



Bulletin
de la

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON



De la récolte des fossiles à la reconstruction des écosystèmes fossiles – Les prairies à brachiopodes du Dévonien des monts Sainte-Croix

Adam T. Halamski

Institute of Paleobiology, Polish Academy of Sciences, Twarda 51/55, 00-818 Warszawa, Pologne - ath@twarda.pan.pl

Résumé. – Le travail du paléontologue commence par la récolte des fossiles et, parmi ses objectifs, on peut citer la réalisation de reconstructions paléoécologiques. On peut visualiser la difficulté de les préparer, en imaginant que l'on doive décrire une forêt sur la base d'une collection de feuilles établie par quelqu'un d'autre, sans jamais visiter la dite forêt. Le chercheur possède donc une liste d'espèces, mais le problème réside dans le déchiffrement de leurs relations mutuelles et des détails de leur cooccurrence. Une reconstruction paléoécologique doit prendre en compte toutes les données. Il s'agira en particulier : (1) des conditions de récolte ; (2) de la distinction des associations fossiles autochtones et allochtones ; (3) des indications sur le mode de vie des organismes fossiles fournies par leur morphologie (autécologie) ; (4) des principes généraux de l'organisation des écosystèmes ; (5) du principe de l'actualisme et ses limitations ; (6) des données géochimiques et sédimentologiques ; (7) des comparaisons ; (8) des autres types de données. Les prairies à brachiopodes sont un écosystème non-actualiste, c'est-à-dire qu'ils n'ont pas d'équivalent dans la biosphère actuelle.

Mots-clés. – paléoécologie, paléoécosystème, méthode, temps géologiques anciens.

From fossil collecting to reconstructing fossil ecosystems – Brachiopod meadows in the Devonian of the Holy Cross Mountains

Abstract. – Palaeontological work starts with fossil collecting and, among the objectives it aims at, there are palaeoecological reconstructions. The difficulty in preparing them can be compared to describing a forest solely on the basis of a collection of leaves, without ever having visited the forest itself: the researcher possesses a list of species, but the difficulty is in deciphering their mutual relationships and patterns of co-occurrence. A palaeoecological reconstruction should be the synthesis of all available data. In particular, the following should be considered: (1) collecting circumstances; (2) distinguishing between autochthonous and allochthonous assemblages; (3) clues to lifestyle given by morphology (autecology); (4) general rules of ecosystem organisation; (5) geological uniformitarianism and its limitations ; (6) geochemical and sedimentological data ; (7) comparisons ; (8) other data. Brachiopod meadows are a non-analogue type of ecosystem, that is, they have no equivalent in Recent biosphere.

Keywords. – palaeoecology, palaeoecosystem, methods, deep time.

Le travail du paléontologue commence par la récolte des fossiles, tandis que parmi les conclusions qu'il présente à ses pairs, aux naturalistes et au grand public, une place privilégiée est occupée par des reconstructions paléoécologiques. Il s'agit de synthèses mettant en évidence les relations mutuelles des éléments biotiques (biocénose) et abiotiques (biotopie) des écosystèmes fossiles. On pourrait se représenter la difficulté de passer d'une collection des fossiles à une reconstruction de l'écosystème, en imaginant que l'on doive décrire une forêt dans laquelle on n'est jamais allé, uniquement à partir des feuilles des arbres récoltées par quelqu'un d'autre. Dans le cas d'une forêt tempérée européenne, nous savons que, par exemple, des aulnes occupent un milieu différent de celui des chênes : mais, pour les écosystèmes fossiles,

on ne dispose presque jamais d'une telle connaissance qui résulte des observations effectuées *in situ* et sur le vivant. Comment faire donc pour ne pas commettre l'erreur qui dans la comparaison ci-dessus consisterait à décrire une forêt dans laquelle des aulnes et des chênes auraient crû côte à côte ?

Cette note constitue un très bref commentaire méthodologique sur la reconstruction paléoécologique des prairies à brachiopodes du Givétien de Pologne (site de Miłoszów : HALAMSKI *et al.*, 2022) et sur la synthèse paléoenvironnementale des brachiopodes de la chaîne varisque de l'Europe occidentale et centrale (JANSEN *et al.*, sous presse). En même temps, elle fait office de seconde partie d'une liste faunistique d'un niveau exceptionnel de l'Eifélien de Pologne dont la faune correspond en partie à des prairies à brachiopodes (HALAMSKI & ZAPALSKI, 2006; voir WOŹNIAK *et al.*, 2022 pour une étude paléoécologique détaillée).

Réaliser une reconstruction paléoécologique suppose la synthèse de toutes les données disponibles. Ici l'on se propose de passer brièvement en revue quelques aspects de ce travail qui reviennent souvent dans la pratique paléontologique. Il s'agira en particulier de : (1) les conditions de récolte ; (2) la distinction des associations fossiles autochtones et allochtones ; (3) les indications sur le mode de vie des organismes fossiles fournies par leur morphologie (autécologie) ; (4) les principes généraux de l'organisation des écosystèmes ; (5) le principe de l'actualisme ; (6) les données géochimiques et sédimentologiques ; (7) les comparaisons ; (8) les autres types de données.

1. Les conditions de récolte. Les fossiles doivent être localisés de façon la plus précise possible (de préférence récolte couche par couche). A noter toutefois que pour des études morphologiques ou anatomiques, à l'encontre des études paléoécologiques, un échantillon bien conservé, même localisé de façon imprécise, sera préférable à un échantillon localisé, mais de mauvaise conservation (RUDWICK, 1965, p. 136).

2. La distinction des associations fossiles autochtones et allochtones. La question primordiale est de savoir si les fossiles sont conservés sur place (association autochtone ou paléobiocénose) ou bien ont été déplacés (association allochtone ou taphocénose ; DE WEVER *et al.*, 2010, p. 190). Selon une étude (KIDWELL *et al.*, 1986), la majorité des associations fossiles d'eau peu profonde seraient parautochtones (déplacées, mais à l'intérieur du faciès dans lequel les organismes vivaient). Au contraire, les couches contenant des plantes fossiles sont en grande majorité allochtones (CLEAL *et al.*, 2021). Dans certains cas la réponse est évidente : ainsi les brachiopodes *Euryspirifer* dont les coquilles allongées sont disposées selon certaines directions privilégiées (Fig. 1A, B) ont été déplacés par des courants marins (voir aussi JANSEN *et al.*, 2001). Au contraire, la présence de longues épines, éléments très fragiles de la coquille et manquant presque toujours dans les fossiles plus « typiques », chez le productide indéterminé du Dévonien marocain (Fig. 1C-E ; photos prises dans un atelier de préparation de fossiles au Maroc), témoigne de sa préservation sur place. De tels cas indiscutables ne sont toutefois pas fréquents (voir aussi ci-dessous, 6).

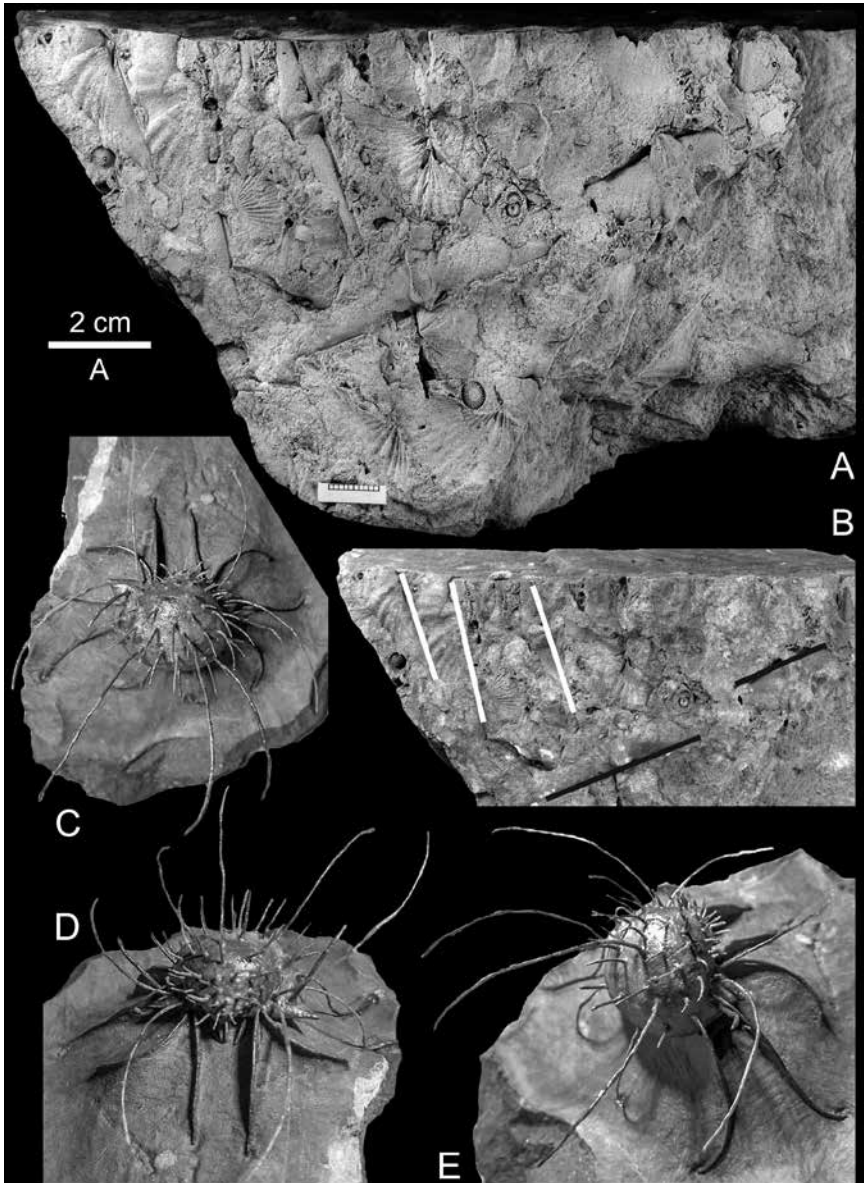


Figure 1. Brachiopodes dévonien allochtones et autochtones.

A-B. Accumulation allochtone de moules internes du spiriféride *Euryspirifer paradoxus* (von Schlotheim, 1813). Vue de l'échantillon blanchi au chlorure d'ammonium (A) ; fragment du même échantillon non blanchi avec deux systèmes de lignes parallèles (blanches et noires) montrant les directions selon lesquelles les coquilles sont disposées (B). Niederfell, vallée de la Moselle, Allemagne ; Formation Laubach, Emsien supérieur (leg. A.T. Halamski et U. Jansen). Photos A. Baliński.

C-E. Productide indéterminé (Productellidae? g. et sp. indet.), échantillon avec épines complètes préparées (la largeur de la coquille sans épines est de l'ordre de 2 cm), préservation autochtone. Vues antéro-ventrale (C), postéro-ventrale (D) et latéro-ventrale (E). Jbel Issoumour, Anti-Atlas, Maroc ; probablement Formation El Otfal, Emsien sup.-Eifélien inf., préparation et images photographiques Brahim Tahiri.

La coquille des brachiopodes est constituée de deux valves (dorsale et ventrale). A l'encontre des lamellibranches, les valves ne se séparent généralement pas à la mort de l'animal. En effet, chez les lamellibranches, il y a des muscles qui attachent les valves l'une à l'autre, et quand ces muscles pourrissent, il n'y a plus rien pour retenir les valves ensemble. Chez les brachiopodes, par contre, il y a des muscles aussi bien pour fermer que pour ouvrir la coquille (respectivement adducteurs et diducteurs) ; la séparation des valves après la putréfaction de la chair de l'animal n'est donc pas « automatique ». Le pourcentage des coquilles articulées par rapport à des valves séparées sera donc un indice sur la longueur du transport *post mortem* éventuel (PÁLFY, 1991). Si l'on trouve des valves séparées, plus le rapport du nombre de valves dorsales par rapport aux ventrales sera différent de l'unité, plus on a de la chance que l'association soit allochtone (CHEN *et al.*, 2001). Il faut toutefois prendre en compte l'efficacité de l'articulation des valves, moindre dans le cas de certains groupes (par ex. les orthides).

Une autre observation importante est celle concernant la superficie et l'intervalle de temps dont proviennent les fossiles de l'assemblage analysé, en d'autres mots celle de la zone source et du « temps source » de ce qu'on perçoit comme une unité indivisible du registre fossile. Un certain degré de « moyennage » dans le temps et dans l'espace (anglais : *time- and spatial averaging*) existe toujours, mais l'échelle peut en différer de plusieurs ordres de grandeur. Par exemple, pour des dépôts continentaux, la zone source pour les macrorestes sera la plupart du temps de l'ordre de 100 à 10000 m², tandis que pour les palynomorphes (spores et pollen) plutôt de l'ordre de 0,1 à 10 km². Dans des dépôts marins, une association récifale correspondra à une zone source de l'ordre de 1 à 1000 m², mais à un étalement dans le temps pouvant aller de 100 ans à un million d'années (BEHRENSMEYER *et al.*, 2000).

3. Autécologie. Il existe quelques corrélations apparemment constantes dans une grande partie de l'histoire du phylum des brachiopodes, comme, d'une part, celle des coquilles épaisses et ornementées avec un milieu agité, donc peu profond et, d'autre part, des coquilles minces et non ornementées avec des milieux de faible énergie, souvent profonds (JANSEN *et al.*, sous presse et références citées ; mais voir aussi ci-dessous, 5). Les coquilles dont la forme permet de réaliser une augmentation du rapport de surface par rapport au volume sont à interpréter comme celles vivant dans un milieu vaseux, la diminution de la pression exercée par la coquille sur le substrat servant comme un moyen de lutte contre l'enfoncement dans la vase.

L'homéomorphie (présence de formes morphologiquement très proches apparues indépendamment), phénomène fréquent chez les brachiopodes, résulte du fait que certaines morphologies sont des solutions optimales dans certaines conditions précises. Ainsi une forme similaire de la commissure antérieure (en forme de W ; Fig. 2A, D) est-elle apparue indépendamment chez les brachiopodes jurassiques *Dictyothyris* (ornementé) et *Tegulithyris* (lisse ; voir ALMÉRAS *et al.*, 1988 pour la phylogénie).

A titre d'exemple pris dans un autre groupe zoologique, il convient de mentionner une étude désormais classique sur la corrélation entre la morphologie des coquilles d'ammonites et leur mode de vie. Les espèces à coquilles étroites et carène aiguë (oxycônes ; Fig. 3A, B – rapport du diamètre de la coquille à son épaisseur de l'ordre

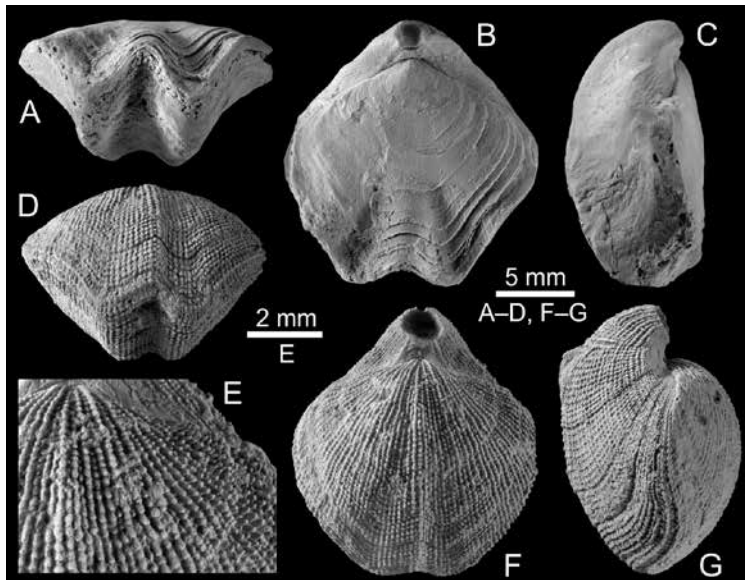


Figure 2. Un exemple d'homéomorphie chez des brachiopodes térébratulides du Jurassique moyen de Pologne.

A-C. *Tegulithyris bentleyi* (Morris, 1851) : vues antérieure (A), dorsale (B) et latérale (C). Ogródzieniec-Swiertowiec « Akropol », Bajocien supérieur ou Bathonien inférieur (leg. J. et K. Musialik).

D-G. *Dictyothyris coarctata* (Parkinson, 1811) : vues antérieure (D), dorsale (F) avec agrandissement de l'ornementation (E), latérale (G). Zalas, Callovien (coll. J. Kucharski). Photos A. Baliński.

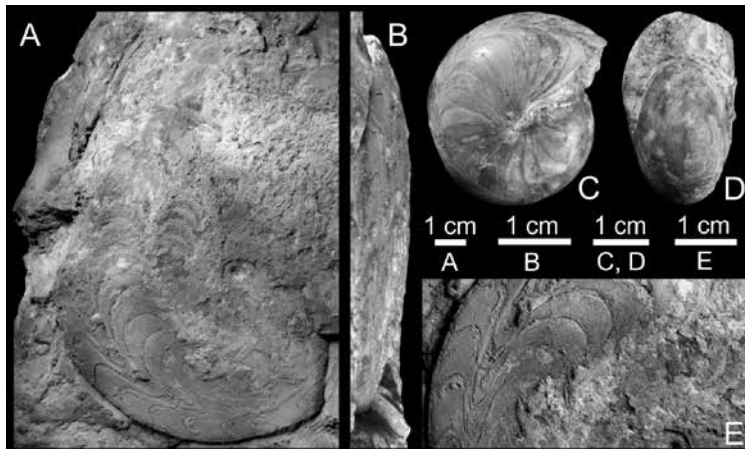


Figure 3. Morphologies extrêmes des coquilles des céphalopodes du Dévonien supérieur.

A, B, E. Coquille oxycône : *Timanites* sp., vues latérale (A) et ventrale (B), agrandissement des lignes de suture (E). Jaźwica (monts Sainte-Croix), Frasnien ? (leg. A.T. Halamski et M.K. Zapalski).

C, D. Coquille sphérocone : *Cheiloceras longilobum* (Sobolew, 1914). Kadzielnia (monts Sainte-Croix), Famennien inf. (leg. K. Golik).

de 4,5) étaient de bons nageurs, capables de mouvement rapides ; au contraire, celles à coquilles épaisses et équidimensionnelles (sphérocoènes ; Fig. 3C, D – rapport diamètre/épaisseur $\approx 1,4$) étaient plutôt de mauvais nageurs, se déplaçant lentement dans la mer (AGER, 1963 ; WESTERMANN, 1996 ; voir aussi DE WEVER *et al.*, 2010, p. 210).

La morphologie des représentants dévoniens et actuels de l'ordre des Nuculida (lamellibranches taxodontes) est très similaire, ce dont on déduit la similarité de l'écologie des espèces dévoniennes et actuelles (endofaune dépositivore ; voir par ex. BAILEY, 1983).

4. L'organisation générale des écosystèmes. Chaque écosystème se compose de producteurs primaires (presque toujours organismes photosynthétiques), consommateurs et décomposeurs (LINDEMAN, 1942). Dans la pyramide trophique, la relation des masses entre les niveaux successifs est généralement de 1 : 10. La présence des consommateurs sous-entend celle des producteurs primaires plus nombreux même si, assez souvent, ces derniers ne laissent (presque) aucune trace dans le registre fossile.

5. L'actualisme et ses limitations. En toute rigueur, *l'actualisme* est un terme méthodologique (les effets similaires sont à expliquer par des causes similaires), alors que *l'uniformitarisme* va plus loin, affirmant que les processus du passé géologique ont tous un équivalent dans la Nature actuelle (BABIN, 2005, p. 16). En pratique on confond souvent les deux termes. Les principes de l'uniformitarisme sont de plus en plus difficiles à appliquer au fur et à mesure qu'on s'éloigne du temps présent. Par exemple, dans le domaine de la pétrologie, il existe des roches qui ne se sont formées qu'à une période précise de l'histoire de la Terre car, du fait du refroidissement de notre planète, certaines combinaisons des conditions physiques (température et pression) ne se rencontrent plus nulle part.

De même, une étude très récente a montré que chez les brachiopodes actuels il n'y a plus de corrélations typiques pour les faunes du Primaire, à savoir entre l'ornementation et la profondeur (voir ci-dessus, 3). Cela s'explique par le fait que les brachiopodes actuels n'occupent que des milieux relictuels, grottes sous-marines ou mer profonde, où l'intensité de la prédation est faible (YE *et al.*, 2023).

Certains types d'écosystèmes sont dits non-actualistes (*non-analogue* dans la terminologie anglaise) car ils n'ont pas d'équivalent dans la nature actuelle. Par exemple, DUPRAZ (1999, p. 55) note que les récifs du Jurassique supérieur du Jura n'ont pas de modèle actualiste du fait du rôle prépondérant joué par les encroûtements microbiens qui ne sont courants aujourd'hui que dans certains milieux extrêmes. Plus généralement parlant, la zonation écologique verticale (anglais : *tiering*) des écosystèmes marins a subi des changements majeurs au cours des temps géologiques (AUSICH & BOTTJER, 2001) : en simplifiant beaucoup, la profondeur à laquelle les organismes peuvent s'enfouir dans le fond marin a augmenté, tandis que la hauteur maximale des représentants de la faune sessile a augmenté dans l'Ordovicien pour ensuite diminuer dans la deuxième moitié du Mésozoïque (disparition des prairies hautes à crinoïdes à cause de l'intensification de la prédation).

Les gryphées, huîtres jurassiques bien connues dans la région lyonnaise, vivaient reposant librement sur le fond marin (*recliners* selon la terminologie anglaise). Un tel mode de vie, partagé aussi par un grand nombre de brachiopodes paléozoïques, n'existe quasiment pas dans la biosphère actuelle du fait de l'intensification de la prédation et du remaniement des sédiments depuis le Crétacé (LABBERA, 1981). Les prairies à brachiopodes, incluant une proportion significative d'espèces reposant sur le fond marin sans s'attacher, sont donc un autre exemple d'écosystème non-actualiste.

6. Les données géochimiques et sédimentologiques. Ce type de données s'avère très utile pour l'étude d'un grand nombre de problèmes géologiques. Il s'agit d'abord des caractéristiques du biotope, comme la température qui peut être estimée sur la base des rapports isotopiques du carbone et de l'oxygène. D'autres analyses géochimiques permettent des estimations des paramètres des milieux anciens tels que salinité, le pH, les conditions redox ou encore les apports d'eau douce dans la mer (voir liste détaillée avec références dans BÖRNER *et al.*, 2013: 25-26).

A titre d'exemple paléontologique, nous allons citer une étude sur l'écosystème éocène du lac Messel (Allemagne), où la composition isotopique (carbone et azote) de fossiles végétaux et animaux a été utilisée pour confirmer la reconstruction des réseaux trophiques : les consommateurs primaires (herbivores) et secondaires (prédateurs) ont des signatures isotopiques quelque peu différentes (SCHWEIZER *et al.*, 2007).

Les données permettant de trancher la question du caractère auto- ou allochtone d'une association fossile n'appartiennent parfois pas au registre fossile, mais sont à chercher dans la nature de la roche. Ainsi par exemple dans le cas des « schistes » à brachiopodes de Skafy, l'un des arguments sur le caractère autochtone de l'assemblage faunique (WOŹNIAK *et al.*, 2022) provient de la lamination originale conservée dans les *shales* (terme pétrographique décrivant ce type de roche sédimentaire).

7. Les comparaisons. En règle générale, les reconstructions paléoécologiques des milieux préservés de façon imparfaite, ce qui est habituel dans le registre fossile, doivent prendre en compte les analogies.

Il s'agit d'une part de données fournies par les rares cas de préservation d'écosystèmes entiers. Ainsi en paléobotanique parle-t-on d'« associations temps-zéro », comme une forêt carbonifère tuée presque instantanément sur place par un dépôt de cendres volcaniques : les relations écologiques peuvent être étudiées de façon beaucoup plus détaillée que dans le cas de la plupart de flores fossiles (OPLUŠTIL *et al.*, 2014). On connaît aussi des cas de préservation *in situ* d'écosystèmes paléozoïques dominés par les brachiopodes, comme les prairies à brachiopodes du Dévonien moyen de Skafy (WOŹNIAK *et al.*, 2022) ou une communauté carbonifère d'eau peu profonde de Luowachang en Chine du sud (province Guizhou ; YUAN *et al.*, 2019). Dans les deux cas il a été possible de reconstituer des successions écologiques anciennes (paléocommunautés successives).

D'autre part, il existe des analogies contemporaines à prendre en compte : à titre d'exemple, l'utilisation de sous-marins a permis des observations directes de brachiopodes vivants (RICHARDSON, 1997 et réf. citées).

8. Les autres types de données. Au fur et à mesure que l'on s'approche de l'actuel, les types de données à exploiter se multiplient. Parfois on dit même qu'il existe deux genres de paléoécologie : celle du Quaternaire et celle des temps géologiques plus anciens (*deep time* ; BIRKS, 2008). On peut par exemple utiliser des données qui relèvent de la génétique. L'étude de la diversité cytogénétique des fougères actuelles de l'Europe a permis de localiser les refuges de la flore pendant les périodes glaciaires (VOGEL *et al.*, 1999).

Les peintures rupestres préhistoriques montrant une faune riche et diversifiée, découvertes au milieu du Sahara (BARTH, 1857), ont été la première preuve d'un changement climatique radical qui s'était opéré dans cette région : les écosystèmes sahariens d'il y a six à neuf mille ans étaient très différents de ceux d'aujourd'hui (DEMENOCAL & TIERNEY, 2012). Dans les temps historiques, on peut suivre les changements des biotopes du passé (température, ligne de rivage, surface occupée par les marais...) grâce à des cartes anciennes (POSCHLOD, 2017) ou à des données historiques sur les événements aussi divers que la date des vendanges ou la mortalité (LE ROY LADURIE *et al.*, 2011). Encore plus près de notre temps, on a tenté d'estimer la pollution atmosphérique liée à la révolution industrielle, en étudiant des changements stylistiques chez certains peintres du 19^e siècle (ALBRIGHT & HUYBERS, 2022). Une telle approche (écologie historique, en quelque sorte synthèse entre les sciences naturelles et les sciences humaines) va de pair avec l'influence généralisée des humains sur l'intégralité de la Nature (CRUMLEY, 1994 ; ESTES *et al.*, 2011).

Cette énumération laconique et sans doute incomplète montre que les reconstructions paléoécologiques ne peuvent en aucun cas se baser sur un seul type de données. Ceci d'autant plus que certaines extrapolations de modèles actuels à des époques reculées dans le temps peuvent se montrer fausses (écosystèmes non-actualistes, comme les prairies à brachiopodes). D'où la nécessité d'une part, pour prendre un mot un peu désuet, d'une érudition naturaliste, d'autre part, de collaborations étendues.

Remerciements. – Je remercie les personnes m'ayant accompagné sur le terrain pour la récolte du matériel (Mikołaj K. Zapalski, Université de Varsovie ; Ulrich Jansen, Senckenberg, Francfort) ou qui ont mis à ma disposition soit des échantillons (Jarosław et Katarzyna Musialik, Ogrodzieniec ; Janusz Kucharski, Cracovie), soit des images photographiques (Brahim Tahiri, Erfoud). Przemysław Gorzelak (Institut de Paléobiologie, Varsovie), Peter Van Roy (Université de Gand) et Michał Zatoń (Université de Silésie, Sosnowiec) m'ont conseillé pendant la rédaction du texte. Andrzej Baliński (Institut de Paléobiologie, Varsovie) a eu l'amabilité de prendre certaines photographies.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGER D. V., 1963. *Principles of Paleocology. An introduction to the study of how and where animals and plants lived in the past.* McGraw-Hill Book Company, New York–San Francisco–Toronto–London, xi+371 p.
- ALBRIGHT A. L. & HUYBERS P., 2022. Paintings by Turner and Monet depict trends in 19th century air pollution. *Applied Physical Sciences*, 120 (6) : e2219118120.

- ALMÉRAS Y., ELMÍ S. & BENSHILI K., 1988. L'origine sud-téthysienne des genres *Dictyothyris* Douvillé et *Tegulithyris* Buckman, brachiopodes *Terebratulacea* jurassiques à plissement inverse. *Revue de Paléobiologie*, 7 (1) : 63-85.
- AUSICH W. I. & BOTTJER D. J., 2001. *Sessile invertebrates*. In : BRIGGS D. E. G. & CROWTHER P. R. (éd.), *Palaeobiology II*. Blackwell, Oxford: 384-386.
- BABIN C., 2005. *Autour du catastrophisme. Des mythes et légendes aux sciences de la vie et de la terre*. Vuibert, Paris, 167 p.
- BAILEY J. B., 1983. Middle Devonian Bivalvia from the Solsville Member (Marcellus Formation), Central New York State. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 174 (3): 193-326.
- BARTH H., 1857. *Travels and discoveries in North and Central Africa: being a journal of an expedition undertaken under the auspices of H.B.M.'s government in the years 1849-1855*. Appleton & Co., New York, 5 volumes.
- BEHRENSMEYER A. K., KIDWELL S. M. & GASTALDO R. A., 2000. Taphonomy and paleobiology. *Paleobiology*, 26: 103-147.
- BIRKS H. J. B. 2008. *Paleoecology*. In : JØRGENSEN S. E. & FATH B. D. (éd.), *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier: 2623-2634.
- BÖRNER N., DE BAERE B., YANG Q., JOCHUM K. P., FRENZEL P., ANDREAE M. O. & SCHWALB A., 2013. Ostracod shell chemistry as proxy for paleoenvironmental change. *Quaternary International*, 313-314: 17-37.
- CHEN J., CHEN Z.-Q. & TONG J. N., 2010. Palaeoecology and taphonomy of two brachiopod shell beds from the Anisian (Middle Triassic) of Guizhou, Southwest China: recovery of benthic communities from the end-Permian mass extinction. *Global and Planetary Change*, 73: 149-160.
- CLEAL C., PARDOE H. S., BERRY C. M., CASCALES-MIÑANA B., DAVIS B. A. S., DIEZ J. B., FILIPOVA-MARINOVA M. V., GIESECKE T., HILTON J., IVANOV D., KUSTATSCHER E., LEROY S. A. G., McELWAIN J. C., OPLUŠTIL S., POPA M. E., SEYFULLAH L. J., STOLLE E., THOMAS B. A. & UHL D., 2021. Palaeobotanical experiences of plant diversity in deep time. 1: How well can we identify past plant diversity in the fossil record? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 576: 110481.
- CRUMLEY C., 1994. Historical ecology. A multidimensional ecological interpretation : 1-16. In : CRUMLEY C. L. (éd.), *Historical ecology: Cultural knowledge and changing landscapes*. School of American Research Press, Santa Fe.
- DE MENOCAL P. B. & TIERNEY J. E., 2012. Green Sahara: African humid periods paced by Earth's orbital changes. *Nature Education Knowledge*, 3 (10): 12.
- DUPRAZ C., 1999. *Paléontologie, paléocéologie et évolution des faciès récifaux de l'Oxfordien moyen-supérieur (Jura suisse et français)*. Thèse, Université de Fribourg. Multiprint SA, Fribourg, VII+200 p.
- ESTES J. A., TERBORGH J., BRASHARES J. S., POWER M. E., BERGER J., BOND W. J., CARPENTER S. R., ESSINGTON T. E., HOLT R. D., JACKSON J. B. C., MARQUIS R. J., OKSANEN L., OKSANEN T., PAINE R. T., PIKITCH E. K., RIPPLE W. J., SANDIN S. A., SCHEFFER M., SCHOENER T. W., SHURIN J. B., SINCLAIR A. R. E., SOULÉ M. E., VIRTANEN R. & WARDLE D. A., 2011. Trophic downgrading of planet Earth. *Science*, 333 (6040): 301-306
- HALAMSKI A. T. & ZAPALSKI M. K., 2006. Les schistes à brachiopodes de Skaly – un niveau exceptionnel. Première partie : Inventaire faunistique. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 75 (3) : 145-150.
- HALAMSKI A. T., BALIŃSKI A., RACKI G., AMLER M. R. W., BASSE M., DENAYER J., DUBICKA Z., FILIPIAK P., KONDAS M., KRAWCZYŃSKI W., MIESZKOWSKI R., NARKIEWICZ K., OLEMPKA E., WRZOLEK T., WYSE JACKSON P. N., ZAPALSKI M. K., ZATOŃ M. & KOZŁOWSKI W., 2022. The pre-Taghanic (Givetian, Middle Devonian) ecosystems of Miłoszów (Holy Cross Mts, Poland). *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 92 (4) : 323-379.
- JANSEN U., KÖNIGSHOF P., PŁODOWSKI G., SCHINDLER E. & SCHINDLER T. 2001. Pre-conference field trip: Rhein/Mosel area and Lahn/Dill Synclines, Rheinisches Schiefergebirge (May 13-14, 2001). In: JANSEN U., KÖNIGSHOF P., PŁODOWSKI G. & SCHINDLER E. (éd.), *15th International Senckenberg Conference, Joint meeting IGCP 421/SDS, May 11-21, 2001, Field trips guidebook*: 45-85.
- JANSEN U., HALAMSKI A. T. & MOTTEQUIN B., sous presse. *Silurian to Lower Carboniferous brachiopods of Central Europe – palaeogeographic and palaeobathymetric constraints*. In: LINNEMANN U. (éd.), *The Geology of the Variscan Orogen in Central and Eastern Europe – From the margin of Gondwana to the center of Pangea*. Springer, Cham.
- KIDWELL S. M., FÜRSCHE F. T. & AIGNER T., 1986. Conceptual framework for the analysis and classification of fossil concentrations. *Palaios*, 1: 228-238.

- LA BARBERA M., 1981. The ecology of Mesozoic *Gryphaea*, *Exogyra* and *Ilymatogyra* (Bivalvia: Mollusca) in a modern ocean. *Paleobiology*, 7 (4) : 510-526.
- LE ROY LADURIE E., ROUSSEAU D. & VASAK A. 2011. *Les fluctuations du climat de l'an mil à aujourd'hui*. Fayard, Paris, 321 p.
- LINDEMAN, R.L., 1942. The trophic–dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23: 399-418.
- OPLUŠTIL S., PŠENIČKA J., BEK J., WANG J., FENG Z., LIBERTIN M., ŠIMŮNEK Z., BUREŠ J. & DRÁBKOVÁ J., 2014. T⁰ peat-forming plant assemblage preserved in growth position by volcanic ash-fall: a case study from the Middle Pennsylvanian of the Czech Republic. *Bulletin of Geosciences*, 89 (4) : 773-818.
- PÁLFY J., 1991. *Paleoecological significance of Anisian (Middle Triassic) brachiopod assemblages from the Balaton Highland, Hungary*. In: MAC KINNON D. I., LEE D. E. & CAMPBELL J. D. (éd.), *Brachiopods through time. Proceedings of the second International Brachiopod Congress*. A. A. Balkema, Rotterdam : 241-246.
- POSCHOLD P. 2017. *Geschichte der Kulturlandschaft*. 2^e éd. Ulmer, Stuttgart, 320 p.
- RICHARDSON J., 1997. *Ecology of articulated brachiopods*. In : KAESLER, R. (éd.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H, Brachiopoda (Revised)*. Geological Society of America, Inc. Univ. Kansas, Lawrence : 441-462.
- RUDWICK M. J. S., 1965. Adaptive homoeomorphy in the brachiopods *Tetractinella* Bittner and *Cheirothyris* Rollier. *Paläontologische Zeitschrift*, 39 : 134-146.
- SCHWEIZER M. K., STEELE A., TOPORSKI J. K. & FOGEL M. L., 2007. Stable isotopic evidence for fossil food webs in Eocene Lake Messel. *Paleobiology*, 33 (4) : 590-609.
- VOGEL J. C., RUMSEY F. J., SCHNELLER J., BARRETT J. A. & GIBBY M. 1999. Where are the glacial refugia in Europe? Evidence from pteridophytes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 66 (1) : 23-37.
- WESTERMANN G. E. G., 1996. *Ammonoid life and habitat*. In : LANDMAN N., TANABE K. & DAVIS R. A. (éd.), *Ammonoid Paleobiology*. Springer, New York: 607-707.
- DE WEVER P., DAVID B. & NÉRAUDEAU D. 2010. *Paléobiosphère : Regards croisés des sciences de la vie et de la Terre*. Muséum national d'Histoire naturelle–Société géologique de France–Vuibert, Paris, XVIII+796 p.
- WOŹNIAK P., HALAMSKI A. T. & RACKI G. 2022. Cyclic ecological replacement of brachiopod assemblages in the top-Eifelian Dobruchna Brachiopod Shale Member (Skaly Formation) of the Holy Cross Mountains (Poland). *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 92 (4) : 445-463.
- YE F., BITNER M. A. & SHI G. R. 2023. Variation of shell ornamentation with latitude and water depth – A case study using living brachiopods. *Ecology and Evolution*, 13: e10006.
- YUAN Z., SUN Y., SHEN B., XING C., LIU W., YANG R., QIN S. & BALIŃSKI A., 2019. An *in situ* preserved Early Carboniferous (Serpukhovian) brachiopod community in Southern Guizhou, China. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 125 (3) : 689-710.
- 

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

Siège social : 33, rue Bossuet, F-69006 LYON

Tél. et fax : +33 (0)4 78 52 14 33

<http://www.linneenne-lyon.org> — email : secretariat@linneenne-lyon.org

Groupe de Roanne : Maison des anciens combattants, 18, rue de Cadore, F-42300 ROANNE

Rédaction : Marie-Claire PIGNAL - Directeur de publication : Pascal TERRIER

Conception graphique de couverture : Nicolas VAN VOOREN



Tome 92 Fascicule 9-10 novembre - décembre 2023

SOMMAIRE

Ait Medjber R., Ben Messaoud H.& Vela E. – Contribution à l’inventaire des orchidées de la wilaya de Batna (Aurès, Belezma et Bouarif, Algérie), cartographie, écologie et enjeux de conservation	241-268
Halamski A.T. – De la récolte des fossiles à la reconstruction des écosystèmes fossiles – Les prairies à brachiopodes du Dévonien des monts Sainte-Croix	271-280
D’Hondt J. L. – Dictionnaire des néonto-bryozoologues français des origines à nos jours.....	281-295
Berthet-Grelier B. – Observations du <i>Meconopsis cambrica</i> à Joux, près de Tarare (Rhône), le 15 juin 2023)	296-298

Couverture : *Meconopsis cambrica* à Joux (Rhône) en juin 2023. Crédit : B. Berthet-Grelier

CONTENTS

Ait Medjber R., Ben Messaoud H.& Vela E. – Contribution to the inventory of orchids in the wilaya of Batna (Aures, Belezma and Bouarif, Algeria), cartography, ecology, and conservation issues.....	241-268
Halamski A.T. – From fossil collecting to reconstructing fossil ecosystems – brachiopod meadows in the Devonian of the Holy Cross Mountains	271-280
D’Hondt J.L. – Dictionary of the French neonto-bryozoologists from the origins up to now.....	281-295
Berthet-Grelier B. – Observations of <i>Meconopsis cambrica</i>)	296-298

Prix 10 euros

ISSN 2554-5280 - N° d’inscription à la CPPAP : 0724G85671

Imprimé par IMPRIMERIE BRAILLY, 01700 Miribel.

Imprimé en France • Dépôt légal : octobre 2023

Copyright © 2023 SLL. Tous droits réservés pour tous pays sauf accord préalable.