

Enfin, lors de l'inventaire de 2022, le constat a été fait que des groupements présentaient des variations en fonction de certain secteur. Ainsi, une étude plus approfondie de type phytosociologique et utilisant des quadrats permettrait certainement de mieux clarifier certains fasciés forestiers ainsi que leur position (SENTERRE 2005). Aussi, les lisières forestières, présentes le long des pistes, devraient faire l'objet de relevés plus détaillés, tout comme les communautés rupicoles sciaphiles ou épiphytes (JOHANSSON 1974).

IV. Conclusion

Cette étude, réalisée en 2022 au cours d'une expédition de l'Association *Catharsius*, a permis d'obtenir dans un premier temps une liste de référence, facilitant dans un second temps la réactualisation des données de terrain. Ainsi, la révision de l'ensemble des espèces a révélé quelques tendances générales :

- Présence de 42 espèces à enjeux (endémiques ou menacées).
- Problèmes liés à la taxonomie, à la distribution et à l'écologie entre les bases de données du CJBG et du RBG de Kew.
- Difficultés à évaluer l'état de population des espèces rares.
- Découvertes de nouvelles espèces pour le site et présence de menaces anthropiques avérés (incendie et EEE).

Ainsi, il convient, par des contrôles fréquents, de veiller tout particulièrement sur le groupement à *Afrotilapis pilosa* et sur les bosquets de forêts naines saxicoles qui ont été classés Vulnérable (VU), car le passage fréquent d'incendies pourrait à terme fortement modifier ce milieu exceptionnel, d'ailleurs certaines espèces rares n'y ont pas été retrouvées en 2022. Il faut veiller également à contenir la prolifération de certaines essences exotiques (Thé, Bambou et *Afrocarpus gracilior*) sur les secteurs forestiers en les coupant. Enfin, le massif du Tonkoui est une formidable plateforme pour accueillir et sensibiliser la population aux aspects de conservation et de protection de l'environnement, ainsi que pour les scientifiques qui ont le désir de mieux comprendre les phénomènes de spéciation liés aux variations climatiques du quaternaire ou étudier plus précisément les groupements de végétation.

REMERCIEMENTS

Cyrille Chatelain (CJBG) et Carel Jongkind (Wageningen) pour les données botaniques qu'ils ont partagées, Philippe Moretto (*Catharsius*) pour l'organisation de la mission sur le Mont Tonkoui en 2022 et ses conseils avisés, Audrey Bonniot (MHNT) pour l'accès à certaines ressources bibliographiques et Samuel Danflous (MHNT) pour sa relecture bienveillante.

BIBLIOGRAPHIE

ADJANOHOON, F. 1964. – Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte d'Ivoire centrale. *Mémoires ORSTOM*, 7 : 1-238.

AUBREVILLE, A. 1936. – *La flore forestière de la Côte d'Ivoire* - Larose eds., Paris, Tome 1, 337 pp., Tome 2. 296 pp. et Tome 3. 285 pp.

AUBREVILLE, A. 1938. – Étude forestière de la région de Man (Côte d'Ivoire). In: La forêt coloniale : les forêts de l'Afrique occidentale française. *Annales de l'Académie des Sciences coloniales*, 9 : 204-235.

AYEKO, R. E. D., S.S.M. TOYI, A.E. ASSOGBADJO & B.A. SINSIN. 2013. – Dynamics of inselberg landscapes and their adjacent areas in the Sudano-Guinean zone of Benin through remote sensing analysis. *Vegetation Classification and Survey*, 4 : 18 -202.

BERTHAUD, J. 1984. – *Les ressources génétiques pour l'amélioration*

des caféiers africains diploïdes. Évaluation de la richesse génétique des populations sylvestres et de ses mécanismes organisateurs. Conséquences pour l'application. Thèse de Doctorat. Université Paris-Sud, Orsay. 376 pp.

- BROU YAO, T., E. SERVAT & J.-E. PATUREL. 2000. – Evolution du couvert forestier ivoirien sur la période 1950-1990, en relation avec la variabilité du climat et les activités anthropiques. In : Michel S. et Simone S. V. eds. *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux : Symposium International Paris (FRA), IRD ; UNESCO*, p.57-62.
- BURKE, A. 2003. – Inselbergs in a changing world global trends. *Diversity and Distributions*, 9: 375–383
- CARR, J. 2015. – *Profil d'écosystème. Hotspot de biodiversité des forêts guinéennes de l'Afrique de l'Ouest.* UICN, PNUE, WCMC, CEPF. 460 pp.
- CHATELAIN, C., L. AKE ASSI, R. SPICHIGER & L. GAUTIER. 2011. – Cartes de distribution des plantes de Côte d'Ivoire. *Boissiera*, 64 : 1-327.
- CLAISSE, G. 1950. – *Prospection pédologique de la station du Tonkoui pouvant servir de base d'étude des sols de montagne* -Rapport ORSTOM - IDERT Adiopodoumé. 52 pp.
- COLE, N.H.A. 1974. – Climate, life forms and species distribution on the Loma montane grassland, Sierra Leone. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 69 : 197-210.
- Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève. African Plant Database. <<https://africanplantdatabase.ch/>> (consulté en octobre 2023).
- CORMIER-SALEM, M.-C., A.E. DUNHAM & C. GORDON. 2018. – *Chapter 3: Status, trends and future dynamics of biodiversity and ecosystems underpinning nature's contributions to people* : 131-206. in : Archer E., Dziba L., Mulongoy K. J., Maoela M. A. and Walters, M. (eds.). The IPBES regional assessment report on biodiversity and ecosystem services for Africa. Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, Germany. 492 pp.
- COUCH, C., M. CHEEK, P. HABA, D. MOLMOU, J. WILLIAMS, S. MAGASSOUBA, S. DOUMBOUYA S. & M.Y. DIALLO. 2019. – *Threatened habitats & Tropical Important Plant Areas (TIPAs) of Guinea, West africa*, Kew eds. 220 pp.
- DA SILVEIRA, V. A., G.V. VELOSO, H.B. DE PAULA, A.R. DOS SANTOS, C.E. GONÇALVES, R. SCHAEFER, E.I. FERNANDES-FILHO & M.R. FRANCELINO. 2022. – Modeling and mapping of Inselberg habitats for environmental conservation in the Atlantic Forest and Caatinga domains, Brazil. *Environmental Advances*, 8: 1-18.
- DUBREUIL, P. 1960. – *Étude hydrologique de petits bassins versants en Côte d'Ivoire.* Rapport général. Tome I : Zone forestière. ORSTOM Serv. Hydrol. Paris. 156 pp.
- DESCOURVIÈRES, P., J.N.M. FARMINHAO, V. DROISSART, J.Y. DUBUISSON, M. SIMO-DROISSART & T. STÉVART. 2018. – A new genus of angraecoid orchids (Orchidaceae: Angraecinae) with highly distinctive pollinaria morphology, including three new species from tropical West and Central Africa. *Phytotaxa*, 373 (2): 99-120.
- GLIME, J. M. & T.O. DA SILVA. 2019. – Tropics: Rocks and Inselbergs. Chapt. 8-12. In: Glime, J. M. *Bryophyte Ecology*. Vol. 4: 1-24.
- GRALL, A. & I. DARBYSHIRE. 2021. – A synopsis of the African genus *Whitfieldia* (Acanthaceae: Whitfieldieae) and a key to the species. *Kew Bulletin*, 76: 191-221.
- GROSS-CAMP, N.D., F. MULINDAHABI & B.A. KAPLIN. 2009. – Comparing the Dispersal of Large-seeded Tree Species by

- Frugivore Assemblages in Tropical Montane Forest in Africa. *Biotropica*, 41 (4): 442-451.
- GUILLAUMET, J.-L. 1967. – Recherches sur la flore et la végétation du Bas-Cavally. (Côte d'Ivoire). *Mémoires ORSTOM* n°20. 275 pp.
- GUILLAUMET, J.-L. & F. ADJANOHOON. 1971. – La végétation de la Côte d'Ivoire : 161-261, 2 annexes. In: Eldin M., Guillaumet J. F., Adjonohoun E., Avenard J. M., Girard G., Sircoulon, J., Touchebeuf P. & Perraud A. 1971. – Le milieu naturel de Côte d'Ivoire. *Editions ORSTOM*, 50 : 1-391.
- GUILLAUMET, J.-L. 1979. – *Atlas de Côte d'Ivoire à l'échelle 1/2 000 000 (O 8°45'00" - O 2°15'00" / N 11° - N 4°), carte complète et planche en coul.* ; 43 x 57 cm - Paris (FRA) : ORSTOM ; Abidjan (CIV), IGT.
- HAWTHORNE, W.D. & C.C.H. JONGKIND. 2006. – *Woody Plants of Western African Forests. A guide to the forest trees, shrubs and lianes from Senegal to Ghana*. Royal Botanic Gardens, Kew eds. 1023 pp.
- HOLMGREN, M., A. POORTER, F. SIEGEL, M. BONGERS, M. BUITELAAR, C. CHATELAIN, L. GAUTIER, W.D. HAWTHORNE, A.T.F. HELMINK, C.C.H. JONGKIND, H.J. OS-BREIJER, J.J. WIERINGA & A.R. VAN ZOEST. 2004 – 9. Ecological profiles of rare and endemic species. 113-274. In: Poorter L., Bongers F., N'Kouamé F. & Hawthorne W. D. 2004. – *Biodiversity of West African forests: an ecological atlas of woody plant species*. Cabi Publishing, London. 528 pp.
- HOSEIN, F. N., N. AUSTIN, S. MAHARAJ, W. JOHNSON, L. ROSTANT, A.C. RAMDASS, N. SEPHRA & S.N. RAMPERSAD. 2017. – Utility of DNA barcoding to identify rare endemic vascular plant species in Trinidad. *Ecology and Evolution* (2017) : 1–23.
- JAEGER, P., & J.G. ADAM. 1975. – Les forêts de l'étage culminant du Nimba Libérien. *Adansonia*, 15 : 177-188.
- JAEGER, P. 1983. – Le recensement des plantes vasculaires et les originalités du peuplement végétal des monts Loma en Sierra Leone (Afrique Occidentale). *Bothalia*, 14 : 539-542.
- JOHANSSON, D. 1974. – Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. Ph. D. Thesis, Uppsala University. *Acta Phytogeographica suedica*, 59: 1-136.
- JONGKIND, C. C. H. 2008. – Two new species of *Hypselodelphys* (Marantaceae) from West Africa. *Adansonia* sér. 3, 30 (1): 57-62.
- JONGKIND, C. C. H. 2018. – Two new Gaertnera species (Rubiaceae) from West Africa. *Willdenowia*, 48 : 391-397.
- KORALL, P. & K. PRYER. 2013. – Global biogeography of scaly tree ferns (Cyatheaceae): Evidence for Gondwanan vicariance and limited transoceanic dispersal. *Journal of Biogeography*, 4 : 402-413.
- LACHENAUD, O. 2019. – Révision du genre *Psychotria* (Rubiaceae) en Afrique occidentale et centrale. *Opera Botanica Belgica* 17 (2 vol.) : 1 - 909.
- LINDER, H. P. 2014. – The evolution of african plant diversity. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2 (38): -14.
- LISOWSKI, S. 2009. – *Flore de la république de Guinée - Tome 1 et 2*. National Botanic Garden of Belgium eds. *Scripta Botanica Belgica* vol. 41. 517p et vol. 42. 578 pp.
- MALEY, J. 1991. – The african rain forest vegetation and palaeoenvironments during late quaternary. *Climatic Change*, 19 : 79-98.
- MALEY, J. 2006. – La Forêt Dense Humide Africaine : principales caractéristiques des changements de végétation et de climat du Crétacé supérieur au Quaternaire. Adaptation française de: Maley J., 1996. – « The African rain forest - main characteristics of changes in vegetation and climate from the Upper Cretaceous to the Quaternary »: 31-73. In: Walting R., Swaine M. D. & Alexander I. J. (Eds). *Essays on the Ecology of the Guinea-Congo Rain Forest. Proceedings of the Royal Society of Edimburg*, 104B : 31-73.
- MARRERO, M. V., G. OOSTERMEIJER, M. NOGALESC, T. VAN HENGSTUMB, I. SAROD, E. CARQUÉE, P.A. SOSAD & A. BAÑARESE. 2019. – Comprehensive population viability study of a rare endemic shrub from the high mountain zone of the Canary Islands and its conservation implications. *Journal for Nature Conservation*, 47: 65-76.
- MARSHALL, C. A. M. & W.D. Hawthorne. 2013. – *Important Plants of Northern Nimba County, Liberia. A Guide to Most Useful, Rare or Ecologically Important Species, with Mano Names and Uses*. Oxford Forestry Institute eds. 460 pp.
- MISHLER, B.D., N. KNERR, C.E. GONZALEZ-OROZCO, A.H. THORNHILL, S.W. LAFFAN & J.T. MILLER. 2014. – Phylogenetic measures of biodiversity and neo- and paleo-endemism in Australian *Acacia*. *Nature Communications*, 5: 1-10.
- MORETTO, P., B. COSSON, H. TAKANO, P. BASQUIN, P. BORDAT, S. BOUCHER, T. BOUYER, S. DANFLOUS, V. DÉROZIER, U. EITSCHEBERGER, P. JUHEL, E. LEROY, P. LIMBOURG, B. MASSA, J.Y. MEUNIER, W. MILES, E. ORBACH, G. ROBICHE, S. ROJKOFF & G. SILVESTRE. 2021. – Un refuge forestier menacé : la forêt d'altitude à Parinari du Mont Tonkoui en Côte d'Ivoire. Évaluation de la biodiversité entomologique, botanique et ornithologique. Valeurs de conservation du site *Catharsius La Revue*. Hors-série N°1 : 1-123.
- MYERS, N., R.A. MITTELMEIER, C.G. MITTLEMEIER, G.A.B. DA FONSECA & J. KENT. 2000. – Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403 (24) : 853-858.
- PARENTIER, I., M. OUMOROU, S. POREMSKI, J. LEJOLY & G. DECOCQ. 2006. – Ecology, distribution, and classification of xeric monocotyledonous mats on inselbergs in West Africa and Atlantic central Africa. Do the inselberg species' socio-ecology and distribution differ according to the surrounding matrix vegetation?. *Phytocoenologia*, 36 (4) : 54 -564.
- PÉREZ-VERA, F. 2003. – *Les Orchidées de Côte d'Ivoire*. Collection Parthénope, Éditions Biotope, Mèze (France) : 576 pp.
- PINHEIRO, F., S. COZZOLINO, D. DRAPER, F. DE BARROS, L.P. FÉLIX, M.F. FAY & C. PALMA-SILVA. 2014. – Rock outcrop orchids reveal the genetic connectivity and diversity of inselbergs of northeastern Brazil. *BMC Evolutionary Biology*, 14 : 1-49.
- POILECOT, P. & N.-S. LOUA. 2019. – Les feux dans les savanes des monts Nimba, Guinée. *Bois et Forêts des Tropiques*, 301 (3) : 5-66.
- POREMSKI, S. & W. BARTHOLOTT. 2000. – Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation-tolerant vascular plants. *Plant Ecology*, 15 : 19-28.
- POREMSKI, S. 2000a. – West African Inselberg Vegetation. In: Poremski, S., Barthlott, W. (eds.) *Inselbergs. Ecological Studies*, Springer, Berlin, Heidelberg, vol. 146: 177-211.
- POREMSKI, S. 2000b. – The invasibility of tropical granite outcrops ("inselbergs") by exotic weeds. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, 8: 131-137.
- POREMSKI, S., W. BARTHOLOTT, S. DORRSTOCK & N. BIEDINGER, 1994. – Vegetation of rock outcrops in Guinea: granite inselbergs, sandstone, table mountains and ferricretes; remarks on species numbers and endemism. *Flora*, 189: 315-326.
- POREMSKI, S. 2007. – Effects of anthropogenic disturbance on the vegetation of granitic and gneissic rock outcrops (inselberg) in West Africa. *Nova Hedwigia*, 131: 237-246.
- Royal Botanic Gardens Kew, <<https://powo.science.kew.org/>>

- (consulté en octobre 2023).
- SENTERRE, B. 2005. – *Recherches méthodologiques pour la typologie de la végétation et la phytogéographie des forêts denses d'Afrique tropicale*. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, Laboratoire de Botanique systématique et de Phytosociologie. 345 pp.
- SENTERRE, B., E. BIDAULT, T. STÉVART & P.P. LOWRY II. 2020. – *Assessment of Key Biodiversity Areas in the Lofa-Gola-Mano-Nimba complexes (West Africa) using ecosystem criteria*. Technical report Missouri Botanical Garden. 147 pp.
- SCHNELL, R., 1952a. – Végétation et flore des monts Nimba. *Vegetation*, 3 : 350-406.
- SCHNELL, R., 1952b. – Végétation et flore de la région montagneuse du Nimba. *Mémoires de l'Institut Français d'Afrique Noire*, 22 : 1-604.
- SOSEF, M.S.M. 1994. – Refuge Begonias. Taxonomy, phylogeny and historical biogeography of Begonia sect. *Loasibegonia* and sect. *Scutobegonia* in relation to glacial rain forest refuges in Africa. Wageningen: Agricultural University. Studies in Begoniaceae: 5. *Wageningen Agricultural University papers*, I-XI: 1-306.
- SZLCHETKO, D. L. 2008. – *Orchidaceae of Ivory Coast*. RUIZIA. Monografías del Real Jardín Botánico, CSIC, 20 : 1- 396.
- TOMALKA, J., S. LANGE, F. RÖHRIG & C. GORNOTT. 2020. – *Climate Risk Profile: Côte d'Ivoire*. Rapport, PIK, GIZ, KfW, Germany. 12 pp.
- UICN, <<https://www.iucnredlist.org/search>> (consulté en octobre 2023).
- WHITE, F. 1986. – *La végétation d'Afrique. Mémoire accompagnant la carte de la végétation de l'Afrique*. Unesco/AETFAT/ UNSO, Orstom-Unesco. 384 pp.
- ZHANG, S. 2020. – *The diversity and distribution of monodominant tree species in tropical ecosystems, a comparison of savanna and forest*. MSc dissertation, University of Edimbourg. 74 pp.

***Microcerberus strayeri*, une nouvelle espèce de Microcerberidae (Crustacea Isopoda) des eaux souterraines de l'Alabama (U.S.A.)¹**

par M. Boulanouar *, E. F. Albuquerque** & N. Coineau***

* Université Cadi Ayyad, Ecole Normale Supérieure, BP 2400, Marrakech, Maroc

**Universidade Santa Ursula, Instituto de Ciencias Biológicas e Ambientais, Rua Fernando Ferrari, 75, Botafogo, 22231-040
Rio de Janeiro, Brésil

*** 67 Avenue du Puig del Mas, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

Correspondance à cet auteur

RÉSUMÉ

Une nouvelle espèce de *Microcerberus* (Crustacea Isopoda), *M. strayeri* est décrite. Elle provient des eaux souterraines de Choccolocco Creek, Alabama, U.S.A. Très proche de son espèce sœur *M. carolinensis*, elle s'en distingue par une taille nettement plus faible, la forme rectangulaire du pléotelson, les stries latéro-ventrales des péréionites et du premier pléonite, l'endite plus long du maxillipède et le prolongement filiforme de l'endopodite des pléopodes 2 du mâle. L'allongement des pléopodes 4 au cours de l'évolution pourrait être lié à la faible concentration en oxygène de l'eau interstitielle chez certaines espèces des eaux souterraines douces. Les espèces de *Microcerberidae* du Texas et du sud-est des Etats-Unis dérivent d'ancêtres marins interstitiels et littoraux laissés dans les eaux douces souterraines lors des régressions de la Téthys au Cénomanién.

Mots-clés : Eaux souterraines, Isopode, Microcerberidae, U.S.A., systématique, relictés marines

***Microcerberus strayeri*, a new species of Microcerberidae (Isopoda Microcerberidae) from ground waters of Alabama (U.S.A.)**

ABSTRACT

A new species of *Microcerberus* (Crustacea Isopoda), *M. strayeri* is described. A shorter length, the pleotelson shape, the longer maxillipedal endite, the male second pleopod with a long thread-like lengthening of the endopod distinguish the new species from its sister species *M. carolinensis* of South Carolina. Long pleopods 4 in some species from ground waters could be related to hypoxia in interstitial water during their evolution. The species of microcerberids from Texas and south eastern North America are derived from marine ancestors living interstitially in the Tethys littoral which were stranded in subterranean fresh waters during the regressions of the Cenomanian Tethyan embayments.

Key words: ground waters, Isopoda, Microcerberidae, systematics, U.S.A., marine relicts

Les minuscules Crustacés Isopodes de la famille des Microcerberidae Karaman, 1933 vivent dans les eaux souterraines littorales marines et continentales. Leur morphologie montre une parfaite adaptation à la vie dans les biotopes interstitiels, c'est-à-dire dans l'eau qui circule entre les grains des sables marins et des sédiments meubles plus ou moins grossiers des nappes phréatiques (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1960, COINEAU 2000).

Après leur découverte par KARAMAN (1933) dans un puits proche de Skoplje en Slovénie, quelques espèces de

Bulgarie, de Grèce, de Roumanie, d'Italie et du Maroc sont décrites (KARAMAN 1957, CVETKOV 1963, 1965, CHAPPUIS 1953, 1954, CHAPPUIS & DELAMARE DEBOUTTEVILLE 1952, 1958, DELAMARE DEBOUTTEVILLE 1960). Puis, quelques genres et espèces provenant d'Afrique du Sud, du Mexique et des Caraïbes sont découverts (WÄGELE 1983a, COINEAU & BOTOSANEANU 1973, SCHULTZ 1974). Dans les années 90, les premiers Microcerberidae stygobies des USA sont récoltés dans les eaux souterraines de Caroline du Sud et de l'Alabama (WÄGELE *et al.* 1995, STRAYER *et al.* 1995). Enfin,

¹Accepté le 22 novembre 2023

plus récemment, plusieurs représentants sont décrits du Maroc (COINEAU *et al.* 1999) et HUTCHINS *et al.* (2021) décrivent un genre et plusieurs espèces du Texas.

Les Microcerberidae des nappes phréatiques continentales regroupent seulement une quinzaine d'espèces appartenant à sept genres. Leur répartition reste limitée à quelques zones restreintes du globe contrairement aux nombreuses espèces littorales marines (au moins une cinquantaine) qui offrent une répartition quasi-mondiale, et occupent la zone intertidale et les plages des côtes de la plupart des îles et des continents (à l'exception de l'Antarctique) (ARGANO & BALDARI 1984, COINEAU 1986).

Après quelques errements au sujet de l'appartenance systématique des Microcerberidae (LANG 1961, DELAMARE DEBOUTTEVILLE 1960, COINEAU & BOTOSANEANU 1973, COINEAU *et al.* 1994), les remarquables travaux successifs de WÄGELE (1982, 1983a, b, 1989) lui permettent de montrer tout d'abord que cette famille est le groupe-frère des Atlantasellidae et de la placer parmi les Asellota Aselloidea, avec les Asellidae et les Stenasellidae. Pour TABACARU & DANIELOPOL (1999), au contraire, les Microcerberides ne sont pas des Aselloidea. Actuellement, les Microcerberidae appartiennent au sous-ordre des Microcerberoidea Lang, 1961, ainsi que les Atlantasellidae (BOYKO *et al.* 2023).

L'origine des Microcerberidae des eaux douces continentales reste controversée. Ils pourraient descendre d'ancêtres dulçaquicoles, ou, au contraire, avoir évolué à partir d'ancêtres marins (WÄGELE *et al.* 1995, COINEAU & ALBUQUERQUE 2003).

Le Dr Strayer, qui avait participé aux récoltes des Microcerberidae dans les eaux souterraines de l'Alabama, aux U.S.A. (STRAYER *et al.* 1995), nous avait confié ce matériel pour étude. Il s'agit d'une espèce nouvelle dont la description et l'origine font l'objet de ce travail.

I. Matériel

Une dizaine d'individus provenant des eaux souterraines de Choccolocco Creek, Alabama, U.S.A. ont été prélevés (STRAYER *et al.* 1995) et examinés : une femelle adulte, deux mâles adultes, deux jeunes femelles, trois jeunes mâles, et deux spécimens incomplets. Tous les exemplaires constituent la série syntype dont deux individus sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse.

L'espèce de l'Alabama s'avère très proche de *Microcerberus carolinensis* WÄGELE *et al.*, 1995 ; seuls les appendices et les parties du corps qui diffèrent de ceux de cette espèce sont décrits en détail.

Type : MNHNT.CUT.2024.1.1

II. Description

- Ordre Isopoda Latreille, 1817
- Sous-ordre Microcerberoidea Lang, 1961
- Famille Microcerberidae Karaman, 1933
- *Microcerberus strayeri* Boulanouar, Albuquerque et Coineau sp. nov.

1. Diagnose.

Taille maximum : 1, 2 mm ; pléotelson rectangulaire ; stries latéro-ventrales sur les péréionites 4 à 7 et sur le premier pléonite ; extrémité de l'endopodite du pléopode 2 du mâle longuement filiforme.

L'épithète *strayeri* provient du nom du découvreur de l'espèce, le Dr David Strayer, dans l'Etat de l'Alabama aux Etats-Unis.

2. Description

Taille comprise entre 1, 15 et 1, 20 mm, le mâle étant un peu plus court que la femelle ; les individus juvéniles mesurent entre 0, 93 et 1, 15 mm ; le corps, étroit, est 11, 5 à 12 fois plus long que large.

- Péréionite 1 arrondi, nettement plus large à l'avant qu'à l'arrière, et légèrement plus large que le céphalon.
- Péréionites 2, 3 et 4 très étroits et longs (largeur égale aux 2/3 de la longueur (Fig. 1). ; bord tergal des péréionites 2, 3 et 4 légèrement arrondi de part et d'autre d'une encoche médiane peu profonde, et doté d'une longue soie latérale (Fig. 1).
- Péréionites 5 et 6 nettement plus larges (environ deux fois plus larges) que les péréionites antérieurs, et un, trois fois plus longs que larges ; le 7^e un peu plus court que les deux précédents.
- Pléotelson rectangulaire, de même longueur que le péréionite 7, et 1, 5 plus long que large ; marges latérales sub-parallèles ; marge distale légèrement arrondie.
- Pléopodes 4 dépassant les bords latéraux du pléotelson et visibles en vue dorsale.
- Antennule : l'aesthésasque du dernier segment flagellaire est très long et montre une forte constriction à mi-longueur.
- Maxillipède (Fig. 2). Basis relativement long ; extrémité de l'endite atteignant le tiers de l'article basal du palpe ; article terminal du palpe armé de deux fortes soies distales recourbées, et d'une courte bandelette ciliée.
- Pléopode 2 du mâle (Fig. 3). Protopodite plus long que large (largeur proche des 3/5 de la longueur) ; exopodite très court, arqué, muni d'une soie courte ; endopodite coudé, long, 3 fois plus long que le protopodite ; sa largeur diminue fortement de sorte que la rame devient filiforme dès le niveau du changement de direction ; la bordure ciliée de la marge externe s'interrompt au niveau du coude ; la partie filiforme mesure environ la moitié de la partie proximale.
- Pléopode 3 (Fig. 3). Lame sub-triangulaire ornée d'une soie sub-distale ; elle ne recouvre que la base du sympode du pléopode 4.
- Pléopode 4 (Fig. 3). Visible en vue dorsale. Pédoncule long, à surface bosselée, donnant naissance à trois longues rames digitiformes et étroites, dont l'extrémité peut atteindre les 2/3 de l'endopodite de l'uropode chez le mâle. Il est légèrement plus court que la femelle.
- Uropode (Fig. 3). Sympodite sub-globuleux, presque aussi large que long, pourvu de deux très longues soies latérales et distales, dépassant l'apex de la rame ; exopodite absent ; endopodite relativement court (longueur du sympode égale aux 2/3 de la longueur de l'endopodite), en forme de cône

allongé, présentant, outre les soies plumeuses, des soies subdistales et distales plus longues que la rame.

III. Remarques

Microcerberus strayeri sp. nov. s'avère très proche de *M. carolinensis* Wägele, Voelz & Voun McArthur, 1995, provenant des puits de la Meyers Branch Creek en Caroline du Sud. Il s'en distingue par une taille nettement plus faible (1, 15-1, 2 mm) alors que l'holotype de *M. carolinensis* mesure 1, 75 mm. Les stries longitudinales ventro-latérales ainsi que le corps plus étroit individualisent aussi *M. strayeri*. Le pléotelson aux marges latérales sub-parallèles différencie en outre la nouvelle espèce de son espèce-sœur dont le tiers postérieur du pléotelson est nettement plus étroit que la partie antérieure. Nombre de caractères sont identiques chez les deux espèces (antennules et leurs détails chétotaxiques, antennes, pièces buccales, péréiopodes). Mais, outre la taille et la morphologie générale, diverses particularités permettent de les séparer. Ce sont, chez *M. strayeri* : la constriction médiane de l'aesthéasque de l'apex antennulaire ; l'endite du maxillipède plus long ; le pléopode 2 du mâle au protopodite plus étroit et à l'endopodite plus long, fusiforme, devenant filiforme à son extrémité (*vs* endopodite plus large et pointu) ; pédoncule des pléopodes 4 plus long ; endopodite de l'uropode plus court.

En ce qui concerne les pléopodes 4 des Microcerberidae, qui ont un rôle respiratoire, une remarque générale peut être proposée. Chez plusieurs genres et espèces des eaux douces souterraines, ils ne sont pas protégés par le pléopode 3 qui ne recouvre que la base du pédoncule par suite de leur allongement qui concerne à la fois le pédoncule (= le sympode ?) et les rames qui en sont issues. Ainsi que l'ont observé CHAPPUIS & DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1958) chez *Microcerberus plesai*, le pédoncule, ainsi que les « rames » sont rétractiles ; ils peuvent se présenter en extension ou au contraire rétractés, voire chez un même individu, « étendu » d'un côté et rétracté de l'autre. Il n'est pas impossible que le fixateur utilisé soit responsable de cette rétraction.

Il se pourrait que, au cours de l'évolution, le développement de longs pléopodes 4 présentant un pédoncule et deux ou trois rames allongées, soit lié à la concentration en oxygène dans l'eau souterraine : la plus grande longueur des rames et du « sympode » chez les Microcerberidés des eaux douces pourrait être en relation avec la faible teneur en oxygène des biotopes interstitiels ; les eaux souterraines douces, qui circulent lentement, sont connues pour leur concentration en oxygène relativement basse (DOLE-OLIVIER *et al.* 1993). Au contraire, les espèces « marines » littorales vivant dans un environnement côtier très changeant et instable, sont soumises à des perturbations permanentes dues aux vagues, au ressac, aux marées, aux tempêtes, aux courants, aux prédateurs plus nombreux ; elles bénéficient d'une teneur en oxygène des eaux interstitielles nettement plus élevée. Leurs pléopodes 4 ne présentent que deux courts lobes sans pédicule, entièrement protégés par les pléopodes 3.

Il existe aussi des espèces de Microcerberidae des nappes phréatiques possédant des pléopodes 4 construits sur un autre modèle « intermédiaire » : pédicule court et globuleux, d'où

émergent des « lobes » ovoïdes, l'ensemble restant entièrement protégé par le pléopode 3 ; c'est le cas par exemple des espèces marocaines *Microcerberus haouzensis*, *M. remyi* et *M. sp.* de la vallée du Dadès (COINEAU *et al.* 1999). *Microcerberus remyi* et l'espèce du Dadès vivent dans le sous-écoulement de cours d'eaux rapides de l'Atlas et la vitesse de l'écoulement

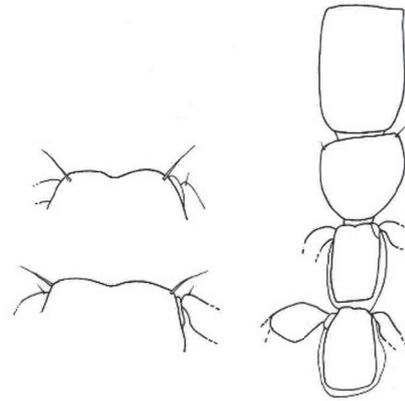


Fig. 1. *Microcerberus strayeri* sp. nov. Céphalon et péréionites 1 à 3 d'une femelle dont la longueur est 1, 2 mm. A gauche, bord tergal des péréionites 2 et 3

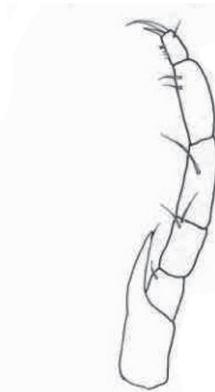


Fig. 2. *Microcerberus strayeri* sp. nov. Maxillipède

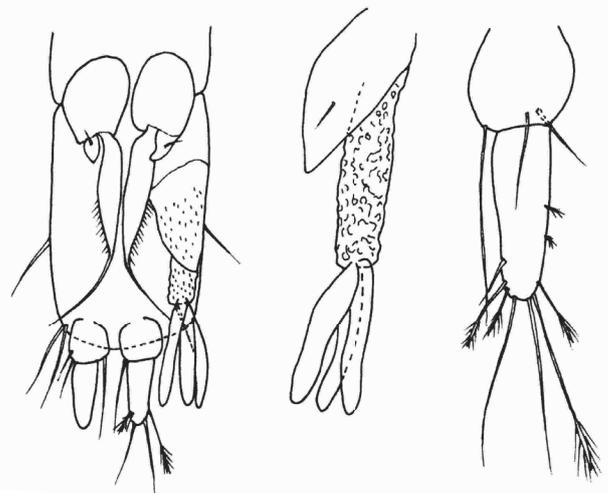


Fig. 3. *Microcerberus strayeri* sp. nov. A gauche, face ventrale du pléonite 2 et du pléotelson d'un mâle : pléopodes 3 et 4, et uropodes en place. Au centre, pléopode 4. A droite, uropode

hyporhéique est rapide également, de sorte que la concentration en oxygène y est loin d'être faible (observations et mesures lors des prélèvements, BOUTIN & COINEAU coll.). Ces régions ont subi de forts bouleversements depuis leur insertion dans les eaux douces souterraines lors de l'orogénèse atlasique.

Par ailleurs, des expériences menées sur des Isopodes des eaux douces souterraines ont montré que ces Crustacés sont capables de s'adapter aux fluctuations du taux d'oxygène dissous dans l'eau interstitielle ; la ventilation due aux pléopodes s'accroît si la concentration en oxygène est faible : le Crustacé adopte une position arquée de la partie terminale du corps, avec l'opercule largement ouvert, de sorte que les pulsations des pléopodes sont plus amples ; la consommation d'oxygène est ainsi accrue, l'Isopode régule son régime de respiration (DANIELOPOL *et al.* 1994, COINEAU 2000).

IV. Origine de *M. strayeri* et paléobiogéographie

Les auteurs proposent deux hypothèses pour expliquer l'origine des Microcerberidae dans les eaux douces souterraines des continents.

D'une part, ces micro-Isopodes des eaux souterraines proviendraient d'ancêtres dulçaquicoles (WÄGELE 1983b, 1990, WÄGELE *et al.* 1995) ; les formes « marines » actuelles auraient colonisé secondairement le milieu interstitiel marin côtier. La présence d'espèces proches phylogénétiquement en Europe et sur le continent américain serait le résultat de l'éloignement de ces continents dû à la Tectonique des Plaques.

D'autre part, nombre d'auteurs conçoivent que les Microcerberidae des eaux souterraines douces dériveraient d'ancêtres marins (CHAPPUIS 1954, DELAMARE DEBOUTTEVILLE 1957, 1960, COINEAU 1986, WILSON 1996, TABACARU & DANIELOPOL 1999, COINEAU *et al.* 1999, COINEAU & ALBUQUERQUE 2003). Ils seraient restés « sur place » lors de régressions marines dans des zones géographiques ayant subi des transgressions marines anciennes, selon le « Modèle de Régression et Evolution » de STOCK (1980) et le « Modèle biphasé de régression et d'évolution » (BOUTIN & COINEAU 1990, NOTENBOOM 1991, COINEAU & BOUTIN 1992, HOLSINGER 1994). Viennent à l'appui de cette seconde hypothèse : # les nombreuses espèces de Microcerberidés vivant actuellement dans les eaux interstitielles du littoral marin, soit dans la zone intertidale, soit dans les sables coralliens et ceux des plages ; elles peuplent la zone côtière de la plupart des continents, sauf l'Antarctique. # les espèces des eaux douces souterraines sont nettement moins nombreuses et ne se trouvent que dans les zones très localisées du globe qui ont subi des transgressions marines par le passé. # En outre ces dernières cohabitent le plus souvent avec d'autres Isopodes, des Amphipodes, des Thermosbaenacés, etc, dont l'origine marine est reconnue (KARAMAN 1940, CVETKOV 1963, NOTENBOOM 1991, STOCK 1980, 1993. C'est le cas au Maroc (BOUTIN 1993, MESSOULI 1994, BOULANOUAR 1995, YACOUBI-KHEBIZA 1996), ainsi qu'au Texas aux USA où les derniers Microcerberidés décrits ont été recueillis avec des Hadziidés, des Cirolanidés, des Thermosbaenacés et des Ingolfiellidés dans les mêmes

stations (HUTCHINS *et al.* 2021). La forte transgression de la Téthys au Cénomanién, puis celle de l'Eocène ont largement submergé non seulement la partie sud-est des Etats-Unis, inondant en particulier la zone du Texas de l'Edwards Aquifer, mais aussi les régions de l'Alabama et de la Caroline du Sud qui hébergent aujourd'hui *Microcerberus strayeri* et *M. carolinensis*, jusqu'au pied des Monts Appalaches (HOLSINGER 1986, 1993, 1994, HOLSINGER *et al.* 1994, STEPHAN *et al.* 1990, DERCOURT *et al.* 1993, ITURRALDE-VINENT & MACPHEE 1999, COINEAU & ALBUQUERQUE 2003). A cette époque, les ancêtres marins de ces espèces vivaient dans la zone interstitielle du littoral de la Téthys. C'est au cours de la régression de la mer cénomaniénne ou ultérieurement celle de l'Eocène, que ces ancêtres marins des Microcerberidés du Texas, de l'Alabama et de Caroline du Sud sont restés dans les eaux interstitielles continentales. Il en est de même pour les autres relictés téthysiennes (Amphipodes, Isopodes, Thermosbaenacés) des aquifères du Texas, de l'Alabama et de Caroline du Sud.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le Dr. D. Strayer, The New York Botanical Garden, Mary Fliger Cary Arboretum, Millbrook, U.S.A., qui nous a confié les Microcerberidae récoltés dans les eaux souterraines de Choccolocco Creek, Alabama, U.S.A. Ce travail s'est poursuivi dans le cadre du programme de Recherche Franco-Bésilien Université Paris 6-Université Santa Ursula de Rio de Janeiro « Biodiversité et Environnement, Evolution et Biogéographie historique des Crustacés interstitiels ». Nous remercions les autorités des Universités Cadi Ayyad de Marrakech (Maroc), Santa Ursula (Rio de Janeiro, Brésil) et Paris-6- Observatoire Océanologique de Banyuls, qui nous ont donné accès à leurs laboratoires et à leur bibliothèque.

BIBLIOGRAPHIE

- ARGANO, R. & F. BALDARI. 1984. – Description of a new species of *Microcerberus* from South China Sea and a proposal for a revised classification of the Microcerberioidea (Isopoda). *Crustaceana*, 46: 113-126.
- BOULANOUAR, M. 1995. – *Faune aquatique des puits et qualité de l'eau dans les régions de Marrakech et des Jbilet. Statut et dynamique d'une population de Proasellus coxalis africanus (Crustacés Isopodes) des Jbilet*. Thèse de Doctorat d'Etat, Faculté des Sciences Semlalia, University Cadi Ayyad, Marrakech, Maroc, 208 pp.
- BOUTIN, C. 1993. – *Biogéographie historique des Crustacés Malacostracés stygobies du Maroc*. Thèse de Doctorat, Université Lyon I, 263 pp.
- BOUTIN, C. & N. COINEAU. 1990. – « Regression Model », « Modèle biphasé » d'évolution et origine des miro-organismes stygobies interstitiels continentaux. *Revue de Micropaléontologie*, 33 (3/4) : 303-332.
- BOYKO, C.B., N.L. BRUCE, K.A. HADFIELD, K.L. MERRIN, Y. OTA, G.C.B. POORE, S. TAITI Eds. 2023. – World Marine, Freshwater and Terrestrial Isopod Crustaceans Database. <http://www.marinespecies.org/isopoda> on 2023-11-05. doi:10.14284/365.
- CHAPPUIS, P.A. 1953. – Nouveaux Crustacés troglobies de l'Italie du Nord. *Mémori del Museo Civico de Storia naturale, Verona*, 4 :

- 1-12.
- CHAPPUIS, P.A. 1954. – Un nouvel Isopode psammique du Maroc : *Microcerberus Remyi*. *Vie et Milieu-Life & Environment*, 4 : 659-663.
- CHAPPUIS, P.A. & C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE. 1956. – Les Isopodes psammiques de la Méditerranée. In Recherches sur les Crustacés souterrains. *Biospeleologica LXXXIV. Archives de Zoologie expérimentales et générale*, 91 : 103-138.
- CHAPPUIS, P.A. & C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE. 1958. – Un Microcerberinae nouveau de Roumanie. *Vie et Milieu-Life & Environment*, 9 : 325-333.
- COINEAU, N. 1986. – Isopoda : Microcerberidae. In L. Botosaneanu ed, *Stygofauna Mundi*, E.J. Brill and Backhuys, Leiden, The Netherlands: 471- 474.
- COINEAU, N. 2000. – Adaptation to interstitial groundwater life. In *Ecosystems of the world*, 30: subterranean ecosystems. H. Wilkens, D. Culver & W.F. Humphreys ed. Elsevier, Amsterdam, Lausanne, New York, Oxford, Shannon, Sigapore, Tokyo, Chapt. 9: 189-210.
- COINEAU, N. & E. ALBUQUERQUE. 2003. – Palaeobiogeography of the freshwater isopods Microcerberidae (Crustacea) from Caribbean and North America. 13th international Congress of Speleology, 4th speleological Congress of Latin America and Caribbean, 26th Brazilian Congress of Speleology, Brasilia 15-22 July 2001: 395-399.
- COINEAU, N., E. ALBUQUERQUE, M. BOULANOUAR & C. BOUTIN. 1999. – Biodiversité des Microcerberides (Crustacés Isopodes) du Maroc. Aspects biogéographiques. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 135 : 47-57.
- COINEAU & BOTOSANEANU. 1973. – Isopodes interstitiels de Cuba. Résultats des expéditions biospéologiques cubano-roumaines à Cuba. *Academia Republicii Socialiste Romania, Bucuresti* : 191-220.
- COINEAU N. & C. BOUTIN. 1992. – *Biological processes in space and time. Colonization, evolution and speciation in interstitial stygobionts*. In : A.I. Camacho (ed), *The natural history of biospeleology*. Museo Nacionales de Ciencias naturales, CSIC Ed. Madrid, Monografías, 7, 423-451.
- COINEAU, N. J.-P. HENRY, G. MAGNIEZ, & I. NEGOESCU. 1994. – Isopoda aquatica. In *Encyclopaedia biospeologica*, C. Juberthie & V. Decu Ed., Moulis, Bucarest, 1: 123-140.
- CVETKOV, L. 1963. – Nouveaux représentants du genre *Microcerberus* trouvés en Bulgarie. *Izvest. Zool. Inst. Sofia*, 14 : 153-163.
- CVETKOV, L. 1965. – Isopodes souterrains de la Thrace. *Faune de la Thrace*, 2 : 311-317.
- DANIELOPOL, D.L., M. CREUZÉ DES CHATELIERS, F. MOSSLACHER, F. POSPISIL & R. POPA. 1994.– *Adaptation of Crustacea to interstitial habitats : a practical agenda for ecological studies*. In *Groundwater Ecology*, Gibert J, Danielopol D.L. & J.A. Stanford Editors. Academic Press, New York: 218-243.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. 1957. – Lignées marines ayant pénétré dans les eaux souterraines continentales. Un problème de Biogéographie actuel. *Comptes-Rendus de la Société de Biogéographie*, 296-297 : 53-67.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. 1960. – Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. *Vie et Milieu-Life & Environment*, supplément 9 : 1-740.
- DERCOURT, J., E. RICOU & B. VRIELYNCK (eds). 1993. – *Atlas Tethys, Palaeoenvironmental maps*. Paris, Gauthier-Villars, 307 p, 14 maps, 1 pl.
- DOLE-OLIVIER, M.J., M. CREUZÉ DES CHATELIERS & P. MARMONIER. 1993. – Repeated gradients in subterranean landscape. Exemple of the stygofauna in the alluvial floodplain of the Rhône River (France). *Archiv für Hydrobiologie*, 127 (4): 451-471.
- HOLSINGER, J.R., 1986. – Zoogeographic patterns of North American amphipod crustaceans. In: R.H. Gore & K.L. Heck (Eds). *Crustacean Biogeography*. A.A.Balkema, Rotterdam-Boston. *Crustacean Issues* 4: 85-106.
- HOLSINGER, J.R., 1993. – Biodiversity of subterranean amphipod crustaceans: global patterns and zoogeographic implications. *Journal of natural History*, 27: 821-835.
- HOLSINGER, J.R. 1994. – Patterns and process in the biogeography of subterranean amphipods. In *Biogeography of subterranean crustaceans: the effects of different scales. Hydrobiologia*, 287 (1): 131-145.
- HOLSINGER, J.R. D.A. HUBBARD & T.E. BOWMANN. 1994. – Biogeographic and ecological implications of newly discovered populations of the stygobiont isopod crustacean *Antrolana lira* Bowman (Cirolanidae). *Journal of Natural History*, 28: 1047-1058.
- HUTCHINS, B. B. SCHWARTZ & W. COLEMAN. 2021. – Three new microcerberids (Isopoda, Microcerberidae) from subterranean freshwater habitats in Texas, U.S.A. *Journal of Natural History*, 55 (35-36): 2261-2278.
- ITURRALDE-VINENT, M.A. & R.D.E. MACPHEE. 1999. – Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1238: 95 pp.
- KARAMAN, S. 1933. – *Microcerberus stygius*, der dritte Isopod aus dem Grundwasser von Skoplje, Jugoslawien. *Zoologischer Anzeiger*, 102: 165-169.
- KARAMAN, S. 1940. – Die unterirdischen Isopoden Südserbiens. *Glasn. Skops. Nauc.Druts.*, 22: 19-42.
- KARAMAN, S. 1957. – Über eine neue *Microcerberus*-Art aus den Küsten Grundwasser der Adria. *Fragmenta Balcanica*, 1, 16: 141-148.
- LANG, K. 1961. – Contribution to the knowledge of the genus *Microcerberus* Karaman (Crustacea Isopoda) with a description of a new species from the central Californian coast. *Arkiv für Zoology*, 22: 493-510.
- MESSOULI, M. 1994. – *Evolution, Phylogénie et Biogéographie historique des Metacrangonyctidae, Crustacés Amphipodes stygobies du Nord de l'Afrique et des régions voisines*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université Cadi Ayyad, Marrakech, 309 pp.
- NOTENBOOM, J. 1991. – Marine regressions and the evolution of groundwater dwelling amphipods (Crustacea). *Journal of Biogeography*, 18: 437-454.
- SCHULTZ, G.A. 1974. *Mexicerberus troglodytes* n. gen., n. sp. from a cave in Mexico, with notes on isopod crustaceans of the Microcerberidea from the New World. *Crustaceana*, 26 (3): 302-312.
- STEPHAN, J.F. et al. 1990. – Palaeogeodynamic maps of the Caribbean : 14 steps from Lias to Present. *Bulletin de la Société Géologique de France*, (8), VI, n° 6 : 915-919. 14 maps ht.
- STOCK, J.H. 1980. – Regression Model Evolution as exemplified by the genus *Pseudoniphargus* (Amphipoda). *Bijdragen tot der Dierkunde*, 50 (1): 105-144.
- STOCK, J.H. 1993. – Some remarkable distribution patterns in stygobiont Amphipoda. *Journal of Natural History*, 27: 807-819.
- STRAYER, D.L. et al. 1995. – An endemic groundwater fauna in

- unglaciated eastern North America. *Canadian Journal of Zoology*, 73: 502-508.
- TABACARU, I & D.L. DANIELOPOL. 1999. – Contribution à la connaissance de la phylogénie des Isopoda (Crustacea). *Vie et Milieu-Life & Environment*, 49 (2/3) : 163-176.
- WÄGELE, J.W. 1982. – On a new *Microcerberus* from the Red Sea and the relationship on the Microcerberioidea to the Anthuridea (Crustacea Isopoda). *Zoologica Scripta*, 11 (4): 281-286.
- WÄGELE, J.W. 1983a. – *Protocerberus* gen. n. und *Afrocerberus* gen. n., neue limnische Microcerberidea aus Afrika (Crustacea: Isopoda). *Bulletin of the Zoologisch Museum, Universiteit van Amsterdam* 9 (8): 65-74.
- WÄGELE, J.W. 1983b. – On the origin of the Microcerberidae (Crustacea : Isopoda). *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 21: 249-262.
- WÄGELE, J.W. 1989. – Evolution und phylogenetisches System des Isopoda. Stand der Forschung und neue Erkenntnisse. *Zoologica*, 140: 1-262.
- WÄGELE, J.W. 1990. – Aspects of the evolution and biogeography of stygobiontic Isopoda (Crustacea: Peracarida). *Contribution to Zoology*, 15 (4): 145-150.
- WÄGELE, J.W., N.J. VOELZ & J. VAUN MCARTHUR. 1995. – Older than the Atlantic Ocean: discovery of a fresh-water *Microcerberus* (Isopoda) in North America and erection of *Coxicerberus*, new genus. *Journal of Crustacean Biology*, 15 (4): 733-745.
- WILSON, G.D.F. 1996. – Of uropods and Isopod Crustacean trees: a comparison of « Groundpattern » and cladistic methods. *Vie et Milieu-Life & Environment*, 46 (2): 139-153.
- YACOUBI-KHEBIZA, M. 1996. – *Biocénoses aquatiques interstitielles des vallées du Haut-Atlas de Marrakech : microdistribution, dynamique de répartition, écologie et biogéographie*. Thèse d'État, Faculté des Sciences Semlalia, Université Cadi Ayyad, Marrakech, Maroc. 374 pp.

Conférence présentée le 18 janvier 2023

Le site paléontologique de Montréal-du-Gers

par F. Duranthon

*Museum d'Histoire Naturelle – 35 allées Jules Guesde – 31 000 Toulouse
francis.duranthon@toulouse-metropole.fr*

RÉSUMÉ

Au cœur de la Gascogne, le gisement de Montréal-du-Gers a été découvert en 1987 lors des travaux d'exploitation d'une carrière de calcaire. Il se situe en rive droite de l'Auzoue, à quelques kilomètres au Sud-Est du village, en bordure de la route qui conduit à Gondrin, à proximité du lieu-dit Béon. Exploité depuis sa découverte par le muséum de Toulouse, il a livré une très importante faune de vertébrés miocènes, datée de 17 millions d'années environ, qui l'inscrit sur la liste des grands gisements européens.

ABSTRACT

In the heart of Gascony, the fossil site of Montréal-du-Gers was discovered in 1987 in a limestone quarry. It is located on right bank of the Auzoue river, a few kilometers southeast of the village, on the road leading to Gondrin, near Béon. The quarry of the site, has been managed since its discovery by the Toulouse Museum of Natural Histor. It has yielded a very large fauna of Miocene vertebrates, dating from around 17 million years ago, which places it on the list of major European sites.



Connus depuis les travaux de RÉAUMUR (1715) sur les turquoises du royaume de France, les sites paléontologiques gersois sont particulièrement nombreux. M. RICHARD (1948) et F. CROUZEL (1957) ont ainsi recensé plus d'une centaine de points à travers tout le département. En 1987, à la faveur des travaux d'exploitation d'une carrière de calcaire, un site particulièrement important a été découvert à quelques kilomètres au sud-est du village de Montréal-du-Gers. Il se situe sur la rive droite de l'Auzoue, en bordure de la RD 113 qui conduit à Gondrin, à proximité du lieu-dit Béon. Il a livré une importante faune (CROUZEL *et al.* 1988) et a depuis cette date été fouillé par les équipes du Muséum de Toulouse.

I. Paléontologie

La localité de Béon 1, initialement appelée «Montréal-du-Gers» (CROUZEL *et al.* 1988 ; BRUIJN *et al.* 1992), a livré l'une des faunes de vertébrés miocènes les plus riches et les plus diversifiées de France, avec environ 90 taxons de vertébrés répertoriés ; elle est référencée dans la partie médiane de la zone MN4 (CROUZEL *et al.* 1988, BRUIJN *et al.* 1992, DURANTHON *et al.* 1995, ANTOINE *et al.* 1997, 2000a, b, RAGE & BAILON 2005, ORLIAC 2006, ORLIAC *et al.* 2006).

Les grands mammifères sont représentés par les proboscidiens *Prodeinotherium bavaricum* et *Archaeobelodon sp.*, les rhinocerotidés *Brachypotherium brachypus*, *Prosanthorinus douvillei*, *Plesiaceratherium mirallesi* et *Hispanotherium (Aegyrcitherium) beonense*, un équidé (*Anchitherium aurelianense*), le tylopoïde *Cainotherium sp.*. On y retrouve également les tragulidés *Dorcatherium nauai* et *Dorcatherium guntianum*, les Cervoidea *Procervulus dichotomus*, *Lagomeryx parvulus*, *Amphimoschus artenensis* et *Amplomeryx ginsburgi*, le Bovidé *Eotragus sp.*, les suidés *Eurolistriodon tenarezensis*, *Hyotherium lacaillei*, *Chicochoerus minus* et *Taucanamo grandaevum*. Chez les carnivores, on retrouve : *Megamphicyon giganteus*, *Ysengrinia depereti*, *Hemicyon stehlini*, *Pseudailurus lorteti*, *Pseudailurus turnauensis*, *Prosansanosmilus peregrinus*, *Paleogale minuta*, *Trochictis artenensis* et *Iberictis buloti*.

Le lavage tamisage de plusieurs centaines de kilos de sédiment a livré une abondante faune d'amphibiens, squamates, et micromammifères.

Chez les Amphibiens, les tritons sont connus par trois espèces, *Triturus* aff. *T. helveticus* proche du triton palmé et *Triturus* cf. *T. marmoratus*, proche du triton marbré et cf. *Chelotriton sp.* représenté par un seul reste. Un petit crapaud, *Latonina* aff. *L. ragei*, et une grenouille *Rana sp.*, proche de la grenouille verte actuelle, illustrent la présence des Anoures.

Les Marsupiaux sont connus par une espèce de la taille d'un petit opossum : *Amphiptherium frequens*.

Seuls les Ochotonidés, le groupe des pikas, illustrent la présence de Lagomorphes. Ils sont représentés à Montréal par quatre espèces qui se distinguent par des détails de la morphologie dentaire : *Prolagus vasconiensis*, *Prolagus oeningensis*, *Prolagus sp.* et *Lagopsis penai*.

Les Rongeurs sont particulièrement abondants. Dans ce grand ensemble, les Sciuroidea regroupent les différentes formes d'écureuils. A Montréal-du-Gers, comme dans la majeure partie des sites du miocène européen, les écureuils arboricoles sont absents. Les formes terrestres sont représentées par *Heteroxerus rubricati* et *Spermophilinus* aff. *besana*. *Forsythia* aff. *gaudryi*, *Albanensia sp.* et *Blackia miocenica* sont des formes d'écureuils volants.

Les Gliridae sont connus par cinq taxons : *Myodromys biradiculus*, *Microdyromys koenigswaldi*, *Prodyromys sp.*, *Glirudinus modestus* et *Pseudodryomys* cf. *ibericus*.

Les Eomyidae sont des petits rongeurs, dont l'origine se situe en Amérique du Nord. Ils fréquentent préférentiellement les forêts humides et sont représentés à Montréal-du-Gers par le genre européen endémique *Ligerimys* avec l'espèce *L. florancei*.

Les Melissiodontidae, petits rongeurs fossiles exclusivement européens, sont connus de l'Oligocène à la fin du Miocène inférieur. Les crêtes de leurs dents, très caractéristiques, forment une structure en nid d'abeille. Ils sont connus à Montréal par quelques dents attribuées à *Melissiodon sp.*

Les Cricetidae sont représentés par trois espèces : *Megacricetodon bezianensis*, *Democricetodon* cf. *mutilus* et *Democricetodon* aff. *romievensis* qui marquent la première vague d'immigration des cricétidés modernes. Si les affinités écologiques de *Megacricetodon* sont incertaines, *Democricetodon* est un hôte privilégié des environnements boisés et humides.

Les Squamates sont également bien représentés. On y retrouve un gecko, Gekkonidae indéterminé, les *P. laurillardii* et *Ophisaurus sp.*, une des formes européennes les plus anciennes de varan, identifiée comme *Varanus sp.*, deux espèces indéterminées de Lacertidae et quatre vertèbres

appartenant à une forme indéterminée d'amphibène.

Quatorze espèces de serpents ont été récoltées : un Scolecophidia indéterminé, le Boidae *Python europaeus*, les Colubridae *Coluber pouchetii*, *Texasophis meini*, *Natrix sansaniensis*, *Natrix* cf. *N. longivertebrata*, *Palaeonatrix* aff. *P. lehmani*, *Neonatrix europaea* et *Neonatrix natrixoides* et l'Elapidae *Micrurus gallicus*. Deux vipères sont également connues à Montréal-du-Gers : une petite forme, *Vipera sp.* du complexe *Vipera aspis*, et une forme plus grande, d'identification incertaine, déterminée comme *Daboia* ou appartenant au complexe des vipères orientales.

Le petit crocodile à museau pointu *Diplocynodon styriacus* y est documenté par des restes squelettiques et de nombreuses écailles dermiques.

Quelques restes témoignent de la présence d'oiseaux à Montréal-du-Gers : un accipitiformes indéterminé, trois Anatidés, un threskiornithidé trois galliformes et un charadriiforme. La plupart de ces espèces sont des oiseaux aquatiques.

Le diagramme pollinique (J.P. Suc, comm. pers.) comporte les formes suivantes : Cupressaceae, Taxodiaceae, *Acer*, *Rhus*, Cyrillaceae-Clethraceae, *Aesculus*, Ericaceae, *Engelhardtia*, *Myrica*, *Olea*, *Populus*, *Ulmus-Zelkova*, Amaranthaceae-Chenopodiaceae, Caryophyllacées, *Geranium*, Cyperaceae, Labiatae, *Plantago*, Plumbaginaceae, Polygonaceae, *Rumex*, Rosaceae, *Ribes*, Thymelaceae, Umbellifères, Compositae échinulées, Compositae fenestrées. La présence de plantes halophytes (Amaranthaceae-Chenopodiaceae, Caryophyllacées et Plumbaginaceae) montre la présence de sel dans le sol et souligne la proximité de rivages marins.

II. Géologie

La majeure partie des dépôts continentaux du secteur sont à rapporter au Miocène (DURANTHON *et al.*, 1999). Durant cette période, le niveau des mers varie à plusieurs reprises. La Gascogne, ouverte à l'Ouest vers l'océan Atlantique, est alors plus ou moins recouverte à trois reprises par



Fig.1. Montréal. Défense de Dinothere dégagée (Proboscidiens)



Fig. 2. Montréal. Crâne d'Eurolistriodon (Suidé)



Fig. 3. Montréal. Crâne d'Ampelomeryx (Cervoidea)



Fig. 4. Montréal. Reconstitution d'Ampelomeryx (Cervoidea)



Fig. 5. Montréal. Crâne et mandibule de Prosantothinus douvillei (Rhinocerotidés)

des mers peu profondes dont on peut observer les dépôts successifs dans le village de Montréal-du-Gers et aux alentours. Le gisement fossilifère de Montréal-du-Gers, formé en milieu continental, s'intercale entre les deux premières incursions marines, datées de 19 millions d'années pour la première et de 15 millions d'années pour la seconde. Il forme une grande lentille argileuse au milieu des dépôts calcaires correspondant du calcaire de Herret de la nomenclature de F. CROUZEL (1957).

Schématiquement, de la base au sommet on observe (DURANTHON *et al.* 1999) :

Un niveau de calcaire lacustre, karstifié à son sommet, sur lequel reposent des ossements souvent brisés, emballés dans une matrice grossière de petits galets et d'argile avec une orientation globalement ouest-est des os longs, qui témoignent de l'existence d'un courant fluvial.

Au-dessus, une couche d'argile brune très fossilifère d'un mètre d'épaisseur environ livre des restes d'animaux en connexion anatomique et correspond à une phase marécageuse, comme en témoignent les planorbes et limnées particulièrement abondantes dans ces niveaux. Localement, on observe des concrétions calcaires (correspondant à des zones de battement de nappe) et des orientations d'ossements sur des paléopentes. Vers le haut, ces marnes deviennent plus claires, plus lacustres, et les ossements y sont plus rares.

L'ensemble est couronné par un niveau de calcaire lacustre qui scelle l'histoire du gisement.

Globalement, l'ensemble peut s'interpréter comme étant le témoignage d'une phase de crue catastrophique, au

cours de laquelle une rivière a débordé dans son lit majeur, englobant un lac alors installé, y déposant argiles et limons, avant de regagner son lit mineur, permettant le développement d'un marécage entre la rivière et le lac.

BIBLIOGRAPHIE

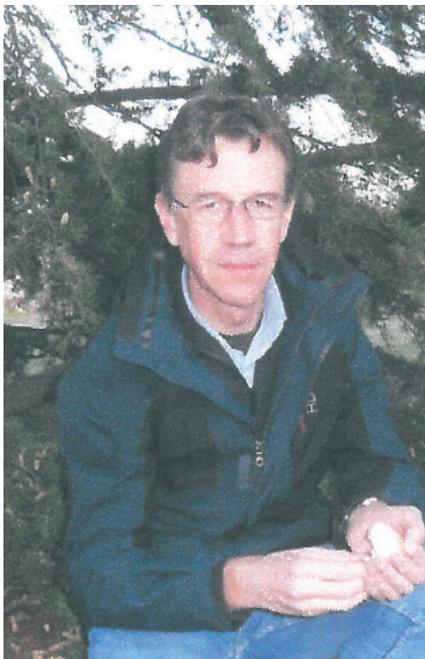
- ANTOINE, P.-O., F. DURANTHON & P. TASSY. 1997. – L'apport des grands mammifères (rhinocérotidés, suoidés, proboscidiens) à la connaissance des gisements du Miocène d'Aquitaine (France). *BioChro* 97. *Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier, École pratique des hautes Études*, vol. spécial 21 : 581-590.
- ANTOINE, P.-O., C. BULOT & L. GINSBURG. 2000a. – Les rhinocérotidés (Mammalia, Perissodactyla) de l'Orléanien (Miocène inférieur) des bassins de la Garonne et de la Loire : intérêt biostratigraphique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, sér. IIA, 330 : 571-576.
- ANTOINE, P.-O., C. BULOT & L. GINSBURG. 2000b. – Une faune rare de rhinocérotidés (Mammalia, Perissodactyla) dans le Miocène inférieur de Pellicahus (Gers, France). *Geobios* 33 : 249-255.
- CROUZEL, F. 1957. – *Le Miocène continental du Bassin d'Aquitaine* (thèse de doctorat en Sciences naturelles, Toulouse, 1956, publié dans *Bulletin de la Carte géologique de la France*, t. 54, n° 248), éd. Béranger, 1957.
- CROUZEL, F., F. DURANTHON & L. GINSBURG. 1988. – Découverte d'un riche gisement à petits et grands mammifères d'âge Orléanien dans le département du Gers (France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, sér. II, 307: 101-104.
- BRUIJN, H. DE, R. DAAMS, G. DAXNER-HÖCK, V. FAHLBUSCH, L. GINSBURG, P. MEIN, J. MORALES, E. HEIZMANN, D.F. MAYHEW, A. J. VAN DER MEULEN, N. SCHMIDTKITTLER & M. TELLES AUTUNES. 1992. – Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisenburg 1990. *Newsletters on Stratigraphy* 26: 65-118.
- DURANTHON, F., S. MOYÀ-SOLÀ, H. ASTIBIA & M. KÖHLER. 1995. – *Ampelomeryx ginsburgi* nov. gen., nov. sp. (Artiodactyla, Cervoidea) and the Palaeomerycidae family. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris - Series IIA - Earth and Planetary Science*. 321. 339-346.
- DURANTHON, F., P.-O. ANTOINE, C. BULOT C. & J.-P. CAPDEVILLE. 1999. – Le Miocène inférieur et moyen continental du bassin d'Aquitaine : Livret-guide de l'excursion des Journées Crouzel (10 et 11 juillet 1999). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse* 135 : 79-91.
- ORLIAC M., P.-O. ANTOINE & F. DURANTHON. 2006. – The Suoidea (Mammalia, Artiodactyla), exclusive of Listriodontinae, from the early Miocene of Béon 1 (Montréal-du-Gers, SW France, MN4). *Geodiversitas*. 28.
- ORLIAC M., & J. MAEVA. 2006. – *Eurolistriodon tenarezensis* sp. nov, from Montréal-du-Gers (France): Implications for the Systematics of the European Listriodontinae (Suidae, Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology*. 26.
- RAGE, J.-C. & S. BAILON. 2005. – Amphibians and squamate reptiles from the late early Miocene (MN 4) of Béon 1 (Montréal-du-Gers, southwestern France). *Geodiversitas* 27 (3) : 413-441.
- RÉAUMUR, R-A F. DE 1715. – *Observations sur les Mines de Turquoises du Royaume, sur la nature de la Matière qu'on y trouve, & sur la manière dont on lui donne la couleur* » (lu le 13 novembre 1715). *Mémoires de l'Académie royale des sciences*, 1715, p. 174-203.
- RICHARD, M. 1948. – Contribution à l'étude du Bassin d'Aquitaine. Les gisements de mammifères tertiaires. *Mémoires de la Société géologique de France* 24 : 1- 348.

Conférence présentée le 15 novembre 2023

Initiation à la sexualité des champignons

par H. Gryta

*Laboratoire Evolution & diversité biologique, UMR 5174 CNRS-UT3-IRD
 Université Paul-Sabatier, Toulouse France
 E-Mail : herve.gryta@univ-tlse3.fr*



entretiennent des interactions durables avec des organismes vivants (des hôtes). Ces biotrophes prélèvent leur nutrition carbonée dans leurs hôtes et en retour, certains, les champignons symbiotiques mutualistes, apportent un bénéfice à leurs hôtes tandis que d'autres, les parasites, n'apportent aucun bénéfice. Ces modes de vie confèrent aux champignons des rôles clés dans les écosystèmes.

Avec une estimation d'au moins 1,5 million d'espèces existant sur terre (HAWKSWORTH 2001, BLACKWELL, 2011), les champignons forment un des groupes d'organismes eucaryotes les plus diversifiés actuellement. Cependant cette biodiversité fongique reste largement méconnue car seulement environ 150 000 espèces sont décrites. Tous les champignons sont hétérotrophes pour le carbone les conduisant à des modes de vie très variés. Les saprotrophes se nourrissent en décomposant et en recyclant de la matière organique morte ou inerte. Les nécrotrophes tuent rapidement des organismes pour ensuite s'en nourrir. Les champignons biotrophes

Les formes de champignons les mieux connues de tout un chacun sont les formes filamenteuses qui produisent des sporophores macroscopiques (appelés aussi carpophores ou fructifications, voir photographies Fig. 1). Ces champignons qualifiés de « macromycètes » vivent sous forme d'un réseau de filaments, le mycélium, inclus dans un substrat (le sol, du bois, un organisme vivant... selon leur mode de vie) et, lors de leur reproduction sexuée, ils développent des sporophores pour produire leurs spores. Ces « macromycètes » se trouvent principalement dans seulement deux groupes de champignons, les Agaricomycotina et les Pezizomycotina classés respectivement dans les Basidiomycètes et les Ascomycètes

(Fig. 1). Dans les autres groupes, beaucoup sont de simples formes filamenteuses ne différenciant pas de tels sporophores. Certains, les levures, vivent à l'état unicellulaire et d'autres sont des formes très particulières (Fig. 1).

La reproduction est un processus biologique par lequel les espèces maintiennent et augmentent leurs populations. La multiplication végétative (ou reproduction asexuée) consiste à reproduire des descendants identiques génétiquement entre eux et identiques à l'individu parent qui les a produits (Fig. 2). La reproduction sexuée génère, elle, des descendants à partir de deux individus parents. Un brassage génétique a lieu et les descendants sont différents entre eux et différents des parents (Fig. 2).

Le principe de la reproduction sexuée est de générer des individus différents. Son processus comprend donc des systèmes pour limiter l'autofécondation, privilégier les unions croisées et favoriser le brassage génétique. Un des moyens de limiter l'autofécondation, de favoriser des fécondations croisées et d'augmenter le brassage génétique est de mettre en jeu deux structures morphologiquement différentes lors de la fécondation. Il y a alors une différenciation sexuelle et formation de structures mâles et de structures femelles (gamètes femelles et mâles, Fig. 2). Dans ce système, la fécondation n'a lieu qu'entre une structure mâle et une structure femelle soit entre un individu mâle et un individu femelle si l'espèce est dioïque. C'est la sexualité

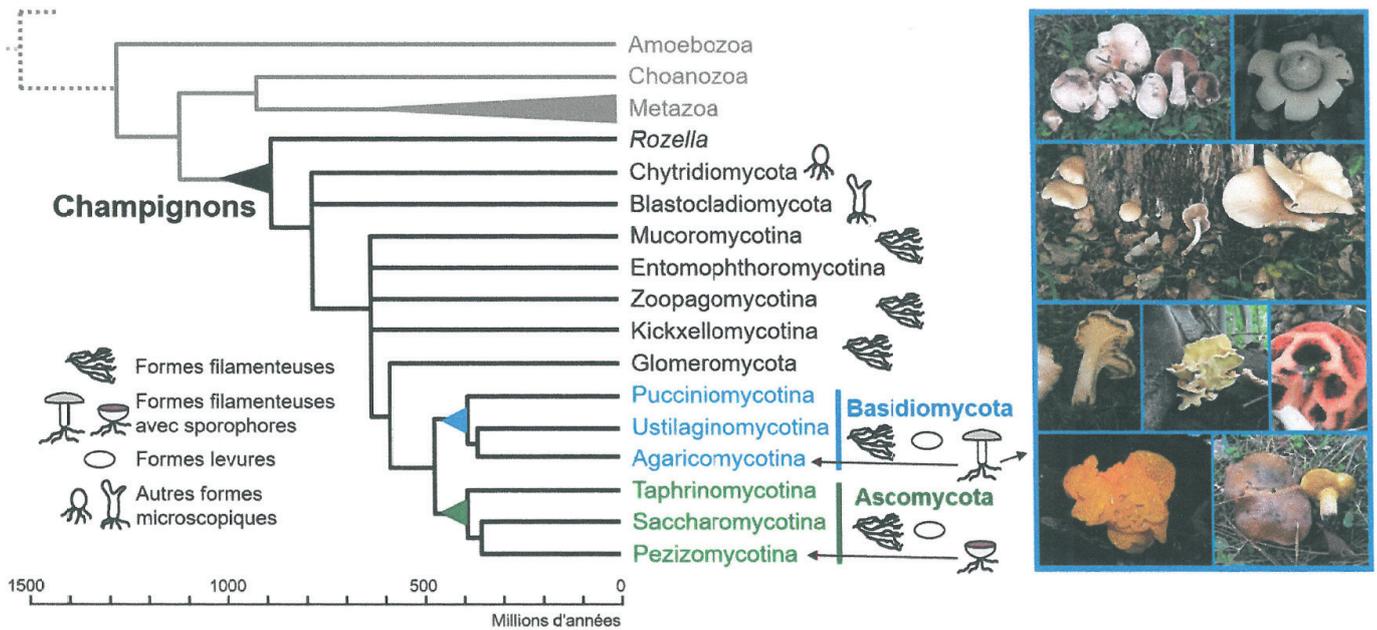


Fig. 1. Phylogénie simplifiée des champignons et illustration des formes trouvées dans les différents groupes. La phylogénie est d'après STAJICH *et al.* (2009) et basée sur JAMES *et al.* (2006). Les photos montrent des sporophores de quelques Agaricomycotina (Basidiomycètes)

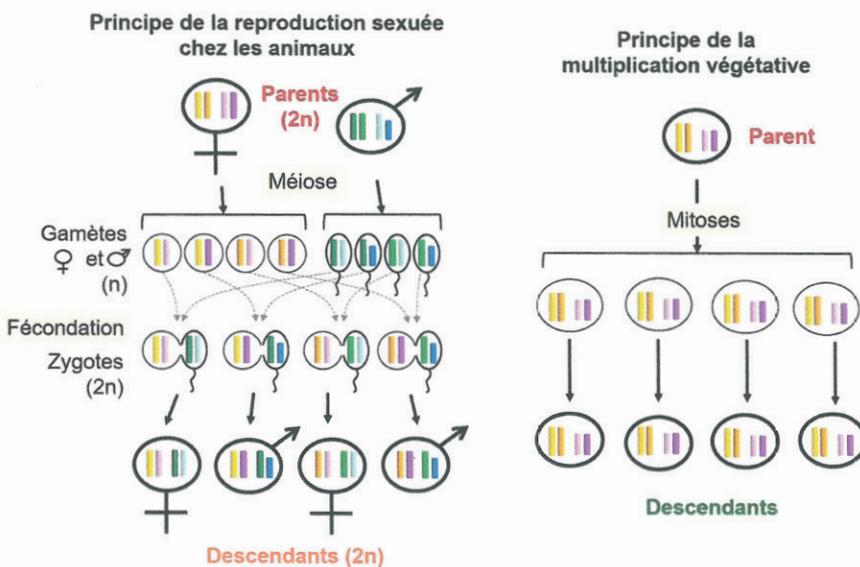


Fig. 2. Principe de la reproduction sexuée chez les animaux montrant ses étapes clés (méiose et fécondation) et principe de la multiplication végétative

comme on l'entend chez les animaux et les plantes par exemple.

Les deux modes de reproduction, reproduction sexuée et multiplication végétative, existent chez les champignons. La multiplication végétative des champignons se fait par simple fragmentation du mycélium (principe du bouturage), par sporulation de spores végétatives ou, chez les levures,

par bourgeonnement. Concernant la reproduction sexuée, la diversité des espèces, des groupes phylogénétiques et des formes de vie laisse supposer que ce mode de reproduction et la sexualité qui l'accompagne prennent des aspects très variés chez les champignons. La suite présente de manière simplifiée quelques éléments sur la reproduction sexuée et la sexualité des champignons.

I. Un exemple de reproduction sexuée chez les champignons

Les Basidiomycètes du groupe des Agaricomycotina sont les plus connus (voir photographies de «macromycètes», Fig. 1) et pris ici comme exemple (Fig. 3). La plupart de ces champignons vivent sous forme de mycélium secondaire dicaryotique (où deux noyaux haploïdes co-existent par cellule). Les mycéliums secondaires différencient des sporophores sur l'hyménium desquels se trouvent des basides. Ces basides sont d'abord (n+n) puis les deux noyaux fusionnent, c'est la caryogamie, donnant un zygote diploïde (2n). La méiose intervient ensuite et il en résulte quatre noyaux méiotiques haploïdes (n) dans la baside. Des spores haploïdes, incluant chacune un des noyaux méiotiques, se forment ensuite sur les stérigmates, des petites pointes sur la baside. Les spores sont ensuite libérées et disséminées. Les spores germent et produisent des mycéliums primaires (n). Deux filaments de mycéliums primaires fusionnent et un mycélium secondaire dicaryotique (n+n) apparaît. Le mycélium secondaire se développe et constitue le nouvel individu.

Une originalité est à noter chez ces Agaricomycotina : les deux étapes de la fécondation (plasmogamie et caryogamie) sont dissociées dans le temps conduisant à un état nucléaire dicaryotique particulier ($n+n$) pour le mycélium secondaire. La plupart vivent sous cette forme, soit en cours de fécondation ! Une autre originalité est l'absence de dimorphisme sexuel ici.

II. Des sexes différents chez les champignons ?

Une sexualité avec la différenciation de deux sexes différents, mâle et femelle, n'est pas très courante chez les champignons mais elle existe. Par exemple, *Allomyces arbusculus* (Blastocladiomycota/Blastocladales) a deux types de gamètes morphologiquement différents : des petits gamètes mâles et des gamètes femelles plus gros (Fig. 4A). Ces gamètes sont produits par des gamétocystes mâles et femelles. Les gamètes sont flagellés et la fécondation se déroule en milieu aquatique entre un gamète mâle et un gamète femelle.

Chez d'assez nombreux champignons du groupe des Pezizomycotina (Ascomycètes), un dimorphisme sexuel existe aussi. Ces champignons ne produisent, en général, pas de gamètes pour la fécondation. Ce sont alors par exemple les gamétocystes qui fusionnent lors de la fécondation (cas de la pézize par exemple, Fig. 4B). Un dimorphisme sexuel s'observe alors au niveau des gamétocystes. Coté femelle, des gamétocystes femelles surmontés d'une sorte de poil, le trichogyne, sont observés et coté mâle, un petit

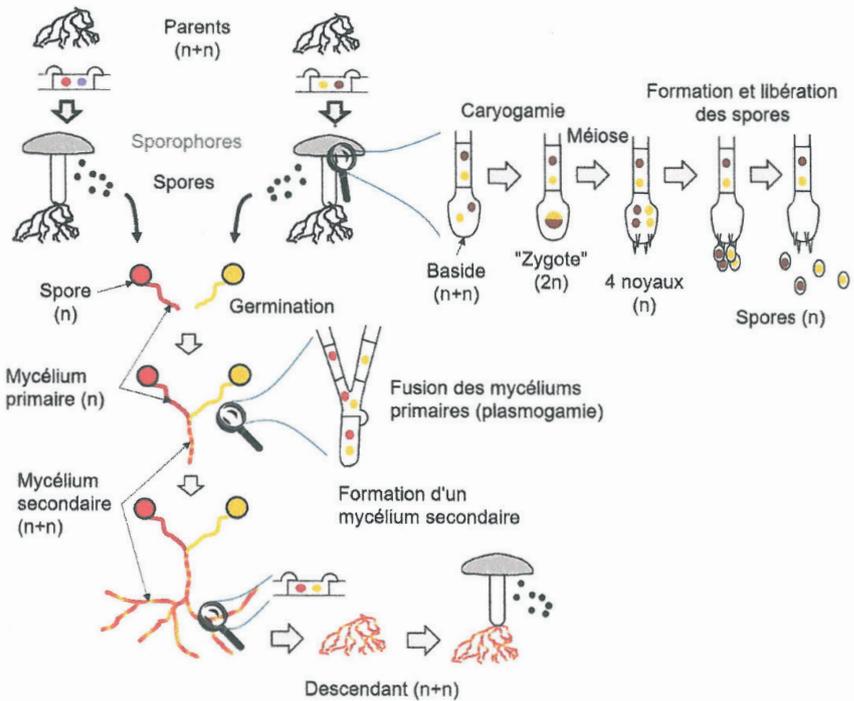


Fig. 3. Un exemple de reproduction sexuée chez les Basidiomycètes/Agaricomycotina

gamétocyste est différencié. La fusion se fait entre le gamétocyste femelle et le gamétocyste mâle au moyen du trichogyne (Fig. 4B).

Une sexualité de type mâle/femelle existe donc a priori chez les champignons. Cependant, beaucoup d'espèces de champignons avec ce type de sexualité sont monoïques et un individu porte donc (Fig 4A) à la fois des structures mâles et femelles rendant, en théorie, possible une autofécondation. Par ailleurs, une régression ou une simplification des structures mises en commun lors de la fécondation s'observe souvent chez les champignons. Lors de la reproduction,

gamètes et gamétocystes ne sont plus produits et la fécondation se fait simplement par la fusion de filaments haploïdes (Figs. 3 et 4C) comme c'est le cas chez les Agaricomycotina (Basidiomycètes) ou par la fusion de deux cellules chez les levures (Fig. 4D). Cette simplification ne laisse que peu de place à des différenciations morphologiques de type mâle et femelle qui n'existent alors pas.

La monoécie et l'absence de différenciation de structures mâles et femelles condamneraient-elles les champignons à pratiquer l'autofécondation (ou autogamie) ?

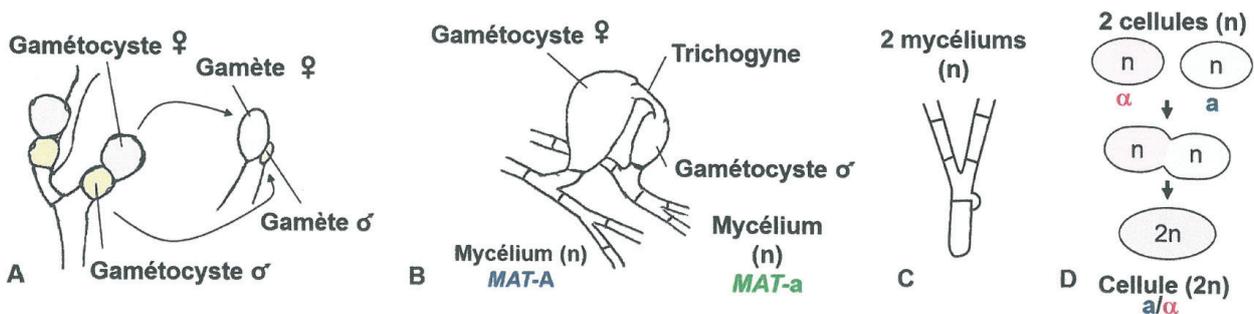


Fig. 4. Exemple de la variation de la fécondation chez les champignons. Fécondation avec dimorphisme sexuel (A) chez *Allomyces arbusculus* (Blastocladiomycota) et (B) chez la pézize (Ascomycota/Pezizomycotina). Fécondation sans dimorphisme sexuel (C) chez le coprin (Basidiomycotina/Agaromycotina) et (D) chez la levure de bière (*Saccharomyces cerevisiae* - Ascomycètes)

C'est effectivement le cas pour une petite proportion d'espèces dites homothalles, chez lesquelles aucun système n'intervient pour limiter l'autogamie. Cependant, chez un grand nombre d'espèces dites hétérothalles, un système d'incompatibilité sexuelle existe pour limiter l'autogamie.

III. Les systèmes d'incompatibilité sexuelle des champignons

Chez les champignons, la maximisation du brassage génétique, la limitation de l'autofécondation et la facilitation de la fécondation croisée lors de la reproduction sexuée s'opèrent par des processus de sexualité particuliers remplaçant le système mâle/femelle ou s'ajoutant à la différenciation de structures mâles et femelles. Ces processus sont le fait de divers systèmes d'incompatibilité sexuelle existant chez les champignons. Ces systèmes reposent sur un déterminisme génétique qui génère des types sexuels différents (*mating types* en anglais) parmi les individus d'une espèce. L'union, la fécondation ne peut se faire qu'entre deux entités (gamètes, gamétocystes, filaments ou autres selon les espèces) de types sexuels différents qui sont alors dits compatibles. Inversement, la fécondation n'aboutit pas entre deux entités de même type sexuel qui sont alors incompatibles. C'est une incompatibilité homogénique

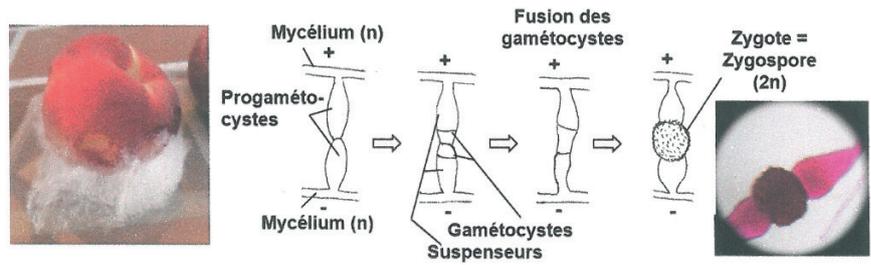


Fig. 5. Le déroulement de la fécondation chez *Mucor mucedo* (Mucoromycotina). La photographie de gauche montre un *Mucor* colonisant une pêche

car il y a incompatibilité lorsque les individus, les entités... qui fusionnent partagent les mêmes allèles sur le ou les gènes sur lequel ou lesquels reposent l'incompatibilité.

1. Systèmes d'incompatibilité sexuelle à deux types sexuels

Un système d'incompatibilité à deux types sexuels se rencontre dans plusieurs groupes de champignons. Ce système existe pour la plupart des Mucoromycotina, ces champignons filamenteux forment une catégorie de moisissures caractérisées par un aspect très cotonneux et volumineux. Ils se développent fréquemment sur les fruits (par exemple la moisissure grise des fraises). Leur fécondation consiste en la fusion de deux gamétocystes (Fig. 5) produits par des filaments de types sexuels différents appelés (+) et (-) et indifférenciables morphologiquement. Le principe est le même pour la plupart des Ascomycètes hétérothalles où l'incompatibilité repose en général sur un locus *MAT* avec deux allèles. Ainsi,

les cellules haploïdes de la levure de bière (*Saccharomyces cerevisiae*) se partagent en deux types sexuels α et α . La fécondation n'intervient qu'entre une cellule de type sexuel α et une cellule de type α (Fig. 4D). Chez les Ascomycètes différenciant des structures mâles et femelles comme la pézize, le système d'incompatibilité à deux types sexuels (A et a) se surajoute à la différenciation mâle/femelle (Fig. 4B).

2. Système d'incompatibilité sexuelle tétrapolaire

Le système d'incompatibilité sexuelle tétrapolaire se rencontre chez les Basidiomycètes. L'incompatibilité est contrôlée par deux gènes (ou locus ou facteurs) d'incompatibilité sexuelle appelés A et B. Ces gènes ne sont pas liés et sont multialléliques. Il y a fécondation, c'est-à-dire en l'occurrence fusion de deux mycéliums primaires haploïdes (Fig. 2), que si les allèles sont différents au locus A et au locus B. Par exemple, un mycélium primaire *A1B1* est compatible avec un

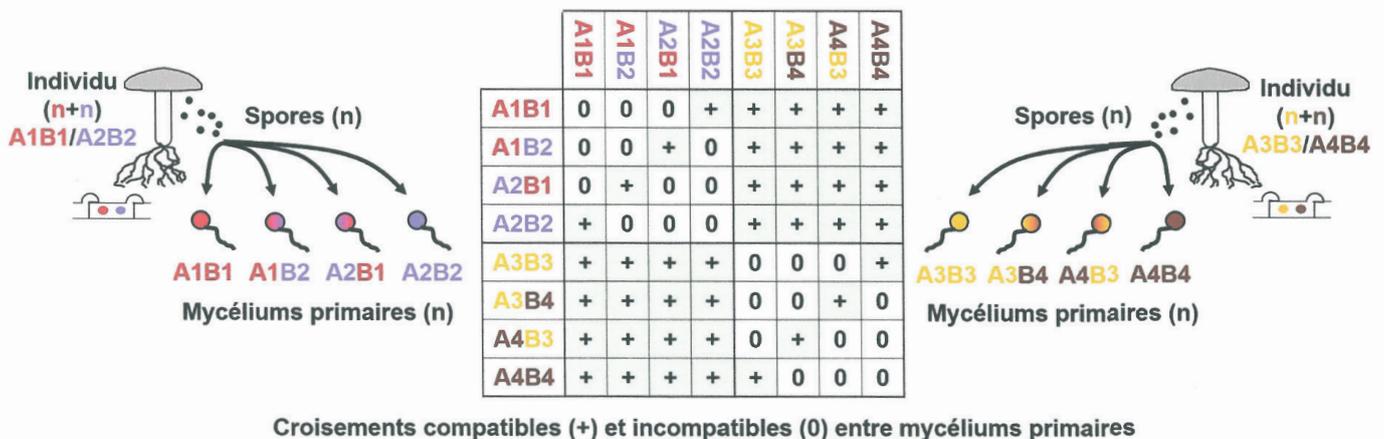


Fig. 6. Principe de la ségrégation des allèles des locus d'incompatibilité sexuelle A et B parmi les spores et les mycéliums primaires chez une espèce de champignon basidiomycète avec un système d'incompatibilité sexuelle tétrapolaire. Le tableau montre les croisements compatibles (+) et incompatibles (0)

mycélium *A2B2* et les deux fusionnent et donnent un mycélium secondaire (*A1B1 / A2B2*). Par contre, ce mycélium primaire *A1B1* est incompatible avec des mycéliums *A1B1*, *A1B2*, *A2B1*... (Fig. 6).

Avec ce système, un individu (par exemple un mycélium secondaire *A1B1 / A2B2*) produit des spores méiotiques et ensuite des mycéliums primaires haploïdes qui se partagent en quatre types sexuels (ou quatre pôles) différents (*A1B1*, *A2B1*, *A1B2* et *A2B2*). Ainsi, seulement 25% des croisements mycéliums primaires haploïdes provenant d'un même individu sont compatibles et 75% sont incompatibles, entravant donc l'autofécondation dans 75% des cas (Fig. 6).

Les locus *A* et *B* sont multialléliques. A l'échelle de toute la population d'une espèce tétrapolaire, il y a donc de multiples formes alléliques pour *A* (*A1*, *A2*, *A3*... à *An*) et pour *B* (*B1*, *B2*, *B3*... à *Bn*). Ainsi, comme les gènes *A* et *B* ne sont pas liés, chez une espèce de champignon comptant 10 allèles pour *A* et 10 allèles pour *B*, il y a 100 types sexuels différents soit 100 sexes ! Le plus souvent les espèces comptent une à quelques dizaines d'allèles pour *A* et pour *B* mais parfois c'est beaucoup plus (voir JAMES 2015). Ainsi, chez *Coprinopsis cinerea* – un basidiomycète coprophile habitant le fumier et les bouses – les nombres d'allèles différents sont estimés à 160 pour le locus *A* et à 79 pour le locus *B*. Cette espèce a donc 12 640 types sexuels différents (RAPER 1966, CASSELTON & OLESNICKY 1998). *Schizophyllum*

commune – un basidiomycète cosmopolite décomposeur du bois qui forme de petits sporophores hirsutes, blanchâtres et en forme d'éventails sur le bois – compte lui 23 000 types sexuels soit autant de sexes !

Pourquoi ces champignons ont-ils autant de types sexuels ? Dans le cas d'une sexualité avec deux types sexuels, mâle/femelle par exemple, chaque individu ne peut s'unir qu'avec 50% de la population... Une sexualité où il y a de nombreux types sexuels augmente théoriquement pour chaque individu le potentiel d'union, le choix de partenaires possibles et le potentiel de fécondation. En effet, avec quatre types sexuels, un individu peut s'unir avec 75% de la population et avec plusieurs centaines de types sexuels l'union peut se faire avec plus de 95% de la population, tout en faisant des fécondations croisées. Donc, l'efficacité de la reproduction sexuée pour l'espèce se trouve augmentée.

IV. En résumé la reproduction et la sexualité chez les champignons

Les champignons sont *a priori* des organismes très simples dans leurs formes. Ce sont des formes filamenteuses, des unicellulaires... Cependant, reproduction et sexualité prennent chez les champignons des aspects et des modalités très variés selon les groupes dont seulement quelques exemples ont été présentés ici. La sexualité des champignons diffère souvent beaucoup de ce qui est trouvé

chez les animaux et les plantes. Un dimorphisme séparant des structures mâles et femelles n'existe pas toujours chez les champignons. Par contre différents systèmes d'incompatibilités sexuelles originaux (avec parfois des centaines ou des milliers de types sexuels) et complexes dans leur déterminisme génétique interviennent pour maximiser le brassage génétique et augmenter l'efficacité de la reproduction.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BLACKWELL, M. 2011. – The fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 million species? *American Journal of Botany*, 98: 426-438.
- CASSELTON, L.A. & N. OLESNICKY. 1998. – Molecular genetics of mating recognition in basidiomycete fungi. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 62: 55-70.
- HAWKSWORTH, D.L. 2001. – The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited. *Mycological Research*, 105: 1422-1432.
- JAMES, T.Y. 2015. – Why mushrooms have evolved to be so promiscuous: Insights from evolutionary and ecological patterns. *Fungal Biology Reviews*, 29: 167-178.
- JAMES, T.Y. *et al.* 2006. - Reconstructing the early evolution of Fungi using a six-gene phylogeny. *Nature*, 443: 817-822.
- RAPER, J.R. 1966. – *Genetics of sexuality in higher fungi*. Ronald Press, New York, NY.
- STAJICH, J.E., M.L. BERBEE, M. BLACKWELL, D.S. HIBBETT, T.Y. JAMES, J.W. SPATAPHOA & J.W. TAYLOR 2009. –The fungi. *Current Biology*, 19: R840-R845.

Conférence présentée le 6 décembre 2023

Genèse d'une transition agroécologique devenue inéluctable

par J.P. Sarthou

Agronomie et Environnement UMR 1248 INRAE/Toulouse
INP-ENSAT

E-Mail : jean-pierre.sarthou @ inra.fr



I. Ce que la démographie humaine doit aux révolutions agricoles

Entre 3 000 et 1 000 ans avant notre ère, la première révolution agricole a permis aux Hommes du Néolithique de passer d'une agriculture itinérante, dite sur abattis-brûlis, à une agriculture post-forestière, beaucoup plus sédentaire. Elle consistait à mettre en culture des surfaces dont la fertilité était entretenue, en période de jachère, par le parcage nocturne des animaux ayant pacagé le jour sur des secteurs plus éloignés et donc largement déboisés. Ainsi, après avoir d'abord mis à contribution les arbres et donc le temps pour restaurer la fertilité du sol, c'est l'espace qui a été peu à peu utilisé pour apporter, via le déplacement des animaux, des éléments fertilisants sur une surface cultivée plus petite. Cette première révolution agricole entraîna une augmentation modeste de la démographie européenne, passée, en 20 siècles environ, de moins de 5 millions d'individus à une quinzaine. Le fort développement de la



sidérurgie vers l'an 1 000 de notre ère, fit le lit de la 2^e révolution agricole en permettant enfin d'acquérir des chariots et charrettes, jusque-là réservés aux armées et riches commerçants. Deux inventions majeures s'ajoutèrent à cela de façon parfaitement complémentaire : la faux, inventée quelque part en Europe centrale et permettant de décupler les surfaces fauchées dans la journée et donc les quantités de foin réalisées pour l'hiver, et la charrue à versoir, outil parfait pour incorporer au sol le fumier désormais plus abondant, puisque davantage d'animaux pouvaient être nourris et donc gardés à l'étable en hiver, et plus aisément transporté jusqu'aux champs. Cette 2^e révolution entraîna en Europe, en quelques décennies seulement, une forte augmentation de la force de travail et des surfaces cultivées, et permit l'introduction des céréales de printemps. Toutefois, la jachère occupait encore les deux tiers de celle-ci. En trois siècles seulement, la population européenne, mieux nourrie, avait été multipliée par sept et avoisinait les 100 millions

d'habitants quand les guerres et la peste bubonique provoquèrent, au 14^e siècle, son effondrement de presque 50%. La troisième révolution agricole s'est étalée sur une plus longue période : elle démarra à la Renaissance, en Flandres et en Angleterre, et se poursuivit jusqu'au début de la révolution industrielle dans les autres pays, *i.e.* début 20^e siècle pour le sud de l'Europe. Elle fut caractérisée par des inventions majeures en machinisme agricole (dont les principes de base sont encore ceux de la plupart des machines modernes : charrue réversible, barre de coupe à sections, semoirs volumétriques...), et par l'introduction de plantes fourragères (Fabacées, Brassicacées) en lieu et place de la jachère, réduite de ce fait à 15% seulement de la rotation. S'en sont suivies la première crise mondiale de surproduction agricole, par quasi-doublement de toutes les productions, et, de nouveau, une augmentation sensible de la population européenne, atteignant les 180 millions d'habitants. Enfin, aux lendemains de la 2^{de} Guerre Mondiale, des améliorations spectaculaires (plus que des inventions) en machinisme, sélection génétique, maîtrise des facteurs de croissance des animaux et végétaux (eau, engrais, produits phytosanitaires), ont caractérisé la quatrième révolution agricole du continent européen. Sa population a de ce fait elle aussi connu une augmentation spectaculaire, franchissant en seulement 50 ans la barre des 700 millions d'habitants. Au niveau mondial, pendant la même période,

deux faits soulignent l'importance déterminante qu'a eu l'intensification des techniques agricoles dans cette quatrième révolution, d'ampleur planétaire : la production agricole globale a été multipliée par 2,5 à partir d'une surface accrue de seulement 20%, et la surface nécessaire pour produire une quantité donnée de denrées agricoles a diminué de 70% (FAO, 2018). La conséquence démographique fut tout aussi spectaculaire avec une population mondiale passée de 2,5 avant la 2^{de} Guerre Mondiale à quelque 6 milliards en l'an 2000. Ce rapide aperçu de l'impact des progrès dans la maîtrise technique des systèmes de production agricole sur notre démographie, parallèlement bien-sûr aux progrès dans le domaine médical, amène à considérer qu'aujourd'hui un être humain sur deux sur Terre doit son existence à cette Révolution Verte.

II. Le visage à double face de l'intensification agricole de type industriel

1. Des aspects positifs qui furent rapidement perceptibles

Cette évolution présente des côtés très positifs : **i)** baisse de la part du budget des ménages consacrée à l'alimentation (environ 30% dans les années 1950, autour de 18% aujourd'hui), ce qui a permis le développement des loisirs, du tourisme et des équipements personnels 'high-tech' ; **ii)** préservation de plus d'1 milliard d'hectares d'espaces naturels, qui seraient *a priori* en culture aujourd'hui si les rendements des céréales étaient restés au niveau de ceux des années 1950 ; et **iii)** en corollaire, abaissement à 3% seulement de la part de l'alimentation des pays développés provenant d'espèces sauvages. La baisse de la surface agricole alimentaire mondiale nécessaire par habitant, qui était de plus d'1,5 ha dans les années 1950 et de seulement 0,65 ha en 2018, se poursuit de nos jours encore du fait de la fin de la forte croissance des surfaces agricoles mondiales d'une part et de la forte croissance nette de la démographie mondiale (+ 220 000 personnes quotidiennement) d'autre part. Cependant, les moyens employés

pour assurer l'alimentation de la population mondiale par intensification « conventionnelle » (utilisation importante d'intrants d'origine industrielle) de la production agricole, ont un coût important d'un point de vue énergétique, environnemental et agronomique, et représentent autant d'impasses qu'il convient de dépasser.

2. Impasses énergétiques

D'un point de vue énergétique, c'est évidemment au lendemain de la 2^{de} Guerre Mondiale et en une dizaine d'années seulement, que, dans les pays industriels comme la France, l'énergie culturelle est devenue presque exclusivement de nature industrielle alors qu'elle était presque exclusivement de nature biologique au début du 20^e siècle. L'énergie culturelle est l'énergie qui doit être injectée, sous forme de puissance animale, humaine ou mécanique et d'intrants de toutes natures, dans le système de production afin d'en assurer le fonctionnement et donc la production de denrées. Autrement dit, la production agricole est passée, en un siècle, de quasi 100% d'autosuffisance énergétique à quasi 100% de dépendance aux énergies fossiles et fissiles. Quant à la quantité, en valeur absolue, d'énergie culturelle investie dans l'acte de production, elle est restée sensiblement la même sur cette même période, soit entre 250 et 300 PJ. En revanche, une touche positive, qui va à l'encontre des messages colportés par de nombreux écologistes, vient clore ce rapide aperçu du bouleversement du contexte énergétique de l'agriculture : grâce au quasi quadruplement de l'efficacité énergétique des machines par rapport à celle des animaux et des Hommes, il y a eu, toujours sur cette période d'un siècle, doublement du taux de retour énergétique de l'agriculture : pour 1 unité d'énergie culturelle investie, deux étaient récupérées au début du 20^e siècle contre quatre de nos jours.

3. Impasses environnementales

Plusieurs problèmes environnementaux résultent de l'intensification industrielle de la production agricole. Le plus visible d'entre eux est la survenue de marées vertes, désormais fréquentes

dans l'hémisphère nord. Elles résultent non seulement de la fuite d'ions nitrate des parcelles cultivées et des élevages intensifs, comme cela est régulièrement rappelé dans les médias (mais aussi des stations d'épuration des zones touristiques côtières !), mais également de celle de phosphates adsorbés sur les particules d'argiles, elles-mêmes emportées dans les rivières par les pluies érosives. Générant beaucoup de particules organiques en décomposition, elles-mêmes support d'une intense activité microbienne consommatrice d'oxygène dissout, ces marées aboutissent *in fine* à l'asphyxie des zones touchées et donc à l'appauvrissement des écosystèmes marins côtiers, de plus en plus touchés par ces « zones marines mortes ». Un autre phénomène fortement médiatisé depuis quelques années est la forte charge en pesticides des cours d'eau de la très grande majorité des régions du monde concernées par l'agriculture intensive. En France, 15 à 36% des échantillons d'eau prélevés en rivières ont une teneur totale en pesticides supérieure à 0,5 µg/l, seuil limite de potabilité de l'eau. Problématique proche puisqu'elle en est en partie la cause, la contamination des sols par les pesticides est également préoccupante, y compris dans les milieux semi-naturels (haies, prairies) et les parcelles en agriculture biologique. Une campagne inédite au niveau européen a été menée en France en 2018 et 2019, afin de dresser un premier état des lieux national des pesticides dans l'air. Au total, 75 substances actives différentes ont été mises en évidence, dont 32 jugées « prioritaires » par l'ANSES en raison de leurs effets potentiellement cancérigènes ou perturbateurs endocriniens. Victime de cette pollution omniprésente mais aussi de la destruction de ses habitats, la biodiversité subit sa sixième extinction massive dans l'histoire de la Terre, mais la première d'origine humaine. Son érosion est vertigineuse à l'échelle mondiale et l'agriculture industrielle en est la première responsable : quelques dizaines d'espèces disparaissent chaque jour, pour la plupart avant même qu'elles n'aient été décrites (estimations par extrapolation à partir des surfaces

forestières tropicales qui disparaissent quotidiennement pour mise en culture), soit à un rythme 100 à 1 000 fois plus rapide que la moyenne des cinq précédentes extinctions massives. Les systèmes de production agricole, particulièrement les plus industrialisés, participent aussi activement au dérèglement climatique, en étant responsables de 19 à 24% des émissions de gaz à effet de serre (GES) au niveau mondial. Les principaux GES émis par les activités agricoles sont le CO₂, le CH₄ et le N₂O, tous trois favorisés par les pratiques intensives. Cette part dans les émissions totales de GES s'élève à 34% dès lors que l'ensemble du système agri-alimentaire mondial est considéré.

Ce dérèglement climatique provoque, dans les parcelles cultivées, des événements érosifs hydriques et éoliens de plus en plus importants à mesure que les pluies et sécheresses s'accroissent, et que les sols perdent leur humus par excès de travail du sol. La quantité de particules de sol les plus fines, déterminantes pour leur fertilité, qui terminent leur course dans les mers et océans du globe, s'élèverait annuellement à 26 milliards de tonnes, soit l'équivalent de la couche arable de la surface agricole utile de la France perdu tous les 4 ans. En Europe, les régions agricoles méditerranéennes subissent des taux de perte annuelle de sol allant jusqu'à 50 t/ha. Pour parachever ce sombre tableau, un sixième des sols agricoles mondiaux ont une espérance de vie inférieure à 100 ans, et un tiers une espérance de vie inférieure à 200 ans (l'espérance de vie correspondant à la durée nécessaire à la perte par érosion de toute la couche arable).

4. Impasses agronomiques

La production agricole elle-même en arrive à être entravée, dans son fonctionnement purement biophysico-chimique, par les conséquences de son modèle industriel. Les sols de nouveau, pâtissant de la perte de matière et perdant de ce fait de leur profondeur et de leur fertilité (phénomène aggravé par une baisse consécutive de leur capacité de rétention hydrique), voient les rendements des cultures qu'ils hébergent diminuer de façon

proportionnelle à l'intensité de leur érosion annuelle. Ainsi, il a été estimé, toutes cultures confondues, que les rendements chutent de 0,1% par tonne de sol perdu, ce qui, dans les régions françaises les plus affectées par l'érosion (Bretagne, Hauts de France, sud Nouvelle-Aquitaine, ouest Occitanie), correspond, sur un pas de 10 ans seulement, à une baisse du potentiel (de 70 quintaux/ha en moyenne) de 2 à 2,5 qx/ha. Le même principe de perte de potentiel de production, mais du fait de la baisse de la teneur moyenne des sols en humus (qui fournit des éléments nutritifs aux plantes dont les nitrates), est observé pour la quasi-totalité des sols cultivés du monde. Cela entraîne une utilisation toujours plus importante d'engrais azotés de synthèse, aggravant par-là les émissions de CO₂ et surtout de N₂O. L'industrialisation des systèmes de culture a également conduit à l'augmentation de la taille moyenne des parcelles et par conséquent à un appauvrissement en habitats semi-naturels (haies, talus, fossés, chemins, mares), de même qu'à une simplification des assolements à l'échelle d'un territoire. Cette transformation des paysages ruraux, devenus plus homogènes, a entraîné une forte diminution de la biodiversité fonctionnelle et particulièrement des populations de pollinisateurs et d'ennemis naturels des ravageurs des cultures, et de leurs services écosystémiques associés. Les conséquences en sont respectivement une baisse des rendements des cultures à pollinisation entomophile et une augmentation de la dépendance aux traitements insecticides pour réguler les ravageurs. Cette augmentation de la dépendance aux substances actives « -cides » (herbicides, fongicides, insecticides, molluscicides, rodenticides, nématicides...), entraîne l'apparition de résistances chez de plus en plus d'espèces de bioagresseurs. Si les premiers cas sont apparus peu avant la 2^{de} Guerre Mondiale, leur nombre ne cesse d'augmenter et il était par exemple recensé en 2000, plus de 530 espèces de ravageurs résistants à au moins une substance active. Ces différents phénomènes cumulés les uns aux autres

aboutissent aujourd'hui en Europe et aux Etats-Unis à un ralentissement net de la progression du rendement des principales cultures, ralentissement proche de la stagnation en France.

III. Le paradigme agroécologique, 5^e révolution agricole ?

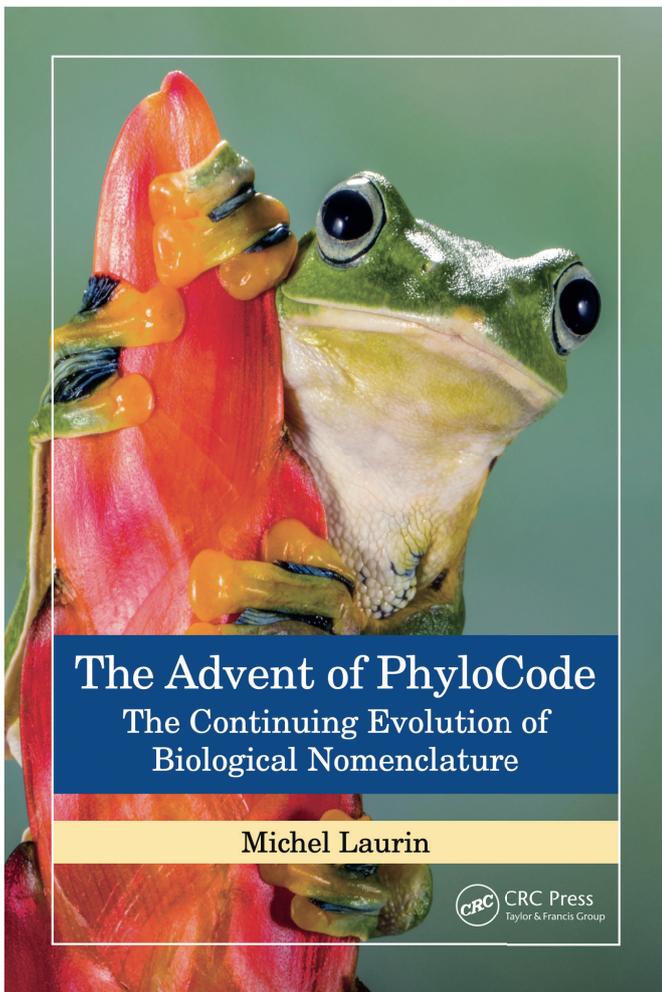
Ainsi, les activités de production agricole conventionnelle font état, à l'échelle mondiale, de signes inquiétants de faiblesse intrinsèque mais aussi de conséquences environnementales qui, à court ou moyen termes, nuisent à leurs propres performances et à leur durabilité. Les démographes nous annoncent une population mondiale de quelque 9 milliards d'habitants à l'horizon 2050, ce qui, traduit en termes alimentaires, signifie que notre espèce *Homo sapiens* aura, en seulement 50 ans (2000 à 2050), produit et consommé autant de nourriture que ce que tous les Hominidés ont récolté, produit et consommé depuis leur apparition il y a environ 5 millions d'années, jusqu'à l'an 2000. Il apparaît alors comme incontournable d'engager nos systèmes agricoles sur une voie qui pourrait sembler comme étant déjà connue puisque fondée sur les services écosystémiques comme moyens de pourvoir aux bonnes conditions biophysiques de production. Mais en réalité, cette voie doit aller et est potentiellement capable d'aller bien au-delà de ce qu'a connu l'agriculture avant l'avènement massif des fertilisants et pesticides de synthèse au cours du 20^e siècle. Cette voie est celle de l'agroécologie, donc de l'intensification écologique de l'acte de production agricole. Elle se nourrit d'une part des avancées des recherches à l'interface des sciences agronomiques et écologiques, et d'autre part des savoirs et expériences des agriculteurs et paysans du monde, pour proposer des systèmes de production qui soient durables sur les axes environnemental, agronomique, économique mais aussi social. Cette agriculture est en marche, de plus en plus de preuves existent sur le terrain, de mieux en mieux expliquées par la recherche scientifique.

Analyse d'ouvrage/Book review

The Advent of PhyloCode. The Continuing Evolution of Biological Nomenclature. xv + 209 p., CRC Press, Boca Raton, 2024.
Par MICHEL LAURIN

Analyse par Pascal Tassy

Muséum national d'Histoire naturelle (CR2P, CNRS-MNHN-SU),
et Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse. E-Mail : pascal.tassy@mnhn.fr



Le paléontologue Michel Laurin, spécialiste de l'évolution des vertébrés et particulièrement des tétrapodes, se penche dans ce livre sur un aspect de la taxinomie : la nomenclature. Aspect généralement considéré comme rébarbatif. La création et la manipulation des noms des taxons sont en effet régies par des règles édictées par cinq Codes (présentés par l'auteur pp. 54-65 : Codes de nomenclature zoologique, botanique, des plantes cultivées, des prokaryotes et des virus). Auxquels

s'ajoute le *BioCode*, tentative d'un code universel qui a échoué (p. 65-67). Enfin vint le code phylogénétique, le PhyloCode dont Laurin est l'un des avocats les plus actifs depuis une vingtaine d'années. Ce code phylogénétique préconise une révolution dans nos usages, où le sens des noms des taxons est défini dans un contexte phylogénétique en abandonnant le langage traditionnel ou en redéfinissant des termes anciens.

L'avènement du PhyloCode, le livre (*Advent of PhyloCode*), est d'abord une histoire des conceptions élaborées au fil des millénaires depuis que l'homme classe, c'est-à-dire regroupe et nomme les êtres vivants qu'il côtoie, en fonction de divers critères. De la sorte, avant de définir la nature et les propriétés du PhyloCode (4^e partie, p.123) sont explorés les fondamentaux de la taxinomie, d'abord fixiste et uniquement classificatoire devenue ensuite évolutive et donc phylogénétique. On lira avec intérêt l'analyse détaillée de l'œuvre classificatoire due à Aristote. Il est plaisant de voir son *Histoire des Animaux* et les regroupements préconisés par le philosophe transcrits sous forme d'un arbre consensus majoritaire qui s'étend sur deux pages (figure 1.2, pp. 28-29).

Avec l'évolutionnisme le problème de la classification prend une tout autre dimension. Caractères partagés et regroupements sont dus à l'évolution. Naissent alors les arbres phylogénétiques et les classifications qui en découlent. Autrement dit, des noms de taxons conçus dans un contexte fixiste (que Laurin qualifie de « métaphysique intuitive » héritée d'Aristote (p. 32)) sont transférés dans un autre univers, celui de l'hypothèse scientifique, ici de la taxinomie. Ce qui ne va pas sans mal. Que ce soit dans un contexte fixiste ou dans un contexte évolutif, les groupes et leurs noms ne sont pas les mêmes selon les auteurs et les époques : la recherche en matière de biodiversité et de classification ne s'est jamais arrêtée. Que les groupes soient nommés en fonction de leur attribution à une catégorie taxinomique (*rank-based* selon Laurin) ou bien en fonction de leur structure phylogénétique (sans rang taxinomique) – la structure phylogénétique, c'est l'arbre de parenté – ils font face au paradoxe de la stabilité d'un système de codification face au changement de leur composition en fonction du progrès dans la connaissance phylogénétique. Les deux concepts logiques mis en jeu sont

la « compréhension » des groupes [leur définition, c'est-à-dire le ou les caractère(s)] et leur « extension » (les objets auxquels s'appliquent le ou les caractères(s)). Comment réduire l'instabilité des noms et de leur sens ? Laurin répond dans les chapitres 2, 3 et 4 consacrés aux classifications traditionnelles et phylogénétiques (pp. 67-68, 90-92, 105-108, 130-135, 145-148). Il reste que même les praticiens du PhyloCode, publié en 2020 après bien des débats, ne sont pas d'accord sur tout. Par exemple dans le cas de chacun de deux groupes frères, le *total group* (les espèces actuelles et toutes les espèces éteintes – *stem group* – appartenant au groupe) et le *crown group* (les seules espèces actuelles) n'ont pas le même nom. Les

Mammalia pour le *crown group* et les Pan-Mammalia ou bien les Synapsida (choix de Laurin) pour le *total group*. Quant au groupe frère des Mammalia, faut-il le dénommer Reptilia ou Sauropsida (oiseaux inclus dans les deux cas) ? Je laisse au lecteur le soin de découvrir la solution. MICHEL LAURIN ne craint pas d'évoquer et d'expliquer toutes les controverses actuelles dans le chapitre 6 intitulé précisément *Controversies*. Bref, la lecture de cet ouvrage qui ouvre toutes grandes les portes non seulement de la nomenclature mais aussi de la taxinomie – et donc de la phylogénétique – est riche en enseignements de toutes sortes.

Analyse d'ouvrage/Book review

Tolkien et les sciences

par ROLAND LEHOUCQ, LOÏC MANGIN & JEAN-SEBASTIEN STEYER eds ;

illustrations d'ARNAUD RAFAELIAN 2019

Belin, Paris

384 pp. Prix : 35 Euros

Analyse par Michel Laurin

CR2P, CNRS/MNHN/Sorbonne Université, Centre de Recherches en Paléontologie - Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

E-Mail : michel.laurin@mnhn.fr

Ce livre, coordonné par trois scientifiques passionnés par la vision scientifique de TOLKIEN, présente cet univers à travers 40 chapitres organisés en six sections (Fig. 1). Il connut un tel succès qu'il fut traduit en anglais (LEHOUCQ *et al.* 2021) par TINA KOVER (Fig. 2) ; la version anglaise porte le même titre principal (hors sous-titre) que celui de GEE (2014), avec lequel il ne faut pas le confondre ! Les belles illustrations d'Arnaud Rafaelian, monochromes et en couleur dans la version

française électronique (pas en couleur dans la version anglaise imprimée) ont dû contribuer au succès du livre. L'analyse qui suit s'applique aux deux éditions du livre, mais la pagination réfère à l'édition française, sauf mention contraire.

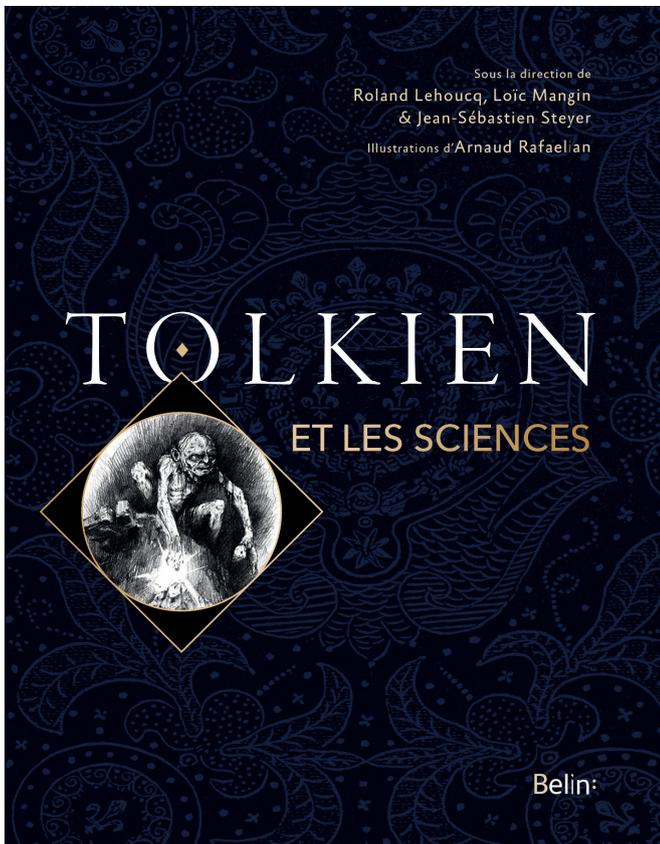


Fig. 1. Couverture de l'édition française

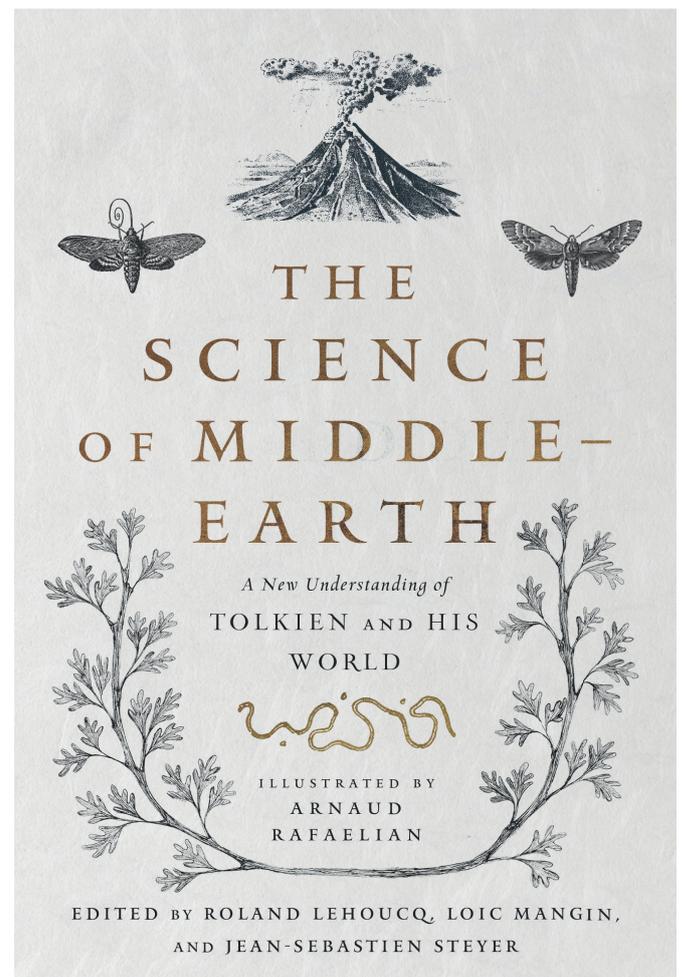


Fig. 2. Couverture de l'édition anglaise

Il peut paraître surprenant que des scientifiques aient coordonné un tel ouvrage. En effet, Roland Lehoucq est astrophysicien au CEA, Loïc Mangin est Rédacteur en Chef adjoint du magazine *Pour La Science*, alors que Jean-Sébastien Steyer est paléontologue, chercheur CNRS au CR2P. Cette surprise se dissipe rapidement à la lecture du livre, car le chapitre introductif, par Isabelle Pantin (historienne, Professeur émérite de l'ENS), souligne que TOLKIEN s'intéressa tôt dans sa vie à la paléontologie et à la zoologie (p. 14). Ceci explique peut-être que la 6^{ème} section du livre, intitulée « Un bestiaire fantastique », soit la plus développée, avec 11 chapitres. Cette analyse d'ouvrage mettra l'accent sur les aspects biologiques et paléontologiques que je maîtrise et qui sont particulièrement bien développés dans les sections 5 (« Des personnages étonnants ») et 6.

La première section du livre s'intitule « La construction d'un monde ». Elle comporte six chapitres qui traitent de la vie de TOLKIEN et de son impact sur son œuvre. Elle aborde la sociologie, la mythologie, la politique, les langues et la philosophie.

La seconde section, composée de quatre chapitres, s'intitule « Un ancrage dans l'espace et le temps ». Elle porte sur l'archéologie, l'histoire, la linguistique et la mythologie de la corruption et de la dépendance. Le chapitre intitulé « Vestiges archéologiques et cités enfouies », par Vivien Stocker, une « spécialiste de TOLKIEN », relate l'influence de l'Égypte antique, et peut-être de la Mésopotamie, dans l'architecture de la ville de Minas Tirith (capitale de Gondor pendant le 3^{ème} âge, dans l'œuvre de TOLKIEN). Entre autres exemples, l'auteur cite le seul phare dans toute l'île de Númenor, qui rappelle le phare d'Alexandrie, ainsi que des mausolées où sont inhumés les souverains de Gondor, qui rappellent les sépultures des souverains ptolémaïques, censés être situés près du tombeau d'Alexandre le Grand (qui régna en 336-323 av. J.-C.). Ce tombeau disparut, selon Stocker, lors d'un tremblement de terre en 365 apr. J.-C., mais d'autres causes ont été invoquées dans la littérature, dont des dégradations commises, entre autres, par des chrétiens, un conflit armé en 272 apr. J.-C. (ERSKINE 2002 : 179), ainsi qu'un tsunami ayant détruit de nombreux bâtiments et monuments, à la suite desquels on aurait oublié l'emplacement du tombeau. En fait, tout ceci est assez hypothétique car on ignore même quand la localisation de ce tombeau fut oubliée (ERSKINE 2002 : 178). Ce passage fut mal traduit dans la version anglaise (p. 66), qui date ainsi malencontreusement ce tremblement de terre à... 365 av. J.-C., soit avant la naissance d'Alexandre ! Ce chapitre comporte aussi une confusion (très commune) entre archéologie et paléontologie, comme l'atteste cette phrase (p. 80) : « L'intérêt de TOLKIEN pour l'archéologie n'est pas qu'une supposition. Il est rapporté qu'enfant, il trouva un fossile de mâchoire (qu'il suppose alors provenir d'un dragon !) lors d'un séjour sur la côte de *Lyme Regis* ». Il faut préciser que Lyme Regis, située sur la côte sud de l'Angleterre, est un des premiers sites paléontologiques où des reptiles jurassiques furent trouvés, notamment par Mary Anning (1799-1847), qui y récolta des ichthyosaures, plésiosaures et ptérosaures, dont plusieurs furent étudiés par le fameux géologue et paléontologue William Buckland (e.g., BUCKLAND 1829).

La troisième section du livre, intitulée « Un environnement complexe », comporta quatre chapitres sur les paysages (approche géomorphologique), la géologie, les volcans, et le climat. Le chapitre sur la géomorphologie, par Stephen Giner, indique que TOLKIEN s'est clairement inspiré du mythe de l'Atlantide (qui remonte à Platon), dans l'histoire de l'engloutissement de Númenor.

Le chapitre sur la géologie, par Loïc Mangin, inclut une surprenante assertion (p. 127) ; dans une description d'une tentative antérieure de reconstitution géologique de la Terre du Milieu par Margaret Howes, Mangin déclare : « elle retrace l'évolution de la géographie de la Terre du Milieu depuis la chute de Morgoth, à la fin du Premier Âge, jusqu'aux dernières glaciations du Pléistocène, ce qui correspond à une période qui s'étend de 95 000 à 65 000 ans ». On peut donc en déduire que Howes plaçait la fin du Premier Âge avant les dernières glaciations du Pléistocène, ce qui ne colle pas avec les données archéologiques ; imaginez, une civilisation avec une métallurgie avancée ayant existé il y a plus de 65 ka (milliers d'années) ! Mais ça ne colle pas non plus aux données paléoclimatologiques, car la dernière glaciation du Pléistocène ne s'est pas terminée il y a 65 ka, mais plus proche de 12 ka environ (WAIS Divide Project Members 2015), et elle avait commencé bien avant, vers 115 ka (NEEM community members 2013). Par contre, la suggestion que la caverne du dragon à Erebor est un tunnel de lave (p. 129) est plausible. En effet, ces tunnels, connus entre autres à Hawaï (Fig. 3), aux Açores, aux Canaries, en Californie et à La Réunion, peuvent atteindre de grandes tailles. L'auteur conclut (p. 133) que « Si TOLKIEN ne s'est pas inspiré de la géographie terrestre, l'inverse est peut-être vrai ». Cette double assertion n'est que partiellement exacte. En effet, à l'ouest de l'Irlande, des structures géologiques sous-marines ont été officiellement nommées d'après l'œuvre de TOLKIEN ; l'auteur mentionne le monticule Lórien, les bancs Fangorn et Edoras, la crête Isengard et les monts Rohan, Gondor et Eriador. Par contre, TOLKIEN s'est effectivement inspiré de la géographie terrestre dans au moins deux cas : les grottes scintillantes d'Aglarond,



Fig. 3. Entrée d'un tube de lave dans le parc national Hawaï (la couleur orangée provient du ciel, la photo étant prise de l'intérieur du tube). Photo du domaine public, téléchargée de https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Close-up_of_a_skylight_on_coastal_plain_with_lava_stalactites_forming_on_the_roof_of_the_tube.jpg

fondées sur les grottes des Gorges de Cheddar (Somerset, Angleterre) et les Montagnes brumeuses, inspirées des Alpes (LARSEN 2021 : 10).

Le chapitre sur les volcans, par Laurent Stieltjes, mentionne que la vallée de Tumladen, dans laquelle se trouve la cité de Gondolin, semble être une caldera (une dépression qui s'est formée par effondrement, suite à une éruption volcanique importante ; Fig. 4). Selon l'auteur, TOLKIEN s'est surtout inspiré de légendes vikings, dont la fameuse légende du Ragnarök, pour ses descriptions de volcans (p. 134). Le parallèle entre Sauron et le dieu Romain Vulcain, qui forgent tous les deux dans des volcans (même si les objets les plus connus ayant été forgés par Sauron sont les anneaux de pouvoir, plutôt que des armes), est intrigant (p. 135).

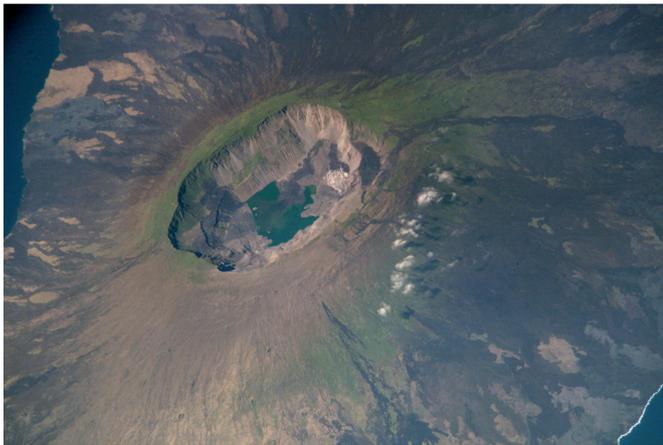


Fig. 4. Caldera du volcan La Cumbre (Galapagos), photographiée de la station spatiale internationale. Cette caldera est relativement petite mais profonde ; certaines ont un diamètre bien plus important, comme celle de Yellowstone (Wyoming) ou du Ngorongoro (Tanzanie). Photo du domaine public, téléchargée de https://commons.wikimedia.org/wiki/File:La_Cumbre_-_ISS.JPG

Le dernier chapitre de la troisième section est un essai de reconstitution du climat de la Terre du Milieu par Dan Lunt. L'auteur utilise les mêmes méthodes de simulation numérique pour reconstituer les climats de la Terre pré-industrielle (vers 1800-1850), la terre pendant la fin du Crétacé, et la Terre du Milieu, pour un total de trois mondes modélisés, mais seulement dans la version anglaise, car les deux éditions diffèrent, peut-être parce que l'auteur, un climatologue en poste à l'Université de Bristol, a dû rédiger sa contribution en anglais. Quoi qu'il en soit, la version française ne mentionne que la simulation du climat de la Terre du Milieu ; ce paragraphe discutera donc la version anglaise, plus étoffée, et se réfère à sa pagination. On y apprend que l'atmosphère pré-industrielle contenait environ 280 parts par million (ppm) de CO₂ mais que l'atmosphère actuelle en contient 397 ; c'est donc une augmentation de 42%, probablement due essentiellement aux effets anthropiques, dont bien sûr la combustion des énergies fossiles (charbon, pétrole et gaz naturel), un sujet brûlant d'actualité ! Pire, si les rythmes de consommation d'hydrocarbures se maintiennent, la concentration de CO₂ pourrait monter à 560 ppm d'ici 2050 (p. 139). Lunt utilise malheureusement l'expression « Dinosaur Earth » et place la crise de la fin du Crétacé (K/Pg,

pour Crétacé/Paléogène, ou K/T, pour Crétacé/Tertiaire, dans les études plus anciennes) à -65 Ma ; il ajoute même que cet événement élimina les dinosaures (p. 128). Il commet ainsi une double maladresse, car d'une part, les dinosaures sont loin d'être éteints (LAURIN 1998), puisqu'ils sont représentés aujourd'hui par environ 10 900 espèces d'oiseaux (voir <https://birdsoftheworld.org/bow/home>, consulté le 26 janvier 2023), et parce que la fameuse crise K/Pg, probablement causée par la chute de la météorite de Chicxulub (Yucatan, Mexique, Fig. 5) et l'intense volcanisme des trapps du Deccan (Inde), a eu lieu il y a environ 66 Ma (BRUSATTE 2021). La simulation suggère que le climat du Comté (Shire, dans la version anglaise) était similaire à celui de la Biélorussie, alors que le climat de Mordor s'approcherait particulièrement de celui de Los Angeles et de l'ouest du Texas.

La quatrième section du livre, intitulée « Des milieux grandioses », comporte six chapitres, traitant de botanique, d'espaces souterrains (grottes et mines), de pierres précieuses, de métallurgie, d'invisibilité, et de la composition de l'Anneau Unique.

Les humanoïdes de TOLKIEN sont présentés dans la section 5, intitulée « Des personnages étonnants », qui comporte neuf chapitres. Le premier, par Luc Perino, porte sur la médecine en Terre du Milieu. Il mentionne (p. 205) que les elfes ne connaissent pas la sénescence. Ce phénomène surprenant est pourtant biologiquement plausible, mais pas forcément chez des hominidés ; on a longtemps cru que certains animaux actuels, comme les tortues, étaient exempts de sénescence, même si des travaux récents remettent cette hypothèse en question (WARNER *et al.* 2016). En fait, certains modèles suggèrent même qu'une « sénescence négative » puisse apparaître dans certaines circonstances. Une sénescence négative se définit par un taux de décès décroissant avec l'âge, après la maturité sexuelle et en général, une fécondité augmentant avec l'âge (à l'inverse de ce qui est observé chez les mammifères). Certaines études (e.g. VAUPEL *et al.* 2004) prétendent même que ce



Fig. 5. Reconstitution artistique de la chute de la météorite de Chicxulub, il y a 66 Ma. Peinture de Donald E. Davis. Image du domaine public téléchargée de https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Chicxulub_impact_-_artist_impression.jpg

phénomène pourrait être répandu ; des cas seraient connus chez les mollusques (gastéropodes marins et bivalves), oursins, et même parmi les vertébrés (myxines, certains téléostéens et squamates) ! Ceci s'explique, entre autres, par une taille et une vigueur augmentant avec le temps, ce qui protège, entre autres, des prédateurs. Ces conditions surviennent notamment chez des vertébrés ectothermes à croissance indéterminée, comme chez les squamates, crocodiliens et tortues. Chez ces taxons, la fécondité peut également augmenter avec le temps. Cependant, la tendance qu'ont les structures biologiques (donc, les organes) à se dégrader au fil du temps est peut-être universelle. Les meilleurs candidats pour une sénescence nulle ou négative sont donc les organismes qui peuvent réparer ou renouveler leurs organes. Ceci inclut, par exemple, les arbres qui renouvellent leurs feuilles et produisent de nouvelles branches et racines tout au long de leur vie (VAUPEL *et al.* 2004 :349). Donc, les elfes presque éternels de TOLKIEN ne sont que partiellement biologiquement plausibles.

Le second chapitre de cette section, par Jean-Sébastien Steyer, s'intitule « Pourquoi les hobbits ont-ils de gros pieds poilus ? » Steyer explique (p. 215) que puisque les mêmes gènes sont impliqués dans le développement des membres antérieurs et postérieurs, les hobbits devraient aussi avoir de grosses mains. C'est vrai, au moins considéré dans un temps évolutif court, et sans manipulations génétiques. Car chez les mammifères, des différences parfois très importantes existent entre la taille des mains et des pieds, par exemple chez les lièvres, les gerbilles et les kangourous, dont les métatarses (os de la plante du pied) sont bien plus longs que les métacarpes (os de la paume de la main). Des différences de tailles encore plus spectaculaires entre mains et pieds se trouvent dans d'autres taxons, dont le fameux dinosaure crétacé *Tyrannosaurus rex*, dont le membre antérieur était si petit qu'on se demande s'il avait encore une fonction (PADIAN 2022). Donc, une évolution différentielle des deux extrémités est possible, au moins avec assez de temps. François Marchal discute des vrais hobbits dans son chapitre « Quand un hobbit chamboule les paléo-anthropologues ». Ce chapitre a un riche contenu paléontologique, et de plus, il est un des seuls du livre qui n'ait pas d'équivalent dans celui de GEE (2014). En effet, les révisions depuis la 1^{ère} édition, datant de 2004, ont été minimales, comme GEE l'a expliqué dans la préface de la 2^{ème} édition, et les premiers articles (d'une longue série) sur ce sujet ne furent publiés qu'en 2004. Comme l'évolution des hominidés intéresse un grand nombre de lecteurs (en partie par anthropocentrisme), je n'ai pas pu résister à l'envie en faire une analyse bien plus approfondie que pour les autres chapitres du livre. J'en profite également pour fournir plusieurs références bibliographiques utiles (Marchal n'en a pas fourni pour ce chapitre).

Les petits hominidés (environ 1,06 m de haut, pour le premier individu découvert, une femelle adulte), dont la découverte est décrite au début de ce chapitre, sont souvent appelés *Homo floresiensis*. Ils diffèrent fortement de nous et pourraient être de petits *Homo erectus* (ZEITOUN *et al.* 2016), comme le mentionne Marchal (p. 219). Ils seraient alors les derniers représentants *H. erectus*, car jusqu'à la découverte de ce « hobbit », les *H. erectus* les plus récents dataient

d'entre 117 et 108 ka (RIZAL *et al.* 2020). Initialement le premier spécimen de *H. floresiensis* trouvé (LB1, l'holotype de ce taxon) avait été annoncé comme ayant pu remonter jusqu'à environ entre 18 ka avant le présent (BROWN *et al.* 2004). D'autres spécimens plus anciens avaient été datés à 38 ka et 74 ka (MORWOOD *et al.* 2004), ainsi qu'un spécimen plus récent, initialement daté à 12 ka (MORWOOD *et al.* 2005). Ces dates relativement récentes s'expliquent par la pratique australienne de la mise en œuvre de fouille hâtive mais peu soignée. Plus tard, SUTIKNA *et al.* (2016) révélèrent l'existence d'une discordance stratigraphique qui reculait la présence des restes attribuables à *H. floresiensis* et à son industrie lithique entre 190 et 50 ka. Marchal a bien intégré ces nouveaux âges corrigés (p. 219). Le schéma de coexistence théorique avec d'autres taxons humains dont l'homme moderne reste plausible mais pour une période plus ancienne. Cependant, l'île de Flores a été peuplée d'hominidés depuis au moins 840 ka (MOORE & BRUMM 2007); si seuls des outils attestaient de cette présence, en 2016, on mit au jour des restes humains sur le site de Soa qui pourraient être des ancêtres de *H. floresiensis* (VAN DEN BERGH *et al.* 2016).

Une des principales hypothèses est que la petite taille de cet hominidé est liée au nanisme insulaire (BROWN *et al.* 2004), car il a été trouvé sur l'île de Flores, qui couvre environ 14 000 km², dans l'est de l'Indonésie (Fig. 6), et qui n'a probablement jamais été reliée aux plus grandes îles qui l'entourent (LAHR & FOLEY 2004). L'homme de Flores possédait-il déjà des embarcations rudimentaires, ou serait-il arrivé par hasard sur un radeau naturel, comme cela arrive régulièrement (EGERTON 2012) ? En tous cas, l'explication d'un nanisme insulaire, évoquée par Marchal (p. 219), est d'autant plus

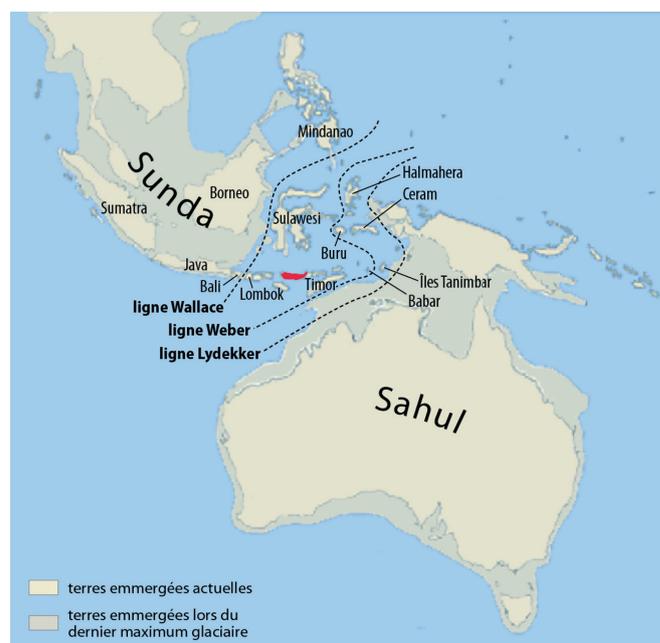


Fig. 6. Carte montrant la Ligne de Wallace qui sépare à peu près (mais moins bien que la Ligne de Lydekker), les zones biogéographiques Indomalaise et Australasienne. L'île de Flores est surlignée en rouge. Image publiée sous la licence « Attribution-ShareAlike 3.0 », modifiée (surlignage de l'île de Flores) de https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Carte_de_Sunda_et_Sahul.png

plausible que l'île de Flores était alors aussi habitée par des éléphants nains (*Stegodon florensis insularis*), dont on connaît les prédécesseurs bien plus grands (VAN DEN BERGH *et al.* 2008). L'histoire de *Stegodon* sur l'île de Flores n'est pas détaillée par Marchal, qui mentionne ce taxon brièvement (pp. 219, 222). Elle est pourtant fort complexe et intéressante, car elle permet de mieux comprendre l'évolution de la taille corporelle du « hobbit » et de son arrivée sur cette île. En effet, pour atteindre cette île, les hominidés et les éléphants durent franchir la fameuse ligne de Wallace (Fig. 6), nommée d'après le fameux co-découvreur de la théorie de l'évolution par la sélection naturelle, qui séparait, selon lui, deux grandes zones biogéographiques, qu'on appelle souvent « Orientale » et « Australienne » (CECCA & ZARAGÜETA I BAGILS 2015 : fig. 5.1) ou encore « Indomalaise » et « Australasienne ». En fait, Wallace avait mal placé cette ligne, qui devrait être à l'est de Flores (Weber et Lydekker proposèrent ultérieurement des lignes alternatives ; Fig. 6), mais cette île est néanmoins difficile à atteindre pour des vertébrés terrestres (MAYR 1944). Une fois sur place ces vertébrés se trouvent donc à peu près coupés des populations continentales ou vivant sur d'autres îles et leur évolution est influencée par l'environnement insulaire, qui peut conduire soit au nanisme, soit au gigantisme, comme on l'observe chez les dragons de Komodo (*Varanus komodoensis*, Fig. 7), qui vivaient aussi sur Flores au Pléistocène. Selon VAN DEN BERGH *et al.* (2008), *Stegodon* serait arrivé au moins deux fois sur l'île de Flores. La première immigration a donné naissance à *Stegodon sondaari*, dont la présence est attestée à Flores il y a 900 ka (VAN DEN BERGH *et al.* 2008 : 16), peu avant son extinction, mais la venue de *S. sondaari* sur cette île doit être bien plus ancienne, car la taille de ce taxon était alors déjà fortement réduite il y a 900 ka, avec seulement 300 kg (pour un adulte). Une seconde immigration de *Stegodon* survint peu après, car la présence de *Stegodon florensis florensis*, nettement plus grand (850 kg),

est attestée sur l'île entre 850 et 700 ka (VAN DEN BERGH *et al.* 2008 : 31). *S. florensis florensis* serait l'ancêtre direct de *Stegodon florensis insularis*, dont la présence est attestée sur Flores entre 190 et 50 ka, selon les datations corrigées des dépôts de la grotte de Liang Bua par SUTIKNA *et al.* (2016). Selon VAN DEN BERGH *et al.* (2008 : 31), il s'agit de deux chrono-sous-espèces. *S. florensis insularis* avait une taille comparable à celle de *S. sondaari*, ce qui montre une seconde réduction de taille importante en moins de 1 Ma. Si de telles pressions sélectives se sont exercées aussi sur les hominidés de Flores, on comprend mieux la petite taille du « hobbit ». Selon Marchal, le « hobbit » chassait probablement des jeunes individus de ces éléphants nains pour s'en nourrir mais d'autres études n'excluent pas un simple charognage de la part de *H. floresiensis*. En tous cas, l'accumulation de squelettes de jeunes individus de *S. florensis insularis* dans des couches ayant fourni de nombreux outils de pierre (MOORE *et al.* 2009) et des traces laissées sur les os par de tels outils suggèrent fortement que le « hobbit » se soit nourri de ce petit éléphant.

H. floresiensis semble disparaître vers 50 ka. On ignore si *Homo sapiens* a côtoyé *H. floresiensis* sur Flores, car plus haut dans la séquence de la grotte, on ne retrouve des hominidés (attribuables à *H. sapiens*) que dans l'Holocène (MORWOOD *et al.* 2005, SUTIKNA *et al.* 2016). Cependant, *H. sapiens* était déjà présent à Sumatra entre 73 et 63 ka (WESTAWAY *et al.* 2017). Ce dernier aurait-il exterminé *H. floresiensis* ? Il faudra plus de données pour résoudre cette question.

Pourquoi a-t-on surnommé cet hominidé « hobbit » ? A l'époque de sa découverte (en 2003), TOLKIEN était très populaire car la trilogie « Le Seigneur des Anneaux » avait été diffusée dans les cinémas en 2001, 2002 et 2003 ; Mike Morwood, un des découvreurs du fossile et co-auteur de l'étude n'hésita donc pas longtemps pour surnommer ce petit hominidé « hobbit » (p. 219). De plus, les pieds de *H. floresiensis* sont plats (ce qui est signalé dans le chapitre de



Fig. 7. Dragon de Komodo (*Varanus komodoensis*). Individu du jardin zoologique Ragunan (Jakarta, Indonésie). Image publiée sous la license « Attribution-ShareAlike 2.1 », téléchargée de https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Komodo_dragon_Varanus_komodoensis_Ragunan_Zoo_2b.jpg

Steyer) et grands (JUNGERS *et al.* 2009), particulièrement si on les compare à la longueur du fémur et du tibia (très courts). Ces caractéristiques rappellent aussi le « Hobbit » de TOLKIEN (p. 221). Ce vrai « hobbit » diffère cependant substantiellement de celui de TOLKIEN, car les proportions de ses pieds, avec d'assez grands orteils rappellent, par certains points de vue, plus ceux des chimpanzés (*Pan troglodytes*) que ceux d'un *H. sapiens*. De tels pieds sont moins performants que les nôtres pour la marche ou la course, mais pourraient être plus efficaces pour grimper. En fait, ces pieds sont tellement primitifs que JUNGERS *et al.* (2009 : 81) suggérèrent que *H. floresiensis* ne dérive pas de *H. erectus* (ce qui est surprenant car on ne connaît pas de pied attribué de façon certaine à *H. erectus* !), mais plutôt d'un taxon « plus primitif », ce qui suggère un australopithèque, ou une espèce plus ancienne d'*Homo*, comme *Homo habilis*. Cette hypothèse, également suggérée par des caractères visibles dans d'autres parties du squelette, est évoquée brièvement par MARCHAL (p. 223-224). De plus, ce « hobbit » avait une petite tête (Fig. 8), qui renfermait un des plus petits cerveaux de tous les hominidés connus, à peine 380 cm³ (selon certaines estimations), à comparer avec environ 1500 cm³ pour notre espèce (BROWN *et al.* 2004). Ce petit cerveau est très surprenant car on pensait, jusqu'à cette découverte, que l'évolution des hominidés se caractérisait

par une augmentation progressive de la taille du cerveau, augmentation particulièrement évidente dans le taxon *Homo*. Or, *Homo habilis*, bien plus ancien (environ 2 Ma), avait un cerveau plus grand (près de 600 cm³), comme le souligne MARCHAL (p 221). Cependant, la découverte de l'humain de Naledi (BERGER *et al.* 2015) en Afrique du Sud révèle la présence d'autres hominidés avec un petit crâne (dont l'âge géologique est malheureusement inconnu).

Certains des travaux évoqués ci-dessus, et particulièrement celui de ZEITOUN *et al.* (2016), ainsi que la présence avérée de *H. erectus* dans le Sud-est asiatique dans le dernier million d'années, suggèrent la paraphylie d'*H. erectus* si on en exclut *H. floresiensis* (BROWN *et al.* 2004). Cette paraphylie (exclusion de certains descendants du dernier ancêtre commun des membres d'un taxon) potentielle d'*H. erectus* ne semble pas susciter beaucoup d'émoi parmi les paléoanthropologues, à l'exception de ZEITOUN *et al.* (2016 : 563), qui recommandent de traiter *H. floresiensis* comme un synonyme d'*Homo erectus*. Cette nomenclature non-phylogénétique, apparemment encore commune parmi les paléoanthropologues, peut être illustrée par une citation d'une des premières études des restes du « hobbit » (MORWOOD *et al.* 2005 : 1016) : « La morphologie crânienne, les proportions du squelette et l'endocrâne de LB1, ainsi que la combinaison de caractéristiques primitives et dérivées évidentes dans les deux mandibules excavées, confirment que cette population d'hominines ne peut être rattachée ni à *H. sapiens* ni à *H. erectus* ». (ma traduction.) MORWOOD *et al.* (2005 : 1016) utilisent donc un concept d'espèce purement phénotypique, auquel Marchal semble également adhérer. En fait, la première analyse phylogénétique qui ait inclut le « hobbit » (ARGUE *et al.* 2009) ne fut publiée que cinq ans après l'étude ayant érigé le taxon *H. floresiensis* (BROWN *et al.* 2004). Par comparaison, en paléontologie des vertébrés, lorsqu'un nouveau taxon intéressant est découvert, l'étude où le taxon est érigé inclut typiquement une analyse phylogénétique pour déterminer ses affinités (e.g., JALIL & JANVIER 2005 : fig. 49), ce qui révèle l'ampleur des différences culturelles entre paléoanthropologie et le reste de la paléontologie des vertébrés (ZEITOUN 2015). L'analyse de ARGUE *et al.* (2009) présente deux arbres équiparcimonieux, dans lesquels *H. floresiensis* est dans une position relativement basale dans le clade *Homo*, avec *H. habilis* et *Homo rudolfensis*, mais autrement, les deux arbres diffèrent fortement l'un de l'autre. Cette analyse ne soutient pas de filiation étroite entre *H. erectus* et *H. floresiensis*. Cependant la phylogénie, fondée sur 60 caractères, est peu robuste, comme en témoigne l'absence de résolution dans l'arbre de bootstrap qui ne retient que les clades présents dans au moins 50% des arbres de bootstrap (ARGUE *et al.* 2009 : fig. 2). Les arbres de bootstrap résultent d'un échantillonnage de caractères avec remplacement et permet de juger du soutien relatif des clades (FELSENSTEIN 1985) et sont devenus un standard établi en phylogénétique (HOANG *et al.* 2018). ARGUE *et al.* 2009 : 628) admettent que le bootstrap de leurs données « ne soutient aucun clade », ce qui montre que leur étude était loin de résoudre le problème, mais probablement que celle de ZEITOUN *et al.* (2016) n'est pas non plus le mot final de l'histoire.



Fig. 8. Crâne de l'homme de Flores, le « hobbit ». Photo par Rama d'un moulage de LB1 exposé au musée cantonal des sciences naturelles (Lausanne). Image publiée sous la licence « Attribution-ShareAlike 3.0 France », téléchargée de https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Homo_Florensiensis-MGL_95216-P5030051-white.jpg

En effet, certains auteurs, surtout des pathologistes, ont suggéré que le « hobbit » de Flores était plutôt un *Homo sapiens* pathologique. HENNEBERG *et al.* (2014) prétendent que les estimations de la capacité cérébrale (380 ml) et de taille corporelle (1,06 m) sont biaisées et trop faibles et estiment plutôt ces valeurs à 430 ml et 1,20–1,38 m. Ils contestent également la thèse de MORWOOD *et al.* (2005 : 1016) selon laquelle la microcéphalie et le nanisme causé par diverses pathologies connues résultent en des proportions des membres normales, assez différentes de celles de *H. floresiensis*. Au contraire, selon HENNEBERG *et al.* (2014), les caractères de LBI sont caractéristiques de la trisomie 21 (syndrome de Down). Ils concluent donc que « les nombreux signes pathologiques qui marquent la morphologie crânienne et postcrânienne de l'individu LBI établissent une très forte probabilité que ce spécimen manifeste un syndrome de Down. ... Les individus tératologiques étant exclus des spécimens types par le Code international de nomenclature zoologique, la documentation d'anomalies graves chez LBI laisse *Homo floresiensis* comme un *nomen nudum* ». Marchal mentionne brièvement cette hypothèse (p. 220). De bons arguments ont été présentés de part et d'autre du débat. Néanmoins, la découverte d'autres restes d'un petit hominidé (apparemment encore plus petit que *H. floresiensis*) à Mata Menge datant de 700 ka sur l'île de Flores à Sao (VAN DEN BERGH *et al.* 2016) associé à des outils affaiblit la thèse d'un *H. sapiens* pathologique. Ceci suggère également que la réduction de taille dans cette lignée (si cet hominidé est l'ancêtre de *H. floresiensis*) est survenue très tôt. Notons finalement que le lien entre la petite taille du « hobbit » de Flores (visible aussi bien dans les os appendiculaires des quelques spécimens connus que dans le seul crâne récolté) et le nanisme insulaire reste valable, que cet hominidé représente un *H. erectus* ou un *H. sapiens*.

Ce chapitre est agrémenté d'une figure intitulée « Un panorama de l'évolution humaine », qui montre la répartition stratigraphique et la taille du cerveau de 26 taxons d'hominidés. Cette figure inclut des reconstitutions de huit de ces hominidés. On regrette seulement que Marchal n'ait pas osé relier ces taxons par des liens de parenté, ce qui aurait transformé les étendues stratigraphiques en un arbre évolutif, mais on comprend qu'il ait pu hésiter à franchir ce pas, étant donné les nombreuses controverses sur la phylogénie des hominidés.

Le chapitre suivant de la section 5, par Jean-Sébastien Steyer, s'intitule « Gollum, la métamorphose du hobbit ». Steyer compare la lente transformation du hobbit Sméagol en Gollum, ainsi que celles d'autres animaux relatée par des contes populaires (comme les loups-garous ou la grenouille qui se change en prince charmant) à la métamorphose des amphibiens et des insectes. Ces métamorphoses avérées dans le monde animal pourraient, selon Steyer, être la source d'inspiration des mythes populaires et de TOLKIEN. C'est possible, mais il faut néanmoins souligner une importante différence (mentionnée par Steyer) : les métamorphoses observées chez divers animaux font partie du cycle de vie normal et s'effectuent bien plus vite que celle de Sméagol en Gollum, mais bien plus lente que celle d'un humain en loup-garou ! Et ces dernières sont des événements anormaux et

pathologiques, bien que parfois réversibles (les loups-garous alternent entre la phase humaine et loup). Steyer se demande également si Gollum pouvait respirer par la peau (p. 230). Bien qu'une peau humide telle que celle de Gollum (comme elle est représentée dans les films) devrait permettre des échanges gazeux, vue la taille de Gollum et le taux métabolique des mammifères en général, la peau ne pourrait subvenir qu'à une infime proportion de ses besoins d'échanges gazeux. Les urodèles, qui sont parmi les champions de la respiration cutanée parmi les vertébrés (REAGAN & VERRELL 1991), ont un taux métabolique spécialement faible (GARDNER *et al.* 2020 : fig. 1).

Roland Lehoucq et Jean-Sébastien Steyer traitent ensuite de « La vision des elfes », puis Sidney Delgado et Virginie Delgado Bréüs se demandent « Les nains sont-ils des hyènes ? » Ce chapitre, qui cite de nombreuses sources scientifiques, attire l'attention sur les caractères masculins (comme la présence de barbe) des femmes des nains dans l'œuvre de TOLKIEN, qui rappellent ceux des hyènes femelles, dans la mesure où celles-ci ont une vulve très développée qui rappelle un pénis. Les auteurs discutent aussi la surprenante rareté des naines. En effet, comme les auteurs le soulignent, dans la nature, le rapport du nombre d'individus des deux sexes est d'environ 1:1, alors que chez les nains, les femmes sont réputées être bien plus rares que les hommes.

On s'interroge ensuite sur « La possibilité d'un ent » (chapitre de Bruno Corbara). L'auteur soulève la question de la nature de l'ent, qui semble « être à la fois une plante et un animal » (p. 249). En fait, cette question peut avoir du sens d'un point de vue écologique (et c'est effectivement la spécialité de Corbara), mais d'un point de vue évolutif, c'est une mauvaise formulation. En fait, l'ancienne division du monde vivant entre les règnes « animal » et « végétal » est périmée. On a réalisé depuis longtemps qu'une division entre eukaryotes (organismes avec noyau cellulaire) et prokaryotes (sans noyaux cellulaires) était plus fondamentale, et même le groupe des prokaryotes a ensuite été démantelé car il regroupait deux taxons bien distincts, les bactéries à proprement parler, et les archées. Or, les plantes et animaux ne constituent qu'une petite partie des eukaryotes, et ils ne sont même pas étroitement apparentés les uns aux autres. Ainsi, les champignons sont plus proches des animaux que des plantes. Et ce qu'on appelle communément « plante » est un groupe polyphylétique (constitué de plusieurs clades qui ne sont pas étroitement apparentés les uns aux autres) d'organismes photosynthétiques. En effet, divers groupes d'eukaryotes (algues rouges, brunes, et vertes) ont acquis en parallèle des chloroplastes (organelles cellulaires où la photosynthèse a lieu), qui proviennent de l'endosymbiose de cyanobactéries (le groupe de bactéries photosynthétiques). En terminologie contemporaine on tend à désigner les seules embryophytes (plantes terrestres) par le mot « plante ». Corbara mentionne que selon l'œuvre de TOLKIEN les ents semblent avoir été créés (p. 253), mais il cherche néanmoins leur origine évolutive. L'auteur souligne le caractère intermédiaire (d'un point de vue écologique) de certains groupes, comme les plantes insectivores (qui rappellent les animaux de par leur régime alimentaire) et les coraux (qui rappellent les plantes

par leur mode de vie fixé, au moins pendant le stade polype). Le cas des coraux est particulièrement pertinent car ils ont des endosymbiotes photosynthétiques, ce qui leur confère un certain caractère végétal (d'un point de vue écologique uniquement) et explique leur vulnérabilité à la pollution marine ; une diminution importante de la clarté de l'eau réduit l'énergie solaire disponible pour leurs endosymbiotes. La section finale du chapitre tente de déterminer si les ents sont des plantes qui ont acquis des caractéristiques qui rappellent celles des animaux, ou des animaux qui ressemblent à des plantes. Il conclut que la seconde alternative est plus plausible. Le cas des ents qui se transforment lentement en arbres, évoqué dans l'œuvre de TOLKIEN, suggère que les ents peuvent devenir complètement autotrophes ou saprotrophes. Dans ce cas, il faut supposer un métabolisme très lent. Or, Corbara indique (p. 252) que « des ents retournés à l'état sauvage (faut-il comprendre proches de l'état d'arbres ?) qui peuvent se réveiller, les huorns participent avec succès à la bataille décisive contre Sauron ». D'un point de vue biologique, c'est peu plausible. De tels ents, à métabolisme très lent, bougeraient au mieux très lentement, comme d'énormes paresseux ; difficile de les imaginer combattant efficacement les armées de Sauron ! À moins, bien sûr, de supposer que les ents possèdent une impressionnante capacité de ralentir ou accélérer leur métabolisme, comme certains organismes qui peuvent suspendre leur activité. Les tardigrades, qui peuvent perdre jusqu'à 97% de leur eau corporelle et être réanimés après réhydratation, et survivre à 20 mois de congélation à -200 °C (MILLER 2011) en sont un exemple spectaculaire (mais microscopique).

Sidney Delgado et Virginie Delgado Bréus discutent ensuite d'orques génétiquement modifiés. Ces modifications peuvent impliquer des croisements avec des humains, ou des manipulations génétiques de l'ADN telles que celles qui nous a donné divers OGMs (organismes génétiquement modifiés). Les auteurs expliquent (p. 260) que pour qu'un croisement réussisse, il faut qu'il implique des individus appartenant au même genre (comme *Homo*, *Equus*, *Panthera* ou *Ursus*). En fait, c'est une simplification. On a bien proposé de définir les genres ainsi (DUBOIS 1981), mais en pratique, la capacité d'hybridation persiste pendant l'évolution pendant des temps très variables selon les taxons, environ 2 ou 3 Ma chez les mammifères, mais plus de 20 Ma chez les oiseaux et anoures (DUBOIS 1982 : tableau 2), et le genre en tant que niveau taxonomique, n'a aucune réalité (LAURIN 2010). On peut donc penser qu'un humain pourrait être croisé avec un australopithèque ou... un orc! Mais dans la plupart des cas, les hybrides entre taxons relativement éloignés (incluant entre espèces au sein d'un taxon considéré comme genre) sont stériles, ce qui pose le problème du maintien d'une telle population.

Jean-Philippe Colin tente d'étudier la phylogénie des peuples de la Terre du Milieu. Comme la phylogénétique est ma spécialité, je n'ai pas résisté à l'envie d'analyser ce chapitre en profondeur, et comme Colin n'a pas fourni de bibliographie, j'en profite également pour fournir des références sur la paléogénomique et la phylogénie du taxon *Homo*, qui sont pertinentes à l'analyse de ce chapitre, comme

on le verra. Cette contribution originale inclut un cladogramme (figure 2 du chapitre) produit à partir de divers caractères et du principe de parcimonie (HENNIG 1965), qui est mal traduit, dans la version anglaise (p. 269), par le mot « sparse », au lieu de « parsimony ». On considère généralement que cette méthode s'applique à des entités résultant d'une évolution. Ce chapitre pose donc un problème de cohérence avec la contribution de Christine Argot et Luc Vivès sur « Langage et évolution chez TOLKIEN » (dans première section du livre), car on y lit (p. 65) : « Il n'y a pas d'ancêtre commun non plus aux elfes et aux hommes, qui sont des actes de création distincts ». Pour réconcilier les deux chapitres, il faudrait considérer que ces créations distinctes réfèrent à la mythologie de la Terre du Milieu, mais que comme notre Terre, sa biosphère est le résultat d'une évolution biologique.

Un problème plus sérieux est soulevé par l'assertion de LARSEN (2021 : 15) que les humains et les elfes ne forment qu'une espèce, assertion fondée sur une lettre assez largement commentée de TOLKIEN à Peter Hastings datant de 1954 (CARPENTER 2000). Dans cette lettre, TOLKIEN affirme « Les Elfes et les Hommes sont manifestement une seule et même race sur le plan biologique, sinon ils ne pourraient pas se reproduire et produire une progéniture fertile – même si c'est un événement rare ». Comme le mentionne LARSEN (2017 : 10), TOLKIEN confond ici race et espèce, car la race est un rang inférieur à la sous-espèce, et les individus appartenant à des races distinctes (ou même à des sous-espèces distinctes) d'une même espèce donnent normalement une descendance féconde (LHERMINIER & SOLIGNAC 2005). Mais considérons, comme LARSEN (2017), que TOLKIEN ne confond ici que deux termes, et que son raisonnement biologique est autrement correct. L'œuvre de TOLKIEN mentionne quatre cas d'union entre elfe et humain, et toutes ont donné une descendance fertile, dont des mâles fertiles. On peut donc conclure que selon une certaine vision du concept biologique de l'espèce, les elfes et les humains ne forment qu'une espèce.

LARSEN (2017 : 12) va bien plus loin dans son analyse et conclut même que les humains sont plus proches des elfes que des néanderthaliens, qui sont souvent considérés comme une espèce distincte (*Homo neanderthalensis*), mais parfois (e.g., ANDREEVA *et al.* 2022) comme seulement une sous-espèce distincte (*Homo sapiens neanderthalensis*) au sein de notre espèce (*Homo sapiens sapiens*). Les incertitudes sur l'étendue du flux génique entre Néandertaliens et nos ancêtres et le flou entourant la définition de l'espèce (ERESHEFSKY 2002, LAURIN 2023) expliquent sans doute que cette question nomenclaturale ne soit pas réglée.

Mais revenons à la surprenante assertion de LARSEN (2017) concernant la proximité entre humains, elfes et Néandertaliens. On a vu que les humains et elfes donnent une descendance mâle féconde, mais il semble que les hybrides entre humains et Néandertaliens n'aient pas produit de mâles féconds. En effet, des analyses de paléogénétique ont conclu que le chromosome Y des Néandertaliens est éteint, malgré un flux génétique ancien et limité entre Néandertaliens et nos ancêtres (MENDEZ *et al.* 2016). Ceci est conforme à la règle du fameux généticien HALDANE (1922) selon laquelle « lorsque, dans la progéniture F_1 [de la première génération] de deux

racés [taxons] animales différentes, un sexe est absent, rare ou stérile, ce sexe est le sexe [hétérogame] ». En effet, les hommes ont un caryotype XY alors que les femmes sont XX. Les hybrides néandertalien/« homme anatomiquement moderne » auraient donc comporté uniquement des femmes, ou les hommes hybrides, s'ils ont existé, auraient été stériles. Ceci semble conforme aux autres résultats sur la paléogénétique concernant le flux génique entre Néandertaliens, Dénisoviens (hominidés plus proches des Néandertaliens que de nous) et humains (PRÜFER *et al.* 2014, SANKARARAMAN *et al.* 2014 et 2016, MEYER *et al.* 2016, SLON *et al.*, 2018, ROGERS *et al.* 2020).

Retournons maintenant à l'analyse phylogénétique de Colin. Le problème est que son cladogramme (figure 2 du chapitre) place humains et elfes de part et d'autre de la dichotomie basale, ce qui signifie que le cladogramme s'applique à l'intérieur d'une seule espèce. Ceci est possible sous certains concepts d'espèces, d'autant plus que le flux génique entre ces diverses races d'hominidés semble être minime, mais les cladogrammes s'appliquent généralement à des taxons distincts (typiquement, au minimum, plusieurs espèces). Colin semble d'ailleurs considérer qu'il analyse des espèces distinctes, car pour introduire son analyse, il écrit (p. 263) « tentons de résoudre, d'une manière scientifique, les relations de parenté des **espèces** de la Terre du Milieu ! » (mon emphase). Cette position, au moins concernant les elfes et humains, est clairement contraire à la pensée de TOLKIEN.

Cependant, l'analyse n'est pas dénuée d'intérêt, au moins si on la prend comme un exercice intellectuel. Par exemple, Colin regroupe les « taxons » Elfé et Ent dans le clade des Pérenosylvains, « eu égard à la pérennité de ces peuples habitant les forêts » (p. 269). Ce résultat est surprenant, car les ents sont peut-être les plus différents de tous ces peuples, de par leur aspect végétal, mais l'extrême longévité des individus de ces deux taxons semble bien être une synapomorphie valable, car ce caractère, inconnu chez les mammifères, ne peut être que dérivé. Or, la cladistique groupe bien par des caractères dérivés, tout en ignorant la similitude globale. Mais on peut s'interroger sur la capacité des ents à s'hybrider avec les elfes !

La dernière section du livre, « Un bestiaire fantastique », comporte 11 chapitres, dont seule une sélection sera commentée ici. Le premier, par Luc Vivès et Christine Argot, « Mythotypie des origines », suggère (entre autres) que les « créatures ailées chevauchées par les Nazgûl ... semblent liées à des espèces reptiliennes fossiles, par exemple des ptérosaures, dont elles apparaissent comme une sorte de combinaison tératologique » (p. 278). C'est possible, mais il faut signaler que les ptérosaures étaient très légers, avec des os creux traversés par des sacs aériens, comme les oiseaux, et que seuls les plus grands ptérosaures connus, avec une envergure de 10–11 m et une masse estimée, selon les auteurs, entre 70 et 250 kg (WITTON & HABIB 2010, PADIAN *et al.* 2021 : 245), auraient peut-être été en mesure de soulever un humain adulte, si leur masse était plus proche de 250 kg que de 70 kg.

Le chapitre « Les wargs, des chiens de guerre d'origine scandinave ? » par Vincent Dupret et Romaric Hainez, mentionne des légendes scandinaves selon lesquelles des

personnages mythiques auraient chevauché des loups. Ces légendes ont pu influencer TOLKIEN, car en tous cas, le nom « warg » est dérivé du mot « loup » dans diverses langues germaniques (LARSEN 2021 : 16). Par contre, l'argument que les wargs pourraient être inspirés de *Canis dirus*, un loup qui s'est éteint il y a 9500 ans, est fragile. En effet, ce loup était environ de la taille des plus grands loups actuels (ANYONGE & ROMAN 2006), donc bien plus petits que ceux montrés dans les films inspirés de l'œuvre de TOLKIEN. Les films ne traduisent pas toujours fidèlement l'œuvre de TOLKIEN ; LARSEN (2021 : 16) mentionne que Peter Jackson « prend souvent des libertés artistiques avec les aspects visuels de la Terre du Milieu ». Mais il est difficile d'envisager des orques chevauchant en armure sur des animaux de la taille d'un gros loup.

Stéphane Jouve a contribué deux chapitres successifs thématiquement liés. Le premier, intitulé « Smaug, Glaurung... des monstres pour les biologistes aussi », mentionne (p. 330) « Il aurait été biologiquement plus acceptable que les ailes de Smaug soient des membres antérieurs transformés, mais des schémas de TOLKIEN lui-même figurant Smaug le montrent clairement avec quatre pattes en plus de deux ailes ». En effet, chez les vertébrés volants (ptérosaures, oiseaux, et chauve-souris), l'aile est toujours une modification du membre antérieur (comme Jouve l'évoque p. 338), et aucun vertébré non-tératologique n'a plus de deux paires de membres. Quelques vertébrés planeurs ont bien des ailes plus deux paires de membres, mais leur aile est alors fixe (incapable de vol battu) et est alors constituée soit de côtes allongées qui peuvent se déployer, comme chez le squamate actuel *Draco* (RUSSELL & DIJKSTRA 2001) ou les kuehneosauridés triasiques (STEIN *et al.* 2008), soit des baguettes d'os (probablement dermique) fixées dans le derme, comme chez les weigeltisauridés permien (BUFFA *et al.* 2022). Vue la persistance (irritante, pour les biologistes) de dragons à quatre pattes plus une paire d'ailes (donc, trois paires de membres) dans la culture populaire, ce point méritait en effet largement d'être traité. Mais ceci est peut-être en train de changer. Dans l'adaptation de Peter Jackson du film « hobbit », Smaug n'a que deux paires de membres, dont l'antérieure est constituée d'ailes servant aussi à marcher, comme chez les chauve-souris et, à en juger par les traces de pas fossilisées du site de Crayssac, les ptérosaures (MAZIN *et al.* 1997, 2003).

Le second chapitre de Jouve aborde deux questions liées aux dragons, comme indiqué par le titre : « Des flammes et des ailes... est-ce bien raisonnable ? » Il argumente que le feu des dragons serait alimenté par du méthane et de l'hydrogène, car ils sont « produits par des bactéries dans les intestins et sont aussi présents dans l'estomac ». Dans une analyse antérieure (LAURIN 2019), j'avais brièvement mentionné l'hydrogène, comme carburant potentiel et pour alléger les dragons et leur permettre de voler. Ceci était pour fournir une alternative à l'hélium, qui avait été proposé par un collègue ; l'hélium est certes léger, mais incombustible. Cependant, l'hydrogène moléculaire (H₂), ainsi que sa forme ionisée (H⁺) sont très réactifs, et au cours de la digestion, une bonne partie de ces substances sont converties en méthane (CH₄), qui est produit en bien plus grandes quantités par la digestion, notamment des bovins d'élevage. Ce phénomène a été étudié

car le méthane est un puissant gaz à effet de serre (MOSS *et al.* 2000). Jouve soulève avec raison le mécanisme permettant aux dragons de d'allumer le feu et celui de leur vol. Ce dernier est encore plus problématique qu'il ne le démontre, car il s'appuie sur une comparaison avec le dragon de Komodo (Fig. 7) qui comporte une erreur. En effet, Jouve prétend que si les dragons imaginés par TOLKIEN ont des proportions similaires à celles de *V. komodoensis* (ce qui est plausible), étant donné qu'un dragon de Komodo de 3 m de long pèse 70 kg, un dragon de 20 m (taille qu'il estime être celle de Smaug) pèserait 470 kg. Cette valeur semble venir d'une règle de trois, qui donne environ 467 kg. Mais ceci suppose une proportionnalité linéaire entre masse et longueur, alors que si la forme reste constante (hypothèse d'isométrie des diverses parties du corps), la masse devrait croître comme le cube des dimensions linéaires. Ce calcul plus exact donne plutôt une masse estimée à 20.741 kg (près de 21 tonnes), sans compter le problème d'estimer la densité corporelle de ce dragon. En effet, TOLKIEN spécifie que Smaug est couvert d'écailles de fer et de pierres précieuses dures, qui sont donc bien plus denses que les écailles de kératine (substance qui constitue aussi nos cheveux et ongles) des dragons de Komodo. Néanmoins, dans le film de Peter Jackson (qui ne reflète pas forcément les écrits de Tolkien, sur ce point), Smaug a un corps très allongé, rappelant plus celui d'un serpent que d'un dragon de Komodo (sauf qu'il a des membres). Dans ce cas, et si on suppose un tronc environ deux fois plus large que celui d'un dragon de Komodo et la même densité corporelle, la masse de Smaug serait moindre et pourrait avoisiner les 1868 kg, ce qui reste bien plus massif que n'importe quel animal volant (actuel ou éteint) connu. On ne peut donc qu'être d'accord avec Jouve quand il conclut (p. 340) que la capacité des énormes dragons mythologiques ou imaginaires à voler est incompatible « avec la réalité biologique ».

Le dernier chapitre du livre, par Benoît Grison, porte sur la cryptozoologie. Cette science des « animaux cachés » comme le suggère son étymologie, vise à découvrir des taxons inconnus de la science mais dont l'existence est suggérée par des témoignages plus ou moins fiables et nombreux, ou même par la mythologie. Elle est donc assimilable à une forme d'ethnozoologie. Comme Grison le rappelle, cette science, fondée dans les années 1950 par le zoologiste franco-belge Bernard Heuvelmans, peut soit réfuter l'existence de certains animaux, comme le monstre du Loch Ness, soit découvrir de nouveaux taxons. Ainsi, cette approche a permis de découvrir le Saola (*Pseudoryx nghetinhensis*) dans le nord du Vietnam (VAN DUNG *et al.* 1993). Or, les explorateurs pensaient initialement que ce mammifère était purement mythique. Pas surprenant, car il y avait plus de 50 ans qu'on n'avait pas découvert de nouvelle espèce de grand mammifère. Et le Saola est tellement différent des autres taxons connus que VAN DUNG *et al.* (1993) décidèrent d'ériger un nouveau genre pour cet animal. Un autre exemple mentionné par Grison est le Coelacanth (*Latimeria*), le seul actinien actuel, qu'on a découvert bien après les actiniens anciens (du Dévonien au Crétacé). En fait, avant la découverte du Coelacanth, on pensait que les actiniens étaient éteints depuis le Crétacé. On comprend donc que la nature pourrait encore nous réserver

de telles surprises, particulièrement dans des environnements peu explorés, comme les abysses, ou parmi les animaux de petite taille. Grison mentionne ensuite que les recherches des grands serpents de mer se poursuivaient pendant la jeunesse de TOLKIEN, ce qui pourrait expliquer son intérêt pour les dragons. C'est fort possible, mais vue leur taille (si on en croit les légendes), il est bien peu probable de trouver un jour un dragon dans la nature ! Cependant, les recherches pour trouver les légendaires serpents de mer ne furent pas vaines. Comme le résume Grison (p. 359) : « Sur les quelques 400 observations d'apparence crédible amassées depuis deux siècles, beaucoup renvoient clairement à des animaux marins rares tels que le régalec (ou ruban de mer, le plus grand des poissons osseux), le requin-baleine, ou même la tortue luth ».

Le livre couvre donc une vaste gamme de sujets liés à l'œuvre de TOLKIEN et aborde un grand nombre de domaines scientifiques. LARSEN (2021 : 4) critique le peu de références aux sources secondaires (d'autres travaux analysés l'œuvre de TOLKIEN) dans le livre. En fait, l'usage de telles sources (qui ne sont pas citées dans le texte, mais sont listées à la fin du livre) est très variable selon les auteurs et les chapitres. Il est vrai que trois chapitres (portant sur la sociologie, l'économie et la politique, respectivement) de Thierry Rogel ne citent que des sources sur d'autres sujets. Mais certains auteurs, comme Damien Bador (deux chapitres, sur l'histoire/historiographie et la linguistique) ne citent que des travaux de TOLKIEN et quelques sources secondaires sur ce sujet, et la plupart des chapitres citent des sources secondaires sur TOLKIEN, ou des œuvres de cet auteur. Un des chapitres introductifs, par Isabelle Pantin, référence de nombreuses sources secondaires sur TOLKIEN, dont l'excellent livre par HENRY GEE (2014) qui porte le même titre principal que celui évalué ici. On ne peut donc pas généraliser cette critique à l'ensemble du livre, loin s'en faut.

LARSEN (2021 : 2) prétend aussi que ce livre utilise les travaux de TOLKIEN pour parler de science mais qu'il ne traite pas vraiment de la science chez TOLKIEN, car la plupart des contributeurs seraient peu familiers avec l'œuvre de cet auteur. Comme je ne suis pas spécialiste de TOLKIEN, je ne peux juger de la validité de cette critique, qui s'appliquerait en tous cas également à mon analyse. Cependant, la préface du livre (p. 7) est claire sur ce point : « le but assumé de cet ouvrage : utiliser l'univers de TOLKIEN – son histoire, ses langues, sa géographie, ses monstres, ses personnages – pour parler de sciences humaines, de sciences physiques ou encore de sciences naturelles ». Il n'est donc pas question de décrire comment la science aurait été pratiquée dans la Terre du Milieu, ni même forcément des idées de TOLKIEN sur les sciences qui sous-tendent son œuvre ; ce sont deux thèmes intéressants, mais pas ceux abordés dans cet ouvrage. Si ce livre profite de la popularité de TOLKIEN pour diffuser des connaissances scientifiques dans un large public et susciter de l'intérêt pour les sciences et peut-être même des vocations, il aura joué un rôle éducatif (et ludique) positif.

Cette analyse a bénéficié de commentaires et informations bibliographiques de Valéry Zeitoun (CR2P, Paris), que je remercie chaleureusement.

RÉFÉRENCES

- ANDREEVA, T.V., A.D. MANAKHOV, F.E. GUSEV, A.D. PATRIKHEV, L.V. GOLOVANOVA, V.B. DORONICHEV, I.G. SHIROBOKOV & E.I. ROGAEV. 2022. – Genomic analysis of a novel Neanderthal from Mezmaiskaya Cave provides insights into the genetic relationships of Middle Palaeolithic populations. *Scientific Reports*, 12: 13016.
- ANYONGE, W. & C. ROMAN. 2006. – New body mass estimates for *Canis dirus*, the extinct Pleistocene dire wolf. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26: 209-212.
- ARGUE, D., M. J. MORWOOD, T. SUTIKNA & E. W. SAPTOMO. 2009. – *Homo floresiensis*: a cladistic analysis. *Journal of Human Evolution* 57:623-639.
- Berger, L.R., J. Hawks, D.J. de Ruiter, S.E. Churchill, P. Schmid, L.K. Deleuzene, T.L. Kivell, H.M. Garvin, S.A. Williams, J.M. DeSilva, M.M. Skinner, C.M. Musiba, N. Cameron, T.W. Holliday, W. Harcourt-Smith, R.R. Ackermann, M. Bastir, B. Bogin, D. Bolter, J. Brophy, Z.D. Cofran, K.A. Congdon, A. Deane, M. Dembo, M. Drapeau, M.C. Elliott, E.M. Feuerriegel, D. Garcia-Martinez, D.J. Green, A. Gurtov, J.D. Irish, A. Kruger, M.F. Laird, D. Marchi, M.R. Meyer, S. Nalla, E.W. Negash, C.M. Orr, D. Radovic, L. Schroeder, J.E. Scott, Z. Throckmorton, M.W. Tocheri, C. VanSickle, C.S. Walker, P. Wei & B. Zipfel. 2015. – *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *eLife*, 4: e09560.
- BROWN, P., T. SUTIKNA, M.J. MORWOOD, R.P. SOEJENO, JATMIKO, E.W. SAPTOMO & R.A. DUE. 2004. – A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature*, 431: 1055-1061.
- BRUSATTE, S. 2021. – Le triomphe et la chute des dinosaures : La nouvelle histoire d'un monde oublié. *Presses polytechniques et universitaires romandes* : Lausanne.
- BUCKLAND, W. 1829. – On the Discovery of a New Species of Pterodactyle in the Lias at Lyme Regis. *Transactions of the Geological Society of London*, 2: 217-222.
- BUFFA, V., E. FREY, J.-S. STEYER & M. LAURIN. 2022. – The posterianal skeleton of the gliding reptile *Coelurosauravus elivensis* Piveteau, 1926 (Diapsida, Weigeltisauridae) from the late Permian of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 42: e2108713.
- CARPENTER, H. 2000. – The letters of JRR Tolkien. Houghton Mifflin: Boston.
- CECCA, F. & R. ZARAGÜETA I BAGILS. 2015. – *Paléobiogéographie*. EDP Sciences : Les Ulis.
- DUBOIS, A. 1981. – Hybridation interspécifique et la notion de genre en zoologie. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série III*, 292: 201-203.
- DUBOIS, A. 1982. – Les notions de genre, sous-genre et groupe d'espèces en zoologie à la lumière de la systématique évolutive. *Monitore Zoologico Italiano-Italian Journal of Zoology*, 16: 9-65.
- EGERTON, F.N. 2012. – History of ecological sciences, part 41: Victorian naturalists in Amazonia—Wallace, Bates, Spruce. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 93: 35-60.
- ERESHEFSKY, M. 2002. – Linnaean ranks: Vestiges of a bygone era. *Philosophy of Science*, 69: S305-S315.
- ERSKINE, A. 2002. – Life after death: Alexandria and the body of Alexander. *Greece & Rome*, 49: 163-179.
- FELSENSTEIN, J. 1985. – Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39:783-791.
- GARDNER, J.D., M. LAURIN & C.L. ORGAN. 2020. – The relationship between genome size and metabolic rate in extant vertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375: 20190146.
- GEE, H. 2014. – *The Science of Middle-earth*. Cold Spring Harbor Laboratory Press: Cold Spring Harbor, NY. 2^{ème} édition.
- HALDANE, J.B. 1922. – Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals. *Journal of genetics*, 12: 101-109.
- HENNEBERG, M., R.B. ECKHARDT, S. CHAVANAVES & K.J. HSÜ. 2014. – Evolved developmental homeostasis disturbed in LB1 from Flores, Indonesia, denotes Down syndrome and not diagnostic traits of the invalid species *Homo floresiensis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111: 11967-11972.
- HENNIG, W. 1965. – Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology*, 10: 97-116.
- HOANG, D.T., O. CHERNOMOR, A. VON HAESLER, B.Q. MINH & L.S. VINH. 2018. – UFBoot2: improving the ultrafast bootstrap approximation. *Molecular biology and evolution*, 35: 518-522.
- JALIL, N.-E. & P. JANVIER. 2005. – Les pareiasaures (Amniota, Parareptilia) du Permien supérieur du Bassin d'Argana, Maroc. *Geodiversitas*, 27 : 35-132.
- JUNGERS, W.L., W.E.H. HARCOURT-SMITH, R.E. WUNDERLICH, M.W. TOCHERI, S.G. LARSON, T. SUTIKNA, R.A. DUE & M.J. MORWOOD. 2009. – The foot of *Homo floresiensis*, *Nature*, 459: 81-84.
- LAHR, M.M. & R. FOLEY. 2004. – Human evolution writ small. *Nature*, 431: 1043-1044.
- LARSEN, K. 2017. – Haldane's Rule and the Half-Elven'. *Amon Hen*, 263: 10-13.
- LARSEN, K. 2021. – The Science of Middle-earth (2021), edited by Roland Lehoucq, Loïc Mangin, and Jean-Sébastien Steyer. Translated by Tina Kover. Illustrated by Arnaud Rafaelian. *Journal of Tolkien Research*, 12: 5.
- LAURIN, M. 1998. – La vie au Secondaire. *La Recherche*, 315 : 82.
- LAURIN, M. 2010. – The subjective nature of Linnaean categories and its impact in evolutionary biology and biodiversity studies. *Contributions to Zoology*, 79: 131-146.
- LAURIN, M. 2019. – Anatomie comparée des espèces imaginaires de Chewbacca à Totoro par Jean-Sébastien Steyer; illustrations d'Arnaud Rafaelian 2019 Le Cavalier Bleu, Paris 130 pp. Prix : 18 Euros. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 155 : 115-120.
- LAURIN, M. 2023. – *The Advent of PhyloCode: The Continuing Evolution of Biological Nomenclature*. CRC Press: Boca Raton, FL. Sous presse.
- LEHOUCQ, R., L. MANGIN & J.-S. STEYER ed. 2021. – *The Science of Middle Earth: a new understanding of Tolkien and his world*. New York: Pegasus Books.
- LHERMINIER, P. & M. SOLIGNAC. 2005. – *De l'espèce*. Syllepse : Paris.
- MAZIN, J.-M., P. HANTZPERGUE, J.-P. BASSOULLET, G. LAFAURIE & P. VIGNAUD. 1997. – Le gisement de Crayssac (Tithonien inférieur, Quercy, Lot, France) : découverte de pistes de dinosaures en place et premier bilan ichnologique. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sér. IIA*, 325: 733-739.
- MAZIN, J.-M., J.-P. BILLON-BRUYAT, P. HANTZPERGUE & G. LAFAURIE. 2003. – Ichnological evidence for quadrupedal locomotion in pterodactyloid pterosaurs: trackways from the Late Jurassic of Crayssac (southwestern France). *Geological Society, London, Special Publications*, 217: 283-296.
- MAYR, E. 1944. – Wallace's line in the light of recent zoogeographic studies. *The Quarterly Review of Biology*, 19: 1-14.
- MENDEZ, F.L., G.D. POZNIK, S. CASTELLANO & C.D. BUSTAMANTE. 2016. – The divergence of Neanderthal and modern human Y chromosomes. *The American Journal of Human Genetics*, 98: 728-734.

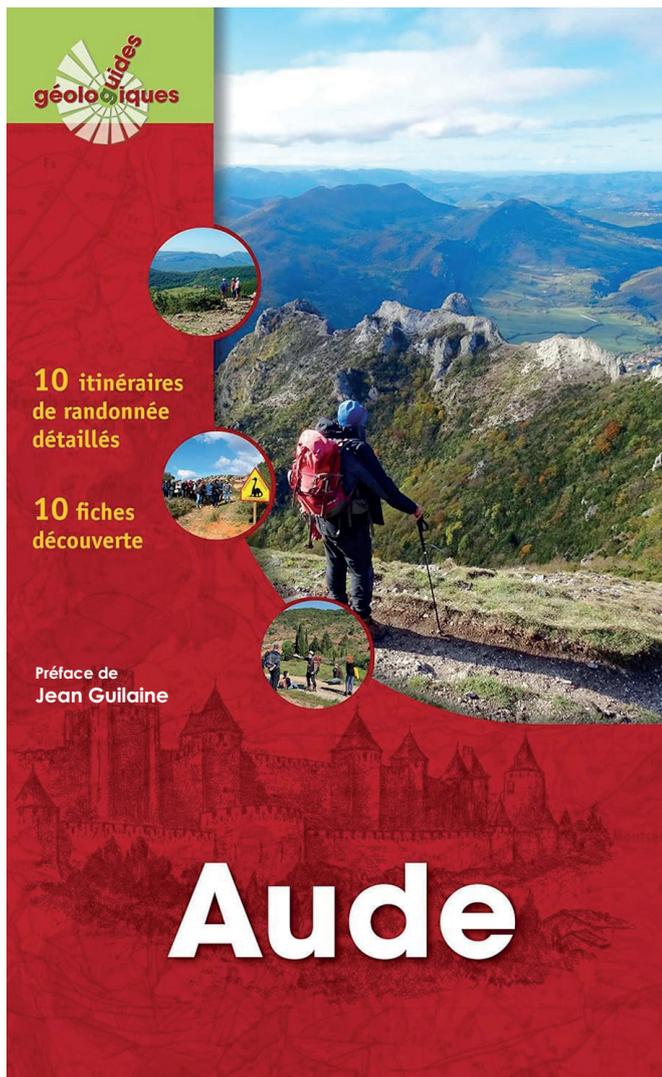
- MEYER, M., J.-L. ARSUAGA, C. DE FILIPPO, S. NAGEL, A. AXIMU-PETRI, B. NICKEL, I. MARTÍNEZ, A. GRACIA, J.M. BERMÚDEZ DE CASTRO, E. CARBONELL, B. VIOLA, J. KELSO, K. PRÜFER & S. PÄÄBO. 2016. – Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins. *Nature*, 531: 504-507.
- MILLER, W.R.R. 2011. – Tardigrades: These ambling, eight-legged microscopic “bears of the moss” are cute, ubiquitous, all but indestructible and a model organism for education. *American Scientist*, 99: 384-391.
- MOORE, M.W. & A. BRUMM. 2007. – Stone artifacts and hominins in island Southeast Asia: new insights from Flores, eastern Indonesia. *Journal of Human Evolution*, 52: 85-102.
- MOORE, M.W., T. SUTIKNA, M.J. MORWOOD & A. BRUMM. 2009. – Continuities in stone flaking technology at Liang Bua, Flores, Indonesia. *Journal of Human Evolution*, 57: 503-526.
- MORWOOD, M.J., R.P. SOEJONO, R.G. ROBERTS, T. SUTIKNA, C.S.M. TURNER, K.E. WESTAWAY, W.J. RINK, J.-X. ZHAO, G.D. VAN DEN BERGH, R.A. DUE, D.R. HOBBS, B.P. MOORE, M.I. BIRD & L.K. FIFIELD. 2004. – Archaeology and age of a new hominin from Flores in eastern Indonesia. *Nature*, 431: 1087-1091.
- MORWOOD, M.J., P. BROWN, T. SUTIKNA, E. WAHYU SAPTOMO, K.E. WESTAWAY, R. AWE DUE, R.G. ROBERTS, T. MAEDA, S. WASISTO & T. DJUBANTONO. 2005. – Further evidence for small-bodied hominins from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature*, 437: 1012-1017.
- MOSS, A.R., J.-P. JOUANY & J. NEWBOLD. 2000. – Methane production by ruminants: its contribution to global warming. *Annales de zootechnie*, 49: 231-253.
- NEEM COMMUNITY MEMBERS. 2013. – Eemian interglacial reconstructed from a Greenland folded ice core. *Nature*, 493: 489-494.
- PADIAN, K. 2022. – Why tyrannosaurid forelimbs were so short: An integrative hypothesis. *Acta Palaeontologica Polonica*, 67: 63-76.
- PADIAN, K., J.R. CUNNINGHAM, W. LANGSTON & J. CONWAY. 2021. – Functional morphology of *Quetzalcoatlus* Lawson 1975 (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 41: 218-251.
- PRÜFER, K., F. RACIMO, N. PATTERSON, F. JAY, S. SANKARARAMAN, S. SAWYER, A. HEINZE, G. RENAUD, P.H. SUDMANT, C. DE FILIPPO, H. LI, S. MALLICK, M. DANNEMANN, Q. FU, M. KIRCHER, M. KUHILWILM, M. LACHMANN, M. MEYER, M. ONGYERTH, M.F. SIEBAUER, C. THEUNERT, A. TANDON, P. MOORJANI, J. PICKRELL, J.C. MULLIKIN, S.H. VOHR, R.E. GREEN, I. HELLMANN, P.L.F. JOHNSON, H. BLANCHE, H. CANN, J.O. KITZMAN, J. SHENDURE, E.E. EICHLER, E.S. LEIN, T.E. BAKKEN, L.V. GOLOVANOV, V.B. DORONICHEV, M.V. SHUNKOV, A.P. DEREVIANKO, B. VIOLA, M. SLATKIN, D. REICH, J. KELSO & S. PÄÄBO. 2014. – The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature*, 505: 43-49.
- REAGAN, N.L. & P.A. VERRELL. 1991. – The evolution of plethodontid salamanders: did terrestrial mating facilitate lunglessness? *Am. Nat.*, 138: 1307-1313.
- RIZAL, Y., K.E. WESTAWAY, Y. ZAIM, G.D. VAN DEN BERGH, E.A. BETTIS III, M.J. MORWOOD, O.F. HUFFMAN, R. GRÜN, R. JOANNES-BOYAU & R.M. BAILEY. 2020. – Last appearance of *Homo erectus* at Ngandong, Java, 117,000-108,000 years ago. *Nature*, 577: 381-385.
- ROGERS, A.R., N.S. HARRIS & A.A. ACHENBACH. 2020. – Neanderthal-Denisovan ancestors interbred with a distantly related hominin. *Science advances*, 6: eaay5483.
- RUSSELL, A.P. & L.D. DIJKSTRA. 2001. – Patagial morphology of *Draco volans* (Reptilia: Agamidae) and the origin of glissant locomotion in flying dragons. *Journal of Zoology*, 253: 457-471.
- SANKARARAMAN, S., S. MALLICK, M. DANNEMANN, K. PRÜFER, J. KELSO, S. PÄÄBO, N. PATTERSON & D. REICH. 2014. – The genomic landscape of Neanderthal ancestry in present-day humans. *Nature*, 507: 354-357.
- SANKARARAMAN, S., S. MALLICK, N. PATTERSON & D. REICH. 2016. – The combined landscape of Denisovan and Neanderthal ancestry in present-day humans. *Current Biology*, 26: 1241-1247.
- SLON, V., F. MAFESSONI, B. VERNOT, C. DE FILIPPO, S. GROTE, B. VIOLA, M. HAJDINJAK, S. PEYRÉNE, S. NAGEL, S. BROWN, K. DOUKA, T. HIGHAM, M.B. KOZLIKIN, M.V. SHUNKOV, A.P. DEREVIANKO, J. KELSO, M. MEYER, K. PRÜFER & S. PÄÄBO. 2018. – The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father. *Nature*, 561: 113-116.
- STEIN, K., C. PALMER, P.G. GILL & M.J. BENTON. 2008. – The aerodynamics of the British late Triassic Kuehneosauridae. *Palaeontology*, 51: 967-981.
- SUTIKNA, T., M.W. TOCHERI, M.J. MORWOOD, E.W. SAPTOMO, R.D. AWE, S. WASISTO, K.E. WESTAWAY, M. AUBERT, B. LI, J.-X. ZHAO, M. STOREY, B.V. ALLOWAY, M.W. MORLEY, H.J.M. MEIJER, G. VAN DEN BERGH, R. GRÜN, A. DOSSETO, A. BRUMM, W.L. JUNGERS & R.G. ROBERTS. 2016. – Revised stratigraphy and chronology for *Homo floresiensis* at Liang Bua in Indonesia. *Nature*, 532: 366-369.
- VAN DEN BERGH, G.D., R.D. AWE, M.J. MORWOOD, T. SUTIKNA & E.W. SAPTOMO. 2008. – The youngest *Stegodon* remains in Southeast Asia from the Late Pleistocene archaeological site Liang Bua, Flores, Indonesia. *Quaternary International*, 182: 16-48.
- VAN DEN BERGH, G.D., Y. KAIFU, I. KURNIAWAN, R.T. KONO, A. BRUMM, E. SETIYABUDI, F. AZIZ & M.J. MORWOOD. 2016. – *Homo floresiensis*-like fossils from the early Middle Pleistocene of Flores. *Nature*, 534: 245-248.
- VAN DUNG, V., P.M. GIAO, N.N. CHINH, D. TUOC, P. ARCTANDER & J. MACKINNON. 1993. – A new species of living bovid from Vietnam. *Nature*, 363: 443-445.
- VAUPEL, J.W., A. BAUDISCH, M. DÖLLING, D.A. ROACH & J. GAMPE. 2004. – The case for negative senescence. *Theoretical population biology*, 65: 339-351.
- WAIS Divide Project Members, W.D.P. 2015. – Precise interglacial phasing of abrupt climate change during the last ice age. *Nature*, 520: 661-665.
- WARNER, D.A., D.A. MILLER, A.M. BRONIKOWSKI & F.J. JANZEN. 2016. – Decades of field data reveal that turtles senesce in the wild. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113: 6502-6507.
- WESTAWAY, K.E., J. LOUYS, R.D. AWE, M.J. MORWOOD, G.J. PRICE, J.-X. ZHAO, M. AUBERT, R. JOANNES-BOYAU, T. SMITH, M.M. SKINNER, T. COMPTON, R.M. BAILEY, G.D. VAN DEN BERGH, J. DE VOS, A.W.G. PIKE, C. STRINGER, E.W. SAPTOMO, Y. RIZAL, J. ZAIM, W. SANTOSO, A. TRIHASCARYO, L. KINSLEY & B. SULISTYANTO. 2017. – An early modern human presence in Sumatra 73,000-63,000 years ago. *Nature*, 548: 322-325.
- WITTON, M.P. & M.B. HABIB. 2010. – On the size and flight diversity of giant pterosaurs, the use of birds as pterosaur analogues and comments on pterosaur flightlessness. *PLoS ONE*, 5: e13982.
- ZEITOUN, V. 2015. – Les paléanthropologues sont-ils en meilleure position que les autres pour se permettre d'ignorer les règles de la systématique? *Biosystema*, 30: 155-172.
- ZEITOUN, V., V. BARRIEL & H. WIDIANTO. 2016. – Phylogenetic analysis of the calvaria of *Homo floresiensis*. *C. R. Palevol*, 15: 555-568.

Aude géologique

Michel Yvroux
Hydrogéologue

Dans la série « Guides géologiques » édités par *Omnisciences*, celui qui vient de paraître, concerne le département de l'Aude et complète cette série déjà riche de 28 ouvrages. Dix excursions, réparties sur l'ensemble du département vous mèneront de la Montagne Noire au nord, aux contreforts pyrénéens du Pays de Sault au sud, de la bordure orientale du golfe de Carcassonne ouvert sur le bassin d'aquitaine à l'ouest,

aux rives de la Méditerranée à l'est. Un voyage qui débutera dans les formations géologiques du Cambrien, vieilles de plus de 500 MA pour s'achever à la porte de la période actuelle. Une iconographie adaptée et particulièrement dense illustre chacune des randonnées et ne se limite pas au domaine géologique. En effet, chaque excursion fait une large place à d'autres aspects du territoire audois, qu'ils soient scientifiques ou ethnographiques. Ainsi, les grandes particularités du département sont abordées. Pêle-mêle citons : le vignoble, la botanique, l'avifaune, l'hydrothermalisme, les citadelles, la cité de Carcassonne, les dinosaures de la vallée de l'Aude ainsi que l'évolution des mammifères au cours de l'Eocène, le Carnaval de Limoux, et pour finir une approche du tout récent Parc Naturel Régional Corbières-Fenouillèdes. Pour atteindre cette diversité qui est une richesse de ce guide, comme elle est la richesse de ce département de l'Aude, l'auteur a su s'entourer de nombreux spécialistes : Daniel Vizcaïno de la Société d'études scientifiques de l'Aude, paléontologue et naturaliste ; Michel Bilotte (géologue, Université de Toulouse) et Marc Calvet (géomorphologue, Université de Perpignan) ; Michèle et Albert Dilax (Marbrières de Caunes) ; Christophe Bès (Spéléo Corbières Minervois), Laurie Beaufile (Herbaventi), Marie Nartet (Mines en Corbières), Christian Riols (Ligue de Protection des Oiseaux, Aude), Rodolphe Tabuce (spécialiste des micromammifères de l'Eocène, Université de Montpellier). L'équipe du PNR Corbières-Fenouillèdes, Marie Guérard (Fédération Aude Claire) et Dominique Decobecq (Omniscience), ont apporté leur savoir-faire et leurs compétences dans leurs domaines respectifs. Enfin, Alain Berge, Joseph Canérot, Laurent Decarsin, Jacques Malavieille, Guilhem Mollera, Paul-Henri Mondain, Fanchon Richart et Audrey Trochet, ont prodigué aides et conseils, ainsi que Chloé Yvroux qui s'est chargée de la présentation informatique des coupes géologiques et Jackie qui a suivi et soutenu de manière indéfectible l'auteur dans cette aventure. Enfin, Jean Guilaine, éminent archéologue audois spécialiste du néolithique dans le monde méditerranéen, est l'auteur d'une l'élogieuse préface qui s'adresse autant à Michel Yvroux qu'au département de l'Aude.



256 pages (24,90 €) qui vous permettront de comprendre et d'aimer encore plus l'Aude dans toute sa diversité



Nouvelle parution

***Prevalia lissajousi* (Mangold, 1971) [M+m], un Perisphinctidae caractéristique de la Sous-zone à Fortecostatum (Zone à Bremeri, Bathonien moyen) du Mâconnais (Saône-et-Loire, France)**

par Arnaud-Roger Martin

RÉSUMÉ

Quarante spécimens rapportés à l'espèce *Prevalia lissajousi* (Mangold, 1971) [M+m] ont été récoltés dans le Bathonien moyen (Zone à Bremeri, Sous-zone à Fortecostatum) des environs de Mâcon. La position taxonomique de *Prevalia lissajousi* est discutée. Malgré un état de conservation médiocre, le type de l'espèce peut être rapproché de *Prevalia saintjohnpersi* (Mangold *et al.*, 2012) [M+m] qui doit être regardé comme un synonyme plus récent.

***Prevalia lissajousi* (Mangold, 1971) [M+m], a characteristic Perisphinctidae from the Fortecostatum Subzone (Bremeri Zone, Middle Bathonian) of the Mâconnais (Saône-et-Loire, France)**

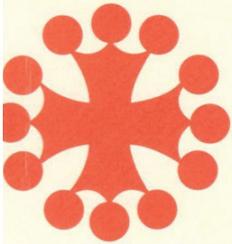
ABSTRACT

Forty specimens of the species *Prevalia lissajousi* (Mangold, 1971) [M+m] have been collected in the beds of the Middle Bathonian (Bremeri Zone, Fortecostatum Subzone) in the Mâcon area. Its taxonomic position is discussed. Despite poor conservation status, the holotype of *Prevalia lissajousi* can be related to *Prevalia saintjohnpersi* (Mangold *et al.*, 2012) [M+m] which should be considered a more recent synonym.

STRATA, 2023, série 2e, vol. 60 : 1-70

Disponible en ligne le 25 octobre 2023 (télécharger)

Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse



X^e Colloque international de botanique
pyrénéo-cantabrique
Bagnères-de-Luchon (Haute-Garonne, France)
8-10 juillet 2013

2023
Hors-série



SOMMAIRE

Session Connaissance de la flore : histoire de la botanique et chorologie – *Conocimiento de la flora : historia botánica y corología – Knowledge of flora : botanical history and chorology*

FERRANDEZ PALACIO, J.V. – Algunos taxones de área disyunta llamativa presentes en las sierras prepirenaicas meridionales oscenses y leridanas.....	9
NUALART, N., D. PÉREZ PRIETO, I. SORIANO & N. IBÁÑEZ – Plantas pirenaicas en el herbario general del Instituto Botánico de Barcelona	15
RIVAS-MARTINEZ, S., J.R. LOPEZ RETAMERO, P. AYMERICH, L. GIRE, D. FALLOUR & L. VILLAR – Sobre algunas plantas interesantes o nuevas del Pirineo Central: corología, ecología y conservación	21
HOLVECK, P. – <i>Polystichum braunii</i> (Spenn.) Fée (<i>Dryopteridaceae</i> , Pteridophyta) et ses hybrides interspécifiques. Répartition et connaissances actuelles dans les Pyrénées françaises	31
LEBLOND, N., B. DURAND, J. CAMBECÈDES & L. GIRE – Le Cirse roux, <i>Cirsium carniolicum</i> subsp. <i>rufescens</i> (Ramond ex DC.) P. Fourn., dans les Pyrénées françaises. Amélioration des connaissances dans le cadre de mesures compensatoires liées à des travaux.....	35
KLESCZEWSKI, M. – La Laïche des Hartman (<i>Carex hartmaniorum</i> A. Cajander), taxon nouveau pour la chaîne pyrénéenne.....	41
GOMEZ, D., M. LORDA & J.L. REMON – Enclaves relevantes de flora vascular en los límites del Pirineo central y occidental.....	53
MARC, D. & M. ENJALBAL – Découverte de <i>Juniperus oxycedrus</i> subsp. <i>badia</i> dans les Pyrénées-Orientales (66), Occitanie, France : implications possibles en termes de conservation.....	59
DUSSAUSSOIS, G. – Les botanistes des Hautes-Pyrénées (1600-2000).....	65

Session Connaissance de la flore : étude de la diversité génétique – *Conocimiento de la flora : estudio de la diversidad genética – Knowledge of flora : study of genetic diversity*

CHARRIER, O., P. DUPONT, A. PORNON & N. ESCAVARAGE – Structuration génétique et histoire phylogéographique de <i>Rhododendron ferrugineum</i> (Ericaceae) à l'échelle des Pyrénées.....	75
--	----

Session Écologie et communautés végétales – *Ecología y comunidades vegetales – Ecology and plant communities*

MAZUR, M., A. ROMO, K. SOBIERAJSKA & A. BORATYNSKI – The taxonomic position of <i>Juniperus phoenicea</i> s.l. (Cupressaceae) from Andorra, on the basis of morphological characters	85
JIMENEZ, J.J. & L. VILLAR – Dinámica del N, estabilización y edad del C orgánico refractario en suelos de pastos alpinos del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (Pirineo Central).....	91

Session Gestion et analyse des données floristiques, synthèses – *Gestión y análisis de los datos florísticos, síntesis – Management and analyse of floristic data, syntheses*

DUPOUEY, J.L., A. GREL, L. LARRIEU, W. HEINTZ, N. LEROY, P. MONTPIED, G. CORRIOL, E. HAMDI, M. DECONCHAT & D. VALLAURI – Cartographie de l'occupation des sols des Pyrénées en 1850 et identification des plantes vasculaires indicatrices de l'ancienneté de l'état boisé.....	103
---	-----

Session Flore & végétation, changements globaux, pressions, usages : analyses, suivis, conservation, restauration *Flora y vegetación, cambios globales, presiones, usos: análisis, monitoreo, conservación, restauración – Flora and vegetation, global changes, pressures, uses: analysis, monitoring, conservation, restoration*

BOUTIN, M., A. PORNON & T. LAMAZE – Impacts des dépôts atmosphériques azotés sur les pelouses subalpines pyrénéennes	119
DOMENECH, M., B. KOMAC, M. BOU & R. FANLO – Los pastos supraforestales de Andorra: producción, calidad y diversidad.....	125
FANLO, R., M. ROS & B. KOMAC – Consecuencias ecológicas y nutritivas de una continua reducción de la carga ganadera en pastos subalpinos: el caso de los pastos de <i>Festuca eskia</i> en el Parque Nacional de Aigüestortes (Pirineos españoles).....	133
BRIANE, G. – Paysage et évolution de la ressource végétale mellifère : étude diachronique en secteur de moyenne montagne (vallée de la Ballongue – Ariège & Haute-Garonne).....	141
GARRETA R. – La cueillette des plantes sauvages aux Pyrénées, à l'interface des enjeux de connaissance et de conservation, dans un contexte en mutation.....	147
ZARRATIN, V. – Des pratiques sociales du génépi en Pyrénées à sa conservation	153
RODRÍGUEZ GARCÍA, A., L. GARCÍA CAYÓN, J.A. RUÍZ DE GOPEGUI, M.E. GARCÍA-GONZÁLEZ, R. ALONSO-REDONDO & E. ALFARO-SAIZ – Nuevos datos sobre la distribución de <i>Draba hispanica</i> subsp. <i>lebrunii</i> P. Monts. en la Cordillera Cantábrica oriental.....	157
GONZALEZ, S., M. BURRUS, J. CAMBECÈDES, L. MANHÈS, F. ARDORINO, A. PROBST & O. JUPILLE – Conservation de <i>Subularia aquatica</i> L. dans la Réserve naturelle nationale du Néouvielle	163
PLADEVALL, C. & M. DOMENECH – Seguimiento de la Flora Amenazada de Andorra y actualización de la check-list (2009-13).....	169
ZUFIAURRE A., I. AIZPURU, D. GÓMEZ, M.B. GARCÍA, S. PIRONON, A. ALDEZABAL & J. GARMENDIA – Elaboración de un índice para determinar la vulnerabilidad de la flora pirenaica frente al cambio climático.....	173
PUNTE, J. – <i>Allium pyrenaicum</i> Costa & Vayr. (Liliaceae) en el Pirineo Aragonés.....	181
ILLA, E., A. LLUENT & E. CARRILLO – Changes in snowbed vegetation as a response of climatic variability: a case study.....	185
KOMAC, B., L. OLCARD, M. DOMENECH & G. CORRIOL – Suivi de végétations de combes à neige alpines à <i>Salix herbacea</i> dans les Pyrénées.....	195

Juliette Villatte (1924-2023)



Juliette Villatte est née à Toulouse le 23 mai 1924. Non seulement elle y fera ses études secondaires et universitaires mais aussi sa carrière professionnelle. Après avoir obtenu la licence ès Sciences Naturelles (1944-1948), elle soutient, en 1949, un Diplôme d'Etudes Supérieures portant sur « *La faune campanienne des lignites de Bélesta (Ariège)* » et, le DES acquis, rentre au CNRS, d'abord comme Collaborateur technique (1949-1951) puis, comme stagiaire de recherche (1951-1953), avant d'être nommée attachée (1953-1961) puis chargée de recherche (1961-1973). Elle est inscrite sur la liste d'aptitude aux fonctions de Maître de Recherche, en 1966.

Comme collaborateur technique elle interviendra sur les importantes collections de paléontologie du Laboratoire qu'elle enrichira par la suite de toutes ses découvertes. Nommée chercheuse elle est amenée à préparer une thèse, dirigée par M. Casteras et « parrainée » par James Alloiteau. Le sujet retenu portait sur le Montien marin des Petites Pyrénées. Elle s'acquittait de cette étude dans des conditions matérielles souvent difficiles quand, atteinte par la tuberculose, elle dut interrompre ses recherches et cesser tous travaux de terrain (1957-1959). Finalement, grâce à la pénicilline, elle réchappa à la redoutable maladie. La thèse fut publiée en 1962 et soutenue en février 1963. Sous le titre « *Etude stratigraphique et paléontologique du Montien des Petites Pyrénées et du Plantaurel* », elle démontrait que le prétendu « Montien » était en réalité du Thanétien. Cette attribution inexacte reposait sur des erreurs de détermination des faunes sensées soutenir cet âge « Montien » et sur des corrélations lithologiques erronées. Elle reprit les déterminations des mollusques et se rendit à Mons afin de comparer le matériel stratotypique avec le matériel pyrénéen qui s'avéra différent et par contre semblable aux faunes du Thanétien des Corbières et du Bassin de Paris. Sur le terrain elle prouva que les passages latéraux des couches marines du « Montien » aux couches continentales de l'Est du Volp, n'existaient pas. Elle établit une stratigraphie

détaillée en cinq horizons de lithologie et de contenu faunique différents. Cette zonation n'a jamais été démentie depuis sa présentation et reste toujours la référence.

Pendant la réalisation de cette thèse, elle avait acquis, sur les faunes de mollusques du Tertiaire pyrénéen, des compétences qu'elle mit au service du Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse où elle participa activement au rangement des collections. Puis, elle exporta son savoir-faire, d'abord aux régions plus orientales de l'Aude, mais aussi poursuivit vers l'ouest dans le Dôme de Montmaurin-Lespugue, avant d'aborder l'Eocène pyrénéen aussi bien Nord que Sud. Avec Yvette Tambareau, qui devint sa partenaire privilégiée dans l'étude de ces dépôts où macrofaunes et microfaunes abondent, elles apportèrent une contribution fondamentale dans l'analyse des contenus biologiques de l'étage Ilerdien qui venait d'être proposé par des collègues suisses (L. Hottinger et H. Schaub). Elles s'intéressèrent particulièrement à l'intervalle Thanétien-Ilerdien inférieur qui avait été le sujet de la thèse d'Y. Tambareau (1972), sur le versant nord des Pyrénées.

En 1970, J. Villatte et Y. Tambareau quittaient le laboratoire historique de géologie et la direction de Marcel Casteras, pour rejoindre le laboratoire de Géologie-Pétrologie sous la direction de R. Mirouse. Tout en poursuivant sur ses thèmes de recherche favoris, elle diversifia ses activités, presque toujours associée à Y. Tambareau et un peu plus tard à B. Crochet qui réalisait une thèse de sédimentologie sur le Poudingue de Palassou (Ilerdien supérieur). Leurs noms se trouveront dès lors associés dans différentes publications et livrets-guides.

A partir de 1969 et jusqu'en 1973, les relations qu'elle avait nouées, avec les professeurs Marlières et Godfriaux de l'Université de Mons, furent réactivées afin d'obtenir une collaboration dans l'étude exhaustive du Montien stratotypique et en particulier du matériel conchyliologique nouvellement récupéré. Il en résultera la publication d'un important ouvrage faisant le point sur les mollusques du

stratotype du Montien (1977). Mais ses compétences sur les mollusques du Paléocène-Eocène se complétèrent de l'étude des échinodermes qui leur étaient associés ; là aussi son expertise fut reconnue puisque, à l'invitation du Professeur David (RCP 340), elle recensa et reclassa les collections Lambert (Echinides) et Cossmann (Mollusques) conservées à l'Université Paris IV.

Elle fut aussi une « femme » de terrain, qui ne se limita pas aux prélèvements *in situ* des faunes, mais qui accomplit une œuvre détaillée de cartographie des terrains du Paléocène – Eocène sous-pyrénéen, comme en témoigne, sur les feuilles à 1/50 000 de Lavelanet, Quillan et Tuchan, son nom, toujours associé à celui d'Y. TAMBAREAU, avec qui elle mena de nombreuses investigations.

Au cours de sa carrière elle participa à de nombreuses réunions scientifiques, colloques et congrès, en France (Orsay, Paris, Bordeaux...) mais aussi en Europe (Belgique, Italie, Hongrie, Espagne) ou en Amérique du Sud (Venezuela). Elle était membre de l'Association des Géologues du Bassin de Paris, dont elle suivit certaines excursions ; elle fut membre du bureau de la section toulousaine des Géologues du Sud-Ouest. Elle fut aussi co-organisatrice d'une excursion du Groupe d'Etude du Paléogène (1992) et son nom apparaît sur le livret-guide de l'International Geological Correlation Programme (IGCP 286 / UNESCO / project « Early Paleogene benthos ») qui s'est tenue à Aspet en septembre 1994.

Hors de la sphère toulousaine, elle tissa de nombreuses collaborations : M. Massieux (charophytes), Toumarkine

(Foraminifères planctoniques), Gruas-Cavagnetto (nannoplacton), J.C. Plaziat ... dont témoignent nombre de ses publications. En 1978 elle avait déjà signé une quarantaine d'articles. D'autres suivront jusqu'à son départ à la retraite qui vit encore la parution de quelques contributions. Juliette Villatte fut une fidèle de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse et de son bulletin dans lequel elle publia son premier article en 1950. Le dernier qu'elle lui confia parut en 1992.

Partie à la retraite en 1986, elle maintint une activité scientifique jusque dans les années 1998, date du départ à la retraite d'Yvette Tambareau. Ses collections sont conservées à l'Université Paul-Sabatier et placées sous la responsabilité du Service du Patrimoine Scientifique. D'apparence fragile, mais douée d'une pugnacité toute languedocienne, qu'elle revendiquait fièrement, Juliette Villatte s'est éteinte le 7 janvier 2023, à plus de 98 ans. Elle est inhumée à Sainte-Colombe-sur-l'Hers (11230), petit village audois, berceau de sa famille.

M. Bilotte & F. Duranthon

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient M^{me} N. Guerrero et M.J. Laforgue qui leur ont procuré la photo de Juliette Villatte prise en 2020.

Jean-Paul Mauriès (1934-2022)



Jean-Paul Mauriès en 1993, Barbizon
9^e Congrès International de Myriapodologie
[Photo Zoltan Korsós]

*Quand lo boièr ven de laurar
Quand lo boièr ven de laurar
Planta son aigulhada,
A, i, ò, ú,
Planta son aigulhada, A !*

Notre bien aimé collègue Jean-Paul Mauriès nous a quitté le lundi 3 octobre 2022 dans sa 88^e année suite à une longue et douloureuse maladie qui l'a tenu longtemps éloigné de ses chères recherches, de sa paillasse et de ses échantillons.

Jean-Paul Mauriès-Belou est né le 1^{er} décembre 1934 à Albi (Tarn). Il est décédé le 3 octobre 2022 à Guérande (Loire-Atlantique), entouré de sa proche famille. Il fit ses études de biologie à la Faculté des Sciences de l'Université de Toulouse où il obtint un diplôme de licence es Sciences-Naturelles

(SPCN, Géologie, Zoologie et Botanique) en 1953-1956.

En même temps que son service militaire effectué de 1960 à 1962 en partie en Algérie, il fut nommé Stagiaire puis Attaché de Recherches au CNRS de 1957 à 1966, période au cours de laquelle il s'intéressa de plus en plus intensément à la biologie et la systématique des myriapodes diplopodes, notamment de la région pyrénéenne.

En 1966, il entra en qualité d'Assistant au laboratoire de Zoologie-Arthropodes du Muséum national d'Histoire naturelle, dirigé à l'époque par le Professeur Max Vachon, puis obtint les grades de Maître-Assistant 2^e classe en 1974, Maître-Assistant 1^{ère} classe en 1979 avant d'être nommé Maître de Conférences Universitaire en 1986 jusqu'à un échelon hors-classe avant la fin de sa carrière au MNHN.

Il joua un rôle déterminant en Myriapodologie par ses travaux de systématique et les descriptions de très nombreux taxons (espèces, genres et familles) qui firent de lui un des plus grands spécialistes mondiaux des diplopodes de l'ordre Chordeumatida. Ses recherches – passionnées et passionnantes – furent menées conjointement avec ses responsabilités de Chargé de Conservation de la collection « Myriapodes et Onychophores » du Muséum, dont il assura durant de nombreuses années la gestion scientifique et l'organisation, laquelle aurait bien besoin aujourd'hui d'un recrutement digne de son nom, de son prestige et de son aura.

En 1968, il fut à l'origine, avec le Professeur Jean-Marie Demange du Muséum de Paris et le Herr Prof.-Dr. Otto Kraus de Hamburg, de la création du Centre International de Myriapodologie, le CIM, actuellement CIM-International Society for Myriapodology. A ce titre, en collaboration avec Monique Nguyen Duy-Jacquemin et Jean-Jacques Geoffroy, il participa inlassablement au fonctionnement du Secrétariat permanent du CIM, à la publication annuelle des Bulletins du CIM et à l'organisation des Congrès Internationaux de Myriapodologie (ICM) tenus de par le monde tous les trois ans.

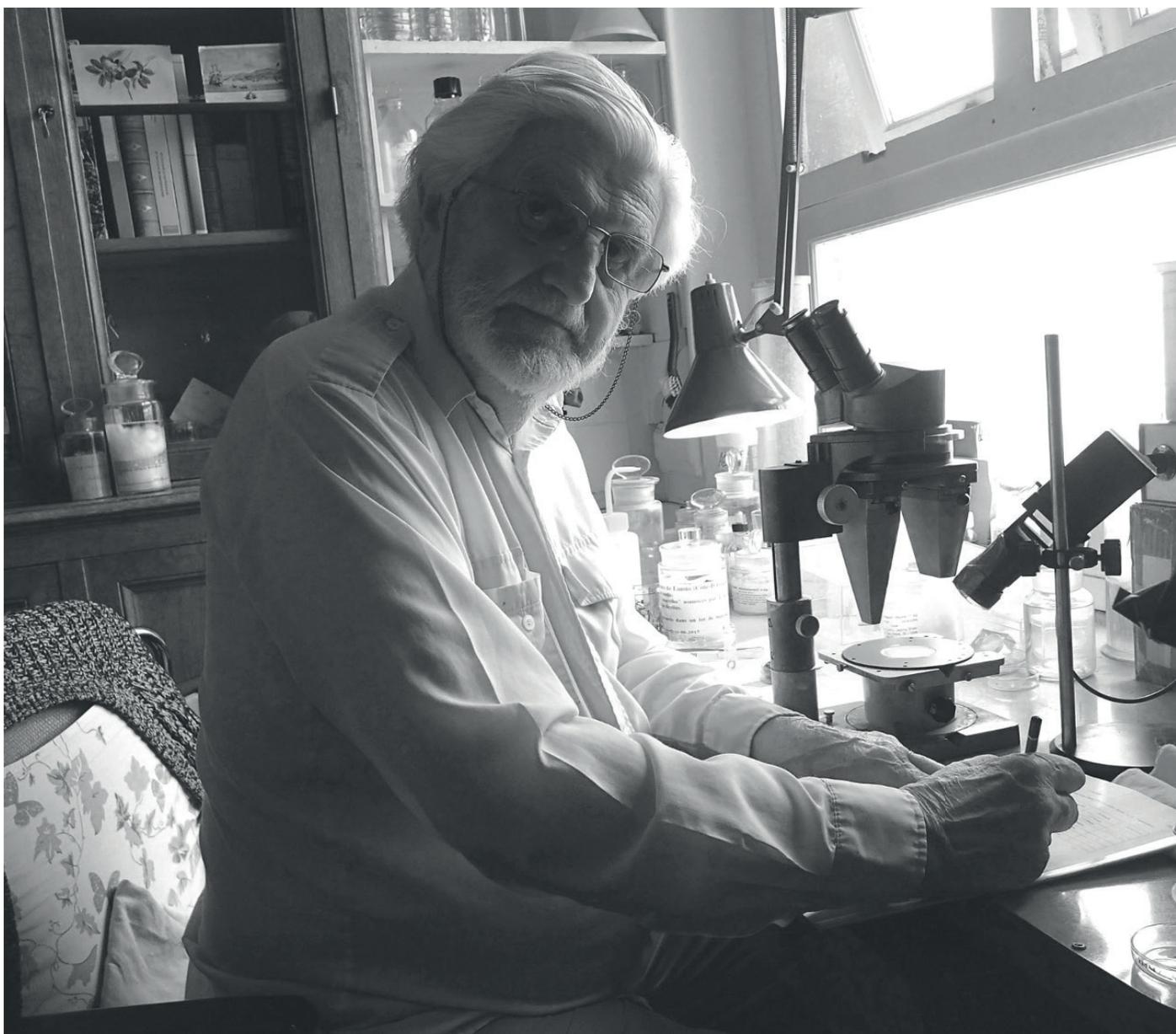
à la suite de J.-M. Demange et avant sa reprise par J.-J. Geoffroy, il contribua au cours annuel sur les animaux venimeux, dispensé au Muséum national d'Histoire naturelle, dont des articles relatifs aux myriapodes furent publiés dans des ouvrages sur la fonction venimeuse.

Spécialiste de la biologie et de la systématique des myriapodes, ses recherches portèrent sur la taxonomie de divers ordres de diplopodes en France et dans plusieurs pays et régions d'Europe (Suisse, Balkans, Péninsule Ibérique,

Corse...) mais aussi dans de nombreux pays du monde : Afrique du Nord, Afrique Occidentale, Indo-Pacifique, Caraïbes, Guyane, Brésil, Venezuela, Chine, Asie-du Sud-Est, etc. Nombre de ses publications portent sur des espèces édaphiques de milieux divers et – entre autres – de taxons fortement endémiques et hautement adaptés aux habitats extrêmes nivicoles et aux milieux souterrains profonds. Sa contribution à la biospéologie l'amènent à la publication d'articles de synthèse sur les myriapodes troglobies dans des ouvrages à caractère encyclopédique : *Mémoires de Biospéologie*, *Encyclopaedia Biospeologica*, *Encyclopaedia of Cave and Karst Science*. Ces études révèlent la présence d'espèces à grand intérêt patrimonial et paléobiogéographique dont certaines mériteraient de bénéficier de mesures de protection et de conservation. La description rigoureuse des

nombreux taxons qu'il a créés fut souvent accompagnée d'illustrations de sa main, témoignant d'un incontestable talent de dessinateur scientifique.

Ces tous derniers temps, alors que la maladie l'avait éloigné de ses recherches et de son laboratoire, la publication d'ultimes travaux sous-pressé et la découverte, pour la faune de France, de plusieurs espèces sur lesquelles il s'était si intensément penché, ont contribué à lui apporter un regain de joie et de satisfaction du travail accompli. Un tout récent article de collègues européens a permis de reconnaître la qualité de ses travaux par la création d'un genre de Chordeumatida qui l'honore à jamais : *Maurieseuma* Antic & Spelda, 2022. Il nous laisse en héritage un ensemble de documents en grande partie inédits d'une richesse et d'une valeur incomparables, notamment d'imposants dossiers d'étude sur les diplopedes



Jean-Paul Mauriès en 2017, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
Laboratoire de Zoologie-Arthropodes
[Photo Jean-Jacques Geoffroy]

du Cameroun, de la Guyane Française et des Chordeumatides de France, ce dernier destiné à une refonte complète de la faune de France des diplopodes.

Son contact avec sa région toulousaine était demeuré intact, comme en témoignent les nombreuses publications rédigées pour le *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, avec laquelle il avait gardé jusqu'au bout des liens étroits d'amicale collaboration. Outre la SHNToulouse, il fut un membre actif et assura diverses responsabilités au sein de plusieurs autres sociétés savantes, dont la Société de Biogéographie, dont il fut Secrétaire Général, la Société Zoologique de France, la Société Française de Systématique, la Société Française d'Ecologie, la Société Internationale de Biospéologie – International Society for Subterranean Biology. Enfin, il fut membre élu du Conseil d'Administration du Muséum national d'Histoire naturelle et assura durant un temps la direction temporaire du Laboratoire de Zoologie-Arthropodes.

Dans un autre contexte, notre amitié complice s'est pleinement retrouvée au sein de la Chorale du CNRS-Ile-de-France, dont il fut durant plusieurs années un pilier du pupitre des basses et où il tint, à l'occasion de plusieurs concerts, un rôle de soliste, amateur certes, mais solide à la voix chaude et profonde. A ce propos, les murs du laboratoire des arthropodes du Muséum, qui ont de la mémoire, se souviennent encore des échos de son organe entamant quelques couplets traditionnels occitans :

*Quand lo boièr ven de laurar
Quand lo boièr ven de laurar
Planta son aigulhada,
A, i, ò, ú,
Planta son aigulhada, A !*

Sans oublier d'honorer la mémoire de son épouse Michèle, nos amicales pensées se tournent vers ses deux filles Nathalie et Magali, leurs conjoints et ses petits-enfants.

Aujourd'hui, les mille-pattes sont en deuil, car ils viennent de perdre un très grand ami, et nous aussi.

Bonne route à toi, cher ami.

Jean-Jacques Geoffroy
Muséum National d'Histoire naturelle, Département
Origines et Évolution
Campus MNHN de Brunoy
4 avenue du Petit Château 91800 Brunoy (France)
jean-jacques.geoffroy@mnhn.fr

Liste des publications scientifiques de Jean-Paul Mauriès (1959-2022)

Classée par Année - Multi-auteurs - Chronologie

1959

MAURIÈS, J.-P. 1959. — *Pyreneosoma*, genre nouveau de Craspedosomides des Hautes-Pyrénées (Diplopoda, Nematophora). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 94, 1/2, 203-208.

1960

MAURIÈS, J.-P. 1960a. — Diplopodes de la région toulousaine. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 95, 1, 100-104.

MAURIÈS, J.-P. 1960b. — Une nouvelle espèce pyrénéenne du genre *Adenomeris*. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 95, 3/4, 401-404.

MAURIÈS, J.-P. 1960c. — Note sur la répartition des diplopodes dans le massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 85, 5/6, 409-411.

1962

MAURIÈS, J.-P. 1962. — Les diplopodes du massif de Néouvielle. In: *Actas del Tercer Congreso Internacional de Estudios Pirenaicos, Gerona, 1958*. (Gausen H. & de Albareda J.-M., Eds), Instituto de Estudios Pirenaicos, Zaragoza, 105-108.

1963

MAURIÈS, J.-P. 1963a. — Sur deux diplopodes des Hautes-Pyrénées. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 98, 1/2, 226-227.

MAURIÈS, J.-P. 1963b. — Deux nouvelles espèces du genre *Ceratosphys* Rib. (Diplopoda - Nematophora). *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 88, 2/3, 229-234.

1964

MAURIÈS, J.-P. 1964a. — Sur quelques diplopodes de la Péninsule Ibérique. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 99, 1/2, 157-170.

MAURIÈS, J.-P. 1964b. — Sur quelques diplopodes de la Péninsule Ibérique - 2e note. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 99, 3/4, 425-443.

MAURIÈS, J.-P. 1964c. — *Mesoiulus chappuisi* n. sp., Iulide cavernicole du Pays Basque espagnol. *Annales de Spéléologie*, 19, 3, 503-506.

MAURIÈS, J.-P. 1964d. — Note sur les diplopodes pyrénéens I. Les *Cylindroiulus* du sous-genre *Bracheoiulus* Verhoeff. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 99, 3/4, 444-449.

1965

MAURIÈS, J.-P. 1965a. — Note sur les diplopodes pyrénéens II. Les Chordeumoidea. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 100, 1/2, 223-229.

MAURIÈS, J.-P. 1965b. — Une nouvelle espèce cavernicole du genre *Cranogona* Ribaut (Diplopoda - Craspedosomoidea). *Annales de Spéléologie*, 20, 2, 237-242.

MAURIÈS, J.-P. 1965c. — *Occitaniulus rouchi* n. g., n. sp., Blaniulide endogé du sud de la France (Diplopoda). *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 2, 4, 545-549.

MAURIÈS, J.-P. 1965d. — Nouveaux diplopodes endogés pyrénéens. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 2, 4, 550-558.

1966

MAURIÈS, J.-P. 1966a. — Une nouvelle sous-espèce cavernicole de *Metaiulus pratensis* Blower et Rolfe, 1956 (Diplopoda, Iuloidea). *Annales de Spéléologie*, 20, 4, 519-522.

MAURIÈS, J.-P. 1966b. — Note sur les diplopodes pyrénéens III. Le sous-genre *Ceratosphys* Ribaut, 1920 (Craspedosomoidea).

Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse, 102, 1, 325-334.

MAURIÈS, J.-P. 1966c. — Découverte par H. Coiffait de représentants des genres *Speleoglomeris* Silv. et *Trichoblaniulus* Verh. dans les grottes de Grèce (Diplopoda). *Annales de Spéléologie*, 21, 3, 621-630.

MAURIÈS, J.-P. 1966d. — *Vandeleuma* et *Vascosoma*, genres nouveaux des grottes du pays basque français (Diplopoda-Craspedosomoidea). *Annales de Spéléologie*, 21, 3, 631-641.

1967

MAURIÈS, J.-P. 1967a. — Une nouvelle espèce française du genre *Brachychaeteuma* Verhoeff 1911. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 4, 1, 177-185.

MAURIÈS, J.-P. 1967b. — *Vascoblaniulus cabidochei* n. g., n. sp., diplopoda blaniulide du gouffre de la Pierre Saint-Martin (Basses-Pyrénées). *Annales de Spéléologie*, 22, 2, 325-332.

MAURIÈS, J.-P. 1967c. — Matériaux récoltés par M.H. Coiffait au Gabon: Myriapoda, Diplopoda. *Biologia Gabonica*, 3, 4, 361-401 [Paru en 1968].

1968

DEMANGE, J.-M. & MAURIÈS, J.-P. (Eds). 1968. — *Le 1er congrès international de myriapodologie (Volume des abstracts)*. MNHN, Paris, 25 pp.

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN M. (Eds). 1968. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 1. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 1, 1-25.

MAURIÈS, J.-P. 1968a. — Documents inédits du Professeur H. Ribaut. I. Description de *Ceratosphys hispanica* Ribaut, 1920. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 104, 1/2, 65-68.

MAURIÈS, J.-P. 1968b. — Notes sur les diplopodes pyrénéens. IV. Le genre endémique pyrénéen *Hypnosoma* Ribaut, 1952. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 104, 2/4, 399-404.

MAURIÈS, J.-P. 1968c. — Myriapodes de l'Île aux Singes (Makokou, Gabon) récoltés par J.A. Barra. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris*, 40, 4, 768-771.

MAURIÈS, J.-P. 1968d. — Spirostreptoidea (Myriapoda, Diplopoda) récoltés dans une parcelle expérimentale de l'Institut de recherches agronomiques tropicales de Haute-Volta. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris*, 40, 5, 984-991 [Paru en 1969].

1969

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1969. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 2. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 2, 1-25.

MAURIÈS, J.-P. 1969a. — Observations sur la biologie (Sexualité, Périodomorphose) de *Typhloblaniulus lorifer consoranensis* Brölemann (Diplopoda, Blaniulidae). *Annales de Spéléologie*, 24, 3, 495-504.

MAURIÈS, J.-P. 1969b. — Contribution à la faune épigée et cavernicole de Corse. Diplopodes récoltés par P. Beron. *Annales de Spéléologie*, 24, 3, 506-527.

MAURIÈS, J.-P. 1969c. — Myriapodes de Sierra Nevada (Espagne). Une nouvelle espèce du genre *Ceratosphys* Ribaut, 1920 (Diplopoda). *Publicaciones del Instituto de Biología aplicada, Barcelona*, 47, 131-138.

MAURIÈS, J.-P. 1969d. — Diplopodes de la Cueva del Guácharo,

Caripe, Venezuela (Recolectado por O. Linares & P. Strinati). *Sociedad Venezolana espeleología*, 2, 35-43.

1970

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1970. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 3. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 3, 1-30.

MAURIÈS, J.-P. 1970a. — Description de deux espèces nouvelles du genre *Ommatoius* (Latzel) (= *Schizophyllum* Ver. 1895) récoltées dans les Pyrénées occidentales et les Monts Cantabriques [Pour 1969]. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 105, 3/4, 330-336.

MAURIÈS, J.-P. 1970b. — Un nouveau blaniulide cavernicole du Pays Basque français. Eléments d'une nouvelle classification des diplopodes iulides (Myriapoda). *Annales de Spéléologie*, 25, 3, 711-719.

MAURIÈS, J.-P. 1970c. — Diplopodes récoltés à Madère par C. Alluaud en 1938. Description d'une espèce nouvelle du genre *Nesopachyiulus* Attems. *Bocagiana*, 24, 1-6.

MAURIÈS, J.-P. 1970d. — Diplopodes épigés et cavernicoles des Pyrénées espagnoles et des Monts Cantabriques. I-III. Introduction, Polyzonides et Craspédosomides. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 106, 3/4, 401-422.

MAURIÈS, J.-P. 1970e. — Examen des types des genres *Cambalomorpha* et *Cambalopsis* Pocock, 1895. Essai de classification des Glyphiulinae Verhoeff, 1936 (Diplopoda, Cambalidea). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris*, 42, 3, 509-519.

MAURIÈS, J.-P. & SILVA, G. 1970. — Colobognathes du Chili I. Espèces nouvelles du genre *Siphonotus* Brandt (Diplopoda). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris*, 42, 5, 887-902. [Paru en 1971]

1971

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1971. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 4. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 4, 1-41.

MAURIÈS, J.-P. 1971a. — Diplopodes épigés et cavernicoles des Pyrénées espagnoles et des Monts Cantabriques. IV-V. Blaniulides et Iulides. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 107, 1/2, 103-116.

MAURIÈS, J.-P. 1971b. — Diplopodes épigés et cavernicoles des Pyrénées espagnoles et des Monts Cantabriques. VI. Polydesmides. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 107, 1/2, 117-124.

MAURIÈS, J.-P. 1971c. — Diplopodes épigés et cavernicoles des Pyrénées espagnoles et des Monts Cantabriques. VII. Glomérider. Essai de classification des Glomeridea. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 107, 3/4, 423-436.

1972

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1972. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 5. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 5, 1-31.

MAURIÈS, J.-P. 1972. — Nouvelle description de *Paraiulus olmecus* H. et S., 1869, espèce type du genre *Paraiulus* (Diplopoda), conservé au Muséum d'Histoire Naturelle de Genève. *Revue Suisse de Zoologie*, 79, 1, 159-165.

1973

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1973. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 6. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 6, 1-48.

1974

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1974. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 7. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 7, 1-42.

MAURIÈS, J.-P. 1974a. — *Pyreneosoma bessoni* n. sp. Diagnose, synonymie et répartition du genre endémique *Pyreneosoma* MAURIÈS, 1959 (Diplopoda, Craspedosomoidea, Haplobainosomidae). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 110, 1/2, 47-54.

MAURIÈS, J.-P. 1974b. — Intérêt phylogénique et biogéographique de quelques diplopedes récemment décrits du nord de l'Espagne. *Symposium of the Zoological Society of London*, Volume 32, 53-63.

MAURIÈS, J.-P. 1974c. — Myriapodes. In: *Guide du Naturaliste dans les Pyrénées Occidentales*. (Dendaletche, Ed.), Delachaux & Niestlé, Neuchâtel, 352-380.

MAURIÈS, J.-P. 1974d. — Un cambalide cavernicole du Brésil, *Pseudonannolene strinatii* n. sp. (Myriapoda - Diplopoda). *Revue Suisse de Zoologie*, 81, 545-549.

1975

DEMANGE, J.-M. & MAURIÈS, J.-P. -1975a. — Myriapodes diplopedes des Monts Nimba et Tonkoui (Côte d'Ivoire, Guinée) récoltés par M. Lamotte et ses collaborateurs de 1942 à 1960. Etude systématique, caractérisation des diopsiulides africains, révision des Trachystreptini, essai de classification des Cordyloporidae. *Annales du Musée royal d'Afrique Centrale, Zoologie*, 212, 1-192.

DEMANGE, J.-M. & MAURIÈS, J.-P. -1975b. — Diplopedes de la région d'Abidjan, Côte d'Ivoire. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, série 3*, 291, 387-400.

DEMANGE, J.-M. & MAURIÈS, J.-P. -1975c. — Données de morphologie, tératologie, développement post-embryonnaire, faunistique et écologie des myriapodes diplopedes nuisibles aux cultures du Sénégal. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, série 3*, 333, 1, 1243-1256.

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1975. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 8. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 8, 1-47.

MAURIÈS, J.-P. 1975a. — Diplopedes épigés et cavernicoles des Pyrénées espagnoles et des Monts Cantabriques. VIII. Liste récapitulative, additions, corrections, conclusions. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 111, 1/2, 126-134.

MAURIÈS, J.-P. 1975b. — Note sur les Diplopedes pyrénéens. V. Le genre endémique *Cranogona* Ribaut, 1913. Une nouvelle espèce cavernicole. *Annales de Spéléologie*, 30, 2, 337-341.

MAURIÈS, J.-P. 1975c. — Spirostreptides (Myriapoda - Diplopoda) de Guyane française. Description de deux genres nouveaux. Compléments aux diagnoses des types d'espèces sud-américaines. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, série 3*, 333, 2, 1257-1275.

1976

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M.

(Eds). 1976. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 9. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 9, : 1-40.

MAURIÈS, J.-P. 1976. — Notes sur les Diplopedes pyrénéens. VI - Nouveautés sur les nivicoles des genres *Ceratophys* Ribaut, 1920 et *Pyreneosoma* MAURIÈS, 1959 (Myriapoda, Diplopoda, Craspedosomoidea). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 112, 1/2, 137-145.

MAURIÈS, J.-P. & VICENTE, M. C. 1976. — Descripción de un nuevo Diplopodo cavernicola y catalogo de Myriapodos señalados en Baleares. *Boletín de la Sociedad de Historia natural de Baleares*, 21, 33-46. [Paru en 1978]

1977

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1977. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 10. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 10, 1-36.

MAURIÈS, J.-P. 1977. — Le genre *Glyphiulus* Gervais, 1847, et sa place dans la classification des Cambalides, à propos de la description d'une nouvelle espèce du Viet-Nam (Diplopoda, Iulida, Cambalida). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, série 3*, 431, 243-250.

MAURIÈS, J.-P. & VICENTE, M. C. 1977. — Myriapodes diplopedes nouveaux ou peu connus des Pyrénées espagnoles, des Monts Cantabriques et de Galice. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, série 3*, 452, 315, 529-546.

1978

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1978. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 11. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 11, : 1-54.

MAURIÈS, J.-P. 1978a. — Myriapodes - Diplopedes du sud de l'Espagne. Description d'une espèce nouvelle, d'espèces mal connues et révision de types du Muséum de Vienne. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien Serie B Botanik und Zoologie*, 81, 575-588.

MAURIÈS, J.-P. 1978b. — Une nouvelle espèce de Metopidiothricidae de l'Archipel Bismark (Diplopoda, Craspedosomida, Chordeumidea). *Steenstrupia*, 5, 5, 41-49.

MAURIÈS, J.-P. 1978c. — Le genre néo-zélandais *Schedotrigona* Silvestri, 1903 : révision et place dans une nouvelle classification des Craspedosomides (Myriapoda, Diplopoda, Craspedosomida). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, série 3*, 510, Zoologie 351, 43-66.

MAURIÈS, J.-P. & VICENTE, M. C. 1978. — Diplopedos cavernicolos nuevos y poco conocidos de Espana, recolectados por A. Lagar. Descripción de très generos nuevos [pour 1977, paru en 1978]. *Miscellània Zoològica*, 4, 1, 109-134.

1979

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1979. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 12. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 12, 1-48.

MAURIÈS, J.-P. 1979a. — Stemmiulides (Myriapoda - Diplopoda) nouveaux et peu connus d'Afrique et d'Amérique. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, série 4, sect A*, 1, 3, 625-641.

MAURIÈS, J.-P. 1979b. — Les Diplopodes pleistocènes de la Grotte de la Carrière à Gerde (H.P.). *Bulletin de la Société Romand, Bagnères-de-Bigorre*, 112, 1977, 85-86.

1980

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1980. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 13. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 13, : 1-31.

MAURIÈS, J.-P. 1980a. — Contributions à l'étude de la faune terrestre des îles granitiques de l'archipel des Seychelles. *Revue de Zoologie et de Botanique africaines*, 94, 1, 138-168.

MAURIÈS, J.-P. 1980b. — Diplopodes Chilognathes de la Guadeloupe et ses dépendances. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, série 4, sect A, 2, 4*, 1059-1111.

MAURIÈS, J.-P. 1980c. — Description d'une espèce nouvelle et d'un genre nouveau de Diplopodes Polydesmides hypogés récoltés dans l'arrondissement de Béziers (Hérault). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 116, 3/4, 228-234.

VICENTE, M. C. & MAURIÈS, J.-P. 1980. — Un género y una especie nuevos de Diplópodos Cavernícolas de Guipúzcoa, España (Myriapoda - Diplopoda). *Speleon, Barcelona*, 25, 9-13.

1981

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1981. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 14. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 14, : 1-47.

MAURIÈS, J.-P. 1981a. — Craspedosomida, Stemmiulida et Cambalida (Myriapoda : Diplopoda) de Sri Lanka (Ceylan). *Entomologica scandinavia*, Suppl 11, 33-62.

MAURIÈS, J.-P. 1981b. — Diplopodes épigés et cavernicoles des Pyrénées espagnoles et des Monts Cantabriques. IX. *Asturasona* nouveau genre (Diplopoda, Craspedosomida). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 117, 162-170.

MAURIÈS, J.-P. 1981c. — Diplopodes de l'Iran : *Persedicus* n. gen. (Craspedosomida : Anthroleucosomidae). *Senckenbergiana biol.*, 62, 4/6, 385-390.

MAURIÈS, J.-P. & MAURIN, M. -1981. — Pyrgodesmidae et Cryptodesmidae (Diplopoda, Polydesmida) de la forêt de Téké, Côte d'Ivoire. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, série 4, sect A, 3, 1*, 187-202.

1982

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1982. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 15. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 15, 1-47.

MAURIÈS, J.-P. 1982a. — Une famille nouvelle et deux genres nouveaux de Cleidogonoidea, avec notes sur la classification de la superfamille (Diplopoda, Craspedosomida). *Steenstrupia*, 8, 6, 165-176.

MAURIÈS, J.-P. 1982b. — Une espèce nouvelle du genre *Lankasona* (Diplopoda, Craspedosomida, Lankosomidae), avec notes sur quelques Chordeumida récemment décrits. *Steenstrupia*, 8, 7, 177-180.

MAURIÈS, J.-P. 1982c. — *Dolichoilulus tongiorgii* (Strasser), Diplopode halophile nouveau pour la faune de France. Remarques sur la classification des Pachyiulini (Myriapoda, Diplopoda,

Iulida). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, série 4, sect A, 4, 3/4*, 433-444.

MAURIÈS, J.-P. 1982d. — Un nouveau diplopode polydesmide cavernicole du département du Gard : *Mastigonodesmus fagniezi* n. sp. (Polydesmidea, Mastigonodesmidae). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 118, 141-144.

MAURIÈS, J.-P. & GEOFFROY, J.-J. -1982. — Découverte, dans les Causses Majeurs, d'une remarquable espèce cavernicole du genre *Opisthocheiron* Ribaut, 1913 (Diplopoda, Craspedosomida, Opisthocheiridae). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 118, : 131-140.

1983

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1983. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 16. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 16, 1-41.

MAURIÈS, J.-P. 1983a. — Myriapodes du Népal (Mission I. Löbl et A. Smetana 1981). I. Diplopodes Iuliformes (Iulida, Cambalida et Spirostreptida) : *Nepalmatoiulus* nov. subgen. *Revue Suisse de Zoologie*, 90, 1, 127-138.

MAURIÈS, J.-P. 1983b. — Cambalides nouveaux et peu connus d'Asie, d'Amérique et d'Océanie. I. Cambalidae et Cambalopsidae (Myriapoda, Diplopoda). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, série 4, sect A, 5, 1*, 247-276.

MAURIÈS, J.-P. 1983c. — Les Myriapodes (Congolios, Bête-z'Oreilles, Bêtes à Mille Pieds) de Guadeloupe. *CDDP Guadeloupe, Biologie Géologie*, 10, 76-85.

MAURIÈS, J.-P. 1983d. — Le genre *Galliocockia* Ribaut, 1954. Deux espèces nouvelles des grottes de l'Ardèche et du Gard (Myriapoda, Diplopoda, Polydesmida). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 119, 103-110. [parus 1984]

1984

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1984. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 17. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 17, 1-28.

MAURIÈS, J.-P. 1984a. — Les premiers Stemmiulides signalés au Brésil : Trois espèces nouvelles de la région de Manaus, dont une de la forêt inondable (*Prostemmiulus adisi* n. sp.) (Myriapoda : Diplopoda : Stemmiulida). *Amazoniana*, 8, 3, 375-387.

MAURIÈS, J.-P. 1984b. — Écologie et biogéographie des Cyclades. Deux espèces nouvelles de diplopodes cavernicoles des Cyclades : *Hyleoglomeris beroni* (Glomerida) et *Syrioiulus andreevi* (Iulida). *Biologia Gallo-Hellenica*, 11, 1, 37-49.

MAURIÈS, J.-P. 1984c. — *Osellasoma*, un remarquable nouveau genre de Diplopode cavernicole du Monte Baldo (Trentin) (Myriapoda : Diplopoda : Craspedosomida : Neoatractosomidae). *Studi Trent. Scienze Naturali, Acta Biol.*, 61, 189-196.

MAURIÈS, J.-P. 1984d. — Diplopodes cavernicoles de Toscane (Matériel du Musée Zoologique «La Specola», Florence): nouveautés chorologiques et taxonomiques sur les genres *Geoglomeris*, *Devillea* et *Orphanoiulus*. *Redia*, 67, 401-416.

MAURIÈS, J.-P. & KARAMAOUNA, 1984. — Myriapodes — Diplopodes nouveaux et peu connus des îles Naxos, Paros et Antiparos (Cyclades, Grèce). *Biologia Gallo-Hellenica*, 11, 1, 51-59.

1985

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1985. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 18. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 18, 1-47.

MAURIÈS, J.-P. 1985. — Contribution to the knowledge of the mountain fauna of Malawi (Mission R. Jocqué). 5. Diplopoda Stemmiulida. *Revue de Zoologie africaine, Muséum royal de Tervuren*, 99, 141-146.

MAURIÈS, J.-P. & BARRAQUETA, P. 1985. — Myriapodes diplopedes épigés nouveaux et peu connus de la province de Viscaye (Espagne): *Vascanthogona* et *Krauseuma*, genres nouveaux de Craspédosomides. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, série 4, sect A, 7, 2*, 433-449.

1986

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1986. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 20. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 19, : 1-45.

MAURIÈS, J.-P. 1986a. — Un diplopede cavernicole relictuel des Alpes calcaires suisses : *Niphatrogleuma wildbergeri*, n. g., n. sp. (Craspedosomida, Cleidogonoidea). *Revue Suisse de Zoologie*, 93, 1, 249-256.

MAURIÈS, J.-P. 1986b. — Polydesmide et craspédosomides cavernicoles nouveaux de France et du Maroc (Myriapoda - Diplopoda). *International Journal of Speleology*, 14, 1984/85, 51-62.

MAURIÈS, J.-P. 1986c. — *Rapport de la mission d'appui au Sénégal (16 au 25 juillet 1986). Lutte contre les iules, bilan et perspectives.* ORSTOM-MNHN, Paris, 5 pp.

1987

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1987. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 20. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 20, 1-43.

MAURIÈS, J.-P. 1987a. — Craspédosomid millipedes discovered in Australia: *Reginaterreuma*, *Neocambrisoma* and *Peterjohnsonia*, new genera (Myriapoda: Diplopoda: Craspédosomida). *Memoirs of the Queensland Museum*, 25, 1, 107-133.

MAURIÈS, J.-P. 1987b. — Cambalides nouveaux et peu connus d'Asie, d'Amérique et d'Océanie. II. Pseudonannolenidae, Choctellidae (Myriapoda, Diplopoda). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, série 4, sect A, 9, 1*, 169-199.

MAURIÈS, J.-P. 1987c. — Les modes de peuplements des îles océaniques par les diplopedes : le cas des Antilles françaises. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 112, 3/4, 343-353.

1988

DEMANGE, J.-M., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1988. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 21. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 21, 1-51.

MAURIÈS, J.-P. 1988a. — Myriapodes du Népal. II. Diplopedes Craspédosomides nouveaux de l'Himalaya et de la région indomalaise (Craspédosomidea et Chordeumidea). *Revue Suisse de Zoologie*, 95, 1, 3-49.

MAURIÈS, J.-P. 1988b. — Un diplopede cavernicole cryophile relictuel du karst d'altitude des Pyrénées centrales : *Marboreuma brouquissei* n. g., n. sp. (Craspedosomida, Cleidogonoidea). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 124, 29-34.

1989

DEMANGE, J.-M., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1989. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 22. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 22, 1-34.

MAURIÈS, J.-P. 1989a. — Mission Bernd Hauser 1982 et 1983 : découverte d'un Diplopede Chordeumide à Bornéo (Malaisie, Sabah) : *Metopidithrix hauseri* n. sp. *Revue Suisse de Zoologie*, 96, 2, 425-431.

MAURIÈS, J.-P. 1989b. — Révision des Stemmiulides : espèces nouvelles et peu connues d'Afrique (Myriapoda, Diplopoda). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, série 4, sect A, 11, 3*, 605-637.

1990

DEMANGE, J.-M., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1990. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 23. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 23, 1-44.

MAURIÈS, J.-P. 1990a. — Révision des Origmatogonini. Taxons nouveaux de France et d'Espagne (Diplopoda, Craspédosomida, Chamaesomidae). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 126, 47-60.

MAURIÈS, J.-P. 1990b. — Diplopedes de la Péninsule Ibérique : deux espèces nouvelles du genre *Ceratosphys* Ribaut, 1920 (Diplopoda, Craspédosomida, Opisthocheiridae). *Miscellanea Zoologica*, 14, 115-123.

MAURIÈS, J.-P. 1990c. — Un diplopede troglobie du Frioul, *Verhoeffeuma minellii* n. sp., - premier Scutogoninae répertorié en Italie. *Societa Veneziana di Scienze Naturali Lavori*, 15, 123-130.

MAURIÈS, J.-P. & ENGHOF, H. 1990 — A new genus of Cambaloid millipedes from Vietnam (Diplopoda: Spirostreptida: Cambalopsidae). *Entomologica Scandinavia*, 21, 91-96.

1991

DEMANGE, J.-M., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1991. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 24. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 24, 1-59.

LESCURE, J., JÉRÉMIE, J., LOURENÇO, W., MAURIÈS, J.-P., PIERRE, J., SASTRE, C. & THIBAUD, J.-M. 1991 — Biogéographie et insularité : l'exemple des Petites Antilles. *Comptes-Rendus de la Société de Biogéographie*, 67, 1, 41-59.

1992

DEMANGE, J.-M., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1992. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 25. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 25, 1-53.

GEOFFROY, J.-J. & MAURIÈS, J.-P. 1992. — Les diplopedes édaphiques et souterrains de France : données récentes, répartition des espèces nouvellement décrites et peu connues. *Mémoires de Biospéologie*, 19, 127-133.

MAURIÈS, J.-P. 1992. — Sur la vraie nature du genre *Protosilvestria* Handschin dans la classification des diplopodes iuliformes. *Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck*, suppl 10, 23-31.

PEDROLI-CHRISTEN, A. & MAURIÈS, J.-P. 1992. — Un genre oublié d'Atractosomatinae des Alpes italo-suissees *Bomogona* Cook, 1895 : statut, contenu, chorologie (Diplopoda, Craspedosomatida). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, série 4, sect A, 14, 2*, 457-472.

1993

DEMANGE, J.-M., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1993. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 26. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 26, 1-53.

GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P., NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. & CÉLÉRIER, M. L. (Eds). 1993. — *Abstracts of the 9th International Congress of Myriapodology, Paris (France), 26-31/07/93*. MNHN - UPMC, Paris, 95 pp.

GREGORY, S. J., JONES, R. E. & MAURIÈS, J.-P. 1993. — A new species of millipede (Myriapoda: Diplopoda : Chordeumatida) from the British Isles. *Journal of natural History*, 28, 47-52.

1994

DEMANGE, J.-M., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1994. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 27. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 27, : 1-56.

MAURIÈS, J.-P. 1994a. — Découverte de Diplopodes Craspédosomides à Madagascar : *Betscheuma* n.g. de la famille gondwanienne des Pygmaesomatidae Carl, 1941 (Myriapoda, Diplopoda). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, série 4, sect A, 16, 1*, 55-86.

MAURIÈS, J.-P. 1994b. — Diplopoda. In: *Encyclopaedia Biospeologica, Tome 1*. (JUBERTHIE, C. & DECU, V., Eds), Société Internationale de Biospéologie, Moulis-Bucarest, 253-262.

MAURIÈS, J.-P. 1994c. — Faune d'Italie des diplopodes : *Pedemontia delmastroi* n.g., n. sp. (Diplopoda, Craspedosomida, Craspedosomidae, Atractosominae). *Rivista Piemontese di Storia Naturale*, 15: 109-116.

1995

DEMANGE, J.-M., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1995. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 28. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 28, 1-46.

MAURIÈS, J.-P. 1995a. — Animaux venimeux actifs. Mors. IV. Les Myriapodes Chilopodes. In: *La fonction venimeuse*. (GOYFFON, M. & HEURTAULT, J., Eds), Masson, Paris, 131-136.

MAURIÈS, J.-P. 1995b. — Animaux venimeux passifs. Sécrétion externe chez les invertébrés. IV. Les Myriapodes Diplopodes. In: *La fonction venimeuse*. (GOYFFON, M. & HEURTAULT, J., Eds), Masson, Paris, 243-248.

1996

ABROUS-KHERBOUCHE, O. & MAURIÈS, J.-P. 1996. — Découverte du genre *Archipolydesmus* en Algérie : description de trois espèces nouvelles (Diplopoda, Polydesmida, Polydesmidae). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, série 4, sect A, 18,*

3/4, 571-587.

DEMANGE, J.-M., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1996. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 29. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 29, 1-49.

GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1996. — *Acta Myriapodologica. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, 169, 1-682.

MAURIÈS, J.-P. 1996. — L'élevage des myriapodes. *Millepattia*, 4, 22-26.

MAURIÈS, J.-P. & HEYMER, A. 1996. — Nouveaux micropolydesmides d'Afrique centrale : essai de rassemblement pour une révision du genre *Sphaeroparia* (Diplopoda, Polydesmida, Fuhrmannodesmidae). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, série 4, sect A, 18, 1-2*, 165-184.

WANG, D. & MAURIÈS, J.-P. 1996. — Review and perspective of study on myriapodology of China. In: *Acta Myriapodologica* (GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M., Eds). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, 169, 81-99.

1997

DEMANGE, J.-M., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1997. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 30. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 30, 1-50.

MAURIÈS, J.-P. 1997a. — Matériel récolté par H. Franz, 1969 à Madagascar : nouvelles données taxinomiques et chorologiques sur le genre *Betscheuma* Mauriès, 1994 (Diplopoda: Craspedosomatida). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien Serie B Botanik und Zoologie*, 99B, 539-554.

MAURIÈS, J.-P. 1997b. — Is the family Atopogestidae based on a case of teratology or a periodomorphic stage ? (Diplopoda, Spirostreptida: Odontopygoidea) (In: *Many-legged animals — A collection of papers on Myriapoda and Onychophora*. ENGHOFF, H., Ed). *Entomologica scandinavia*, Suppl. 51, 139-147.

MAURIÈS, J.-P., GOLOVATCH, S. I. & STOEY, P. 1997. — The millipedes of Albania: recent data, new taxa; systematical, nomenclatural and faunistical review (Myriapoda, Diplopoda). *Zoosystema*, 19, 2/3, 255-292.

MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. 1997a. — New Diplopoda from caves in China [abstract]. In: *XIII International Symposium of Biospeleology. Abstracts*. (MESSOULI, M. et al., Eds), Université Cadi Ayyad, Société Internationale de Biospéologie, Marrakesh, 56.

MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. 1997b. — Nouveaux Craspédosomides et Glyphiulidés cavernicoles de Chine (Diplopoda). *Mémoires de Biospéologie*, 24, 49-62.

1998

DEMANGE, J.-M., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1998. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 31. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 31, 1-58.

MAURIÈS, J.-P. 1998. — Diplopoda. In: *Biodiversidad de artropodos argentinos: una perspectiva biotaxonomica*. (MORRONE, J. J. & CASCARON, S., Eds), Ediciones SUR, La Plata, 475-484.

MAURIÈS, J.-P. & HOFFMAN, R. L. 1998. — On the indentity of two enigmatic Hispanolian millipeds (Spirobolida: Rhinocricidae). *Myriapodologica*, 5, 9, 95-102.

1999

DEMANGE, J.-M., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 1999. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 32. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 32, 1-60.

ENGHOFF, H. & MAURIÈS, J.-P. 1999. — The genus *Acipes* in Spain, with the description of a new cavernicolous species (Diplopoda, Julida, Blaniulidae). *Entomologica scandinavia*, 30, 1, 31-33.

MAURIÈS, J.-P. & GEOFFROY, J.-J. 1999. — Les diplopodes édaphiques et souterrains de l'île Maurice (Myriapoda, Diplopoda). *Revue Suisse de Zoologie*, 106, 1, 69-79.

MAURIÈS, J.-P. & KIME, R. D. 1999. — Description, écologie et chorologie de trois espèces nouvelles de diplopodes (Myriapoda, Diplopoda) des zones périphériques du Massif Central et de centre de la France. *Zoosystema*, 21, 2, 367-378.

MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. 1999. — Biodiversity of Myriapoda on Hyères Islands (Porquerolles and Port-Cros). In: *Abstracts. Premières Journées Franco-Tunisiennes de Zoologie, Nabeul, Tunisie, septembre 1999 : Les peuplements dans la région méditerranéenne. Les milieux extrêmes.* (REZIG, M., Ed), Université de Tunis II, Tunis, 1 pp.

2000

DEMANGE, J.-M., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 2000. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 33. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 33, 1-81.

MAURIÈS, J.-P. & GEOFFROY, J.-J. 2000. — Nouvelle description, classification, répartition et variations morphologiques inter-populations d'un diplopode troglodyte du sud-est du Brésil (Diplopoda, Polydesmida, Chelodesmidae). *Zoosystema*, 22, 1, 153-168.

2001

GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P., NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. & DEMANGE, J.-M. (Eds). 2001. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 34. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 34, 1-73.

MAURIÈS, J.-P. 2001. — Sur l'identité de *Zephronia hainani* Gressitt, 1941, à propos de la description d'un nouveau *Prionobelum* de Haïnan, Chine (Diplopoda, Sphaerotheridea, Sphaeropoecidae). *Zoosystema*, 23, 1, 131-142.

MAURIÈS, J.-P., GOLOVATCH, S. I. & HOFFMAN, R. L. 2001. — On type material and the identity of several *Iulus* species described by Paul Gervais, in the collection of the Muséum National d'Histoire naturelle in Paris (Diplopoda: Spirostreptida, Spirobolida). *Zoosystema*, 23, 3, 579-589.

MAURIÈS, J.-P. & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. 2001. — Contribution à l'étude de la biodiversité des îles d'Hyères (Porquerolles et Port-Cros, Var): Diplopodes et Chilopodes. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 126, 1/2, 75-88.

2002

GEOFFROY, J.-J. & MAURIÈS, J.-P. 2002. — Distribution and revision of a cave- and soil-dwelling chelodesmid millipede genus in Brazil, *Leodesmus* Mauriès & Geoffroy, 2000, description of new species and considerations on possible processes of speciation (Diplopoda, Polydesmida, Chelodesmidae) [abstract]. In: *Abstracts of the 12th*

International Congress of Myriapodology, 29 July - 2 August 2002, Muzini, South Africa. (HAMER, M., SLOTOW, R & REDMAN, G., Eds), University of Natal, Durban & Pietermaritzburg, 4.

GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P., NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. & DEMANGE, J.-M. (Eds). 2002. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 35. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 35, 1-68.

2003

GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P., & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 2003. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 36. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 36, 1-68.

MAURIÈS, J.-P. 2003. — *Schizomohetera olympica* sp.n. from Greece, with a reclassification of the superfamily Neoatractosomatoidea (Diplopoda, Chordeumatida) [published 2004]. *Arthropoda Selecta*, 12, 1, 9-16.

2004

GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P., & NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (Eds). 2004. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 37. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 37, 1-64.

MAURIÈS, J.-P. 2004. — Myriapoda (Centipedes and Millipedes). In: *Encyclopaedia of Cave and Karst Science.* (GUNN, J., Ed), Fitzroy Dearborn, New York, London, 534-536.

2005

GEOFFROY, J.-J., NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. & MAURIÈS, J.-P. 2005. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 38. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 38, 1-70.

MAURIÈS, J.-P. 2005a. — *Guizhousoma latellai* gen. n., sp. n., de Chine continentale, type d'une nouvelle famille de la superfamille des Neoatractosomatoidea (Diplopoda: Chordeumatida). *Arthropoda Selecta*, 14, 1, 11-17.

MAURIÈS, J.-P. 2005b. — Essai de classification des Glomerida (Diplopoda), et description de deux nouveaux genres du nord-ouest de la péninsule ibérique [Attempt at a classification of Glomerida (Diplopoda), with descriptions of two new genera from the northwest of the Iberian Peninsula]. *Arthropoda Selecta*, 14, 3, 241-249.

2006

GEOFFROY, J.-J., NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. & MAURIÈS, J.-P. 2006. — Bulletin du Centre International de Myriapodologie, n° 39. *Bulletin du Centre International de Myriapodologie*, 39, 1-74.

GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J., & MAURIÈS, J.-P. 2006a. — Four new Chordeumatida (Diplopoda) from caves in China. *Zoosystema*, 28, 1, 75-92.

GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J., & MAURIÈS, J.-P. 2006b. — Review of the millipede genus *Hyleoglomeris* Verhoeff, 1910 (Diplopoda, Glomerida, Glomeridae), with descriptions of new species from caves in Southeast Asia. *Zoosystema*, 28, 4, 887-915.

MAURIÈS, J.-P., GOLOVATCH, S. I. & HOFFMAN, R. L. 2006. — Review of the millipede genus *Macellolophus* Attems, 1940 (Diplopoda: Polydesmida: Xystodesmidae). *Arthropoda Selecta*, 15, 1, 19-21.

2007

GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J., & MAURIÈS, J.-P. 2007. — Several new or poorly-known cavernicolous millipedes (Diplopoda) from southern China [for 2006]. *Arthropoda Selecta*, 15, 2, 81-89.

GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & VANDENSPIEGEL, D. 2007a. — Review of the millipede genus *Glyphiulus* Gervais, 1847, with descriptions of new species from Southeast Asia (Diplopoda, Spirostreptida, Cambalopsidae). Part 1. the *granulatus*-group. *Zoosystema*, 29, 1, 7-49.

GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & VANDENSPIEGEL, D. 2007b. — Review of the millipede genus *Glyphiulus* Gervais, 1847, with descriptions of new species from Southeast Asia (Diplopoda, Spirostreptida, Cambalopsidae). Part 2. The *javanicus*-group. *Zoosystema*, 29, 3, 417-456.

GOLOVATCH, S. I., & MAURIÈS, J.-P. 2007. — A new, highly aberrant genus and species of Polydesmida (Diplopoda) from Sokotra, Yemen. *Journal of Afrotropical Zoology*, 3, 11-14.

MAURIÈS, J.-P. & GOLOVATCH, S. I. 2007. — *Stemmiulus deharvengi* sp. n., le premier Stemmiulida signalé en Indonésie (Diplopoda: Stemmiulida) [for 2006]. *Arthropoda Selecta*, 15, 2, 91-98.

2009

GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & VANDENSPIEGEL, D. 2009a. — The first, new species of millipede family Pyrgodesmidae to be recorded in Vanuatu, Melanesia, southwestern Pacific (Diplopoda: Polydesmida) [for 2008]. *Arthropoda Selecta*, 17, 3/4, 145-151.

GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & VANDENSPIEGEL, D. 2009b. — Review of the millipede genus *Plusioglyphiulus* Silvestri, 1923, with descriptions of new species from Southeast Asia (Diplopoda, Spirostreptida, Cambalopsidae). *Zoosystema*, 31, 1, 71-116.

GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & VANDENSPIEGEL, D. 2009c. — Review of the millipede family Haplodesmidae, with descriptions of some new or poorly-known species (Diplopoda, Polydesmida). [In: Golovatch SI, Mesibov R (Eds) *Advances in the Systematics of Diplopoda I*]. *Zookeys*, 7, 1-53.

GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & VANDENSPIEGEL, D. 2009d. — Review of the millipede genus *Eutrichodesmus* Silvestri, 1910 (Diplopoda, Polydesmida, Haplodesmidae), with descriptions of new species [In: Golovatch SI, Mesibov R (Eds) *Advances in the Systematics of Diplopoda II*]. *Zookeys*, 12, 1-46.

GOLOVATCH, S. I., MAURIÈS, J.-P., AKKARI, N., STOEVE, P. & GEOFFROY, J.-J. 2009. — The millipede genus *Glomeris* Latreille, 1802 (Diplopoda, Glomerida, Glomeridae) in North Africa [In: GOLOVATCH, S. I. & MESIBOV, R. (Eds) *Advances in the Systematics of Diplopoda II*]. *Zookeys*, 12, 47-86.

KORSÓS, Z., GEOFFROY, J.-J. & MAURIÈS, J.-P. 2009. — “The Fifth Element”: Reconnection of the disjunct distribution of the members of Siphonocryptida (Diplopoda) with the description of a new species from Nepal. *Journal of natural History*, 43, 7/8, 435-445.

2010

AKKARI, N., ENGHOFF, H., STOEVE, P. & MAURIÈS, J.-P. 2010. — On the identity of *Basigona lucasii* Silvestri, 1896, a poorly known millipede from Tunisia, with notes on the North African Chordeumatida (Diplopoda: Chordeumatida: Chamaesomatidae). *Zootaxa*, 2427, 64-68.

GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J. & MAURIÈS, J.-P. 2010a. — Two new species of the millipede genus *Desmoxytes* Chamberlin, 1923

(Diplopoda: Polydesmida: Paradoxosomatidae) from caves in southern China. *Arthropoda Selecta*, 19, 2, 57-61.

GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J. & MAURIÈS, J.-P. 2010b. — Review of the millipede genus *Pacidesmus* Golovatch, 1991, with descriptions of three new species from caves in Southern China (Diplopoda: Polydesmida: Polydesmidae). *Tropical Natural History*, 10, 2, 159-169.

GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & VANDENSPIEGEL, D. 2010. — Two new species of the millipede genus *Trichopeltis* Pocock, 1894 (Diplopoda: Polydesmida: Cryptodesmidae) from Vietnam and China. *Arthropoda Selecta*, 19, 2, 63-72.

MAURIÈS, J.-P., GOLOVATCH, S. I. & GEOFFROY, J.-J. 2010. — Un nouveau genre et une nouvelle espèce de l'ordre Stemmiulida du Viet-Nam (Diplopoda) [A new genus and species of the order Stemmiulida from Vietnam (Diplopoda)]. *Arthropoda Selecta*, 19, 2, 73-80.

2011

GEOFFROY, J.-J., GOLOVATCH, S. I., MAURIÈS, J.-P., VANDENSPIEGEL, D. & DEHARVENG, L. 2011. — The cave- and soil-dwelling millipede fauna of Vanuatu (Espírito Santo Island): Results and perspectives on myriapod biodiversity (Diplopoda, Chilopoda) [Abstract]. In: *15th International Congress of Myriapodology Handbook. Brisbane, Australia, 18-22 July 2011*. (MESIBOV, R. & SHORT, M., Eds), University of Brisbane, QLD, Brisbane, 32.

GEOFFROY, J.-J., GOLOVATCH, S. I., MAURIÈS, J.-P., VANDENSPIEGEL, D., KORSÓS, Z., STOEVE, P. & DEHARVENG, L. 2011. — The cave-dwelling millipedes (Diplopoda) from hotspots of biodiversity in China and South-East Asia: results and perspectives [Abstract]. In: *15th International Congress of Myriapodology Handbook. Brisbane, Australia, 18-22 July 2011*. (MESIBOV, R. & SHORT, M., Eds), University of Brisbane, QLD, Brisbane, 35-36.

GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & VANDENSPIEGEL, D. 2011a. — New species of the millipede genus *Glyphiulus* Gervais, 1847 from the *granulatus* group (Diplopoda: Spirostreptida: Cambalopsidae). *Arthropoda Selecta*, 20, 2, 65-114.

GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & VANDENSPIEGEL, D. 2011b. — New species of the millipede genus *Glyphiulus* Gervais, 1847 from the *javanicus* group (Diplopoda: Spirostreptida: Cambalopsidae). *Arthropoda Selecta*, 20, 3, 149-165.

GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & VANDENSPIEGEL, D. 2011c. — The millipede genus *Plusioglyphiulus* Silvestri, 1923 in Thailand (Diplopoda, Spirostreptida, Cambalopsidae). *Zootaxa*, 2940, 1-63.

GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & VANDENSPIEGEL, D. 2011d. — Two new species of the millipede genus *Hypocambala* Silvestri, 1895 from China and Vietnam (Diplopoda: Spirostreptida: Cambalopsidae). *Arthropoda Selecta*, 20, 3, 167-174.

MAURIÈS, J.-P. 2011. — Révision du genre endémique *Pyreneosoma* Mauriès, 1959 : historique, nouveautés [Diplopoda, Craspedosomatida, Haplobainosomatidae] [For 2010]. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 146, 21-46.

2012

GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & VANDENSPIEGEL, D. 2012a. — New or poorly-known species of the millipede genus *Trachyulus* Peters, 1864 (Diplopoda: Spirostreptida: Cambalopsidae). *Arthropoda Selecta*, 21, 2, 103-129.

GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & VANDENSPIEGEL,

- D. 2012b. — An unusual new species of the millipede genus *Glyphiulus* Gervais, 1847 from Borneo (Diplopoda: Spirostreptida: Cambalopsidae). *Russian Entomological Journal*, 21, 2, 133-137.
- GOLOVATCH, S. I., WESENER, T., MAURIÈS, J.-P. & SEMENYUK, I. I. 2012. — On the identities of *Cryxus* Leach, 1814 and *Zephronia* Gray, 1832, the oldest names in the millipede order Sphaerotheriida (Diplopoda). *Arthropoda Selecta*, 21, 4, 273-294.
- 2013**
- GOLOVATCH, S. I., & MAURIÈS, J.-P. 2013. — Los diplópodos (Myriapoda, Diplopoda) subterráneos de Jaén. In: *Los invertebrados de hábitats subterráneos de Jaén*. (PEREZ FERNANDEZ, T. & PEREZ RUIZ, A., Eds), Grupo de Espeleología de Villacarrillo (G.E.V.), Jaén, 88-93.
- MAURIÈS, J.-P. 2013a. — Trois espèces nouvelles de diplopes cavernicoles de l'Andalousie (Espagne) (Diplopoda: Polydesmida: Polydesmidae; Chordeumatida: Vandelematidae, Opisthocheiridae). *Arthropoda Selecta*, 22, 2, 97-112.
- MAURIÈS, J.-P. 2013b. — Le genre *Ceratosphys* Ribaut, 1920 : Trois nouveaux taxa de Catalogne et des Iles Baléares. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 148, 47-57.
- 2014**
- GOLOVATCH, S. I., SABROUX, R., MAURIÈS, J.-P. & GEOFFROY, J.-J. 2014. — A new species of the millipede genus *Nannorrhacus* Cook, 1896 from the Island of Martinique, Lesser Antilles (Diplopoda: Polydesmida: Platyrrhacidae). *Fragmenta Faunistica (Warszawa)*, 57, 1, 21-26.
- MAURIÈS, J.-P. 2014. — Quatre espèces nouvelles de Diplopes cavernicoles de l'Andalousie (Espagne) (Diplopoda: Polydesmida: Polydesmidae; Chordeumatida: Chamaesomatidae, Opisthocheiridae). *Arthropoda Selecta*, 23, 1, 33-50.
- MAURIÈS, J.-P., GOLOVATCH, S. I. & PEREZ, T. 2014. — Nuevas localidades de *Archipolydesmus giennensis* Mauriès, 2014 en la Provincia de Jaén (Andalucía, España) (Diplopoda: Polydesmidae). *Monografías Bioespeleológicas*, 8, 15-16.
- 2015**
- GEOFFROY, J.-J. & MAURIÈS, J.-P. 2015a. — IV. Les Myriapodes Chilopodes. In: *La fonction venimeuse*. (GOYFFON, M., ROLLARD, C. & CHIPPEAUX, J.-P., Eds), Lavoisier, Paris, 231-240.
- GEOFFROY, J.-J. & MAURIÈS, J.-P. 2015b. — III. Les Myriapodes Diplopes. In: *La fonction venimeuse*. (GOYFFON, M., ROLLARD, C. & CHIPPEAUX, J.-P., Eds), Lavoisier, Paris : 371-379.
- GILGADO, J. D., ENGHOF, H., TINAUT, A., MAURIÈS, J.-P. & ORTUÑO, V. M. 2015. — Sierra Nevada (Granada, Spain): a high-altitude biogeographical crossroads for millipedes (Diplopoda), with first data on its MSS fauna and description of a new species of the genus *Ceratosphys* Ribaut, 1920 (Chordeumatida: Opisthocheiridae). *Zootaxa*, 4044, 3, 391-410.
- GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & VANDENSPIEGEL, D. 2015. — Review of the millipede genus *Eutrichodesmus* Silvestri, 1910, in China, with descriptions of new cavernicolous species (Diplopoda, Polydesmida, Haplodesmidae). *Zookeys*, 505, 1-34.
- LEBRAS, G., GEOFFROY, J.-J., ALBENGA, L. & MAURIÈS, J.-P. 2015. — The Myriapoda and Onychophora collection (MY) of the Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN, Paris). *Zookeys*, 518, 139-153.
- MAURIÈS, J.-P. 2015a. — Taxa nouveaux de Diplopes Craspedosomatides collectés dans le nord-ouest de la Péninsule ibérique par les missions britanniques de 1993 et 2004 (Diplopoda, Craspedosomatida) [For 2014]. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 150, 27-57.
- MAURIÈS, J.-P. 2015b. — Diplopes platydesmides et polyzonides collectés dans le Nord-ouest de la Péninsule Ibérique par les missions britanniques de 1993 et 2004 (Diplopoda : Platydesmida, Polyzoniiida). *Russian Entomological Journal*, 24, 4, 325-341.
- SERRA, A. & MAURIÈS, J.-P. 2015. — Ecologie, ontogenèse et description d'un Diplope édaïque de Catalogne: *Eopsychrosoma serrapradense* n. g., n. sp. (Diplopoda, Chordeumatida, Craspedosomatidea, Vandelematidae). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 151, 15-28.
- 2016**
- GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & VANDENSPIEGEL, D. 2016a. — Detailed iconography of the widespread Neotropical millipede, *Myrmecodesmus hastatus* (Schubart, 1945), and the first record of the species from the Caribbean area (Diplopoda, Polydesmida, Pyrgodesmidae). *Fragmenta Faunistica (Warszawa)*, 59, 1, 1-6.
- GOLOVATCH, S. I., GEOFFROY, J.-J., MAURIÈS, J.-P. & VANDENSPIEGEL, D. 2016b. — Four new species of the millipede genus *Eutrichodesmus* Silvestri, 1910, from caves in Indochina (Diplopoda: Polydesmida: Haplodesmidae). *Arthropoda Selecta*, 25, 3, 247-256.
- 2017**
- GEOFFROY, J.-J. & MAURIÈS, J.-P. 2017. — Une nouvelle espèce cavernicole du genre *Autaretia* Strasser, 1978 (Diplopoda: Chordeumatida: Craspedosomatidae) des Alpes-Maritimes (France). *Biocosme Méditerranéen*, Nice, 34, 3-4, 37-46.
- GILGADO, J. D., LEDESMA, E., ENGHOF, H., MAURIÈS, J.-P., & ORTUÑO, V. M. 2017. — A new genus and species of Haplodesmatidae (Diplopoda: Chordeumatida) from the MSS of the Sierra de Guadarrama National Park, central Spain. *Zootaxa*, 4347, 3, 492-510.
- SIERWALD, P. & MAURIÈS, J.-P. 2017. — Importance: nomenclatural action to restrict the submission of superfluous generic names *Tomogonopus* (Diplopoda, Spirostreptida, Spirostreptidae) a replacement name for *Umbraticus* Özdikmen, 2009 (Spirostreptida, Spirostreptidae). *Zootaxa*, 4299, 1, 135-136.
- 2018**
- AKKARI, N. & MAURIÈS, J.-P. 2018. — A review of the family Trichopolydesmidae in North Africa with a description of a new species from Tunisia. *Zookeys*, 786, 117-128.
- 2019**
- MAURIÈS, J.-P. 2019. — Le genre *Hirudisoma* Fanzago, 1881 dans la Péninsule Ibérique : description de deux espèces atypiques, *Hirudisoma espadanensis* n. sp. et *H. brusteli* n. sp. du Levant d'Espagne (Diplopoda, Polyzonida, Hirudisomatidae) [For 2018]. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 154, 41-55.
- SERRA, A. & MAURIÈS, J.-P. 2019. — Contribution à la connaissance des Chamaesomatinae, avec description, ontogenèse et écologie de *Xystrosoma santllorence* n. sp. (Diplopoda, Chordeumatida,

Craspedosomatidea, Chamaesomatidae) [For 2018]. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 154, 57-70.

2020

GOLOVATCH, S. I., MAURIÈS, J.-P. & AKKARI, N. 2020a. — On the collections of Indo-Australian Spirobolida (Diplopoda) kept in the Zoological Museum of the Moscow State University, Russia. 1. A new species of *Arisemolus* Hoffman, 1980 from Papua New Guinea [doi: 10.15298/arthsel. 29.3.02]. *Arthropoda Selecta*, 29, 3, 309-315.

GOLOVATCH, S. I., MAURIÈS, J.-P. & AKKARI, N. 2020b. — On the collections of Indo-Australian Spirobolida (Diplopoda) kept in the Zoological Museum of the Moscow State University, Russia. 2. Two new species of *Spirobolellus* Pocock, 1894 from islands off Papua New Guinea and Australia [doi: 10.15298/arthsel. 29.4.01]. *Arthropoda Selecta*, 29, 4, 399-407.

MAURIÈS, J.-P. 2020. — Les premiers Glomeridesmida découverts dans le département français de Guyane : nouvelles données sur leur ontogénèse et descriptions de nouveaux taxa : *Glomeridesmoids* n. g., et trois espèces nouvelles, dont une termitophile (Diplopoda, Glomeridesmida) [For 2019]. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, 155, 47-64.

2021

GOLOVATCH, S.I., MAURIÈS J.-P. & AKKARI, N. 2021. — On the collections of Indo-Australian Spirobolida (Diplopoda) kept in the Zoological Museum of the Moscow State University, Russia. 3. Some Rhinocricidae [doi: 10.15298/arthsel.30.1.01]. *Arthropoda Selecta*, 30, 1, 3-27.

GOLOVATCH, S. I. & MAURIÈS J.-P. 2021. — On the collections of Indo-Australian Spirobolida (Diplopoda) kept in the Zoological Museum of the Moscow State University, Russia. 4. A new species and a new record of Rhinocricidae from Papua New Guinea [doi:10.15298/arthsel.30.2.02]. *Arthropoda Selecta*, 30, 2, 153-159.

2022

ANTIC, D. & MAURIÈS, J.-P. 2022. — Two new species of the previously monospecific genus *Guipuzcosoma* Vicente & Mauriès, 1980 from Spain, with establishment of Guipuzcosomatidae fam. nov. (Diplopoda: Chordeumatida) [https://doi.org/10.11646/zootaxa.5093.2.2]. *Zootaxa*, 5093, 2, 142-168.

Référence additionnelle, récemment publiée en honneur à J.-P. Mauriès

ANTIC, D. & SPELDA J. 2022. — *Maurièsseuma*, a new genus to accommodate *Hylebainosoma nontronense* Mauriès & Kime, 1999, and the revalidation of the genus *Romanosoma* Mauriès, 2015 (Diplopoda: Chordeumatida: Haaseidae). *Zootaxa*, 5219, 2, 193-200.

Liste des taxons créés et décrits ou co-décrits par JEAN-PAUL MAURIÈS dans la classe Chilopoda (Myriapoda)

Ordre Geophilomorpha

Pleuroschendyla barrai Mauriès, 1968

= Synonyme junior ; validé comme *Ctenophilus edentulus* (Porat, 1894)

Liste des taxons créés et décrits ou co-décrits par JEAN-PAUL MAURIÈS dans la classe Diplopoda (Myriapoda)

Cette liste ne prend pas en compte les diverses redescriptions ou reclassifications d'espèces effectuées par Jean-Paul Mauriès et collaborateurs dans plusieurs groupes de diplopedes, Spirostreptida et Spirobolida notamment.

Ordre Glomeridesmida

Genre *Glomeridesmoids* Mauriès, 2020

Glomeridesmoids termitophilus Mauriès, 2020

Glomeridesmus arcostratus Mauriès, 2020

Glomeridesmus kawmontis Mauriès, 2020

Ordre Glomerida

Adenomeris gibbosa Mauriès, 1960

Adenomeris viscaiana Mauriès, & Barraqueta, 1985

Tribu Apheromerini Mauriès, 1971

Genre *Cantabromeris* Mauriès, 2005

Geoglomeris etrusca Mauriès, 1984

Glomeris (Stenopleuomeris) albida Mauriès & Vicente, 1978

Glomeris colorata Golovatch, Mauriès, Akkari & Stoev, 2009 ; in Golovatch, Mauriès, Akkari, Stoev & Geoffroy 2009

Glomeris monostriata Golovatch & Mauriès, 2009 ; in Golovatch, Mauriès, Akkari, Stoev & Geoffroy 2009

Glomeris troglodyliana Golovatch & Mauriès, 2009 ; in Golovatch, Mauriès, Akkari, Stoev & Geoffroy 2009

Tribu Haploglomerini Mauriès, 1971

Hyleoglomeris beroni Mauriès, 1984

Hyleoglomeris differens Golovatch, Geoffroy & Mauriès, 2006

Hyleoglomeris eusulcata Golovatch, Geoffroy & Mauriès, 2006

Hyleoglomeris maculata Golovatch, Geoffroy & Mauriès, 2006

Hyleoglomeris reducta Golovatch, Geoffroy & Mauriès, 2006

Hyleoglomeris speophila Golovatch, Geoffroy & Mauriès, 2006

Hyleoglomeris sulcostrata Golovatch, Geoffroy & Mauriès, 2006

Tribu Onychoglomerini Mauriès, 1971

Protoglomeris cantabrica Mauriès & Vicente, 1977

= validé comme *Cantabromeris cantabrica* (Mauriès & Vicente, 1977)

Speleoglomeris epirotica Mauriès, 1966

= validé comme *Hyleoglomeris epirotica* (Mauriès, 1966)

= description originale *Speleoglomeris epirotica* (sic !)

Genre *Tectosphaera* Mauriès, 2005

Tectosphaera vicentiae Mauriès, 2005

Tribu Trachysphaerini Mauriès, 1971
= validé comme Sous-famille Doderiinae Silvestri, 1904

Ordre Sphaerotheriida

Prionobelum joliveti Mauriès, 2001
Sous-genre *Sechelliosoma* Mauriès, 1980
Ordre Platydesmida
Dolistenus iberoalbus Mauriès, 2015
Genre *Ebenostenus* Mauriès, 2015
Ebenostenus iberoniger Mauriès, 2015
Fioria demangei Mauriès, 1964

Ordre Polyzoniida

Hirudisoma Brusteli Mauriès, 2018 [2019]
Hirudisoma espadanensis Mauriès, 2018 [2019]
= émondé et validé comme *Hirudisoma espadanense* Mauriès, 2018 [2019]
Hirudisoma vachoni Mauriès, 1964
Rhinotus albifrons Mauriès, 1980
Rhinotus vanmoli Mauriès, 1980
Siphonotus contulmensis Mauriès & Silva, 1971
= validé comme *Burinia contulmensis* (Mauriès & Silva, 1971)
Siphonotus demangei Mauriès & Silva, 1971
Siphonotus jacqueninae Mauriès & Silva, 1971
Siphonotus parguaensis Mauriès & Silva, 1971
= validé comme *Burinia parguaensis* (Mauriès & Silva, 1971)
Siphonotus saizi Mauriès & Silva, 1971

Ordre Siphonophorida

Siphonophorella silhouettensis Mauriès, 1980
= validé comme *Gonatotrachus silhouettensis* (Mauriès, 1980)
Siphonophora filiformis Mauriès, 1980

Ordre Siphonocryptida

Hirudicryptus quintumelementum Korsós, Geoffroy & Mauriès, 2009

Ordre Callipodida

Acanthopetalum subpatens Mauriès, Golovaych & Stoev, 1997

Ordre Chordeumatida

Genre *Alavasoma* Mauriès & Vicente, 1978
Alavasoma muniesai Mauriès & Vicente, 1978
Anamastigona albanensis Mauriès, Golovaych & Stoev, 1997
Anamastigona matsakisi Mauriès & Karamaouna, 1984
Anthogona britannica Gregory, Jones & Mauriès, 1993
Genre *Aragosoma* Mauriès, 1970
= Synonyme junior invalide, validé comme *Pyreneosoma* Mauriès, 1959
Aragosoma barbieri Mauriès, 1970
= validé comme *Pyreneosoma barbieri* Mauriès, 1971
Genre *Asturasoma* Mauriès, 1981

Asturasoma chapmani Mauriès, 1981
Asturasoma fowleri Mauriès, 1981
Autaretia aliciae Geoffroy & Mauriès, 2017
Genre *Beticosoma* Mauriès, 1990
Beticosoma longipenis Mauriès, 1990
Famille Beticosomatidae Mauriès, 2014
Genre *Betscheuma* Mauriès, 1994
Betscheuma andringitrae Mauriès, 1994
Betscheuma ankaratrae Mauriès, 1994
Betscheuma anosyensis Mauriès, 1994
= émondé et validé comme *Betscheuma anosyense* Mauriès, 1994
Betscheuma bongolavae Mauriès, 1994
Betscheuma cornutum Mauriès, 1994
Betscheuma franzi Mauriès, 1997
Betscheuma gruberi Mauriès, 1997
Betscheuma itremoensis Mauriès, 1994
= émondé et validé comme *Betscheuma itremoense* Mauriès, 1994
Betscheuma llinaresi Mauriès, 1994
Betscheuma major Mauriès, 1994
Betscheuma marojezyae Mauriès, 1994
Betscheuma minutum Mauriès, 1997
Betscheuma nigrantennae Mauriès, 1994
Betscheuma orbatum Mauriès, 1994
Betscheuma peranosyense Mauriès, 1997
Betscheuma perinetense Mauriès, 1994
Betscheuma peyrierasi Mauriès, 1994
Betscheuma septentrionale Mauriès, 1997
Brachychaeteuma cadurcensis Mauriès, 1967
= émondé et validé comme *Brachychaeteuma cadurcense* Mauriès, 1967
Camptogona delamarei Mauriès, 1969
Genre *Cantabrosoma* Mauriès, 1970
Cantabrosoma rogeri Mauriès, 1970
Cantabrosoma serraie Mauriès & Vicente, 1977
= validé comme *Cantabrosoma serrai* Mauriès & Vicente, 1977
Ceratosphys amoena aurensis Mauriès, 1966
Ceratosphys angelieri Mauriès, 1964
Ceratosphys bakeri Mauriès, 1990
Ceratosphys cryodeserti Gilgado, Mauriès & Enghoff, 2015 ; in Gilgado, Enghoff, Tinaut, Mauriès, & Ortuño 2015
Ceratosphys (Haplosphys) deharvingi Mauriès, 1978 [Sic !]
= validé comme *Ceratosphys deharvengi* Mauriès, 1978
Ceratosphys escolai Mauriès, 2013
Ceratosphys fernandoi Mauriès, 2014
Ceratosphys flammeola Mauriès, 2014
Ceratosphys geronensis Mauriès, 1963
Ceratosphys jabaliensis Mauriès, 2013
Ceratosphys mariachristinae Mauriès, 2013
Ceratosphys maroccana Mauriès, 1986
Ceratosphys nivium occidentalis Mauriès, 1976
= validé comme *Ceratosphys occidentalis* Mauriès, 1976

- Ceratophys soutadei* Mauriès, 1969
Ceratophys toniserrai Mauriès, 2013
Ceratophys vandeli Mauriès, 1963
Ceratophys (Fuenta) vicentae Mauriès, 1990
 Sous-genre *Cingalosoma* Mauriès, 1982
 = validé Genre *Cingalosoma* Mauriès, 1982
 Genre *Coiffaiteuma* Mauriès, 1964
Coiffaiteuma turdetanorum Mauriès, 1964
Cranogona dalensi Mauriès, 1965
Cranogona delicata Mauriès, 1963
Cranogona espagnoli Vicente & Mauriès, 1980
Cranogona touyaensis Mauriès, 1975
 Famille Cynrosomatidae Mauriès, 2015
 Genre *Cyrnosoma* Mauriès, 2015
Cyrnosoma beroni Mauriès 1969
 = description originale *Neoatractosoma (Cyrnosoma) beroni* Mauriès, 1969
Cyrnosoma coineau Mauriès 1969
 = description originale *Neoatractosoma (Cyrnosoma) coineau* Mauriès, 1969
Cyrnosoma strasseri Mauriès 1969
 = description originale *Neoatractosoma (Cyrnosoma) strasseri* Mauriès, 1969
 Genre *Eopsychrosoma* Serra & Mauriès, 2015
Eopshychrosoma serrapradense Serra & Mauriès, 2015
 Genre *Escualdosoma* Mauriès, 1965 = description originale = sous-genre *Escualdosoma*
Escualdosoma goubaultae (Mauriès, 1965)
 = description originale *Cranogona (Escualdosoma) goubaultae* Mauriès, 1965
 Genre *Galicisoma* Mauriès, 2015
Galicisoma biltoni Mauriès, 2015
Galicisoma desmondkimei Mauriès, 2015
 Genre *Guadarramasoma* Gilgado, Ledesma, Enghoff, Mauriès & Ortuño, 2017
Guadarramasoma ramosae Gilgado, Ledesma, Enghoff, Mauriès & Ortuño, 2017
 Famille Guipuzcosomatidae Antić & Mauriès, 2022
 Genre *Guipuzcosoma* Vicente & Mauriès, 1980
Guipuzcosoma comasi Vicente & Mauriès, 1980
Guipuzcosoma karinae Antić & Mauriès, 2022
Guipuzcosoma reipi Antić & Mauriès, 2022
 Famille Guizhousomatidae Mauriès, 2005
 Genre *Guizhousoma* Mauriès, 2005
Guizhousoma latellai Mauriès, 2005
Hylebainosoma (?) nontronensis Mauriès & Kime, 1999
 = validé comme *Maurièseuma nontronense* (Mauriès & Kime)
Hypnosoma juberthiorum Mauriès, 1968
 Famille Kashmireumidae Mauriès, 1982
 = validé comme Kashmireumatidae Mauriès, 1982
 Genre *Kashmireuma* Mauriès, 1982
Kashmireuma nepalensis Mauriès, 1988
Kashmireuma nielsen Mauriès, 1982
 Genre *Krauseuma* Mauriès & Barraqueta, 1985
Krauseuma viscaianum Mauriès & Barraqueta, 1985
 Genre *Lankasoma* Mauriès, 1981
Lankasoma anderssoni Mauriès, 1981
 = validé comme *Cingalosoma anderssoni* (Mauriès, 1982)
 Famille Lankasomatidae Mauriès, 1978
Lankasoma brincki Mauriès, 1981
Lankasoma cederholmi Mauriès, 1981
Lankasoma mahleri Mauriès, 1982
Lankasoma oreites Mauriès, 1981
 Genre *Lipseuma* Golovatch, Geoffroy & Mauriès, 2006
Lipseuma bernardi Golovatch, Geoffroy & Mauriès, 2006
Lipseuma josiana Golovatch, Geoffroy & Mauriès, 2006
Malayothrix enghoffi Mauriès, 1978
 = validé comme *Metopidithrix enghoffi* (Mauriès, 1978)
 Genre *Marboreuma* Mauriès, 1988
Marboreuma brouquissei Mauriès, 1988
 Genre *Meinerteuma* Mauriès, 1982
Meinerteuma edoughensis Mauriès, 1982
 = émendé *Meinerteuma edoughense* Mauriès, 1982
 = Synonyme junior validé comme *Meinerteuma lucasii* (Silvestri, 1896)
Metopidithrix hauseri Mauriès, 1989
Metopidithrix tamborana Mauriès, 1988
 Genre *Minusoma* Mauriès, 2015
Minusoma litorea Mauriès, 2015
Nepalella birmanica Mauriès, 1988
Nepalella deharvengi Mauriès, 1988
Nepalella gairiensis Mauriès, 1988
Nepalella grandis Golovatch, Geoffroy & Mauriès, 2006
Nepalella grandoides Golovatch, Geoffroy & Mauriès, 2006 [2007]
Nepalella jaljalae Mauriès, 1988
Nepalella marmorata Golovatch, Geoffroy & Mauriès, 2006
Nepalella pallida Mauriès, 1988
Nepalella phulcokia Mauriès, 1988
Nepalella ringmoensis Mauriès, 1988
Nepalella taiensis inthanonae Mauriès, 1988
Nepalella taiensis taiensis Mauriès, 1988
Nepalella tragsindola Mauriès, 1988
 Famille Neocambrisomidae Mauriès, 1987
 = émendé Neocambrisomatidae Mauriès, 1987
 = validé comme Metopidiotrichidae Attems, 1907
 Genre *Neocambrisoma* Mauriès, 1987
Neocambrisoma raveni Mauriès, 1987
 Genre *Niphatrogleuma* Mauriès, 1986
Niphatrogleuma wildbergeri Mauriès, 1986
Opisthocheiron canayerensis Mauriès & Geoffroy, 1982 [83]
Origmatogona jacetanorum Mauriès, 1964
Origmatogona kimeorum Mauriès, 1990
Origmatogona tinauti Mauriès, 1990

- Origmatogona toniperezi* Mauriès, 2014
Orthochordeumella leclerci Mauriès, 1986
Orthochordeumella pyrenaicum Mauriès, 1965
= validé comme *Orthochordeumella pyrenaica* Mauriès, 1965
Genre *Osellasoma* Mauriès, 1984
Osellasoma caduroi Mauriès, 1984
Genre *Pedemontia* Mauriès, 1994
Pedemontia delmastroi Mauriès, 1994
Genre *Persedicus* Mauriès, 1981 [82]
= validé comme *Metamastigophorophyllon* Ceuca, 1975
Persedicus martensi Mauriès, 1981
= validé come *Metamastigophorophyllon martensi* (Mauriès, 1982)
Famille Peterjohnsiidae Mauriès, 1987
Genre *Peterjohnsia* Mauriès, 1987
Peterjohnsia basimontana Mauriès, 1987
Peterjohnsia ludovicensis Mauriès, 1987
Peterjohnsia summa Mauriès, 1987
Genre *Proceratosphys* Mauriès & Vicente, 1978
= Synonyme junior validé comme *Ceratosphys* Ribaut, 1920
Proceratosphys solanasi Mauriès & Vicente, 1978
= validé comme *Ceratosphys solanasi* (Mauriès & Vicente, 1978)
Genre *Psychrosoma* Mauriès, 2013
= description originale *Psychrosoma* Mauriès, 1970
Psychrosoma baeticaense Mauriès, 2013
Genre *Psychrosoma* Mauriès, 1970
= validé comme *Psychrosoma* Mauriès, 2013
Psychrosoma breuili Mauriès, 1970
= validé comme *Psychrosoma breuili* (Mauriès, 1970)
Psychrosoma fadriquei Mauriès & Vicente, 1978
= validé comme *Typhlopsichrosoma fadriquei* (Mauriès & Vicente, 1978)
Psychrosoma tarraconensis Mauriès, 1970
= validé comme *Psychrosoma tarraconense* (Mauriès, 1970)
Genre *Pyreneosoma* Mauriès, 1959
Pyreneosoma aranensis Mauriès, 2010 [2011]
= émendé et validé comme *Pyreneosoma aranense* Mauriès, 2010
Pyreneosoma barbieri Mauris, 1971
= description original *Aragosoma barbieri* Mauriès, 1970
Pyreneosoma bessoni Mauriès, 1974
Pyreneosoma bessoni huescanus Mauriès, 2010 [2011]
Pyreneosoma birosensis Mauriès, 2010 [2011]
= émendé et validé comme *Pyreneosoma birosense* Mauriès, 2010
Pyreneosoma consorarensis Mauriès, 2010
= émendé et validé comme *Pyreneosoma consorarensense* Mauriès, 2010
Pyreneosoma convenarensis Mauriès, 2010 [2011]
= émendé et validé comme *Pyreneosoma convenarensense* Mauriès, 2010
Pyreneosoma digitatum Mauriès, 1959
Pyreneosoma grandicoxae Mauriès, 2010 [2011]
Pyreneosoma ribauti Mauriès, 1959
Pyreneosoma vicdessonensis Mauriès, 2010 [2011]
= émendé et validé comme *Pyreneosoma vicdessonense* Mauriès, 2010
Pyrgocyphosoma balazuci Mauriès & Kime, 1999
Genre *Reginaterreuma* Mauriès, 1987
Reginaterreuma daviesae Mauriès, 1987
Reginaterreuma major Mauriès, 1987
Reginaterreuma monroei Mauriès, 1987
Reginaterreuma unicolor Mauriès, 1987
Famille Reginaterreumatidae Mauriès, 1988
= validé comme Metopidiotrichidae Attems, 1907
Genre *Romanosoma* Mauriès, 2015
Famille Schedostrigonidae Mauriès, 1978
Schedotrigona crucifer Mauriès, 1978
Schedotrigona johnsi Mauriès, 1978
Schedotrigona tremblayi Mauriès, 1978
Schizmohetera olympica Mauriès, 2003
Scutogona ferrolensis Mauriès, 2015
Scutogona oculinigrum Mauriès & Vicente, 1977
= émendé et validé comme *Scutogona oculinigra* Mauriès & Vicente, 1977
Scutogona sunoculinigra Mauriès, 2015
Scutogona vivesi Mauriès, & Vicente, 1977
Genre *Strangulogona* Mauriès, 2015
Strangulogona lugoensis Mauriès, 2015
Tianella jaljalensis Mauriès, 1988
Tianella katmandua Mauriès, 1988
Tianella mangsingma Mauriès, 1988
Tianella smetanai Mauriès, 1988
Genre *Turdilosoma* Mauriès, 1964
Turdilosoma galliciense Mauriès, 2015
Turdilosoma helenreadae Mauriès, 2015
Turdilosoma turdulorum Mauriès, 1964
Famille Vandeleumatidae Mauriès, 1970
= description originale Vandeleumidae (sic !) Mauriès, 1970
Genre *Vandeleuma* Mauriès, 1966
Vandeleuma vasconicum Mauriès, 1966
Genre *Vascanthogona* Mauriès & Barraqueta, 1985
Vascanthogona vicentae Mauriès & Barraqueta, 1985
Genre *Vascosoma* Mauriès, 1966
Vascosoma coiffaiti Mauriès, 1966
Vascosoma coiffaiti falsaforma Mauriès, 1990
Vascosoma duprei Mauriès, 1990
Verhoeffeuma minelii Mauriès, 1990
Vieteuma hubeiensis Mauriès & Nguyen Duy-Jacquemin, 1997
= émendé et validé comme *Vieteuma hubeiense* Mauriès & Nguyen Duy-Jacquemin, 1997
Xystrosoma cassagnai Mauriès, 1965
Xystrosoma coiffaiti Mauriès, 1964
Xystrosoma lusitanicum Mauriès, 2015
Xystrosoma santllorrence Serra & Mauriès, 2019

Xystrosoma vasconicum Mauriès & Barraqueta, 1985

Ordre Stemmiulida

- Diopsiulus albicollis* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Stemmiulus albicollis* (Demange & Mauriès, 1975)
- Diopsiulus aoutii* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Stemmiulus aoutii* (Demange & Mauriès, 1975)
- Diopsiulus badonelli* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Stemmiulus badonelli* (Demange & Mauriès, 1975)
- Diopsiulus calcarifer* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Stemmiulus calcarifer* (Demange & Mauriès, 1975)
- Diopsiulus gilloni* Mauriès, 1979
= validé comme *Stemmiulus gilloni* (Mauriès, 1979)
- Diopsiulus jeekeli* Mauriès, 1981
- Diopsiulus jocquei* Mauriès, 1985
= validé comme *Stemmiulus jocquei* (Mauriès, 1985)
- Diopsiulus keoulentanus* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Stemmiulus keoulentanus* (Demange & Mauriès, 1975)
- Diopsiulus morbosus* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Stemmiulus morbosus* (Demange & Mauriès, 1975)
- Diopsiulus nimbanus* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Stemmiulus nimbanus* (Demange & Mauriès, 1975)
- Diopsiulus nimbanus altipratensis* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Stemmiulus nimbanus altipratensis* (Demange & Mauriès, 1975)
- Diopsiulus perexiguus* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Stemmiulus perexiguus* (Demange & Mauriès, 1975)
- Diopsiulus pullulus* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Stemmiulus pullulus* (Demange & Mauriès, 1975)
- Diopsiulus ramifer* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Stemmiulus ramifer* (Demange & Mauriès, 1975)
- Diopsiulus royi* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Stemmiulus royi* (Demange & Mauriès, 1975)
- Diopsiulus schioetzae* Mauriès, 1979
- Diopsiulus simpliciter* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Stemmiulus simpliciter* (Demange & Mauriès, 1975)
- Diopsiulus tremblayi* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Stemmiulus tremblayi* (Demange & Mauriès, 1975)
- Genre *Eostemmiulus* Mauriès, Golovatch & Geoffroy, 2010
- Eostemmiulus caecus* Mauriès, Golovatch & Geoffroy, 2010
- Prostemmiulus adisi* Mauriès, 1984
= validé comme *Stemmiulus adisi* (Mauriès, 1984)
- Prostemmiulus amazonicus* Mauriès, 1984
= validé comme *Stemmiulus amazonicus* (Mauriès, 1984)
- Prostemmiulus loomisi* Mauriès, 1979
- Prostemmiulus wheeleri sulfurariae* Mauriès, 1980
- Prostemmiulus wellingtoni* Mauriès, 1984
= validé comme *Stemmiulus wellingtoni* (Mauriès, 1984)
- Stemmiulus (Stemmiulus) albicephalus* Mauriès, 1989
- Stemmiulus (Diopsiulus) beroni* Mauriès, 1989

- Stemmiulus deharvengi* Mauriès & Golovatch, 2007
- Stemmiulus (Nethoiulus) howelli* Mauriès, 1989
- Stemmiulus (Stemmiulus) infuscatus* Mauriès, 1989
- Stemmiulus (Stemmiulus) kivuensis* Mauriès, 1989
- Stemmiulus (Diopsiulus) lavelli* Mauriès, 1989
- Stemmiulus (Stemmiulus) lejeuni* Mauriès, 1989
- Stemmiulus malkini* Mauriès, 1979
- Stemmiulus oculiscaptus* Demange & Mauriès, 1975
- Stemmiulus pallicollis* Mauriès, 1979
- Stemmiulus (Diopsiulus) saloumensis* Mauriès, 1989
- Stemmiulus (Nethoiulus) spinogonus* Mauriès, 1989
- Stemmiulus (Stemmiulus) uluguruensis* Mauriès, 1989
- Stemmiulus (Nethoiulus) usambaranus* Mauriès, 1989

Ordre Polydesmida

- Aporodesmus gabonicus minimus* Mauriès, 1967
- Aporodesmus ivindonus* Mauriès, 1967
- Aporodesmus ivoiricus* Demange & Mauriès, 1975
- Archipolydesmus chreensis* Abrous-Kherbouche & Mauriès, 1996
- Archipolydesmus cordubaensis* Mauriès, 2013
- Archipolydesmus fodili* Abrous-Kherbouche & Mauriès, 1996
- Archipolydesmus giennensis* Mauriès, 2014
- Archipolydesmus kabylianus* Abrous-Kherbouche & Mauriès, 1996
- Genre *Benoitesmus* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Anisodesmus* Cook, 1895
- Benoitesmus bidentatus* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Anisodesmus bidentatus* (Demange & Mauriès, 1975)
- Benoitesmus moritzi* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Anisodesmus moritzi* (Demange & Mauriès, 1975)
- Benoitesmus sceptrafer* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Anisodesmus sceptrafer* (Demange & Mauriès, 1975)
- Benoitesmus serrulifer* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Anisodesmus serrulifer* (Demange & Mauriès, 1975)
- Genre *Cantabrodesmus* Mauriès, 1971
- Cantabrodesmus lorioli* Mauriès, 1971
- Cottodesmus breuilli* Mauriès & Vicente, 1977
- Cryptodesmus obtusus* Demange & Mauriès, 1975
- Desmoxytes scolopendroides* Golovatch, Geoffroy & Mauriès, 2010
- Desmoxytes scutigeroïdes* Golovatch, Geoffroy & Mauriès, 2010
- Duseviulisoma brolemanni* Mauriès, 1968
= validé comme *Scolodesmus brolemanni* (Mauriès, 1968) (Mauriès, 1968)
- Duseviulisoma fayeï* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Scolodesmus fayeï* (Demange & Mauriès, 1975)
- Duseviulisoma grallator* Mauriès, 1968
= validé comme *Scolodesmus grallator* (Mauriès, 1968)
- Duseviulisoma monodi simplex* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Scolodesmus monodi simplex* (Demange & Mauriès, 1975)
- Duseviulisoma porati* Mauriès, 1968

- = validé comme *Scolodesmus porati* (Mauriès, 1968)
 Sous-famille Eucordyloporinae Demange & Mauriès, 1975
 = validé comme Prepodesminae Cook, 1896
Eutrichodesmus apicalis Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2015
Eutrichodesmus armatocaudatus Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
Eutrichodesmus aster Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
Eutrichodesmus asteroides Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
Eutrichodesmus astriproximus Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2016
Eutrichodesmus astrisimilis Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2016
Eutrichodesmus basalis Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
Eutrichodesmus communicans Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
Eutrichodesmus curticornis Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
Eutrichodesmus distinctus Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
Eutrichodesmus filisetiger Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
Eutrichodesmus griseus Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
Eutrichodesmus incisus Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
Eutrichodesmus latellai Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2015
Eutrichodesmus latus Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
Eutrichodesmus lipsae Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2015
Eutrichodesmus multilobatus Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
Eutrichodesmus nadan Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2016
Eutrichodesmus obliteratedus Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2015
Eutrichodesmus reductus Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
Eutrichodesmus regularis Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
Eutrichodesmus similis Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
Eutrichodesmus sketi Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2015
Eutrichodesmus subasteroides Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2016
Eutrichodesmus tenuis Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2015
Eutrichodesmus triangularis Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2015
Eutrichodesmus troglobius Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2015
Eutrichodesmus trontelji Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2015
Eviulisoma (Jeekelosoma) abadi Mauriès, 1986
Galliocookia balazuci Mauriès, 1984
Galliocookia leclerci Mauriès, 1984
Habrodesmus huberti Demange & Mauriès, 1975
Haplocookia enghoffi Akkari & Mauriès, 2018
Haplocyclodesmus jeremie Mauriès, 1980
Hercodesmus subaureus Mauriès, & Maurin, 1981
Iomus thibaudi Mauriès, 1980
 Sous-genre *Jeekelosoma* Mauriès, 1986
 Genre *Karukeromus* Mauriès, 1980
Karukeromus delamarei Mauriès, 1980
 Genre *Leodesmus* Mauriès & Geoffroy, 2000
Lobiferodesmus vanuatu Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2008 [2009]
Mastigonodesmus fagniezi Mauriès, 1982
Mastigonodesmus (Schedoleiodesmus) lopezi Mauris, 1981 (1980)
Mecistoparia (Macobus) boletiphora Mauriès, 1967
Mecistoparia galeata Mauriès, 1967
Mecistoparia (Macobus) parvocristata Mauriès, 1967
Mecistoparia (Macobus) pileata Mauriès, 1967
Metonomastus petrelensis Mauriès, Golovaych & Stoev, 1997
Monachodesmus (Lophoporus) abidjiensis Mauriès & Maurin, 1981
Monachodesmus (Lophoporus) artatus Mauriès & Maurin, 1981
Monachodesmus odiosus Demange & Mauriès, 1975
Monachodesmus silvestrii Mauriès, 1967
Monachodesmus (Lophoporus) unus Mauriès & Maurin, 1981
Nannorrhacus parvus Golovatch, Sabroux, Mauriès & Geoffroy, 2014
 Genre *Nimbaporodesmus* Demange & Mauriès, 1975
Nimbaporodesmus pennatus Demange & Mauriès, 1975
Nimbaporodesmus subpennatus Mauriès & Maurin, 1981
 Genre *Occitanocookia* Mauriès, 1980
Oxydesmus cuspidatus Demange & Mauriès, 1975
 = validé comme *Morocus cuspidatus* (Demange & Mauriès, 1975)
Oxydesmus liberrimus nimbanus Demange & Mauriès, 1975
Pacidesmus armatus Golovatch, Geoffroy & Mauriès, 2010
Pacidesmus bedosae Golovatch, Geoffroy & Mauriès, 2010
Pacidesmus superdraco Golovatch, Geoffroy & Mauriès, 2006 [2007]
Pacidesmus tiani Golovatch, Geoffroy & Mauriès, 2010
Paracordylopus belinganus Mauriès, 1967
Paracordyloporus demangei Mauriès, 1967
Paracordyloporus makokanus Mauriès, 1967
 Sous-genre *Paracordyloporus (Carloporus)* Demange & Mauriès, 1975
 Sous-genre *Paracordyloporus (Specioporus)* Demange & Mauriès, 1975
Polydesmus coriaceus leridanus Mauriès & Vicente, 1978
 = validé comme *Polydesmus coriaceus* Porath, 1870

Polydesmus coriaceus tarraconensis Mauriès & Vicente, 1978
 = validé comme *Polydesmus coriaceus* Porath, 1870
Polydesmus geoffroyi Mauriès & Kime, 1999
Polydesmus haroi Mauriès & Vicente, 1977
 = validé comme *Propolydesmus haroi* (Mauriès & Vicente, 1977)
Polydesmus minutulus Mauriès & Barraqueta, 1985
Sphaeroparia (Sphaeroparia) bechkovi Mauriès & Heymer, 1996
Sphaeroparia bicornis Demange & Mauriès, 1975
Sphaeroparia hallini Demange & Mauriès, 1975
Sphaeroparia (Physetoparia) hexatricha Mauriès & Heymer, 1996
Sphaeroparia (Physetoparia) nyabitabae Mauriès & Heymer, 1996
Sphaeroparia (Sphaeroparia) petarberoni Mauriès & Heymer, 1996
Sphaeroparia pretzmanni Demange & Mauriès, 1975
Sphaeroparia (Sphaeroparia) violantennae Mauriès & Heymer, 1996
Styloidesmus deplumis Mauriès & Maurin, 1981
Thelydesmus demangei Mauriès, & Maurin, 1981
 Genre *Triadesmus* Demange & Mauriès, 1975
 Genre *Trilobodesmus* Golovatch & Mauriès, 2007
Trilobodesmus levequei Golovatch & Mauriès, 2007
Tyloidesmus studeri alticola Demange & Mauriès, 1975
Tyloidesmus studeri ivoiriensis Demange & Mauriès, 1975
Udodesmus tekeanus Mauriès & Maurin, 1981
Villiersiellina keteensis Demange & Mauriès, 1975
 = ? validable comme *Gypsodesmus tekeensis* (Demange & Mauriès, 1975)

Ordre Spirobolida

Arisemolus kurtschevae Golovatch, Mauriès & Akkari, 2020
 Genre *Benoitolus* Mauriès, 1980
Benoitolus flavicollis Mauriès, 1980
Eurhinocricus kurtschevae Golovatch & Mauriès, 2021
 Genre *Haitobolus* Mauriès & Hoffman, 1998
 Genre *Tonkouibolus* Demange & Mauriès, 1975
 = validé comme *Amblybolus* Keeon, 1964 [Synonyme junior
 subjectif]
Spirobolellus kurtschevae Golovatch, Mauriès & Akkari, 2020
Spirobolellus tshernovi Golovatch, Mauriès & Akkari, 2020
Tonkouibolus flagellatus Demange & Mauriès, 1975
 = ? validable comme *Amblybolus flagellatus* (Demange & Mauriès, 1975)
Tonkouibolus levieuxi Demange & Mauriès, 1975
 = ? validable comme *Amblybolus levieuxi* (Demange & Mauriès, 1975)
Trichopeltis deharvengi Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2010
Trichopeltis latellai Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2010

Ordre Spirostreptida

Genre *Bucinogonus* Demange & Mauriès, 1975
Bucinogonus silvestrii Demange & Mauriès, 1975

Chaleponcus mossiensis Mauriès, 1969
 = description originale *Chalepuncus* (sic !) (*Tibiomus*) *mossiensis* Mauriès, 1969
 Sous-genre *Chiraziulus* Mauriès, 1983
 = validé comme genre *Chiraziulus* Mauriès, 1983
 Genre *Chonecambala* Mauriès & Enghoff, 1990
Chonecambala crassicauda Mauriès & Enghoff, 1990
 Genre *Cochleostreptus* Demange & Mauriès, 1975
Cochleostreptus spirifer Demange & Mauriès, 1975
 Genre *Demangeptus* Mauriès, 1975
Demangeptus pseudoflavicornis Mauriès, 1975
 Genre *Dicyclostreptus* Mauriès, 1975
Dicyclostreptus auberti Mauriès, 1975
Epinannolene guacharensis Mauriès, 1969
Epinannolene paraensis Mauriès, 1987
Epinannolene pittieri barbadensis Mauriès, 1987
Epinannolene pittieri bermudensis Mauriès, 1987
Epinannolene pittieri guadeloupensis Mauriès, 1980
Epinannolene pittieri mariagalandae Mauriès, 1980
Epinannolene semicincta Mauriès, 1987
Eumastigonus hemmingseni Mauriès, 1983
 Genre *Furcillogonus* Demange et Mauriès, 1975
Furcillogonus frigidus Demange & Mauriès, 1975
Globanus (?) voltaicus Mauriès, 1969
Glyphiulus acutus Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
Glyphiulus basalis Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2007
Glyphiulus bedosae Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2007
Glyphiulus beroni Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2007
Glyphiulus costulifer Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2007
Glyphiulus deharvengi Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2007
Glyphiulus difficilis Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
Glyphiulus duangdee Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
Glyphiulus echinoides Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
Glyphiulus grandis Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
Glyphiulus intermedius Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2007
Glyphiulus latellai Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2007
Glyphiulus lipsorum Mauriès & Nguyen Duy-Jacquemin, 1997
Glyphiulus paramulunensis Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
Glyphiulus maidtreejit Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2007
Glyphiulus melanoporus Mauriès & Nguyen Duy-Jacquemin, 1997
Glyphiulus mongkon Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
Glyphiulus mulunensis Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
Glyphiulus oblitteratoides Golovatch, Geoffroy, Mauriès

- & VandenSpiegel, 2007
- Glyphiulus obliterated* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2007
- Glyphiulus paracostulifer* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2007
- Glyphiulus paragranulatus* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2007
- Glyphiulus paramulunensis* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
- Glyphiulus parechinoides* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
- Glyphiulus parobliterated* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2007
- Glyphiulus percostulifer* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2007
- Glyphiulus pergranulatus* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2007
- Glyphiulus proximus* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
- Glyphiulus rayrouchi* Mauriès & Nguyen Duy-Jacquemin, 1997
- Glyphiulus sataa* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
- Glyphiulus semigranulatus* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2007
- Glyphiulus siamensis* Mauriès, 1983
- Glyphiulus speobius* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
- Glyphiulus subcostulifer* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2007
- Glyphiulus subechinoides* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
- Glyphiulus subgranulatus* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2007
- Glyphiulus submediator* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
- Glyphiulus subobliterated* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2007
- Glyphiulus striganovae* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2012
- Glyphiulus tiani* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
- Glyphiulus totalis* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
- Glyphiulus vietnamicus* Mauriès, 1977
= validé comme *Hypocambala vietnamica* (Mauriès, 1977)
- Glyphiulus zorzini* Mauriès & Nguyen Duy-Jacquemin, 1997
- Genre *Guviogonus* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Humilistreptus* Demange, 1958
- Guviogonus lobifer* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Humilistreptus lobifer* (Demange & Mauriès, 1975)
- Haplothysanus chapelli voltaensis* Mauriès, 1969
- Humilistreptus distinctus* Demange & Mauriès, 1975
- Genre *Involverostraptus* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Tomogonopus* Sierwald & Mauriès, 2017
- Involverostraptus involutus* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Tomogonopus involutus* (Demange & Mauriès, 1975)
- Involverostraptus schubarti* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Tomogonopus schubarti* (Demange & Mauriès, 1975)
- Laciniogonus coiffaiti* Mauriès, 1967
- Laciniogonus furcillatus* Demange & Mauriès, 1975
- Laciniogonus nimbaensis* Demange & Mauriès, 1975
- Laciniogonus robustus* Demange & Mauriès, 1975
- Laciniogonus rostelliger* Demange & Mauriès, 1975
- Genre *Lophogonus* Demange & Mauriès, 1975
= validé comme *Ptilostreptus* Cook, 1896
- Mardonius (Alonopygus) parvus* Demange & Mauriès, 1975
- Nannolene (Chiraziulus) kaiseri* Mauriès, 1983
= validé comme *Chiraziulus kaiseri* Mauriès, 1983
- Neodontopyge hauseri* Demange & Mauriès, 1975
- Parabilingulus simplicius* Mauriès & Nguyen Duy-Jacquemin, 1997
= validé comme *Pericambala simplicia* (Mauriès & Nguyen Duy-Jacquemin, 1997)
- Peridontopyge kaolackensis* Demange & Mauriès, 1975
- Peridontopyge montanus* Demange & Mauriès, 1975
- Peridontopyge pratensis* Demange & Mauriès, 1975
- Plusioglyphiulus ampullifer* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
- Plusioglyphiulus antiquior* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
- Plusioglyphiulus bedosae* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
- Plusioglyphiulus bessoni* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
- Plusioglyphiulus boutini* Mauriès, 1970
- Plusioglyphiulus deharvengi* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
- Podoglyphiulus elegans nepalensis* Mauriès, 1983
- Plusioglyphiulus erewan* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
- Plusioglyphiulus foveatus* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
- Plusioglyphiulus grandicollis* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
- Plusioglyphiulus hoffmani* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
- Plusioglyphiulus jaydee* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
- Plusioglyphiulus likhitrakarni* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
- Plusioglyphiulus macfarlanei* Mauriès, 1983
- Pseudonannolene microzoporus* Mauriès, 1987
- Plusioglyphiulus pallidior* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
- Plusioglyphiulus panhai* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
- Plusioglyphiulus pimvichaiiae* Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011

Plusioglyphiulus phra Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
Plusioglyphiulus puttakun Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
Plusioglyphiulus saksit Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
Plusioglyphiulus samakkee Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
Plusioglyphiulus similis Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
Plusioglyphiulus steineri Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2009
Plusioglyphiulus sutchariti Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
Plusioglyphiulus tham Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
Plusioglyphiulus wat Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2011
Pseudonannolene strinatii Mauriès, 1974
Rhamphidarpe (Coenobothrus) gabonica Mauriès, 1967
 Genre *Rutabulogonus* Demange & Mauriès, 1975
Rutabulogonus niger Demange & Mauriès, 1975
Scaphiostreptus fuscipes recifensis Mauriès, 1969
 = validé comme *Orthoporus fuscipes recifensis* (Mauriès, 1969)
Scaphiostreptus linaresi Mauriès, 1969
 = validé comme *Orthoporus linaresi* (Mauriès, 1969)
 Genre *Sechelleptus* Mauriès, 1980
 Genre *Tomogonopus* Sierwald & Mauriès, 2017
Tomogonus lamottei Demange & Mauriès, 1975
 = validé comme *Tomogonopus lamottei* (Demange & Mauriès, 1975)
Trachyiulus aelleni Mauriès, 1981
 = validé comme *Trachyjulus aelleni* (Mauriès, 1981)
Trachyiulus beroni Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2012
Trachyiulus lankanus Mauriès, 1981
 = validé comme *Trachyjulus lankanus* (Mauriès, 1981)
Trachyiulus nordquisti ambiguus Mauriès, 1983
 = validé comme *Trachyjulus nordquisti ambiguus* (Mauriès, 1983)
Trachyiulus phylloides Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2012
Trachyiulus subcalvus Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2012
Trachyiulus unciger Golovatch, Geoffroy, Mauriès & VandenSpiegel, 2012
Trachyiulus willeyi montanus Mauriès, 1981
 = validé comme *Trachyjulus willeyi montanus* (Mauriès, 1981)
Trachyiulus wilsonae Mauriès, 1983
 = validé comme *Trachyjulus wilsonae* (Mauriès, 1983)
Trachystreptus crassicarinatus Demange & Mauriès, 1975
Urotropis trispina Demange & Mauriès, 1975

= validé comme *Aprosphylostreptus trispinus* (Demange & Mauriès, 1975)

Ordre Julida

Acipes andalusius Enghoff & Mauriès, 1999
Baskoiulus henroti Mauriès, 1971
 = validé comme *Mesoiulus henroti* (Mauriès, 1971)
Chromatoiulus (Nepalmatoiulus) deharvengi Mauriès, 1983
 = validé comme *Nepalmatoiulus deharvengi* (Mauriès, 1983)
Chromatoiulus (Nepalmatoiulus) loebli Mauriès, 1983
 = validé comme *Nepalmatoiulus ivanloebli* (Mauriès, 1983) [Enghoff 1987]
Chromatoiulus (Nepalmatoiulus) smetanai Mauriès, 1983
 = validé comme *Nepalmatoiulus smetanai* (Mauriès, 1983)
 Genre *Euzkadiulus* Mauriès, 1970
Euzkadiulus sarensis Mauriès, 1970
 = description originale *Iberoiulus (Euzkadiulus) sarensis* Mauriès, 1970
Megaphyllum bicolor crassiflagellum Mauriès & Karamaouna, 1984
 = validé comme *Italoilus bicolor* (Loksa, 1970)
Mesoiulus chappuisi Mauriès, 1964
 = Synonyme junior ; validé comme *Mesoiulus cavernarum* (Verhoeff, 1938)
Mesoiulus derouetae Mauriès, 1971
Mesoiulus drescoi Mauriès, 1971
Mesoiulus henroti Mauriès, 1971
Mesoiulus rusticanus Mauriès & Vicente, 1977
Metaiulus pratensis boui Mauriès, 1966
Nesopachyiulus madeiranus Mauriès, 1970
 = validé comme *Dolichoilus madeiranus* (Mauriès, 1970)
 Genre *Occitaniulus* Mauriès, 1965
Occitaniulus rouchi Mauriès, 1965
Ommatoiulus haackeri Mauriès, 1969
Ommatoiulus martensi Mauriès, 1969
Ophiulus renosensis Mauriès, 1969
Orphanoiulus religiosus majoricensis Mauriès & Vicente, 1976
Syrioiulus andreevi Mauriès, 1984
 Genre *Tarracoblaniulus* Mauriès & Vicente, 1978
Tarracoblaniulus lagari Mauriès & Vicente, 1978
Trichoblaniulus peloponesius Mauriès, 1966
 = validé comme *Trichonemasoma peloponesius* (Mauriès, 1966)
Trichoblaniulus tarraconensis Mauriès & Vicente, 1978
 Genre *Trichonemasoma* Mauriès & Vicente, 1978
Typhloiulus beroni Mauriès, Golovaych & Stoev, 1997
 Genre *Vascoblaniulus* Mauriès, 1967
Vascoblaniulus cabidochei Mauriès, 1967

YVES ALMÉRAS (1937-2023)



Yves Alméras est décédé à Beynost dans sa 85^e année, le 12 janvier 2023. Spécialiste de renommée internationale des brachiopodes du Jurassique, il était Maître de Conférences à l'Université Claude-Bernard Lyon 1 où il a effectué la totalité de sa carrière d'Enseignant-Chercheur, jusqu'à son départ à la retraite en 1997.

Son œuvre scientifique est extrêmement riche, à l'image de l'intensité de la recherche qu'il a conduite durant toute sa vie universitaire, ainsi que pendant toute sa retraite active. Il a signé ou co-signé plus de 150 publications, articles, ouvrages, participations à des congrès. Il a dirigé de nombreuses recherches et fait partie du jury de nombreuses thèses.

Yves Alméras est admis à l'agrégation de Sciences naturelles en 1961, puis est nommé la même année Maître-Assistant. Intervenant dans tous les cycles universitaires, il gravit tous les échelons d'Enseignant-Chercheur, Maître de Conférences en janvier 1985, Maître de Conférences hors classe en 1989.

Après une révision de quelques Périssphinctidés kimméridgiens, qui lui permit de tester les méthodes biométriques et statistiques qu'il utiliserait ensuite, Yves Alméras s'est vu confier par le professeur L. David, l'étude paléontologique et paléoécologique des Brachiopodes du Lyonnais, du Maconnais et du Jura méridional. Réalisant des coupes sériées grâce à la mise au point d'un appareillage perfectionné et rapide, ses travaux sont effectués en lien étroit avec les données stratigraphiques recueillies de façon rigoureuse sur le terrain, s'attachant à récolter dans chaque gisement un nombre statistiquement significatif d'individus. Il soutient sa thèse le 20 mars 1971, ouvrage qui constitue « *un ensemble impressionnant par son volume, par la précision des analyses et la rigueur extrême avec laquelle sont présentés ces résultats* » (L. David).

Appliquant les mêmes principes à l'étude des brachiopodes de nombreuses régions, Yves Alméras a largement contribué à faire connaître ce groupe fossile méconnu et à en dépeussier

l'étude paléontologique par la généralisation des études statistiques et l'utilisation des procédés de la paléontologie quantitative. Il a créé de nombreuses espèces et genres nouveaux, et a redéfini un nombre considérable d'espèces anciennement décrites.

Ses travaux ont éclairé d'un jour nouveau la répartition stratigraphique des espèces et ont permis aux brachiopodes de devenir un élément incontournable de datation pour la période du Jurassique. L'échelle chronologique élaborée à l'aide des seuls brachiopodes, aujourd'hui érigée en standard international valable pour la région ouest-téthysienne, reste toujours valable depuis sa publication en 1997. Il a aussi été le pionnier de leur étude paléoécologique. Les connaissances accumulées sur la répartition paléogéographique des populations de brachiopodes ont contribué de façon importante à l'élaboration des reconstitutions paléogéographiques à l'échelle de la région ouest-téthysienne.

Ces travaux, il les mena dans de très nombreuses régions, lui permettant une incomparable vision de synthèse. Il serait trop long d'énumérer ici toutes les contrées objet de ses études :

- L'Europe occidentale, toutes régions de la France, l'Espagne et le Portugal où il puisa matière à la réalisation de nombreux articles et monographies.
- L'Afrique du nord, à partir des années 1988-90. Il bénéficie alors de la dynamique permise par les relations tissées entre l'université de Lyon et plusieurs universités du Maghreb, ouvrant plus d'une décennie particulièrement fertile et une émulation scientifique avec Serge Elmi. Le binôme a fortement marqué la géologie du Maghreb, la géodynamique et la paléoécologie des bassins ouest-téthysiens.
- Le Moyen-Orient avec plusieurs monographies très marquantes sur les brachiopodes de Syrie et d'Arabie Saoudite. Il réalisa aussi des travaux sur l'Inde et le Népal.

La portée de tous ces travaux est potentialisée par la valeur des collaborations scientifiques qu'il a tissées au plus haut

niveau universitaire. Mais il a aussi, tout au long de sa carrière, choisi de donner sa confiance à des paléontologues de terrain n'ayant pas de cursus universitaire ou de lien professionnel avec la géologie. J'évoquerai ici Guy Moulan en Provence, Marc Bécaud et Michel Cougnon en Vendée, Jean-Marie Guégan en Normandie... De volumineuses et importantes monographies sont issues de ces collaborations.

Je garde un souvenir très précis du jour où, après lui avoir exposé mes résultats encore préliminaires sur les Pyrénées, nous étions en 1985, il me promit de se consacrer, dès qu'il serait plus disponible, à l'étude des brachiopodes des Pyrénées... et il tint parole. Dès sa retraite, il s'attela à la rédaction de ce que l'on peut considérer comme « le troisième tome de ma thèse » (Almérias & Fauré, 2000). Au fil de plusieurs campagnes de terrain et des premiers travaux communs, il m'accorda sa confiance totale et définitive, et une amitié solide qu'une collaboration durable allait sceller.

Je contribuais ces quinze dernières années à le faire voyager, sans bouger de son poste de commande de la maison de Beynost dont il avait annexé le rez-de-chaussée pour le convertir en laboratoire spécialisé dans l'étude des brachiopodes. Je pus participer à l'élaboration de plusieurs monographies sur les brachiopodes du Maghreb (Maroc, Algérie, Tunisie), mais aussi des Pyrénées, du Languedoc et du Quercy, ainsi que de plusieurs articles publiés dans le bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse, dont il était membre. La revue *Strata* eut aussi le privilège d'accueillir plusieurs monographies de synthèse sur les brachiopodes du

Jurassique, véritables testaments paléontologiques qu'il avait en gestation depuis de nombreuses années.

Récemment, il accepta de remettre en cause tout son savoir accumulé sur les brachiopodes du Jurassique et de rebondir dans un énorme travail sur les brachiopodes du Crétacé pyrénéo-languedocien que je lui amenais. Cette recherche, qu'il a menée jusqu'à son terme, malgré la maladie, sera publiée très prochainement.

Fortement engagé dans son enseignement et dans sa recherche, Yves Almérias était très apprécié des étudiants et de ses collègues pour lesquels il offrait l'image d'un Homme de droiture, de rigueur et de confiance.

Il était le dernier spécialiste français des brachiopodes du Jurassique et sa disparition laisse orphelin un nouveau groupe fossile.

L'ensemble de ses publications est disponible au téléchargement sur un espace ResearchGate dédié : <https://www.researchgate.net/profile/Yves-Almeras/research>

Philippe Fauré

REMERCIEMENT

Merci à Raymond Enay de m'avoir précisé les détails du cursus universitaire de Yves Almérias et à Chantal, son épouse, qui mit de nombreux documents à ma disposition.