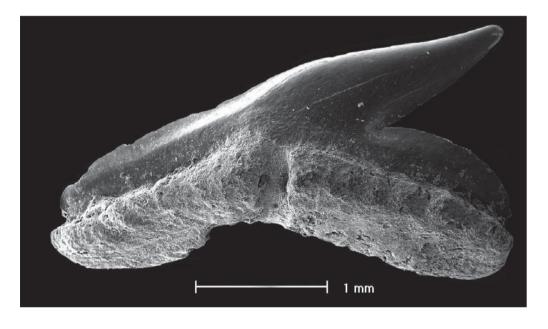
COURRIER SCIENTIFIQUE

Hors série

du Parc naturel régional du Luberon

Inventaire des Élasmobranches (requins, raies, chimères) des dépôts molassiques du Sud-Luberon (Miocène supérieur)

Guy BRISSWALTER











COURRIER SCIENTIFIQUE

du Parc naturel régional du Luberon Réserve naturelle du Luberon

HORS SÉRIE - 2008

Inventaire des Élasmobranches (requins, raies, chimères) des dépôts molassiques du Sud-Luberon (Miocène supérieur)

Cabrières-d'Aigues (Vaucluse) France

par Guy BRISSWALTER

230 rue Antoine de Très, 84 240 La Tour-d'Aigues

Publié sous la direction de: Jean GRÉGOIRE, Directeur du PNRL Gilles BONIN Président du Conseil scientifique du PNRL, et Christine BALME, Conservatrice de la RNGL, responsables de la publication.

PNRL

60 place Jean Jaurès, BP 122

84404 - Apt CEDEX - France _

De la place des chercheurs « amateurs » dans la Réserve naturelle du Luberon

Il arrive souvent dans le domaine des sciences de la nature et plus particulièrement celui de la paléontologie que l'on oppose le monde des amateurs, c'est-à-dire celui des non-professionnels à celui des scientifiques d'une part et à celui des espaces protégés, d'autre part.

Le travail que la Réserve naturelle du Luberon est heureuse de présenter au public dans ce premier hors série du Courrier scientifique du Parc, nous prouve que cette vision un peu manichéenne des choses ne correspond pas à la réalité et que des collaborations extrêmement intéressantes entre ces trois mondes existent, fonctionnent bien et produisent des résultats de très grande qualité.

La réserve naturelle nationale du Luberon a été créée en 1987 sur des critères géologiques. C'est la remarquable richesse en vertébrés fossiles de ce territoire qui a motivé le classement de 28 sites paléontologiques puis, en 1996, la création d'un périmètre de protection de 70 000 hectares. La réserve est gérée par le Parc naturel régional du Luberon.

Ses missions sont la protection, bien sur, mais aussi l'accueil, la valorisation, la communication ainsi que la participation à la recherche.

Il y a plus de 12 ans, M. BRISSWALTER, géologue « amateur » et habitant de La Tour-d'Aigues sollicitait une autorisation de prélèvement dans le périmètre de protection.

L'objet de sa demande était la recherche dans les niveaux à dents de sélaciens du Miocène de Cabrièresd'Aigues. Cette autorisation lui était accordée par la mairie de Cabrières-d'Aigues, la Réserve naturelle et par la Préfecture de Vaucluse. Elle a été depuis régulièrement renouvelée.

Pendant ces années, Guy BRISSWALTER, modeste et passionné, a réalisé un travail considérable, de prélèvement, de lavage, de tri et de détermination, nous informant régulièrement de l'avancée de ces travaux. Les sélaciens, poissons au squelette cartilagineux ne sont connus que par leurs dents qui peuvent être, pour certaines espèces, de très petite taille.

Une valorisation de ce travail s'est concrétisée dans un premier temps, en 2006 par une exposition, présentée au Château de La Tour-d'Aigues, à partir des collections de Guy BRISSWALTER. Elle présentait les grandes étapes de l'histoire de notre planète, de la vie et de son évolution, et replaçait dans ce contexte le résumé de ses travaux sur les requins et les raies du Sud Luberon. Elle eut un grand succès.

En 2009, paraît cette monographie sur l'état actuel de ces recherches, décrivant 44 genres différents de sélaciens, dont certains inédits, et 54 espèces, mettant en relief une richesse insoupçonnée. Ainsi, la connaissance que nous avons de cette faune, de sa diversité et des implications paléogéographiques et paléoécologiques qui en découlent, s'est considérablement accrue, de manière rigoureuse et scientifique.

Comme le dit lui-même Guy BRISSWALTER, il reste du matériel à étudier, d'autres découvertes à faire. Nous ne pouvons que souhaiter la poursuite de cette fructueuse collaboration dans le même contexte d'estime et de confiance réciproque.

Christine BALME Géologue, chargée de mission Conservatrice de la Réserve naturelle géologique du Luberon.

RÉSUMÉ

Les dépôts molassiques du versant Sud de la Montagne du Luberon et notamment autour de Cabrières-d'Aigues (Vaucluse) ont livré les restes d'une faune abondante et diversifiée d'Élasmobranches (requins, raies, chimères) qui sont surtout représentés par un grand nombre de dents isolées. Aucune étude systématique n'a été entreprise sur cet ensemble faunique régional important (plus de cinquante espèces reconnues). L'analyse de ce matériel et les comparaisons avec les formes vivantes actuelles, à forte ressemblance, définissent un biotope marin qui se caractérise par une mer peu profonde de la zone néritique, sous climat subtropical. On peut noter cependant quelques rares incursions d'espèces pélagiques et bathyales, qui ne modifient pas le cachet d'ensemble de ce milieu marin. Cet inventaire a permis de mettre en évidence la présence de 4 genres qui paraissent inédits dans la région provençale: Hexanchus (Hexanchidae), lago (Triakidae), Scymnodon? (Somniosidae) et un Holocéphale, Edaphodon (Chimaeridae).

Mots-clés: Élasmobranches, Miocène, systématique, biologie marine.

ABSTRACT

Elasmobranchia (sharks, ray, skates, chimaeras) Inventory in the molassic deposits in South Luberon (upper Miocene)

The deposits molassic of the Southern slope of the Mountains of Luberon, and in particular around Cabrières-d'Aigues (Vaucluse), delivered the remains of an abundant and diversified Elasmobranchia fauna (sharks, ray, skates, chimaeras), which are especially represented by a large number of isolated teeth. No systematic study was undertaken on this important regional fauna unit (more than fifty recognized species). The analysis of this material and the comparisons with the current alive forms, in strong resemblance, define a marine biotope which is characterized by a not very deep sea of the neritic zone, under subtropical climate. One can note however some rare incursions of pelagic and bathyal species, which does not alter the overall character of this marine environment. This inventory made it possible to hightlight the presence of 4 genuses, that appear new in Provence region: Hexanchus (Hexanchidae), lago (Triakidae), Scymnodon? (Somniosidae) and Holocephala, Edaphodon (Chimaeridae).

Keywords: Elasmobranchia, Miocene, systematics, marine biology.

Sommaire

□ = Encadré

PRÉFACE (Sylvain ADNET)	
AVANT-PROPOS	
I - CADRE GÉNÉRAL	•
I-I- Historique des travaux antérieurs	p. 10
I-2- Cadre géologique général	
I-3- Sites de prélèvement	p. 12
I-4- Étude sommaire de terrain	p. 13
I-5- Méthode de travail	p. 15
\square Le renouvellement dentaire chez les sélaciens	p. 16
□ Diversité morphologique des dents de sélaciens	p. 17
☐ Terminologie dentaire	p. 18
2 - SYSTÉMATIQUE	n 18
2-I- Requins	·
Heptranchidae	'
Hexanchidae	
Squalidae	
Centrophoridae	•
Somniosidae	
Dalatiidae	
Pristiophoridae	
Squatinidae	'
Odontaspididae	'
·	·
Alopiidae	'
Otodontidae	'
	•
Lamnidae	'
Scyliorhinidae	·
Triakidae	·
Hemigaleidae	'
Carcharhinidae	·
Sphyrnidae	

2-2-	Raies
	Pristidae
	Rhynchobatidaep. 43
	Rajidae
	Dasyatidae
	Myliobatidae
	Rhinopteridaep. 47
	Mobulidae
2-3-	Chimères
	Chimaeridae
3 - S	SYNTHÈSE ET COMMENTAIRESp. 50
3-1-	Composition faunique des gisements de Cabrières-d'Aigues
3-2-	Répartition numérique des populations de requinsp. 51
3-3-	Biologie des sélaciens de Cabrières-d'Aiguesp. 52
	3-3-1- Climatologie
	3-3-2- Bathymétrie
	3-3-3- Les adaptations trophiquep. 54
	3-3-4- Morphotypes dentaires de la faune de Cabrières-d'Aiguesp. 56
	□ Morphotypes dentairesp. 58/59
	3-3-5- Mode de vie et paléoécologie p. 57
4 - C	CONCLUSIONSp. 60
Rem	erciements
Réfé	rences bibliographiquesp. 62
Glos	.p. 68
Liste	des figures et des tableauxp.70/71
Anne	exe I: Répartition paléogéographique mondiale des Élasmobranches miocènes
Anne	exe II: Étude de 3 échantillons de molasse de Cabrières par L. MICHAUD
Planc	hes I à 10

PRÉFACE

Depuis le XVIII^e siècle, l'inventaire de la biodiversité des animaux et végétaux a toujours été un chantier important des scientifiques, mais c'est devenu une priorité pour notre siècle en raison de la menace grandissante qui pèse sur un grand nombre d'espèces sauvages. La faune marine de Méditerranée n'échappe malheureusement pas à cette situation et de nombreuses espèces parmi les requins ou les raies sont fortement menacées, il faut comprendre que pour eux aussi le poisson devient encore plus rare que pour nous, quand ces grands prédateurs ne finissent pas eux-mêmes dans nos assiettes. Ces « seigneurs des mers » ont pourtant un rôle essentiel dans la régulation des espèces marines et leur disparition dans certaines régions du monde met déjà en péril la santé des océans et de ses ressources, indispensables pour la survie d'un grand nombre de personnes.

Mais pour comprendre la biodiversité actuelle de ces animaux mythiques et bien cerner les menaces que nous provoquons sur ces derniers et sur leur évolution naturelle, il est nécessaire de connaître leur histoire sur notre planète, au cours des millions d'années avant que ne soit apparu leur principal prédateur, l'homme.

C'est ce que nous propose en partie Guy BRISSWALTER au travers de son étude complète et rigoureuse de quelques localités du Parc contenant des fossiles de requins, de raies et chimères qui peuplaient alors le Sud du Luberon, il y a de cela près de 14 millions d'années.

Le lecteur trouvera dans ce travail toutes les informations utiles afin de reconnaître et déterminer les fossiles de quelques-uns de ces animaux emblématiques des océans. Il pourra aussi apprécier tout le cheminement scientifique du paléontologue, que ce soit sur les conditions de découverte, la compréhension des grandes structures géologiques auxquelles il est confronté sur le terrain ou encore l'exploitation longue et méticuleuse des gisements pour la récolte de ces quelques dents fossiles. Comme nous le montre cet ouvrage, il s'en suit souvent un travail de laboratoire tout aussi long, visant essentiellement à reconnaître et rapprocher ces découvertes d'autres espèces fossiles ou des espèces actuelles grâce à la littérature scientifique pour pouvoir finalement recréer les conditions environnementales de cette région alors recouverte par la mer durant ces époques lointaines.

Guy BRISSWALTER nous éclaire ainsi un peu plus sur la biodiversité passée de cette partie de ce qui était alors la côte méditerranéenne et qui apparaissait bien plus tropicale que de nos jours. D'ailleurs, la reconstitution du passé que nous offre l'auteur pourrait donner aux scénaristes de science-fiction une assez bonne image de ceux à qui les baigneurs pourraient faire face en Méditerranée dans les quelques décennies à venir si le réchauffement se perpétue.

Mais avant tout, ce travail est un remarquable témoignage de la passion des hommes pour ces fossiles, mais aussi un témoignage de la volonté de sauvegarde et de valorisation de notre patrimoine géologique, une valorisation bien réussie à la fois accessible et très scientifique...

Sylvain ADNET Maître de conférence à l'Université de Montpellier

INVENTAIRE DES ÉLASMOBRANCHES (REQUINS, RAIES, CHIMÈRES) DES DÉPÔTS MOLASSIQUES DU SUD-LUBERON (MIOCÈNE SUPÉRIEUR)

CABRIÈRES-D'AIGUES (VAUCLUSE) FRANCE

par Guy BRISSWALTER

230 rue Antoine de Très, 84240 La Tour-d'Aigues

AVANT-PROPOS

La région du Luberon est connue pour ses gisements de calcaires en plaquettes des faciès laguno-marins de l'Oligocène qui ont livré des empreintes complètes de poissons à squelette osseux (téléostéens).

Par contre, on évoque assez peu la présence, dans les dépôts plus franchement marins du Miocène, de restes abondants de poissons cartilagineux (Élasmobranches): requins, raies (Sélaciens) et Holocéphales (chimères). Il s'agit pourtant d'une faune nettement plus diversifiée, comprenant plusieurs dizaines d'espèces. Il est vrai que les vestiges fossilisés de ces poissons ne sont pas spectaculaires. Seules quelques dents isolées, disséminées dans le sédiment, témoignent de leur existence passée. Elles sont le plus souvent de petite taille, peu visibles, donc difficilement récupérables.

L'analyse du matériel récolté a permis de dresser un inventaire de cette ichtyofaune, et d'apporter quelques commentaires, suggérés par la connaissance que l'on a des modes de vie de leurs descendants actuels.



Iago sp., (photo MEB) Cab 258, Charrouyre: dents latérales, face linguale



Galeocerdo aduncus Agassiz, 1843 Cab 292, Charrouyre: dent, face linguale (h = 12 mm)

I - CADRE GÉNÉRAL

I-I- Historique des travaux antérieurs

La faune à sélaciens miocène du Luberon est connue depuis longtemps, mais n'a jamais fait l'objet, à notre connaissance, d'études systématiques documentées de la part des anciens auteurs.

Elle a été signalée parfois, en marge de travaux paléontologiques concernant des aires géographiques plus vastes (Bassin du Rhône en particulier). FISCHER (1878) a publié sans description, une liste de 8 genres de requins et de 2 genres de raies en provenance de la « Molasse de Cucuron » (Miocène moyen): Notidanus, Lamna, Odontaspis, Oxyrhina, Carcharodon, Hemipristis, Galeocerdo, Sphyrna pour les requins, Raja et Myliobatis pour les raies¹.

LERICHE (1906) a procédé à une révision des sélaciens miocènes du couloir rhodanien. Aux abords du Luberon, il cite 9 genres de requins et 2 genres de raies: *Notidanus, Squatina, Odontaspis, Oxyrhina*,

Carcharodon, Carcharias, Galeocerdo, Hemipristis, Sphyrna, Myliobatis, Aetobatus.

PRIEM (1912) et JOLEAUD (1912) décrivent et figurent également quelques genres du secteur Cucuron-Cabrières-d'Aigues: Notidanus, Odontaspis, Oxyrhina, Carcharodon, Aprionodon, Sphyrna, Galeocerdo, Hemipristis, Squatina, Ginglymostoma.

Plus récemment, CAPPETTA (1975) a recueilli des dents de sélaciens sur le site même de Cabrières-d'Aigues, mais n'a rien publié à ce sujet. Quelques éléments de ses observations personnelles ont été utilisés dans certains de ses travaux. (BRGM, 1984; CAP-PETTA, 1986, 1987).

Cet aperçu historique, même non exhaustif, laisse apparaître l'ancienneté et l'aspect fragmentaire des informations disponibles sur les Élasmobranches fossiles de la région du Luberon.

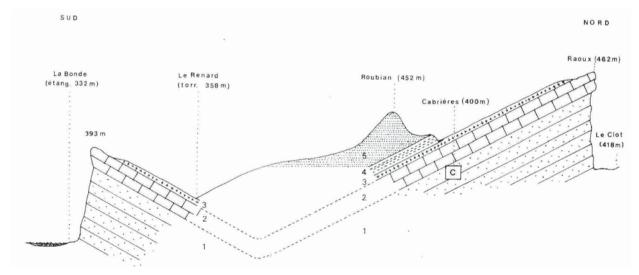


Fig. 1: Coupe géologique Nord-sud de Cabrières-d'Aigues à l'Étang de la Bonde. [D'après FONTANNES (1878) et carte géologique du PNRL (1997) - Hauteurs exagérées, distance La Bonde-Cabrières : 3 km]

- 5 : Limons rouges : Tortonien supérieur continental
- 4: Calcaires lacustres: Tortonien supérieur
- 3: « Marnes de Cabrières »: Tortonien marin moyen
- 2: « Molasses de Cucuron »: Tortonien moyen inférieur
- 1 : Sables et molasses : Langhien-Serravalien

I. Les désignations génériques indiquées dans ce chapitre, sont celles attribuées par les auteurs de l'époque. Certains genres ont été redéfinis ultérieurement. Les termes anciens tombent ainsi en synonymie.

I-2- Cadre géologique général

De nombreux travaux ont traité de la géomorphologie du Luberon². FONTANNES (1878) a publié une remarquable description des formations néogènes du glacis méridional de cette montagne. Il nous a laissé, entre autre, une coupe stratigraphique locale, passant par Cabrières-d'Aigues et l'Étang de la Bonde (fig. 1). LEDOUX, 1972 a fait également quelques relevés de terrains dans la région d'Avignon.

CLAUZON (1984) a réactualisé, à partir de données nouvelles, les conceptions traditionnelles des anciens auteurs, sur l'évolution géodynamique du Luberon. Les relations entre les différentes séries sédimentaires déposées au Néogène, et l'émergence conjointe de la future montagne, ont été précisées.

Selon un schéma simplifié, l'histoire chronostratigraphique du Luberon débute par une transgression marine venant du Sud, qui envahit, à partir de l'Oligocène terminal, la surface d'aplanissement du continent médio-crétacé. Un bassin sédimentaire périalpin s'installe sur la vallée du Rhône et une partie de la Provence, entre le Burdigalien (-16 millions d'années), et le Tortonien (-11 Ma), qui fonctionnera, par subsidence localisée (Bassin de Digne) et accumulations détritiques pendant toute cette période (fig. 2).

Au Miocène moyen, l'amorce de la ride anticlinal du Luberon n'est encore, sans doute, qu'un haut-fond, l'orogenèse de cette montagne n'intervenant qu'au Miocène supérieur, entre -12 et -6 Ma.

Après le retrait de la mer à la fin du Tortonien, divers phénomènes tectoniques, eustatiques, climatiques et d'érosions, façonneront le paysage tel que nous le connaissons aujourd'hui.

Les dépôts à dents de squales, objet de cet inventaire, sont datés du Langhien-Serravallien vers la fin du cycle sédimentaire (Miocène moyen: soit de - 16 Ma à - 11 Ma (Fig. 1, niveau 1 et tableau 1).

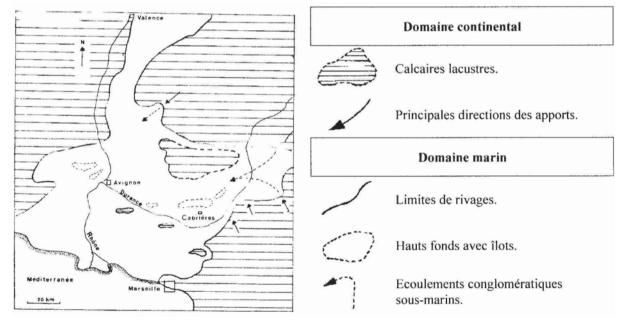
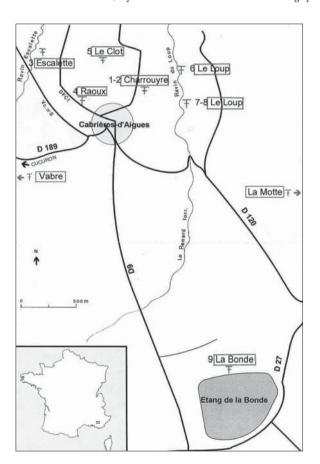


Fig. 2: Reconstitution paléogéographique du sud-est de la France, à la limite Serravallien-Tortonien. [D'après « Synthèse géologique du sud-est de la France » (BRGM, 1984)]

ÈRE	PERIODE	ÉPOQUE	ÉTAGE Site		Datation	
Quaternaire				AND TWO ALLES AND	2000 - 770A 170A 100 31 CWI CWI CWI SHA 170A SWILLIAM	1,81 Ma
Cénozoïque (Tertiaire)		Pliocène				5,33 Ma
	Néogène Miocène		supérieur	Messinien Tortonien		11,61 Ma
		Miocène	moyen	Serravallien Langhien	Cabrières	15,97 Ma
			inférieur	Burdigalien Aquitanien		23,03 Ma
	Paléogène			***************************************		65,5 Ma
Mésozoïque (Secondaire)						251 Ma
Paléozoïque (Primaire)						542 Ma

Tableau 1 : Position du Langhien-Serravallien de Cabrières dans l'échelle des temps géologiques Ma = Millions d'années (d'après la Commission internationale de stratigraphie, congrès 2007).



I-3- Sites de prélèvement

Les prélèvements de sédiments à dents de squales ont été effectués dans les affleurements de « molasses » plus ou moins réguliers qui traversent la commune de Cabrières du sud-est au nord-ouest³.

Les principaux sites fossilifères à dents de squales sont situés aux lieudits suivants (fig. 3):

- Charrouyre, au nord-est du village: creux de terrain boisé
- **Escalette**, à l'ouest: pentes ravinées du torrent temporaire de l'Escalette
- Raoux, au nord-ouest: falaise, sous la piste qui monte au Luberon
- Le Clot, au nord: dalle calcaire au milieu des vignes
 - Ravin du Loup, à l'est: à l'aval du gué du Carré
 - La Bonde, Rive nord de l'étang de La Bonde

Fig. 3: Localisation des sites de Cabrières-d'Aigues.*

1 et 2: Charrouyre – 3: Escalette – 4: Raoux – 5: Le Clot – 6, 7 et 8: Ravin du Loup – 9: La Bonde

* Du fait de la localisation des sites dans le périmètre de protection de la Réserve naturelle géologique du Luberon (Arrêté prefectoral n° 978 du 6 mai 1996), les coordonnées exactes de ces gisements ont été déposées à la Maison du Parc, 60 place Jean Jaurès, 84400, Apt. Tout prélèvement y est soumis à autorisation du propriétaire et de la préfecture de Vaucluse.

^{3.} Les sites étudiés se trouvant dans le périmètre de protection de la Réserve naturelle géologique du Luberon, ces recherches ont été réalisées avec le soutien bienveillant de Madame Christine BALME, Conservatrice, du Maire de Cabrières-d'Aigues, Monsieur Claude FAVET et de la Préfecture de Vaucluse, Monsieur Bernard ROUDIL, Secrétaire Général.

I-4- Étude sommaire de terrain

La stratigraphie des sites de Cabrières est assez typique des formations désignées sous le terme de « molasse », caractérisée par la prédominance de faciès détritiques ou biodétritiques, et par la superposition de séquences sédimentaires alternées (cyclothèmes). Elles sont principalement constituées par une importante accumulation de sables glauconieux, marneux, gris ou jaunes, plus ou moins consolidés et grésifiés, par bancs continus ou blocs divisés.

Cette disposition est illustrée par la falaise subverticale de Cabrières-Raoux, qui domine d'une quarantaine de mètres, le piémont méridional du Luberon (fig. 4). Les séquences sableuses du Langhien-Serravallien sont couronnées par un niveau carbonaté caractéristique, à moules internes de mollusques: la « molasse de Cucuron », du Tortonien inférieur. Cet épisode calcaire annonce la prochaine régression marine qui se produira à la fin du Tortonien. La surface structurale corrodée du sommet, est parsemée de galets résiduels perforés par les lithophages (*Parapholas branderi*). Ce placage de galets est attribué aux « Marnes de Cabrières » (Tortonien moyen) (fig. 4, niveau 9, 10).

Le niveau de base de la falaise (niveau 1), peu accessible, repose sans transition sur la zone aplanie des terrains de cultures.

Les autres sites, moins spectaculaires, sont plus ou moins démantelés par érosion ou ravinement, et ne sont plus représentés que par des affleurements sableux monotones, et apparemment azoïques. On y remarque cependant 2 minces niveaux centimétriques sub-horizontaux, superposés à quelques mètres d'intervalles. Ils sont chargés de restes de vertébrés (sélaciens), de débris coquilliers divers, le plus souvent brisés mais non roulés. Les valves d'huîtres à test épais et les dents de squales sont généralement en bon état. Cette couche se termine de façon constante, à Charrouyre comme à Escalette (fig. 5 et 6), par un horizon centimétrique de transition, constitué par des moulages sableux de gros lamellibranches indéterminés, restés en position primaire d'habitat.

Ces 2 niveaux caractéristiques, qui ont fourni l'essentiel du matériel ichtyologique, s'observent en continuité d'un site à l'autre, mais n'ont pas été identifiés à Raoux. Compte tenu du pendage qui affecte les dépôts de cette région, ces niveaux pourraient être inclus ou

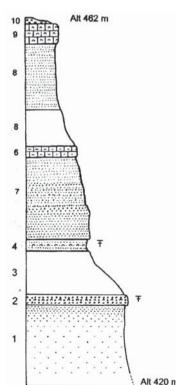


Fig. 4: Coupe stratigraphique simplifiée des dépôts sédimentaires de Cabrières-d'Aigues (site de Raoux).

Tortonien inférieur

- 10 Galets résiduels des « Marnes de Cabrières »
- 9 Calcaire dur à moules internes de gros lamellibranches. « Molasse de Cucuron » (1,50 m)

Langhien-Serravallien

- 8 Sable jaunes, fins, à micro-stratifications (5 m).
- 7 Lacune de visibilité (2 m).
- 6 Dalle calcaire zoogène (0,50 m).
- 5 Sables marneux jaunes (3,50 m).
- 4 Niveau sableux jaune, dur, zoogène et à dents de squales (# 0,20 m).
- 3 Lacune de visibilité (3 m).
- 2 Sables grossiers consolidés, zoogènes et à dents de squales (0,40 m).
- 1 Sables fins, argileux, glauconieux, compacts (# 20 m).



Fig. 5: Niveau fossilifère (en creux) du site de Charrouyre, à Cabrières-d'Aigues (Vaucluse).



Fig. 6: Niveau fossilifère (en creux) du site de L'Escalette, à Cabrières-d'Aigues (Vaucluse).

sous-jacent au niveau 1 de Raoux, lequel est masqué par des coulées et une épaisse végétation buissonneuse et n'ont pas pu être clairement reconnus.

Une analyse granulométrique des échantillons de Charrouyre, aimablement réalisée par L. MICHAUD, géologue de l'Université d'Aix-Marseille, montre « le caractère bien trié du matériel ce qui laisse à penser qu'il s'agit plutôt de sédiments de type deltaïque, éloignés de la source fluviatile pas franchement marin et indiqueraient un arrière pays plat, et l'existence de petits reliefs ou de zones en voie d'érosion plus ou moins éloignées » (voir annexe II).

La faune à sélaciens récoltée à Cabrières semble indiquer, cependant, un milieu plus franchement marin (voir plus loin, paragraphe « Bathymétrie »).

Par ailleurs, une étude de stratigraphie séquentielle réalisée par A. HAIRABIAN (2007) montre pour ces niveaux coquilliers et à dents de squales, « que ces concentrations d'organismes sont liés à l'action des tempêtes et se sont déposées entre un milieu marin d'avant côte (shoreface inférieur) et un milieu marin du large (offshore supérieur), (voir glossaire: « Milieux marins »). L'effet d'une tempête se caractérise par un taux de désarticulation important, des taux de fragmentation et d'abrasion faible et une orientation parallèle à la stratification... ».

I-5 - Méthode de travail

Environ 7 000 kg de sédiments bruts ont été prélevés sur les divers sites de Cabrières. Plus de 51 000 dents de sélaciens ont été récupérées par lavage-tamisage sur tamis à vide de mailles de 1 et 0,5 mm (tableau 2). L'examen *in situ* des sédiments, montre qu'il ne s'est produit aucune forme de tri mécanique au cours du dépôt, qui aurait pu séparer les organismes selon leur dimension ou leur densité, et on ne constate pas de variations fauniques notables entre les sites, qui aurait pu signaler des niches écologiques particulières.

L'échantillonnage s'est effectué dans des conditions assez malaisées, les niveaux fossilifères peu épais (# 20 à 30 cm), s'intercalant entre deux masses sablo-gréseuses dures et subverticales (Fig. 5 et 6). Les dents sont souvent incomplètes, du fait essentiellement des manipulations. Tout ou partie de la racine, plus fragile, reste prisonnière de la gangue, et se désolidarise facilement de la couronne.

Le matériel complet est de bonne qualité, ne présentant pas de traces d'altérations particulières. L'usure, parfois constatée, est fonctionnelle, et ne résulte pas, ou rarement, d'une érosion par un transport *post mortem* sur les fonds marins. Par contre, beaucoup de dents sont encroûtées par des grains de quartz ou de glauconie qui se logent dans les anfractuosités morphologiques de la dent (sillon nourricier, foramens).

Sites	Sédiment brut (kg)	Nombres de dents		Total des dents
	\ 0/	Requins	Raies	
Charrouyre 1-2	4 192	29 039	3 040	32 079
Escalette	1 470	7 871	1 416	9 287
Le Loup 1-2-3	681	6 225	1 179	7 404
Raoux, Le Clot, La Bonde	579	2 032	206	2 238
Total	6 922	45 167	5 841	51 008

Tableau 2: Récapitulation des tonnages de sédiments et matériels récoltés à Cabrières

À Charrouyre, la proportion mesurée des débris d'organismes et dents de poissons ne représente que 3% contre 88% de sable sec et argile, et 9% d'humidité. En dehors des restes de sélaciens, l'examen sommaire de la faune des niveaux de prélèvements, a permis de reconnaître les organismes suivants:

- Coelentérés: quelques indices
- Échinides: Scutellidae, Echinolampas, Echinocyanus
- Crustacés: Pinces de Décapodes (fragments)
- Lamellibranches: Pectinidae, Ostreidae, et autres restes indéterminables
- Gastropodes: Indéterminés (très rares)
- Cirripèdes: Balanes
- Poissons téléostéens: Sparidae, Trichiuridae, Sargus, otolithes, vertèbres
- Mammifères marins: Delphinidae (dents, vertèbres, ossements)
- Reptiles: Des restes de Tortues ont été signalés à Raoux
- Flore: Fragments de bois flottés

LE RENOUVELLEMENT DENTAIRE CHEZ LES REQUINS

Les sélaciens sont des poissons dont le squelette cartilagineux se nécrose rapidement après la mort, et ne se conserve que très rarement dans les sédiments. A l'état fossile, on ne trouve alors que des dents isolées, et quelques boucles dermiques, aiguillons caudaux, épines, et rares vertèbres peu significatives.

Une dent de requin est composée d'une cavité pulpaire irriguée de vaisseaux nourriciers. Cette cavité est recouverte d'une enveloppe de dentine, l'ivoire de la dent, elle-même protégée par une fine couche d'émail, la vitrodentine. C'est cette dernière substance, très dure, qui donne à la couronne son aspect brillant et favorise sa préservation au sein du sédiment. Les requins ont la particularité de renouveler leur dentition pendant toute leur durée de vie. Ce renouvellement s'effectue par un mouvement de rotation permanent des files dentaires, à la manière d'un tapis roulant. Chaque dent perdue est remplacée par celle de la file suivante, qui émerge progressivement du cartilage de la face interne de la gencive, où elle se forme, avant de devenir fonctionnelle (fig. 7).

On ne connaît pas la cadence de ces renouvellements, qui peuvent être très variables selon les groupes et l'âge des individus: une semaine à plusieurs mois. On admet qu'un requin utilise environ 20 à 35 000 dents au cours de sa vie, soit plus de 20 ans pour nombre d'entre eux (VAN GREVELYNGHE *et al.*, 1999; P. LEBRUN, 2001). Les dents récoltées dans les dépôts sédimentaires proviennent donc beaucoup plus de ces remplacements, que de celles résultant de la mort de l'animal, ce qui expliquerait ainsi, la richesse exceptionnelle en restes dentaires de certains gisements.

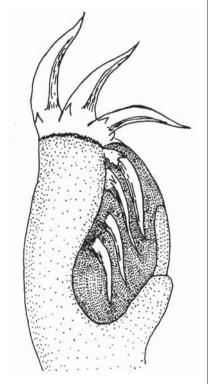


Fig. 7: Rotation des files dentaires. Coupe transversale de la mâchoire inférieure d'Odontaspis.

(La face interne de la gueule est située à droite)

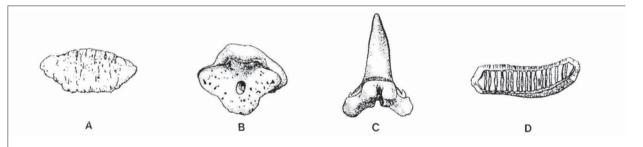


Fig. 8: Types de vascularisation chez les sélaciens.

- A: Anaulacorhize (Sphenodus sp.)
- B: Hémiaulacorhize (Nebrius)
- C: Holaulacorhize (Chaenogaleus)
- D: Polyaulacorhize (Igdabatis)

[Redessiné d'après CAPPETTA, 1987].

DIVERSITE MORPHOLOGIQUE DES DENTS DE SELACIENS

HETERODONTIE: L'hétérodontie se manifeste par une grande disparité morphologique des dents, en fonction de leurs positions sur les mâchoires, du sexe, ou de l'âge d'un même individu (fig. 9) (voir CAPETTA, 1986, 1987).

On distingue plusieurs types d'hétérodontie:

- **Hétérodontie dignathique :** Différenciation morphologique entre les dents de la mâchoire supérieure et celles de la mâchoire inférieure.
- **Hétérodontie monognathique:** Les dents sont différentes si elles sont situées respectivement, en avant (antérieures), sur les cotés (latérales), ou au fond de la gueule (postérieures ou commissurales).
- Hétérodontie gynandrique ou sexuelle: les dents, à position équivalente dans la gueule, sont différentes entre les mâles et les femelles de la même espèce, ce qui peut se traduire, par exemple, chez les mâles par des cuspides plus redressées.
- Hétérodontie ontogénique: Différence, au sein d'une même espèce, entre les dents d'un jeune individu, et celle des adultes.

VASCULARISATION: la vascularisation d'une dent se manifeste, sur la racine, par de petits orifices, les foramens, qui indiquent la pénétration des nerfs et des vaisseaux nourriciers vers la cavité pulpaire. CASIER (1947) a déterminé 4 types dentaires selon la disposition des foramens sur les faces de la racine (fig. 8, page ci-contre):

- Type anaulacorhize: Nombreux petits foramens indifférenciés sur les faces labiales et linguales de la racine (fig. 8A). Ce type représente un stade d'évolution archaïque (paléozoïque, mézozoïque).
- Type hémiaulacorhize: Le nombre des canaux principaux se réduit et la base de la racine possède une dépression centrale avec un foramen bien individualisé (fig. 8B).
- Type holaulacorhize: La racine est séparée labio-lingualement par un profond sillon central, au fond duquel s'ouvre un ou plusieurs foramens. Cette disposition favorise une évolution vers une structure dentaire à racine bifide (fig. 8C).
- Type polyaulacorhize: On constate une multiplication des sillons labio-linguaux dont les faces sont parsemées de multiples petits orifices (fig. 8D). C'est une structure commune aux Myliobatidae.

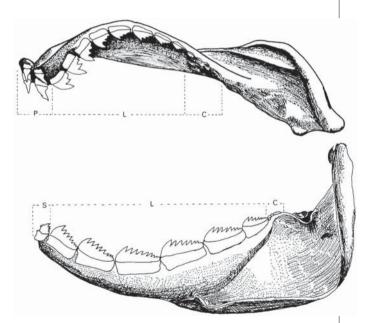
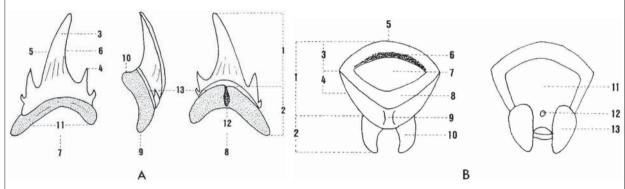


Fig. 9: Mâchoire type de requin (Hexanchus), vue latérale. S: dent symphysaire – P: dent parasymphysaire L: dent latérale – c: dents commissurales L: # 30 cm. [Redessiné d'après D. NOLF, 1988].

TERMINOLOGIE DENTAIRE

L'étude paléontologique des sélaciens fossiles, limitée au seul matériel dentaire, et l'existence des phénomènes d'hétérodontie, constituent une difficulté majeure pour leur identification. Il est donc nécessaire de pouvoir les décrire d'une manière rigoureuse, selon une terminologie précise (fig. 10)



- A: Odontaspis (Requin)
- 1 Couronne
- 2 Racine ou base
- 3 Cuspide principale de la couronne
- 4 Denticules latéraux
- 5 Bord tranchant mésial
- 6 Bord tranchant distal
- 7 Face labiale (vers l'extérieur de la mâchoire)
- 8 Face linguale (vers l'intérieur de la mâchoire)
- 9 Profil
- 10 Protubérance linguale de la racine
- 11 Lobes ou branches de la racine
- 12 Sillon nutritif (ou foramen pour certains squales).
- 13 Sillon lingual

- B: Dasyatis (Raie)
- 1 Couronne
- 2 Racine ou base
- 3 Face orale ou occlusale de la couronne
- 4 Face linguale de la couronne
- 5 Visière antérieure
- 6 Zone antérieure
- 7 Dépression médio-externe
- 8 Zone postérieure
- 9 Arête médio-interne
- 10 Branches de la racine
- 11 Face labiale de la racine
- 12 Foramen central nutritif
- 13 Face basilaire de la racine

Fig. 10: Terminologie dentaire. A: Odontaspis (Requin) - B: Dasyatis (Raie)

2 - SYSTÉMATIQUE

La classification adoptée dans cet inventaire, est basée sur les travaux de COMPAGNO (1999) et de HERMAN *et al.* (1987 à 2004) pour les sélaciens actuels, et ceux de CAPPETTA (1987), CAPPETTA *et al.* (1993) et CAPPETTA, 2006, pour les sélaciens fossiles.

Les sélaciens actuels présentent de nombreux critères corporels qui permettent une identification précise de chaque espèce. Par contre, pour les requins et raies fossiles, on ne dispose que de dents isolées dont la détermination reste délicate d'autant qu'il existe parfois au sein d'un même groupe d'individus fossiles, des phénomènes de variabilité de certains caractères morphologiques dentaires. Ces phénomènes ont favorisé une tendance à la multiplication injustifiée de nouvelles espèces, alimentant, au fil du temps, de longues listes de synonymies.

Les descriptions détaillées de la morphologie dentaire des espèces, les synonymies et les nombreuses discussions concernant le statut exact des taxons au sein de la nomenclature systématique, n'entre pas dans le cadre de ce travail d'inventaire. On pourra se reporter aux références bibliographiques et notamment aux ouvrages des auteurs précités.

La faune des sélaciens actuels (requins et raies), compte à ce jour plus d'un millier d'espèces qui vivent dans toutes les mers du globe et sous toutes les latitudes: 449 espèces de requins (dont 73 douteuses ou non décrites) et 585 espèces de raies (dont 102 douteuses ou non décrites), (COMPAGNO, 1999). Il faut y ajouter une cinquantaine d'espèces d'Holocéphales (chimères) (VAN GREVELYNGHE, 1999). Par comparaison, le matériel fossile étudié dans la zone très localisée de Cabrières, représente 34 espèces de requins, 14 espèces de raies et 1 espèce de chimère, soit au total 49 espèces répertoriées.

La plupart des espèces récoltées dans les dépôts de Cabrières ont été reconnues par comparaison avec l'iconographie courante des ouvrages spécialisés et la connaissance préalable de leur âge géologique. Les espèces douteuses ou incertaines, ont été laissées en nomenclature ouverte, en attente d'informations plus précises.

Compte tenu de la grande quantité de matériel récupéré, (50 à 60 000 dents), une fraction importante de dents plus ou moins incomplètes ou défectueuses ont été mises en réserve pour réexamen approfondi au fil du temps. Il est fort probable que d'autres espèces peuvent encore se révéler et pourront compléter ou modifier éventuellement ce premier inventaire.

Les sélaciens fossiles énumérés ont été largement comparés avec leurs représentants actuels. Les différences morphologiques entre les formes modernes et leurs ancêtres miocènes sont minimes, voire quasiment indiscernables. Cette similitude entre formes fossiles et modernes permet de dresser, par comparaisons, des hypothèses plausibles en termes d'écologie des faunes disparues (principe d'actualisme).

2-I- Requins

Superordre des SQUALOMOPHII COMPAGNO, 1973

Ordre des **HEXANCHIFORMES** DE BUEN, 1926

Les Hexanchiformes (Requins à collerette, Requins-vaches) sont considérés comme des formes archaïques dont l'évolution est restée très lente depuis le Mésozoïque jusqu'à nos jours (présence de 6 fentes branchiales au lieu de 5 pour les autres formes). À cet archaïsme, s'ajoute une faible représentation de ses membres actuels : 2 familles, 4 genres, 5 espèces soit, 1% des espèces de requins d'aujourd'hui (COMPAGNO, 1999).

Trois genres sont représentés à Cabrières: Heptranchias, Hexanchus et Notorynchus.

Famille des **HEPTRANCHIDAE** BARNARD, 1925 Genre Heptranchias Rafinesque, 1810a Heptranchias sp.

Pl. 2 - fig. 1 & fig. 11 dans le texte.

- Matériel: 6 dents (5 mm de haut, 10 mm de large). Sites de Charrouyre et Escalette.
- **Description**: Couronne composée d'un cône principal (acrocône) et de 2 ou 3 cônes accessoires inclinés vers l'arrière. Racine anaulacorhize assez épaisse et incomplète.
- Remarques: Les caractères morphologiques observés ne sont pas suffisamment convaincants pour affirmer avec certitude l'appartenance de ces échantillons au genre Heptranchias. Cependant, ces dents ne semblent pas correspondre à celles des Hexanchus, ni à celles des Notorynchus.

Apparus à l'Éocène inférieur, ce genre est connu dans le Miocène d'Europe et en Provence dans le Tortonien de Cucuron et le Langhien-Serravallien de Bonpas, prés d'Avignon.

La répartition actuelle des Heptranchias est mondiale: Océan Indien, Pacifique-ouest, Atlantique-est et ouest, Méditerranée-ouest4.

^{4.} Les références détaillées des auteurs concernant les répartitions paléogéographiques figurent en Annexe I (page 72).

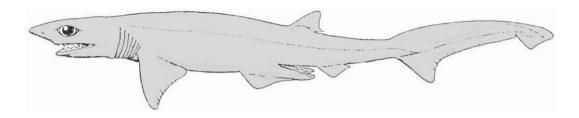


Fig. 11: Heptranchias perlo, Requin perlon (2 m)5.

- **Biologie:** La taille courante du Requin perlon actuel, *Heptranchias perlo* (Bonnaterre, 1788) est de 1 à 2 m. Il vit dans des eaux chaudes à tempérées-chaudes de la zone tropicale à sub-tropicale. C'est un poisson à mode de vie benthique de la zone bathyale.

Famille des **HEXANCHIDAE** GRAY, 1851 Genre *Hexanchus* Rafinesque, 1810a *Hexanchus* sp. Pl. 1 - fig. 1 - 2 & fig. 12 dans le texte.

Le genre *Hexanchus* est connu dans le Langhien de Sardaigne (COMASCHI-CARIA, 1973) et dans le Pliocène inférieur d'Italie (CIGALA-FULGOSI, 1986). Il a été mis en évidence dans les dépôts pliocènes de Puget-sur-Argens (Var) par CAPPETTA & NOLF (1991) mais ne semble pas avoir été reconnu en Provence avant cette époque. Sa découverte dans le Miocène de Cabrières apparaît donc comme une première occurrence dans le Midi de la France.

- Matériel: 2 dents (7 mm de large, 3 mm de haut). Sites de Charrouyre et Ravin du Loup.
- **Description:** Les dents latérales inférieures possèdent une couronne à 6 cônes fortement inclinés vers la commissure et de taille régulièrement décroissante. La racine, de type anaulacorhize, est comprimée latéralement.

Les dents inférieures d'un *Hexanchus griseus* actuel, peuvent comporter de 7 à 11 cônes chez un adulte, et de 3 à 5 chez un juvénile (ADNET, 2006).

CAPPETTA & NOLF (1991) notent que dans les mers actuelles, « les juvéniles se cantonnent de préférence sur le plateau continental, les sub-adultes à la rupture de pente du plateau continental (vers 150-180 m) tandis que les adultes fréquentent plus habituellement des profondeurs plus importantes. » Compte tenu de leur petite taille, du nombre réduit des cuspides de la couronne et de la faible profondeur de la mer au Miocène, les dents de Cabrières devaient appartenir probablement à un juvénile ou un sub-adulte (ADNET, 2006a).

- Remarques: Les dents de Cabrières présentent une certaine similitude avec les dents d'*H. griseus*, figurées par HERMAN *et al.* (1994) et ADNET (2006). Par ailleurs, un examen de mâchoires d'individus de petite taille d'un *H. nakamurai* actuel (collection B. GENAULT), n'a pas permis de rattacher de façon évidente les spécimens de Cabrières à une lignée spécifique. Dans la littérature actuelle spécialisée, faute de caractères morphologiques évidents, le genre fossile est laissé, le plus souvent, en nomenclature ouverte, ou conféré à l'espèce actuelle *H. griseus* (PURDY *et al.*, 2001; WARD & BONAVIA, 2001).

Les Hexanchidae sont connus depuis le Jurassique inférieur (CAPPETTA, 1987), mais le genre *Hexanchus* n'est défini qu'à partir du Crétacé. Sa répartition paléogéographique au Néogène est étendue à l'Europe, l'Amérique du Nord et le Japon. Actuellement, il est présent dans toutes les mers du globe, y compris en Méditerranée.

Les figures des requins, raies et chimère du texte ont été redessinées d'après BIGELOW & SCHROEDER (1948 - 1953), BASS et al. (1975), CADE-NAT & BLACHE (1981) et NOLF (1988).

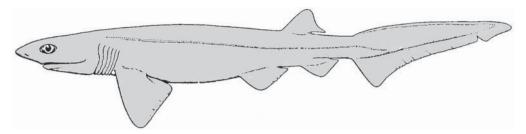


Fig. 12: Hexanchus griseus, Requin griset (5 m maxi)

- **Biologie:** Aujourd'hui, le Requin griset, *Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788), peut atteindre 5 m de long. C'est le plus massif de la famille. On le rencontre dans les eaux tempérées et tropicales, de la zone bathy-pélagique, à des profondeurs variables comprises entre 25 et 2000 m.

Genre *Notorynchus* Ayres, 1855 *Notorynchus primigenius* (Agassiz, 1843b) Pl. 1- fig. 3 à 9 & fig. 13 dans le texte.

- Matériel: 160 dents (20 mm de haut, 25 mm de large). Tous sites.
- **Description:** Hétérodontie dignathique et monognathique de la denture bien caractérisée et illustrée par la diversité du matériel récolté. La couronne des dents latérales inférieures est multicuspidée, en forme de « peigne », composée de 6 cônes en ordre décroissant incurvés vers l'arrière. Les latérales supérieures ont une seule cuspide érigée, flanquée à la base de 1 ou 2 denticules résiduels. Quelques spécimens aux cuspides disposées en éventail, sont caractéristiques des dents symphysaires de cette espèce.

- Remarques: Cette forme avait été signalée depuis longtemps dans la Molasse de Cucuron, par FISCHER (1878) d'après les collections Deydier. Elle a été reconnue également par LERICHE (1906) dans les dépôts de La Motte-d'Aigues à proximité de Cabrières.

CAPPETTA (1975) a identifié, dans la région d'Apt, un *Notorynchus aptiensis* dans les dépôts de l'Aptien supérieur. Il est intéressant de noter que 100 millions d'années plus tard, au Miocène, sur le même périmètre, vivait un *Notorynchus primigenius* qui ne différait guère de son lointain ancêtre et confirme ainsi la stabilité odontologique du genre.

CAPPETTA (1975) ne manque pas de noter d'ailleurs « la grande ressemblance des dents de *N. aptiensis* avec les petits exemplaires de *N. primigenius* de l'Oligo-Miocène » (p. 120).

Au Miocène le genre *Notorynchus* a été mondialement reconnu, et sa répartition actuelle est cosmopolite.

- **Biologie:** La taille du Requin plat nez actuel, *Notorynchus cepedianus* (Peron, 1807) est en moyenne de 2 m à 2,50 m, parfois plus. Poisson à mode de vie necto-benthique, qui fréquente les mers tempérées à tropicales sur le plateau continental et près des côtes.

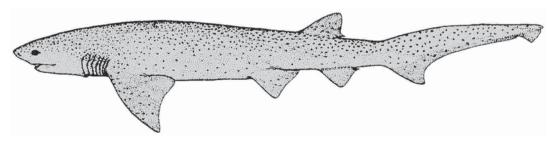


Fig. 13: Notorynchus cepedianus, Requin plat-nez (3 m maxi)

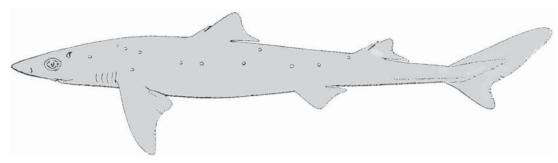


Fig. 14: Squalus acanthias, Aiguillat commun (1,60 m maxi).

Ordre des **SQUALIFORMES** GOODRICH, 1909

L'ordre des Squaliformes (Squales, Chiens de mer) occupe la deuxième place au sein de la communauté des requins actuels: 23%, soit 103 espèces, qui se regroupent en 23 genres et 7 familles (COMPAGNO, 1999). Ces poissons, de taille modeste, vivent plutôt en profondeur.

À Cabrières, 4 familles et 5 genres sont représentés: *Squalus* (Squalidae), *Centrophorus* (Centrophoridae), *Dalatias* et *Isistius* (Dalatiidae) et un genre incertain, *Scymnodon* (Somniosidae).

Famille des **SQUALIDAE** BONAPARTE, 1834 Genre *Squalus* Linné, 1758 *Squalus* sp.

Pl. 1 - fig. 10; Pl. 10, fig. 1 & fig. 14 dans le texte.

- Matériel: 67 dents (2 mm de haut, 3 mm de large). Tous sites.
- **Description:** Hétérodontie peu importante. Dents massives à couronne aplatie latéralement et fortement couchée vers l'arrière. Face basale de la racine sub-rectiligne.
- Remarques: Il existe une grande variabilité des caractères morphologiques de la denture chez les Squalidae, qui rend parfois difficile la séparation des espèces au vu de simples dents isolées. Le genre *Squalus* est de ce fait, souvent laissé en nomenclature ouverte. LEDOUX (1972) (fig. 4, p. 144) et CAPPETTA (1987) (fig. 55, p. 57) ont figurés ainsi un *Squalus* sp. des dépôts serravallien de La Motte-d'Aigues et Cabrières-d'Aigues.

La distribution paléogéographique des *Squalus* au Miocène est assez large: Europe, États-unis, Japon. Aujourd'hui, ce genre est représenté dans toutes les mers du globe, sauf dans l'Océan Indien.

- Biologie: L'Aiguillat commun, Squalus acanthias Smith & Radcliffe, 1912, espèce-type actuelle très commune et cosmopolite ne dépasse que rarement 1 m de long. De moeurs benthique le plus souvent, ce poisson se rencontre dans les eaux tempérées ou relativement froides, sur le plateau continental et sur les pentes jusqu'à 900 m de profondeur.

Famille des **CENTROPHORIDAE** BLEEKER, 1859 Genre *Centrophorus* Müller & Henle, 1837a *Centrophorus* cf. *granulosus* Müller & Henle, 1837a Pl. 2 - fig. 3 à 7 & fig. 15 dans le texte.

- Matériel: 342 dents (4 mm de haut). Tous sites.
- **Description:** Dents compressées latéralement, à cuspide fortement penchée vers la commissure. Une ample trace de chevauchement s'inscrit sur la face linguale de la racine, qui indique une denture formée par une rangée continue de dents solidement imbriquées.
- Remarques: Les dents de Cabrières ont de fortes ressemblances avec celles de l'espèce-type actuelle, *Centrophorus granulosus*.

Le genre est connu depuis l'Oligocène et se réparti, au Miocène, en diverses régions d'Europe. Il a été reconnu, en particulier, dans la région d'Avignon (LEDOUX, 1972).

Dans les mers actuelles, les *Centrophorus* se rencontrent dans l'Ouest de la Méditerranée, l'Est et l'Ouest de l'Atlantique, l'Ouest de l'Océan Indien, et le Pacifique Nord-Ouest.

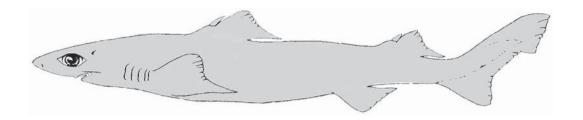


Fig. 15: Centrophorus granulosus, Requin chagrin commun (1,50 m).

- **Biologie:** Le Requin chagrin commun actuel, *Centrophorus granulosus* (Bloch & Schneider, 1801) peut atteindre 1,50 m de long maximum. Il fréquente la zone bathy-pélagique des mers tempérées et tropicales, en dessous de 200 m et jusqu'à 4000 m de profondeur.



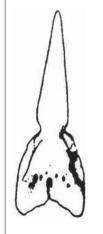


Fig. 16: Scymnodon?

Dent antérieure supérieure (5,5 mm), face linguale.

Miocène supérieur de Cabrières

[Photo MEB, Université de Provence, Marseille]

Fig. 17: Scymnodon ringens
Dent supérieure (5,5 mm), face labiale. Actuel
[d'après LEDOUX (1969), Fig. 19, Ad. p. 350]

Famille des **SOMNIOSIDAE** JORDAN, 1888 *Scymnodon?* Bocage & Cappello, 1864 Pl. 5 - fig. 14 & figs. 16-17-18 dans le texte.

- Matériel: 1 dent incomplète (5,5 mm de haut, 2 mm à la base). Site de Charrouyre.
- **Description:** La couronne est complète et en bon état, mais dépourvue de sa racine. Assez longue et érigée, elle présente une face labiale à peu près plate, alors que la face linguale est très convexe. Ces faces ne comportent pas d'ornementation et les tranchants sont lisses et n'occupent que les deux tiers supérieurs de la cuspide. Le tiers inférieur se caractérise par une constriction des bords mésial et distal qui détermine une forme lancéolée de la couronne. Le bord de la cassure couronneracine coté labial est net, subhorizontal et à peine relevé de chaque coté. La base linguale de la couronne est proéminente avec une légère dépression centrale.
- Remarques: Cette morphologie dentaire parait pouvoir s'apparenter à celle des dents antérieures de la mâchoire supérieure de l'actuel Scymnodon ringens Bocage & Capello, 1864, figurée par LEDOUX (1969 : fig. 19, Ad-Bc). Les dents supérieures de Scymnodalatias garricki Kukuev & Konovalenko, 1988 figurées par CIGALA-FULGOSI (1996) de Scymnodon albicauda (syn. Scymnodalatias), figurées par HERMAN et al. (1989), montrent également une tendance à un étranglement de la cuspide au dessus de la limite couronne-racine mais n'ont pas la symétrie du spécimen de Cabrières. La carène médiane caractéristique présente sur la face labiale des dents supérieures de Scymnodalatias, n'existe pas sur celles de Scymnodon.

Faute d'un matériel plus nombreux et plus complet, la détermination générique de ce spécimen reste incertaine.

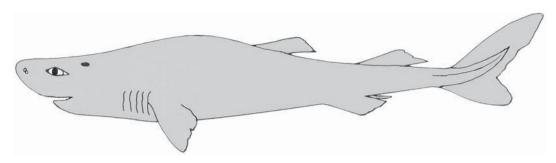


Fig. 18: Scymnodalatias garricki, Squale grogneur (1 m).

- Biologie: Les représentants actuels de cette famille, les Squales grogneurs, (Scymnodon, Scymnodalatias) ne dépassent pas 1,10 m de long. Ces poissons à mode de vie bathy-benthique évoluent dans la zone mésopélagique, entre 200 et 700 m de fond. Ils sont assez communs dans les eaux subtropicales et tempérées de l'Atlantique est, du Nord de la Grande Bretagne jusqu'à la Mauritanie (CADENAT & BLACHE, 1981).

Famille des **DALATIIDAE** COMPAGNO, 1999 Genre *Dalatias* Rafinesque, 1810a *Dalatias* cf. *licha* (Bonnaterre, 1788) Pl. 1- fig. 11 & fig. 19 dans le texte.

- Matériel: 11 dents (12 mm de haut, 5 mm de large). Tous sites.
- **Description:** Hétérodontie dignathique: les dents inférieures, ont une couronne triangulaire droite, très comprimée latéralement. Les tranchants de la cuspide sont nettement dentelés. Les supérieures, plus petites, sont érigées et pointues.
- Remarques: L'espèce fossile n'est pas spécifiée clairement par les auteurs, mais elle est très proche du

genre actuel monospécifique, Dalatias licha.

Le genre est connu depuis l'Éocène, et sa répartition géographique au Miocène comme à l'Actuel est mondiale.

- **Biologie:** La taille habituelle du Squale liche actuel, *Dalatias licha* (Bonnaterre, 1788), est de 1,50 m environ. De moeurs benthique et cosmopolite, il est commun dans les mers tempérées-froides à tropicales, dans les zones profondes, le long des pentes du plateau continental. Il peut se retrouver occasionnellement dans des zones côtières ou épipélagiques.

Genre *Isistius* Gill, 1865 *Isistius triangulus* (Probst, 1879a)

Pl. 2 - fig. 8 & fig. 20 dans le texte.

- Matériel: 500 dents (5 mm de haut). Tous sites.
- Description: Hétérodontie dignathique importante. Les dents inférieures sont très compressées latéralement (en lame de rasoir). Couronne en triangle isocèle, aux tranchants très fins et transparents, ce qui permet d'en discerner la structure interne. La denticulation des tranchants est peu perceptible ou nulle.

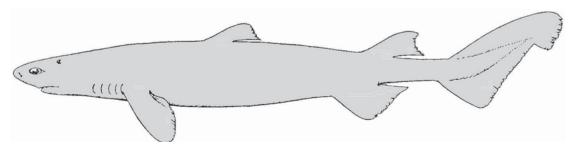


Fig. 19: Dalatias licha, Requin liche (2 m maxi).

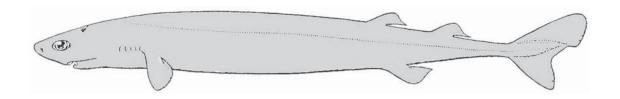


Fig. 20: Isistius brasiliensis, Squalelet féroce (# 0,50 m).

- Remarques: La stabilité morphologique de la denture est remarquable, et les différences avec les formes actuelles sont très faibles. Les dents supérieures, très petites chez les *Isistius* modernes, sont rarement retrouvées à l'état fossile. Il est probable que leur minéralisation était plus problématique que celles des dents inférieures. Selon CAPPETTA (1987), leur absence dans les dépôts peut résulter d'une destruction sélective au cours de la diagenèse. Selon ADNET (2006), il est probable aussi qu'elles aient été avalées et partiellement digérées.

Cette forme, connue depuis l'Éocène inférieur, est typiquement Miocène. Elle a été reconnue dans les gisements du monde entier: Europe, Amérique Centrale, Amérique du Nord, Asie, Méditerranée. Les *Isistius* actuels ont toujours une répartition mondiale: Atlantique, Océan Indien, Pacifique, mais il ne sont plus rencontrés en Méditerranée.

- **Biologie**: Les Squalelets féroces actuels, *Isistius brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824) sont des petits requins qui ne mesurent pas plus de 0,50 m maximum. Poissons cosmopolites des régions tropicales et subtropicales, ils ont adoptés un mode de vie plus ou moins bathy-pélagique. Ils vivent en bancs, adoptant un cycle biologique nycthéméral (un jour et une nuit): ils effectuent des migrations verticales rapides et d'ampleurs variables, vers la surface la nuit, et peuvent redescendre jusqu'à des profondeurs de 3500 m dans la journée.

Ordre des **PRISTIOPHORIFORMES** BERG, 1858

Les Pristiophoriformes (Requins-scies) constituent un groupe mineur de requins. Ils ne représentant que 2 % des espèces de requins vivant actuellement. Il n'existe qu'une seule famille actuelle, les Pristiphoridae, qui regroupe 2 genres, *Pristiophorus* et *Pliotrema*, répartis en 9 espèces (COMPAGNO, 1999). Le museau de ces poissons est prolongé par un rostre aplati, long et puissant, supportant latéralement une série de dents rostrales en forme de pointe. Cette disposition morphologique particulière est exceptionnelle chez les requins.

Famille des **PRISTIOPHORIDAE** BLEEKER, 1859

Genre *Pristiophorus* Müller & Henle, 1837 *Pristiophorus suevicus* Jaeckel, 1890a Pl. 2 - fig. 2 & fig. 21 dans le texte.

- Matériel: 32 dents rostrales (3 à 8 mm). Tous sites.
- **Description:** Dents en forme de sabre, émaillées et assez translucides pour laisser apparaître le canal nourricier interne. Elles sont implantées sur le rostre par une racine de type anaulacorhize.

Les dimensions variables de ces dents rostrales n'indiquent pas pour autant qu'elles viennent d'individus de tailles différentes. Elles peuvent, en effet, correspondre à l'apparition successive de nouvelles générations dentaires chez le même animal, processus normal de croissance, pour un *Pristiophorus*.

- Remarques: Les membres de cette famille ont été parfois confondus avec les Pristidae (les Poissonsscie) qui sont des Batoïdes (raies). Il s'agit là, d'un phénomène de convergence par une recherche trophique similaire.

Le genre, connu depuis le Crétacé supérieur, est typique du domaine mésogéen (grande Méditerranée du Secondaire et Tertiaire), dont les restes ont été retrouvés dans les dépôts miocènes d'Europe, des Étatsunis, Amérique du Sud et Asie. Par contre, les formes actuelles de *Pristiophorus* ne subsistent que dans les extrémités orientales (Pacifique-Ouest, Océan Indien),

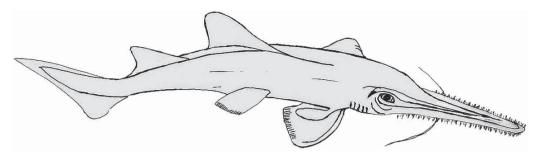


Fig. 21: Pristiophorus nudipinis, Requin-scie (1,20 m).

et occidentales (Atlantique Nord-Ouest) de cette ancienne Mésogée (ANTUNES & JONET, 1970).

- **Biologie:** Le requin-scie à nez court, *Pristiophorus nudipinis* Günther, 1870 et le Requin-scie à long nez ont une taille respectivement de 1,25 m et 1,40 m maximum. Ce sont des poissons qui vivent en eaux tempérées et subtropicales. Ils ont adopté un mode de vie benthique et fréquentent les fonds sableux ou graveleux, au dessus des plates-formes ou au sommet des talus continentaux.

Superordre des **SQUATINOMORPHII**COMPAGNO, 1973 Ordre des **SQUATINIFORMES** BUEN, 1926

Les Squatiniformes (Anges de mer), sont représentés aujourd'hui par une seule famille, un seul genre et 19 espèces (4%) (COMPAGNO, 1999). Apparus au Jurassique, les membres de ce groupe ont peu évolué au niveau de leur morphologie dentaire. Aujourd'hui, on ne connaît que la famille des Squatinidae, avec le genre unique *Squatina*. Ce sont les seuls requins à corps aplati, dont la ressemblance avec les Rajiformes (raies) correspond à un phénomène de convergence.

Famille des **SQUATINIDAE** BONAPARTE, 1838 Genre *Squatina* Dumeril, 1906 *Squatina subserrata* (Münster, 1846a) Pl. 3, fig. 4 & fig. 22 dans le texte.

- Matériel: 940 dents (1 cm de haut). Tous sites.
- **Description:** Ces dents sont immédiatement identifiables par leur couronne pointue, qui se dresse perpendiculairement sur la racine étalée à la manière d'un socle.

- Remarques: Les Squatina présentent, depuis leurs origines, une remarquable stabilité au niveau de la morphologie dentaire. La comparaison des dents des formes de l'Oligocène avec celles du Miocène ne révèle pas de différences significatives. Il s'agirait plus d'une différenciation stratigraphique que morphologique (GENAULT, 1993).

Le genre est connu depuis l'Oxfordien (Jurassique supérieur). Sa répartition paléogéographique au Miocène, s'étend sur l'Europe, les États-unis et le Japon. Actuellement, les représentants du genre sont répandus dans toutes les mers du globe, mais l'espècetype, *Squatina squatina* (Linné, 1758), Ange de mer commun, ne se trouve qu'en Atlantique-est et sur le pourtour méditerranéen (Il aurait donné son nom à la Baie des Anges, à Nice).

- **Biologie:** La taille moyenne de ces poissons est de 1,50 m de long, avec un maximum de 2,40 m pour certains individus. Les *Squatina* vivent dans des milieux climatiques diversifiés selon les espèces, depuis les eaux tempérées froides jusque dans des eaux tropi-

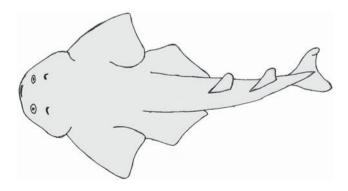


Fig. 22: Squatina squatina, Ange de mer commun (2,50 m maxi).

cales, mais la plupart se tiennent en milieux tempérés ou modérément chauds. Typiquement benthiques, ces requins se cantonnent sur des fonds sablo-vaseux, du plateau continental ou sur le talus, depuis la zone intertidale jusqu'à des profondeurs de 1 400 m mais généralement entre 10 et 200 m de fond.

Ordre des LAMNIFORMES BERG, 1958

L'ordre des Lamniformes (Requins-maquereaux), comprend des requins de grandes dimensions (jusqu'à 10 m), et compte les prédateurs les plus puissants et les plus dangereux pour l'homme, (*Carcharodon carcharias*, le Grand Requin blanc). Ce groupe, ne représente pourtant, que 3,8% des espèces de sélaciens actuels (COMPAGNO, 1999) et comprend 7 familles, 10 genres et 17 espèces.

Famille des **ODONTASPIDAE**

MÜLLER & HENLE, 1839 Genre *Carcharias* Rafinesque, 1810a *Carcharias acutissima* (Agassiz, 1843b) Pl. 3 - Fig. 6 à 9, Pl. 4 - Fig. 1 à 3 & fig. 23 dans le texte

- Matériel: 4130 dents (jusqu'à 5 cm de haut). Tous sites.
- **Description:** Denture caractérisée par une forte hétérodontie monognathique et dignathique, bien illustrée par la variété du matériel récolté qui a permis de retrouver à peu près toutes les dents correspondantes à leurs différentes positions sur la mâchoire.

Les antérieures sont très effilées, et flanquées à la base de la couronne d'une ou deux paires de denticules acérés. Les latérales sont plus larges et aplaties. Les parasymphysaires et intermédiaires, bien différenciés, sont plus réduites ou très déformées.

L'émail de la couronne est lisse mais porte parfois des striations verticales plus ou moins accentuées, qui ne semblent pas constituer un caractère suffisant pour justifier une séparation spécifique (ANTUNES & JONET, 1970).

- Remarques: Le statut spécifique des Odontaspididae reste encore mal défini, au sein de la classification zoologique. Certains auteurs (BARTHELT & PFEIL, 1991; BAUT & GENAULT, 1995 et 1999), en attendant de nouvelles précisions odontologiques, ont maintenus les binômes Synodontaspis acutissima et Carcharias cuspidatus, alors que d'autres (ANTUNES BALBINO & CAPPETTA, 1999) ont réunis les deux espèces dans le seul genre Carcharias, confirmé par CAPPETTA (2006).

Connu depuis l'Aptien (Crétacé inférieur), Carcharias acutissima est largement réparti dans la plupart des dépôts miocènes du monde entier: Europe, Afrique Occidentale, États-unis, Japon. La forme actuelle comparable, Carcharias taurus, est répandue dans toutes les mers du globe, sauf dans le Pacifique-est.

- **Biologie:** La taille habituelle du Requin taureau, *Carcharias taurus* Rafinesque, 1810, se situe autour de 2 m de long, mais certains individus peuvent parfois dépasser 3 m. C'est une forme qui vit principalement dans les eaux tempérées ou modérément chaudes, ou dans les eaux tropicales pendant les minima thermiques.

Ces poissons cosmopolites ont un mode de vie necto-benthique, en zone néritique, sur fonds sableux, au voisinage des masses continentales ou insulaires, (Requins de sable).

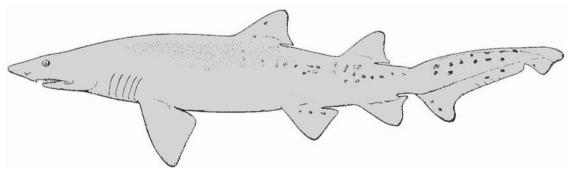


Fig. 23: Carcharias taurus, Requin taureau (2 à 5 m).

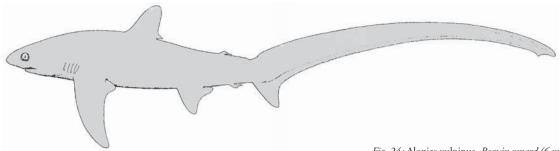


Fig. 24: Alopias vulpinus, Requin renard (6 m maxi).

Famille des **ALOPIIDAE** BONAPARTE, 1838 Genre *Alopias* Rafinesque, 1810a *Alopias* cf. *vulpinus* (Bonnaterre, 1788) Pl. 3 - fig. 12 & fig. 24 dans le texte.

- Matériel: 51 dents (7 mm de haut). Sites: Charrouyre, Escalette.
- **Description:** Couronne triangulaire lisse et trapue, infléchie vers la commissure.
- Remarques: L'origine et l'histoire des Alopiidae sont encore mal connues. Le genre serait apparu à l'Éocène, mais il s'est développé surtout à l'Oligocène, et la denture, n'aurait pas subit de grands changements depuis cette époque. ANTUNES & JONET (1970) ont regroupé les formes fossiles du Miocène en deux ensembles: Alopias cf. vulpinus et A. cf. superciliosus rappelant ainsi leur proximité avec les formes actuelles.

La répartition paléogéographique du genre *Alopias* au Miocène est très large: Europe, Amérique du Nord, Asie et leur distribution actuelle est mondiale.

- Biologie: Aujourd'hui, la taille habituelle d'un Requin renard commun *Alopias vulpinus* (Bonnaterre, 1788) est voisine de 4 m, mais peut atteindre parfois 6 m de long, la queue à elle seule, représentant la moitié de la longueur totale de l'animal. Ce genre cosmopolite se rencontre en général dans les eaux tempérées à sub-tropicales. Typiquement pélagique, il se tient habituellement en haute mer, à faible profondeur, et plus rarement près des côtes.

Alopias cf. superciliosus (Lowe, 1841) Pl.10 fig. 2

- Matériel: 101 dents (7 mm de haut). Sites de Charrouyre, Escalette, Le Loup.

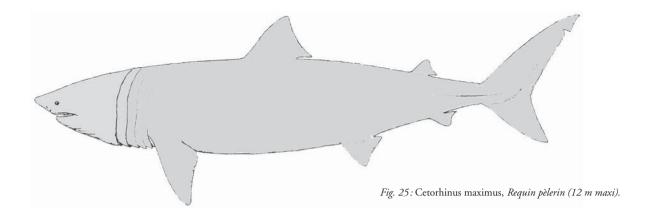
- **Description:** Les dents de cette espèce se distinguent de celles d'*A. vulpinus* par une couronne plus haute et plus allongée. La racine est plus massive et plus étalée transversalement.
- **Biologie:** Le requin renard à gros yeux actuel, *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839) justifie son nom par ses yeux très volumineux adaptés à l'obscurité des profondeurs. Poisson pélagique, sa taille habituelle est de 2 à 3 m, parfois plus.

Famille des **CETORHINIDAE** GILL, 1862 Genre *Cetorhinus* Blainville, 1816 *Cetorhinus parvus* (Leriche, 1908d) Pl. 3 - fig. 1 à 3 & fig. 25 dans le texte.

- Matériel: 4 dents orales (3 mm) et 77 fragments de branchiospines (1,5 cm). Tous sites.
- **Description:** Les restes fossiles de *Cetorhinus* sont surtout représentés par des fragments isolés de son appareil fanonculaire, les branchiospines. Ces filaments cornés ressemblent à de longs bâtonnets aplatis et émaillés, recourbés, avec une des extrémités en forme de crosse. Ils sont assemblés en réseau très serré (1 000 à 1 300 filaments par arc) qui constituent un filtre efficace pour retenir le plancton, nourriture de base de ces poissons.

Les dents orales, rares, sont très petites, eu égard au gigantisme de ce poisson (jusqu'à 15 m de long). La cuspide assez courte, triangulaire, large à la base et de section sub-circulaire. La racine est trapue, avec expansions radiculaires mal individualisées.

- Remarques: Actuellement, cette famille ne comprend qu'un seul genre et une seule espèce: *Cetorhinus maximus* (Gunnerus, 1765), Requin pèlerin, réparti en Atlantique Nord et Sud et Pacifique Nord et Sud.



Les *Cetorhinus* sont apparus à Éocène et sont parfaitement définis dès l'Oligocène. L'appareil fanonculaire, cas unique chez les sélaciens, dénote un haut degré de différenciation, résultant d'une longue évolution dans le temps.

Le régime planctonophage de ces grands animaux a favorisé une forte régression de la denture, dont l'utilité fonctionnelle est devenue sans objet. Pendant longtemps, la détermination des Cetorhinidae a été faite d'après les seuls branchiospines. La connaissance de la morphologie des dents orales a permis de constater, bien que plus petites, une certaine ressemblance avec celles d'*Alopias* ce qui laisse supposer une parenté phylogénique lointaine probable avec les *Alopias* (HERMAN, 1979).

Les restes de *Cetorhinus* sont abondants dans les dépôts oligo-miocènes de la zone septentrionale, mais plutôt rare dans les gisements de l'Europe du Sud. Ils ont été reconnus cependant au Miocène d'Europe, des États-unis et du Japon.

- **Biologie:** Le Requin pèlerin actuel, *Cetorhinus maximus* (Gunnerus, 1765) mesure habituellement une dizaine de mètres, certains individus pouvant atteindre 15 m. Les Requins pèlerins fréquentent de préférence les eaux froides et tempérées avec des incursions occasionnelles dans la zone sub-tropicale.

Leur habitat est pélagique, sur le plateau continental ou en haute mer, au dessus de fonds souvent importants. Compte tenu de la dimension plutôt réduite des fanoncules récoltés (moins de 15 mm) et la faible profondeur de la mer miocène de Cabrières, l'espèce fossile devait être de taille nettement plus modestes que l'espèce actuelle. Il pourrait s'agir également de juvéniles dans une zone côtière servant de nursery.

Famille des **OTODONTIDAE** GLÜCKMAN, 1964 Genre *Megaselachus* Glückman, 1964b *Megaselachus megalodon* (Agassiz in Charlesworth, 1837a) Pl. 3 - fig. 5. & fig. 26 - 27 dans le texte.

- Matériel: 1 fragment de dent (2,5 cm). Site de l'Escalette.
- **Description :** Ce fragment de dent correspond au sommet de la couronne (apex). Le tranchant est finement et régulièrement dentelé sur tout le pourtour.

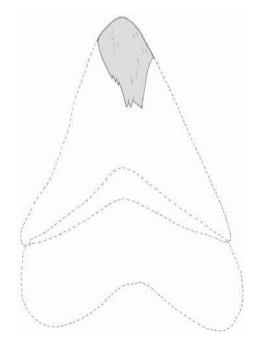
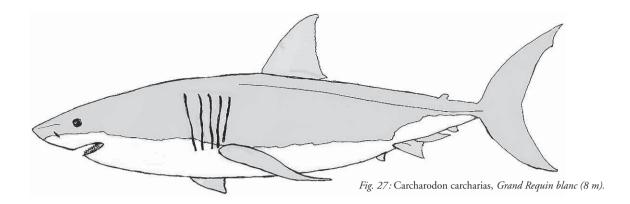


Fig. 26: Megaselachus megalodon. Fragment de dent latérale, grandeur nature, et reconstitution approximative du contour. Miocène supérieur de Cabrières-d'Aigues.



En prolongeant virtuellement les contours, on peut estimer la dimension de l'exemplaire complet à 9 cm au moins. Il s'agit vraisemblablement d'une brisure alimentaire au cours d'une prédation violente sur une proie résistante.

- Remarques: Les dents de ces requins présentent le cas typique d'un phénomène évolutif lié à l'augmentation progressive de leur taille. Alors qu'elles sont relativement petites au début du Néogène, on les voit s'accroître de plus en plus jusqu'au Pliocène-Pleistocène ou elles atteignent la taille exceptionnelle de 15 cm de haut.

Le genre *Carcharodon* serait apparu au Paléocène supérieur et a subsisté jusqu'à nos jours. Sa répartition géographique est mondiale. Sans doute à cause de leurs tailles exceptionnelles, les restes dentaires conservés de ce grand prédateur ont été trouvés dans les dépôts miocènes de pratiquement tous les continents: Europe, Amérique du Nord et du Sud, Australie, Nouvelle Zélande, Japon, Indes, Afrique du Nord et Afrique de l'Ouest, et Argentine.

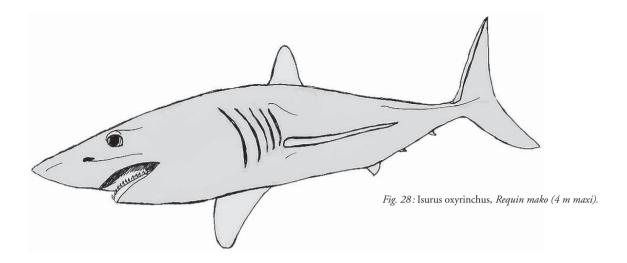
- Biologie: Le Grand Requin blanc, Carcharodon carcharias (Linné, 1758), peut atteindre une taille de 7 à 8 m de long. Ces poissons cosmopolites vivent dans les mers tempérées à tropicales, des zones pélagiques ou semi-pélagiques, depuis la surface jusqu'à une profondeur de 1 200 m environ. On peut les retrouver aussi occasionnellement à proximité des côtes.

Famille des **LAMNIDAE** MÜLLER & HENLE, 1838 Genre *Cosmopolitodus* Glückman, 1964b *Cosmopolitodus hastalis* (Agassiz, 1843b non Lawley, 1876b) Pl. 4 - fig. 5 & 6 & fig. 28 dans le texte.

- Matériel: 106 dents (jusqu'à 7 cm de haut). Tous sites.
- **Description:** Spectaculaires par leur grande taille, ces dents sont robustes, à couronne triangulaire lisse, sans denticules latéraux, sans denticulation sur les tranchants.
- Remarques: Le genre Cosmopolitodus, est une forme panchronique qui présente une remarquable stabilité au cours des âges. Contrairement à certaines hypothèses, et malgré quelques apparences de similitudes, il n'y aurait pas de relation phylogénique directe entre le genre Carcharodon et Cosmopolitodus (APPLEGATE & coll., 1996).

Au Miocène, le genre est mondialement répandu: Europe, Afrique occidentale Amérique du Nord et du Sud, Japon, Australie. Les anciens auteurs (LERICHE, 1906; PRIEM, 1912; JOLEAUD, 1912) ont tous cités sa présence dans le bassin miocène de Cucuron-Cabrières. Sa répartition actuelle est circumglobale.

- Biologie: Le Requin-taupe bleu actuel ou Requin mako, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1809, peut mesurer jusqu'à 4 m de long maximum. C'est un requin cosmopolite qui fréquente les mers tropicales à tempérées mais jamais dans des eaux à température inférieure à 16 °C. On le rencontre dans la zone épipélagique, en haute mer, sur le plateau continental, ou près des côtes.



Isurus desori? (Agassiz, 1843b) Pl. 4 - fig. 7

- Matériel: 13 dents (2,5 cm). Sites de Charrouyre et Escalette.
- **Description:** Les dents de cette espèce se distinguent des précédentes par leur couronne moins large et plus élancée, et une cuspide à profil sigmoïdal.
- Remarques: Il est parfois difficile de différencier, au niveau spécifique, les dents d'Isurus desori et celles de C. hastalis. ANTUNES & JONET (1970) suggèrent qu'il pourrait s'agir de la même espèce, les différences morphologiques constatées, se rapporteraient simplement à des stades de croissance de la denture. Cette espèce reste encore aujourd'hui incertaine.

Lamnidae gen. et spec. indét. Pl. 3 - fig. 10 et 11

- Matériel: 3 dents (7 mm). Site de Charrouyre.
- **Description:** Couronne flanquée de 2 petits denticules émoussés. La cuspide, lisse et à tranchants à peine incurvés, est plantée en oblique sur une racine sub-rectangulaire et horizontale. Le sillon nourricier est peu marqué.
- Remarques: L'allure générale de ces dents rappelle celle d'un *Isurolamna* ou d'un Carcharoïde dont la taille est cependant plus importante. *Isurolamna* est une forme que l'on trouve dans le Paléocène-Éocène. Les Carcharoïdes sont connus dans le Miocène moyen. Mais selon CAPPETTA (BRGM, 1984), « ... on constate (dans les gisements de Cabrières et La Motte-

d'Aigues), au Serravallien supérieur-Tortonien inférieur, la disparition d'un certain nombre de genre de la période précédente (Burdigalien supérieur-Langhien)... », parmi lesquels les Carcharoïdes.

Faute d'un matériel plus abondant, la désignation générique des spécimens de Charrouyre, reste incertaine.

Ordre des CARCHARHINIFORMES

COMPAGNO, 1973

Les Carcharhiniformes (Roussettes, Requins gris) se caractérisent par l'importance numérique de leurs représentants actuels: 59% des espèces recensées (8 familles, 52 genres et 265 espèces), dépassant ainsi toutes les autres formes existantes réunies (COMPAGNO, 1999).

Les représentants fossiles de ce groupe, à Cabrièresd'Aigues se répartissent sur 5 familles et 15 genres : Scyliorhinidae (3 genres), Triakidae (3 genres), Hemigaleidae (3 genres), Carcharhinidae (5 genres), Sphyrnidae (1 genre).

Famille des **SCYLIORHINIDAE** GILL, 1862

La famille des Scyliorhinidae (Chiens de mer, Holbiches, Roussettes) est un groupe important, qui comprend à lui seul, plus du quart des espèces de requins vivant actuellement (127 espèces: 29%) (COMPAGNO, 1999).

Malgré des différences et des variations morphologiques dentaires parfois importantes, et en raison probablement, d'une connaissance encore incomplète de la denture des *Scyliorhinus* actuels, de nombreuses espèces ont été attribuées au genre *Scyliorhinus* qui, de ce fait, est devenu un genre polyphylétique. Beaucoup d'espèces seraient à redéfinir et à reclasser dans d'autres genres (CAPPETTA, 1987; BAUT & GENAULT, 1999).

Genre *Megascyliorhinus* Cappetta & Ward, 1977 *Megascyliorhinus miocaenicus* (Antunes & Jonet, 1970b) Pl. 4 - fig. 4

- Matériel: 15 dents (11 mm maximum). Sites de Charrouyre, Escalette, Raoux, Le Loup.
- **Description:** Dents de dimension relativement importante pour un Scyliorhinidae. Elles se caractérisent surtout par une couronne unicuspidée, à section sub-circulaire, qui est fortement arquée vers l'intérieur de la gueule. La partie inférieure de la cuspide est ornée par de nombreux plis fins verticaux.
- Remarques: Connu depuis l'Yprésien, avec une répartition paléo-géographique très étendue, le genre s'est complètement éteint pendant le Pleistocène.

Selon certains auteurs, le rapport du genre *Megascyliorhinus* avec la famille des Scyliorhinidae est incertain. Cette forme pourrait s'apparenter à l'espèce actuelle *Megachasma pelagios* (Requin grande gueule), (BAUT & GENAULT, 1999, p. 29).

Megascyliorhinus a été identifié dans le Miocène d'Europe, d'Amérique du Nord et du Sud, d'Asie et d'Australie.

Genre Pachyscyllium

Reinecke, Moths, Grant & Breitkreuz, 2005 Pachyscyllium dachiardi (Lawley, 1876b) Pl. 5 - fig. 1; Pl. 10, fig. 3 & fig. 29 dans le texte.

- Matériel: 3 200 dents (6 mm de haut maximum). Tous sites.
- **Description:** Couronne trapue, très pointue, flanquée de denticules latéraux robustes et acérés.
- Remarques: Connues depuis le Jurassique, les restes de *Pachyscyllium* sont très répandus dans les dépôts miocènes. Ils ont été reconnus en Europe, États-unis et Japon. Actuellement, les différentes espèces du genre sont représentées à peu près dans toutes les mers du globe. Les grandes et petites roussettes communes d'Europe sont limitées à l'Atlantique-est (Norvège, Sénégal) et à la Méditerranée.
- **Biologie:** La Grande Roussette actuelle, *Scyliorhinus stellaris* (Linné 1758), mesure de 0,80 m à 1,40 m mais peut atteindre la taille maximum de 2 m. La taille de la Petite Roussette, *S. canicula* (Linné, 1758) est généralement comprise entre 0,50 à 0,70 m. De moeurs necto-benthique, les roussettes se rencontrent dans les eaux plutôt tempérées, aussi bien dans la zone néritique que dans la zone bathyale, à la flexure du plateau continental, sur fonds meubles ou rocheux.

Scyliorhinus joleaudi Cappetta, 1970a Pl. 5 - fig 2 à 4

- Matériel: 97 dents (2 mm). Sites de Charrouyre, Le Loup, La Bonde.
- **Description:** Couronne oblique, étalée sur la racine, se réduisant rapidement vers l'apex. Racine globuleuse à sillon nourricier mal individualisé ou inexistant.
- Remarques: Les dents de Cabrières ont de fortes ressemblances avec celles de *S. joleaudi*, espèce nouvelle du Langhien de l'Hérault, décrite par CAPPET-TA (1970) et confirmée par ANTUNES, BALBINO & CAPPETTA (1999), pour les gisements du

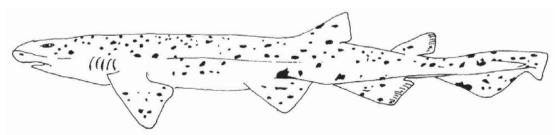


Fig. 29: Scyliorhinus stellaris, Grande Roussette (2 m maxi).

Portugal. Selon CAPPETTA, l'espèce *Scyliorhinus fos-silis*, cités par JOLEAUD (1912) pour la région d'Avignon, serait une forme voisine de *S. joleaudi*.

- Biologie: Scyliorhinus joleaudi est proche de la forme actuelle, Scyliorhinus canicula par ses dimensions, et de Scyliorhinus stellaris par sa morphologie (CAPPETTA, 1970). Ces formes sont communes en Atlantique-est et Méditerranée.

Famille des TRIAKIDAE GRAY, 1851

Le groupe actuel des Triakidae comprend 9 genres, répartis en 47 espèces soit 10,6% des espèces de sélaciens (COMPAGNO, 1999).

À Cabrières, cette famille est représentée par 2 genres: *Galeorhinus* et *Iago*. Ces requins se caractérisent par leur taille réduite et une mâchoire pourvue de nombreuses rangées de très petites dents dont une seule est fonctionnelle.

Genre *Galeorhinus* Blainville, 1816a *Galeorhinus goncalvesi* Antunes, Balbino & Cappetta, 1999a Pl. 5 - fig. 5 à 7 & fig. 30 dans le texte.

- Matériel: 1840 dents (3 mm de haut). Tous sites.
- **Description:** Couronne à cuspide triangulaire, inclinée vers la commissure, et 5 denticules de taille décroissante sur le talon postérieur.

L'attribution spécifique n'est pas souvent précisée dans les descriptions systématiques. Une dent de *Galeorhinus* sp. en provenance du Serravallien de Cabrières-d'Aigues, a été figuré par CAPPETTA, 1987 (p. 116, fig. 99).

- **Remarques:** Le genre *Galeorhinus* apparaît au Turonien inférieur, et n'est plus représenté aujourd'hui

que par la seule espèce *Galeorhinus galeus*. On considère qu'il s'agit d'un genre archaïque dont le déclin était déjà amorcé à l'Éocène et qui compte peu d'espèces au Miocène. *Galeorhinus* a été cité dans les dépôts miocènes d'Europe, Afrique, Amérique du Nord, Japon. Aujourd'hui, leur répartition est mondiale.

- **Biologie:** La taille courante du Requin-hâ, *Galeorhinus galeus* (Linné, 1758) est de 1,20 m avec un maximum de 2 m pour certain d'entre eux. Pélagiques et côtiers, ils vivent habituellement en milieux tempérés, près du fond, mais aussi en pleines eaux jusqu'à la surface. Ils fréquentent le plateau et les pentes continentales et insulaires jusqu'à 400 m de profondeur et parfois plus, pour éviter les eaux trop chaudes des tranches supérieures.

Genre *Iago* Compagno & Springer, 1971 *Iago* sp.
Pl. 5 - fig. 11 à 13 & fig. 31-32-33 dans le texte.

- **Matériel**: 186 dents (hauteur comprise entre 0,6 et 1,2 mm). Sites de Charrouyre, Le Loup.
- Description: Les dents sont dissymétriques et présentent une hétérodontie dignathique discernable. La couronne oblique des dents latérales s'incline de plus en plus en allant vers la commissure. La face labiale est plate, la face linguale est assez fortement convexe. Les surfaces de la cuspide et les tranchants sont parfaitement lisses.

Le tranchant mésial se prolonge jusqu'à la racine avec parfois un profil légèrement sigmoïdal et une pointe redressée. Une encoche nette sépare le tranchant distal du talon qui est plus ou moins arrondi. La base de la face externe de la couronne se termine par un bourrelet qui surplombe la racine et présente une série de petits plis subverticaux assez grossiers et

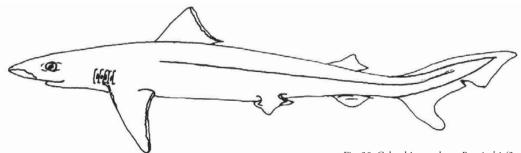


Fig. 30: Galeorhinus galeus, Requin hâ (2 m maxi).

irréguliers, formant une ornementation bien visible. Ces plis se poursuivent, plus ou moins sur la face linguale, mais tendent à disparaître sous le bombement médian de la cuspide.

Les dents de la mâchoire supérieure ont une ornementation de la base de la couronne plus prononcée que celles de la mâchoire inférieure, et la cuspide est parfois flanquée de petits denticules latéraux plus ou moins nets.

Les dents symétriques, à couronne droite, et talons latéraux en continuité avec les tranchants de la cuspide, correspondent probablement à des parasymphysaires de la mâchoire supérieure.

La racine, de type holaulacorhize, est séparée de la couronne par une constriction visible. Elle présente deux lobes à peu près égaux pour les inférieures, mais avec un lobe mésial mieux développé pour les supérieures. La face interne de la racine est proéminente; elle est séparée par un sillon médian plutôt large et pro-

fond, à bords parallèles et foramen central bien marqué. La face basilaire est plus ou moins plate, à plan très oblique par rapport à la face interne de la couronne.

- Remarques: Cette forme a été rarement décrite dans le Miocène mondial. BARTHELT et al. (1991) ont figuré, sans la décrire, une dent de *Iago* sp. du Miocène inférieur de Walbertsweiler en Allemagne du Sud. BOLLIGER et al. (1995), dans une étude sédimentologique et écologique des dépôts burdigalien de l'Est de la Suisse, citent et figurent, également sans description, une dent de *Iago* sp. Récemment enfin, S. ADNET (2006) a reconnu et largement décrit et figuré le genre *Iago* dans l'Yprésien/Lutétien-Bartonien des Landes dans le Sud-Ouest de la France.

Les dents récoltées à Cabrières ont de fortes ressemblances avec celles des auteurs précités. Par ailleurs, on ne peut pas les confondre avec celles de *Iago angustidens* (Cappetta, 1973) des dépôts miocènes d'Europe. Les dents de *Iago* sp. se distinguent de celles de

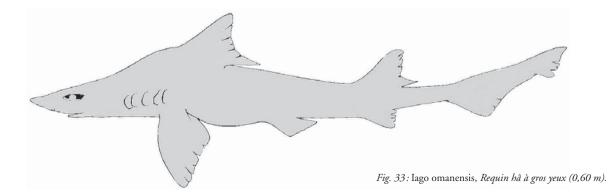


Fig. 31 : Iago sp. Dent latérale. Miocène de Cabrières.



Fig. 32 : lago sp.

Dent latéro-antérieure. Éocène des Landes (S. ADNET, 2006).



I. angustidens par une taille un peu plus petite, une cuspide moins longue, moins redressée et moins effilée. L'apex ne dépasse pas l'aplomb du lobe postérieur de la racine et la base de la couronne est plus ornementée.

Un examen comparatif de la denture de mâchoires d'individus récents (collections BAUT-GENAULT), montre que les dents de *Iago* sp. de Cabrières ont plus de similitude avec celles des *Iago garricki* Fourmanoir & Rivaton, 1979, qu'avec celles de *Iago omanensis* (Norman, 1939). Ces dernières semblent plus graciles et plus élancées et surtout elles sont plus étirées mésio-distalement. Toutefois, ce rattachement générique est seulement approché mais pas absolu.

- **Biologie:** Les représentants du genre *Iago* sont des poissons bathy-benthiques qui fréquentent actuellement les eaux tropicales du Pacifique (Nouvelles Hébrides, Philippines). Leur taille ne dépasse pas 75 cm et ils évoluent entre 250 et 350 m de profondeur.

Iago angustidens (Cappetta, 1973b) Pl. 5 - fig. 8 à 10 & fig. 34 dans le texte

- Matériel: 24 dents (2 mm). Sites de Charrouyre, La Bonde, Le Loup.
- **Description:** Les dents ont une forme dissymétrique, la couronne, effilée et fortement inclinée vers la commissure, se termine par un apex qui se redresse. La racine est plate, à large face basilaire.
- Remarques: Cette espèce avait été créé et décrite par CAPPETTA en 1973 sous le nom de *Triakis angustidens*, d'après un matériel provenant du Burdigalien de l'Hérault. Elle a été signalée par le

même auteur dans le Serravallien supérieur-Tortonien inférieur du Sud-Luberon (Synthèse BRGM, 1984). Elle a été replacée par l'auteur dans le genre *Iago* (CAP-PETTA, 2006). Ce genre a été reconnu dans quelques dépôts miocènes d'Europe et de l'île de Malte. Il est apparu au Paléocène et les représentants actuels sont cantonnés exclusivement dans la zone Indo-Pacifique.

- **Biologie:** Les diverses espèces de requins virli actuels, comme le *Triakis semifasciata* Girard, 1854 (Virli léopard), sont assez trapus et de taille moyenne (1,50 m à 2 m). De moeurs benthiques, ils vivent dans des eaux tempérées peu profondes.

Famille des **HEMIGALEIDAE** HASSE, 1879

Cette famille présente des caractères phylogéniques intermédiaires entre les Triakidae et les Carcharhinidae. Les Hemigaleidae (Milandres) comprennent actuellement 4 genres, répartis en 8 espèces soit 1,8 % des espèces de sélaciens (COMPAGNO, 1999).

Dans le matériel récolté à Cabrières, 3 genres sont représentés: *Chaenogaleus, Hemipristis, Paragaleus.*

Genre *Chaenogaleus* Gill, 1862b *Chaenogaleus affinis* (Probst, 1878)
Pl. 6 - fig. 1 à 3 & fig. 35 dans le texte.

- Matériel: 1 150 dents (4 mm de haut). Tous sites.
- **Description:** Denture caractérisée par une hétérodontie très marquée. La cuspide des dents supérieures est inclinée, et le talon postérieur est muni de plusieurs denticules. La cuspide des dents inférieures est droite et effilée, avec des talons latéraux se terminant chacun par un petit denticule.

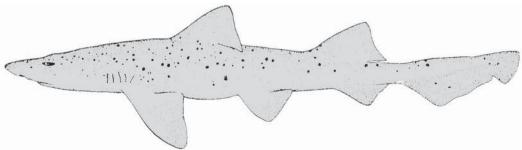


Fig. 34: Triakis semifasciata, Virli léopard (1,80 m maxi).

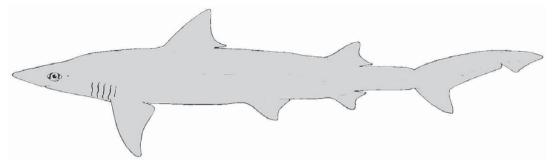


Fig. 35: Chaenogaleus macrostoma, Milandre harpon (1 m maxi).

- Remarques: Les dents supérieures ont été facilement confondues avec celles de *Galeorhinus* sp. Elles s'en distinguent cependant par l'absence d'un bourrelet, surplombant la racine, à la base de la couronne.

Ce genre apparaît à Éocène moyen. Il a été reconnu dans les dépôts miocènes d'Europe et d'Amérique du Nord. Les représentants actuels du genre, fréquentent exclusivement la zone Indo-Pacifique.

- **Biologie:** La taille du Milandre ĥarpon actuel, *Chaenogaleus macrostoma* (Bleeker, 1852) n'excèdent pas 1 m de long en moyenne. Il fréquente les eaux chaudes intertropicales, en zone côtière et sur le plateau continental, jusqu'à 100 m de profondeur.

Genre *Hemipristis* Agassiz, 1843b *Hemipristis serra* Agassiz, 1843b Pl. 6 - fig. 5 & 6 & fig. 36 dans le texte.

- Matériel: 14 dents (2 cm max). Sites de Charrouyre, Escalette, Raoux, La Bonde, Le Loup.

- Description: Denture de type hétérodonte: les parasymphysaires ont une couronne droite et un profil sigmoïdal. Les dents supérieures, d'assez grande taille sont les plus caractéristiques et ne peuvent se confondre avec aucune des autres dents de sélaciens. La couronne d'allure falciforme, possède des tranchants dentelés, sauf à la pointe. Les dents antérieures sont nettement différentes. La couronne est simple, érigée, et sans denticulation sur les tranchants.
- Remarques: Les dents antérieures d'*Hemipristis* ont souvent été confondues et attribuées à tort au genre *Carcharias* à cause de leur similitude morphologique. Pendant longtemps, on a cru cette espèce éteinte. Elle a été péchée en mer Rouge en 1871, et décrite par KLUNZIGER sous le nom de *Dirrhizodon*, genre mis en synonymie par COMPAGNO (1988).

Le genre *Hemipristis* serait connu depuis l'Éocène pour atteindre son apogée au Miocène (CAPPETTA, 1970). Il commence à décliner au Pliocène, pour n'être plus qu'un vestige au Pléistocène. Reconnue depuis

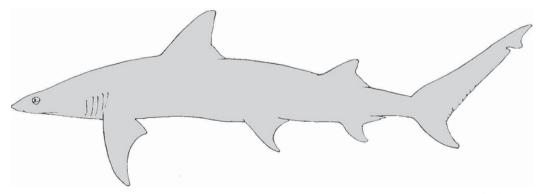


Fig. 36: Hemipristis elongatus, Milandre chicor (2,40 m maxi).

longtemps dans le bassin de Cucuron (LERICHE, 1906), ce genre monospécifique est largement répandu dans les dépôts Miocène du monde entier, sauf en Europe du Nord. Le restrictif spécifique de son représentant actuel, *Hemipristis elongatus* (Klunzinger, 1871) illustre la tendance à l'augmentation de taille assez nette de cette lignée.

- **Biologie:** Le Milandre chicor actuel, *Hemipristis elongatus* (Klunzinger, 1871) peut atteindre 2,40 m de long au maximum. C'est une espèce typiquement sténotherme, qui ne peut vivre que dans les eaux chaudes des mers tropicales et subtropicales. Ces poissons fréquentent la zone littorale et néritique, à faible profondeur, entre la surface et 100 m environ.

Genre *Paragaleus* Budker, 1935a *Paragaleus pulchellus* (Jonet, 1966a) Pl. 6 - fig. 4 & fig. 37 dans le texte

- Matériel: 252 dents (5 mm de haut). Sites de Charrouyre, Escalette, La Bonde, Le Loup.
- **Description:** La denture est caractérisée par une hétérodontie dignatique. Les dents supérieures, sont unicuspidées, inclinées vers l'arrière, et portent 3 ou 4 denticules sur le talon postérieur. Les inférieures, ont une cuspide plus élancée avec une pointe redressée. Le talon postérieur est plus court et porte de très petits denticules.
- Remarques: L'identification au niveau de l'espèce est quelquefois délicate pour un certain nombre de dents isolées, qui se confondent souvent avec les dents de *Galeorhinus* et *Chaenogaleus*.

Le genre est connu depuis le Miocène inférieur et sa répartition paléogéographique, au Miocène concerne l'Europe, l'Afrique Occidentale, et les États-unis Il est représenté actuellement en Atlantique-Est et au Nord-Ouest du Pacifique.

- **Biologie:** Le Milandre jaune actuel, *Paragaleus pectoralis* (Garman, 1906) est un requin de taille moyenne qui n'excède pas 1 m de long. Il se tient dans les eaux chaudes intertropicales de la zone côtière et sur le plateau continental jusqu'à 100 m de profondeur.

Famille des CARCHARHINIDAE

JORDAN & EVERMANN, 1896

Par leur importance numérique, les Carcharhinidae (Requins vrais ou Requins requiem), arrivent en deuxième position, après les Scyliorhinidae, au sein de la faune des sélaciens actuels (54 espèces soit 12,2 % de la faune, réparties en 12 genres). La morphologie dentaire des représentants de cette famille est très diversifiée avec des formes inter-genres très voisines qui rendent parfois les déterminations délicates.

Ces requins, de taille moyenne pour la plupart, ont acquis une forte expansion à l'Oligo-miocène et ont pu coloniser des habitats très variés: zone intertidale ou grand large, baies, estuaires boueux, récifs rocheux ou coralliens, eaux douces des fleuves ou lacs. Quelques uns sont franchement océaniques, mais aucun ne fréquente les grands fonds.

L'évolution de cette lignée semble marquée par l'acquisition d'une couronne dentaire à tranchants denticulés (*Carcharhinus*, *Galeocerdo*).

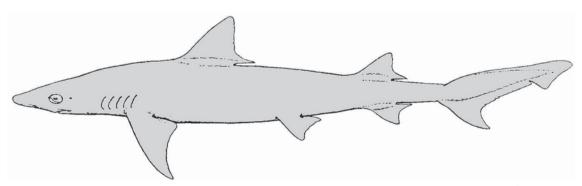
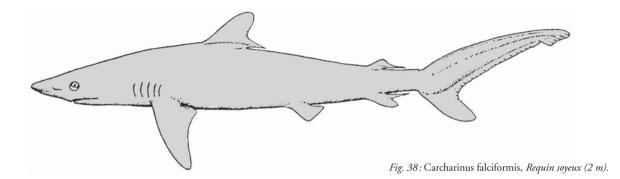


Fig. 37: Paragaleus pectoralis, Milandre jaune (1,40 m maxi).



Genre *Carcharhinus* Blainville, 1816 *Carcharhinus priscus* (Agassiz, 1843b) Pl. 2 - fig. 9; Pl. 7 - fig. 1 à 3 & fig. 38 dans le texte

- Matériel: Plus de 10700 dents (jusqu'à 10 mm de haut). Tous sites.
- **Description:** La denture est caractérisée par une hétérodontie dignathique importante. Les supérieures sont triangulaires, larges et inclinées vers la commissure.

Les inférieures ont la cuspide droite et plus étroite, les branches de la racine sont plus étirées transversalement, avec des talons denticulés. Les petites dents, droites, massives et très incurvées correspondent à des symphysaires.

- Remarques: La grande variabilité de la morphologie dentaire au sein de ce genre a poussé les paléontologistes à multiplier le nombre des espèces en se basant sur des différences individuelles très faibles, ce qui expliquerait ces longues listes de synonymie, que l'on trouve dans les descriptions systématiques de ce groupe.

Le genre *Carcharhinus*, connu depuis l'Éocène moyen, est devenu prédominant au Mio-Pliocène ou leur répartition paléogéographique est très étendue: Europe, Afrique, Amérique du Nord, Asie.

Cette suprématie s'est maintenue jusqu'à nos jours, ou l'on compte une trentaine d'espèces dispersées dans toutes les mers du globe, et qui ne sont pas très différentes, au niveau de la morphologie dentaire, des formes miocènes.

- **Biologie:** Les requins du genre *Carcharhinus*, sont les plus populaires (requins des plongeurs). Ils

ont une taille moyenne, pour la plupart, qui avoisine les 3 m de long. Ils sont typiques de toutes les mers chaudes des régions tropicales à subtropicales. Leur habitat est situé principalement dans la zone néritique littorale ou en pleine mer, depuis la surface jusqu'à une profondeur de 500 m.

- Matériel: 2 dents (10 mm). Sites de Charrouyre et Escalette.
- **Description:** Ces dents se distinguent de celles de *Carcharhinus priscus* par leur forme massive, avec une cuspide à tranchants entièrement et finement denticulés. La couronne présente une légère encoche du coté mésial. La racine est très globuleuse à forte protubérance linguale avec des branches radiculaires peu étalées.
- **Remarques:** La rareté du matériel ne permet pas, pour l'instant, d'attribuer ces dents à une espèce précise.

- Matériel: 1 dent (7 mm). Site: Le Loup.
- **Description:** La couronne, légèrement falciforme, possède des tranchants finement dentelés qui s'étalent sur les branches de la racine, sans encoches ni denticules. Les contours de la racine sont subrectangulaires et les branches radiculaires dessinent un angle obtus régulier en accent circonflexe.
- **Remarques:** Faute de matériel suffisant, il est difficile d'attribuer ce spécimen à une espèce particulière.

On pourrait faire un rapprochement avec les dents de *Carcharhinus* cf. *plumbeus* figurées par BALBINO (1995; pl. 18, fig. 1-5), ou celles de *Carcharhinus* sp.2 du même auteur (pl. 21, fig. 3 et 5).

Genre *Galeocerdo* Müller & Henle, 1837 *Galeocerdo aduncus* Agassiz, 1843b Pl. 6 - fig. 7 & fig. 39 dans le texte.

- Matériel: 85 dents (20 mm x 20 mm). Sites: Charrouyre, Escalette, Le Loup.
- **Description :** Caractérisées par une homodontie dignathique, ces dent sont facilement reconnaissables par leur forme en crête de coq. Couronne fortement dentelée et très inclinée vers l'arrière.

Dans le matériel de Cabrières, 2 dents atypiques ont une racine plus globuleuse que la normale, avec une forte protubérance linguale, et des lobes radiculaires moins étalés.

La cuspide très finement dentelée, est beaucoup plus redressée que sur les dents habituelles. Il s'agit probablement d'éléments très antérieurs de la denture de *Galeocerdo*.

ANTUNES & JONET (1970) ont signalé des anomalies fréquentes chez les représentants actuels de ces requins, ou certaines dents, si elles étaient prises isolément, ne permettraient même pas une attribution générique.

- Remarques: Ce genre a été signalé dans le bassin de Cucuron par LERICHE (1906) et JOLEAUD (1912) avec du matériel fournit par DEYDIER. Les caractères du genre miocène sont très proches du Requin tigre actuel. Il s'en distingue par la taille plus petite des dents chez la forme fossile.

Connu depuis l'Éocène, le genre *Galeocerdo* est largement réparti dans les dépôts miocènes du monde entier. Il n'est plus représenté aujourd'hui que par la seule espèce *Galeocerdo cuvieri* Peron & Lesueur, 1822, qui est répartie dans tous les océans du globe sauf dans l'Atlantique Nord. Elle n'est pas connue en Méditerranée.

- Biologie: Le Requin tigre, dont la robe à rayures verticales le fait ressembler au félin éponyme, mesure habituellement 3 à 4 m environ, exceptionnellement 7,40 m. C'est un poisson ubiquiste qui évolue dans les eaux chaudes des régions tropicales et subtropicales. On peut le rencontrer à des profondeurs variable entre la surface et 300 m de fond, aussi bien en haute mer que dans la zone littorale néritique.

Genre *Isogomphodon* Gill, 1862 *Isogomphodon acuarius* (Probst, 1879a) Pl. 6 - fig. 8 & 9 et fig. 40 dans le texte

- Matériel: 8 500 dents (jusqu'à 1 cm de haut). Tous sites.

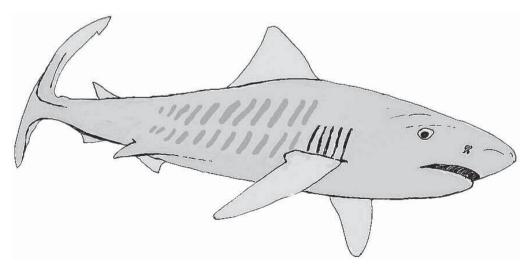
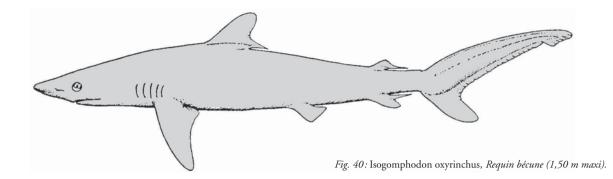


Fig. 39: Galeocerdo cuvieri, Requin tigre (4 à 7 m).



- **Description:** Denture pratiquement homodonte. Couronne étroite, simple, érigée, et symétrique.
- Remarques: Cette espèce commune du Miocène a été cité par LERICHE (1906) dans le bassin de Cucuron et par PRIEM (1912) à Cadenet (Vaucluse), dans le même secteur.

Apparu au Paléogène, le genre *Isogomphodon* s'est fortement développé au Néogène mais se raréfie par la suite (ANTUNES, 1970). Il a été identifié dans les dépôts Miocène d'Europe, d'Afrique occidentale et d'Amérique du Nord. C'est une forme probablement en déclin, car sa répartition paléogéographique était beaucoup plus étendue qu'aujourd'hui. La forme actuelle est monogénérique et monospécifique. Sa répartition géographique se limite à l'Atlantique-ouest (côtes de Guyane, Brésil).

- **Biologie:** La taille du Requin bécune *Isogomphodon oxyrinchus* (Müller & Henle, 1841), ne dépasse guère 1,50 m de long. Il se cantonne dans les

eaux peu profondes des zones tropicales à tempérées chaudes des zones littorales et néritiques et fréquente volontiers les estuaires.

Genre *Rhizoprionodon* Whitley, 1929 *Rhizoprionodon fischeuri* (Joleaud, 1907-1912d) Pl. 7 - fig. 5 & fig. 41 dans le texte.

- Matériel: 3 230 dents (moins de 4 mm). Tous sites.
- **Description:** Couronne pointue inclinée vers la commissure. Racine à branches étalées. Dents marquées par un dimorphisme sexuel: les dents latérales prenant un profil sigmoïdal chez les mâles.
- Remarques: Comme pour d'autres formes de Carcharhinidae, il n'est pas facile de différencier les genres de manière indubitable. CAPPET'TA (1987) souligne que les trois genres actuels *Scoliodon, Loxodon* et *Rhizoprionodon* ont une morphologie dentaire qui

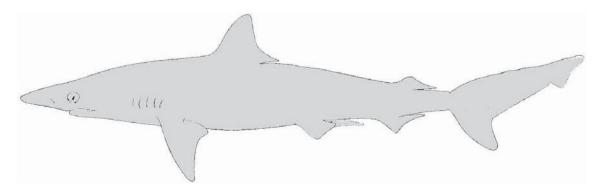


Fig. 41: Rhizoprionodon acutus, Requin museau pointu (1,80 m maxi).

se ressemble beaucoup et peut introduire une certaine confusion dans l'attribution du matériel.

Le genre est connu depuis l'Éocène inférieur et s'est maintenu jusqu'au Tortonien ou il est même plus abondant que les *Carcharhinus* dans certains dépôts du Portugal (ANTUNES & JONET, 1970). Au Miocène, il a été cité surtout en Europe ainsi qu'en Afrique et Amérique du Nord. Actuellement, selon les espèces, il est représenté dans la plupart des mers du globe.

- **Biologie:** Les Requins aiguilles et Requins à museau pointu du type *Rhizoprionodon acutus* (Rüppel, 1837) sont des petits requins de 0,60 m à 1,80 m de long selon les espèces. Semi-benthiques, ils vivent en zone tropicale et sub-tropicale dans les eaux côtières, parfois dans les estuaires, à faible profondeur.

Famille des **SPHYRNIDAE** GILL, 1872

Les Sphyrnidae (Requins-marteau) sont représentés aujourd'hui par 4 genres répartis en 8 espèces soit 1,8 % du total des espèces de sélaciens actuels (COM-PAGNO, 1999).

Genre *Sphyrna* Rafinesque, 1810a *Sphyrna* sp. Pl. 7 - fig. 4 & fig. 42 dans le texte.

- **Matériel:** 760 dents, 6 mm de haut maximum. Tous sites.
- **Description:** Couronne de forme triangulaire, oblique, lisse. Il y a peu de différences entre les dents des deux mâchoires.

- Remarques: Les Sphyrnidae ont de nombreux caractères communs avec les Carcharhinidae. Au sein même du genre, la définition de l'espèce reste toujours délicate, et alimente souvent des discussions sur la validité du statut spécifique de certaine formes. Les dents du matériel de Cabrières ne sont pratiquement pas différentes de l'espèce actuelle *Sphyrna zygaena*. Les dents de *Sphyrna* ont été récoltées dans la plupart des dépôts miocènes à travers le monde et sa distribution géographique actuelle est mondiale: Océan Indien, Pacifique, Atlantique et Méditerranée.
- **Biologie:** L'aspect morphologique du Requin marteau commun, *Sphyrna zygaena* Linné, 1758, le rend immédiatement reconnaissable par ses expansions céphaliques qui portent les yeux à leurs extrémités, ce qui lui a valu son nom vernaculaire de Requin marteau. Sa taille habituelle est de 2 à 3,50 m, pouvant atteindre parfois 4,20 m. C'est un poisson épipélagique cosmopolite, qui évolue dans les eaux tempérées chaudes et tropicales, à moyenne profondeur, de la surface jusque vers 200 m. Il peut se rapprocher parfois de la zone côtière.

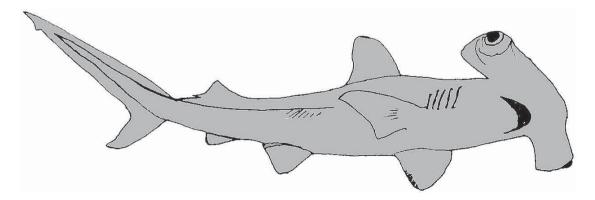


Fig. 42: Sphyrna lewini, Requin marteau halicorne (3 m).

2-2- Raies

Superordre des **RAJOMORPHII**COMPAGNO, 1999

Le superordre des Rajomorphii comprend toutes les familles de raies qui sont, en quelque sorte, les cousines des requins. Actuellement ce groupe, avec 585 espèces répertoriées (dont 102 douteuses ou non décrites) (COMPAGNO, 1999), dépasse en nombre et en diversité, la communauté des requins.

Les raies se différencient des squales par des nageoires soudées au corps, des fentes branchiales en position ventrale et une morphologie corporelle plus ou moins discoïde ou en losange. Ce sont les éléments dentaires dissociés et isolés de ces poissons que l'on trouve généralement dans les sédiments (Fig. 43). Plus rarement, on note la présence de quelques fragments d'aiguillons et de boucles dermiques.

Il semble aujourd'hui, que l'étude paléontologique de ce groupe fossile, n'ait pas été aussi approfondie que celle des squalomorphes, ce qui laisse à penser que l'état de nos connaissances actuelles sur ce sujet, serait susceptible de quelques modifications.

Ordre des **PRISTIFORMES** BUEN, 1926

Les Pristiformes (Poissons-scies) se répartissent actuellement sur une famille, 2 genres et 7 espèces. Ces raies, dotées d'un museau prolongé par un long rostre, peuvent être confondus avec les Pristiophoridae (Requins-scie), illustrant ainsi un phénomène de convergence par une recherche trophique similaire.

Famille des **PRISTIDAE** BONAPARTE, 1838 Genre *Pristis* Linck, 1790 *Pristis* sp. Pl. 10 - fig. 6 & fig. 44 dans le texte

- Matériel: 3 dents rostrales (10 mm). Sites de Charrouyre.
- **Description:** Ces dents rostrales incomplètes sont longues, pointues et légèrement arquées vers l'arrière. Le tranchant antérieur est effilé alors que le coté postérieur, plus large, présente un sillon longitudinal bien marqué. Les faces sont striées verticalement, à relief plus ou moins atténué par usure.

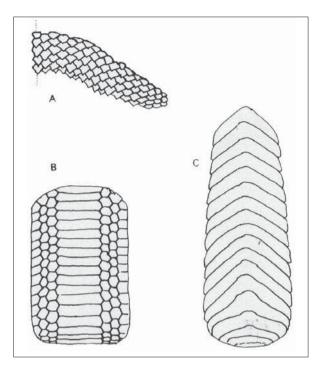
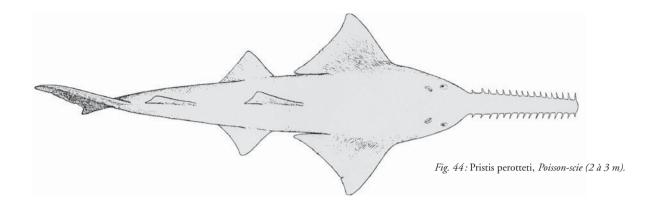


Fig. 43: Évolution de la denture chez les Batomorphes

- A: Demi-mâchoire de Dasyatis americana, mâle actuel (18 files)
- B: Plaque dentaire inférieure de Myliobatis californicus, actuel (7 files)
- C: Plaque dentaire inférieure de Aetobatus narinari, actuel (1 file)
- Remarques: Les Pristidae sont connus depuis l'Éocène moyen en Europe, Amérique du Nord, Afrique et Asie. Actuellement, les représentants de cette famille se répartissent dans la plupart des mers du globe: Atlantique-est, Indo-Pacifique, Australie, Japon, côtes orientales de l'Afrique, mer Rouge.
- **Biologie:** La taille du Poisson-scie à long rostre, *Pristis perotteti* (Müller & Henle, 1841) est de 3 à 4 m et exceptionnellement 6 m. Les Pristidae sont, pour la plupart, des poissons de mers chaudes peu profondes. Benthiques et côtiers on les trouve fréquemment dans les estuaires, ils peuvent remonter les eaux plus fraîches des rivières sur de longues distances. C'est un groupe qui est en voie de disparition.



Ordre des RHINIFORMES COMPAGNO, 1999

Les Rhiniformes (Raies-guitare à nageoires de requins) comprennent aujourd'hui 2 familles, 2 genres et 7 espèces.

Famille des **RHYNCHOBATIDAE** GARMAN, 1913 Genre *Rhynchobatus* Müller & Henle, 1837 *Rhynchobatus pristinus* (Probst, 1877a) Pl. 8 - fig. 1 et 2 & fig. 45 dans le texte.

- Matériel: Une centaine de dents (2 mm). Tous sites.
- **Description :** Dents à couronne émaillée en forme de visière sur sa face postérieure, qui se prolonge sur la racine par une luette en pointe.
- Remarques: La denture ne présente pas de dimorphisme sexuel comme celle de nombreux Rajiformes et l'hétérodontie monognathique est gra-

duelle (différentiation très progressive de la forme des dents d'une même mâchoire) (CAPPETTA, 1986).

L'apparition du genre remonterait au Crétacé, mais il est surtout connu depuis l'Yprésien et ne semble pas avoir été très répandu à l'état fossile (JONET, 1968).

L'espèce miocène, qui peut se rapprocher de l'actuelle *Rynchobatus djiddensis*, a été reconnue dans les gisements d'Europe, des États-unis et du Japon. Actuellement, les Rhynchobatidae, avec 6 espèces sont répartis dans l'Indo-Pacifique, les côtes orientales de l'Afrique, la mer Rouge, le golfe Persique.

- **Biologie:** La Grande Raie-guitare, *Rynchobatus djiddensis* (Forsskael, 1775). est une forme qui peut atteindre exceptionnellement 3,50 m de long mais la taille habituelle est de 1 à 2 m. Benthique et côtier, ce poisson se tient sur les fonds sableux jusqu'à 50 m de profondeur, dans les eaux chaudes des mers tropicales et sub-tropicales.

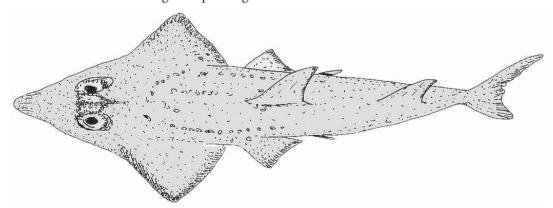


Fig. 45: Rynchobatus djiddensis, Grande Raie-guitare (2 à 3 m).

Ordre des RAJIFORMES BERG, 1940

Les Rajiformes (Raies communes) forment le groupe le plus important des raies dans les mers actuelles: 3 familles, 27 genres et 260 espèces (44%), dont une quarantaine douteuses ou non décrites.

Famille des **RAJIDAE** BLAINVILLE, 1816 Genre *Dipturus* Rafinesque, 1810a *Dipturus olisiponensis* (Jonet, 1968b) Pl. 9 - fig. 1 et 2 & fig. 46 dans le texte

- Matériel: 400 dents environ (4 mm). Tous sites.
- **Description:** Les dents de *Dipturus* présentent un dimorphisme sexuel plus ou moins accentué: les dents des mâles ont une couronne cuspidée, alors que celles des femelles ont une face orale plus déprimée.
- Remarques: Cette famille est connue depuis le Crétacé supérieur. Le genre *Dipturus*, est peu répandu au Miocène; il a été reconnu dans les dépôts d'Europe, des États-Unis et du Japon. De nombreux auteurs ont laissé tout ou partie de leur matériel en nomenclature ouverte faute de données odontologiques précises (ANTUNES & coll., 1999; BARTHELT & PFEIL, 1991; etc.).

De nos jours, les Rajidae comprennent une quinzaine de genres et près de 160 espèces (COMPAGNO, 1999) qui se répartissent dans la plupart des mers du globe.

- Biologie: La forme fossile *Dipturus olisiponensis* peut se rapprocher de l'espèce type actuelle *Raja clavata* Linné, 1758 la Raie bouclée. Cette forme, qui ne dépasse pas 0,85 m de long est typiquement benthique et vit sur le plateau continental, dans les eaux tempérées ou relativement froides.

Genre *Raja* Linné, 1758 *Raja gentili* Joleaud, 1907-1912d Pl. 9 - fig. 3

- Matériel: 65 dents (2 mm). Sites: Charrouye 2, Escalette, Le Loup 8.
- **Description:** Les dents de cette espèce sont de très petite taille. La couronne est basse avec une carène centrale. La racine est massive avec 2 lobes à face basilaire plane.

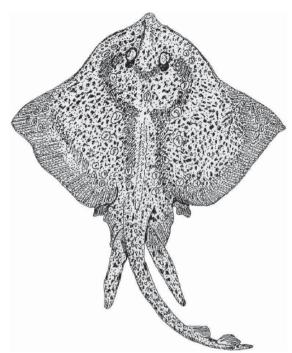


Fig. 46: Raja clavata, Raie bouclée (0,85 m).

- Remarques: Cette espèce a été reconnue dans les dépôts à faunes bathyales du Langhien de Bonpas, près d'Avignon (CAPPETTA, GRANIER & LEDOUX, 1967), dans la Molasse miocène suisse (LERICHE, 1927) et dans le Midi de la France (CAPPETTA, 1970; 1975).

Ordre des **MYLIOBATIFORMES**

COMPAGNO, 1973

Ce groupe (Raies armées) est représenté actuellement par 9 familles, 24 genres et 198 espèces (34%), dont certaines sont douteuses ou non décrites. C'est le groupe de raies le mieux représenté à Cabrières, avec 4 familles (Dasyatidae, Myliobatidae, Rhinopteridae, Mobulidae).

Famille des **DASYATIDAE** JORDAN, 1888 Genre *Dasyatis* Rafinesque, 1810a

- Matériel: Près de 3 000 dents de Dasyatis, réparties sur plusieurs espèces, ont été récoltées à Cabrières.
 - Description: Elles sont caractérisées par un

dimorphisme sexuel plus ou moins marqué, la face occlusale étant plutôt aplatie pour les individus femelles et cuspidée pour les mâles.

D'une manière générale, les dents de *Dasyatis* ont une couronne globuleuse, avec ou sans ornementation, définie vers l'avant par un rebord elliptique (la visière antérieure) qui se raccorde à l'arrière à un « tablier » (la visière postérieure) arrondi ou à 2 cotés, qui recouvre plus ou moins la racine. Le contour de ces 2 visières délimite une région occlusale souvent en creux (dépression médio-externe), (voir figure 10). La racine est à deux lobes nettement séparés et à contours variable suivant les espèces.

- Remarques: Les Dasyatidae sont connus depuis le Crétacé supérieur, mais l'étude de ce groupe ne semble pas encore complètement achevée. Compte tenu des ressemblances morphologiques intra-spécifique au niveau de la denture, il existe encore une certaine confusion dans l'attribution des espèces, et leur détermination reste toujours délicate.

Le genre *Dasyatis* est connu au Miocène dans la plupart des gisements d'Europe, des États-unis, et du Japon. Aujourd'hui, les Dasyatidae qui compte près de 75 espèces, sont encore présentes en Méditerranée et Océan Atlantique.

- Biologie: Les Dasyatidae (Pastenagues), sont des poissons benthiques qui fréquentent actuellement les mers chaudes à tempérées de la zone littorale peu profonde. Ils sont susceptibles de migrations saisonnières en fonction de la température.

En première analyse, on a pu reconnaître dans le Miocène de Cabrières, 4 espèces différentes de *Dasyatis*. Un examen plus approfondi d'un important matériel mis en réserve, permettrait sans doute de compléter ou modifier la répartition spécifique de ce genre.

Dans le Miocène de la région de Montpellier (Hérault), CAPPETTA (1970) a identifié 8 espèces de *Dasyatis*. Selon ses critères de détermination on peut reconnaître à Cabrières les espèces suivantes:

Dasyatis cavernosa (Probst, 1877a) Pl. 9 - fig. 7 & figure 47 dans le texte

Dents de taille relativement importante (4 mm). La face occlusale des dents femelles est plus ou moins

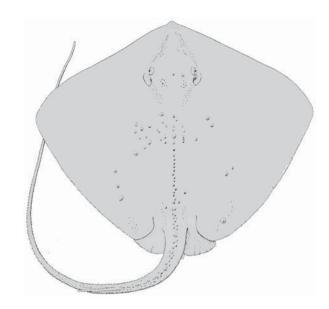


Fig. 47: Dasyatis centroura, Pastenague (# 1 m).

ornementée, la dépression médio-interne est de forme triangulaire. L'arête verticale qui sépare les 2 dépressions latérales de la visière postérieure est peu visible, la racine présente des lobes étroits séparés par un sillon profond.

La face occlusale de la couronne porte parfois une ornementation réticulée, en pente douce dans la zone antérieure, elle s'abaisse brusquement avant la visière postérieure. La racine a des lobes massifs et courts.

Ces dents se différencient en particulier par une dépression médio-externe de forme circulaire au lieu de triangulaire chez *D. cavernosa*. La visière postérieure surplombe nettement l'échancrure des lobes de la racine.

Dasyatis sp. 2 (Pl.10 - Fig. 9)

Couronne large et basse. La face orale est peu déprimée ou plane mais fortement déclive. L'émail est lisse. La visière postérieure ne surplombe pas l'échancrure de la racine dont les lobes sont très écartés.

Famille des **MYLIOBATIDAE** BONAPARTE, 1838 Genre *Myliobatis* Cuvier, (ex Dumeril), 1816 *Myliobatis* sp. Pl. 8, fig. 4 & fig. 48 dans le texte.

- Matériel: Un millier de dents (40 mm sur 5 mm en moyenne pour les médianes). Tous sites.
- **Description:** Un pavé dentaire de *Myliobatis* comporte 7 files (voir fig. 43), dont on ne trouve que très rarement les éléments en connexion. Le gisement de l'Escalette a fourni un fragment de denture dont les éléments non dissociés, comprenaient 4 chevrons de la rangée médiane et plusieurs dents des files externes. Les files latérales ont une couronne de contour hexagonal à triangulaire selon leur position (plus ou moins 5 mm). Un élément de la file médiane, très étalée latéralement, atteint 4 cm de long pour 0,5 cm de large environ (rapport de 1 à 8).
- Remarques: Le genre *Myliobatis* compterait environ 150 espèces fossiles dont la détermination est basée sur un matériel très pauvre. Il semble, après révision, que ce nombre devrait pouvoir être fortement réduit (CAPPETTA, 1987). Par comparaison, COMPAGNO (1999) n'a défini que 12 espèces actuelles de *Myliobatis*.

Connu du Dano-Montien (Paléocène inférieur), jusqu'à nos jours (CAPPETTA, 1987), les *Myliobatis* sont présents dans tous les dépôts miocènes, mais principalement ceux constitués à faible profondeur. Leur distribution paléogéographique est la même que celle citée pour *Aetobatus* et *Dipturus*.

- **Biologie:** Les Aigles de mer ou Mourines actuelles, *Myliobatis aquila* Linné, 1758 (# 1 m) sont des raies à répartition ubiquiste et de moeurs benthiques. Elles vivent prés des côtes dans les mers tropicales à tempérées chaudes.

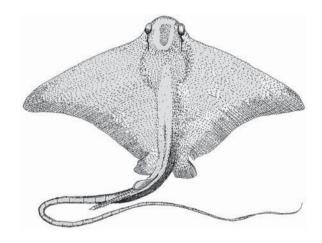


Fig. 48: Myliobatis aquila, Aigle de mer (1 m).

Genre *Aetobatus* Blainville, 1816 *Aetobatus arcuatus* (Agassiz, 1843b) Pl. 8 - fig. 3 & 5 et fig. 49 dans le texte.

- Matériel: 105 dents (80 mm de large). Tous sites.
- **Description:** Denture caractérisée par un dimorphisme dignathique. Les dents inférieures sont en chevrons arqués d'avant en arrière, avec une racine très étalée postérieurement.

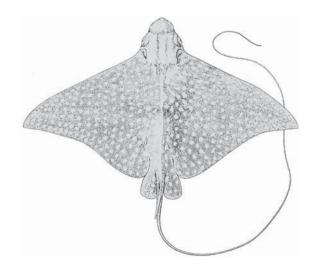


Fig. 49: Aetobatus narinari, Raie léopard (# 2 m).

À la mâchoire supérieure, les dents sont assez rectilignes dans leur partie centrale, et sont légèrement recourbées à l'arrière aux deux extrémités. Pour un élément complet en provenance de Charrouyre, les dimensions mesurées sont de 8 cm d'extension latérale, pour 0,5 cm dans le sens antéro-postérieur, soit un rapport de 1 à 16.

- Remarques: Ce genre très évolué ne possède plus qu'une seule rangée de dents à chaque mâchoire (voir fig. 43). Apparu à l'Éocène, sa répartition géographique et stratigraphique restera très étendue jusqu'à l'époque récente. Il a été reconnu dans la plupart des sites du Miocène: Europe, Afrique Occidentale, États-unis, Japon. Il a été cité à La Tour-d'Aigues par LERICHE (1906) et à Cucuron par JOLEAUD (1912).
- **Biologie:** La Raie aigle actuelle, *Aetobatus narinari* (Euphrasen, 1790), (# 2 m), est un poisson benthique, de la zone littorale néritique, typique des eaux chaudes des mers tropicales.

Genre **Pteromylaeus** Garman, 1913 *Pteromylaeus* sp.
Pl.10, fig. 11 & fig. 50 dans le texte.

- Matériel: 75 dents (30 mm en moyenne). Tous sites.
- **Description:** Les dents de la file médiane sont hautes et un peu arquées, ce qui indiquerait un apparentement avec les *Aetobatus* (CAPPETTA, 1970). Elles diffèrent des *Myliobatis* par la racine en forme de parallélogramme oblique vers l'arrière.
- Remarques: C'est un genre voisin des *Myliobatis*, qui n'a pas été très souvent cité à l'état fossile, ou confondu par les anciens auteurs avec l'espèce *Myliobatis meridionalis* (LERICHE, 1906; JOLEAUD, 1907; PRIEM, 1912).

Le genre *Pteromylaeus* a été reconnu pour la première fois dans les dépôts Langhien de l'Hérault (CAP-PETTA, 1967, 1970). Il a été cité dans le Miocène au Portugal, en Afrique Occidentale, aux États-unis. Il peut être considéré comme la forme ancienne du genre Pliocène *Aetomylaeus* (CAPPETTA, 1987).

Il existe actuellement 2 espèces de *Pteromylaeus* (COMPAGNO, 1999), qui sont présentes en Atlantique-est, et dans la Méditerranée.

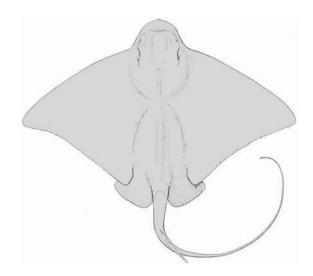


Fig. 50: Myliobatis goodei, Raie aigle (1 m maxi).

- **Biologie:** C'est un poisson de la zone littorale et néritique, à mode de vie benthique, sous climat tropical à sub-tropical et tempéré-chaud.

Famille des RHINOPTERIDAE

JORDAN & EVERMANN, 1896 Genre *Rhinoptera* Cuvier, 1829 *Rhinoptera* sp. Pl.10 - fig. 12 & fig. 51 dans le texte.

- Matériel: 52 dents (14 mm d'extension latérale, sur 3 mm de large). Sites de Charrouyre et Escalette.
- **Description:** La morphologie dentaire des *Rhinoptera* est très proche de celles des *Myliobatis*, mais les dents de la file médiane s'en distinguent cependant par une taille plus réduite et une couronne plus épaisse et légèrement concave. Les lamelles de la racine sont moins nombreuses, soit une dizaine, alors que les *Myliobatis* en compte 20 à 25.
- Remarques: Ce genre a été signalé par JOLEAUD (1907) dans le bassin de Cucuron (collection DEYDIER). Les *Rhinoptera* sont connus depuis l'Éocène et sont représentés aujourd'hui par une dizaine d'espèces (COMPAGNO, 1999), dans l'océan Indien, les côtes du Brésil, le Mexique, les USA, et une espèce en Méditerranée (JOLEAUD, 1907).

La forme fossile du Miocène est présente dans les dépôts néogènes en Europe, Afrique occidentale, États-Unis et Japon. - **Biologie:** Les *Rhinoptera* (Aigles de mer), (# 0,60 m), sont des poissons à moeurs benthiques, vivant dans la zone littorale et néritique des régions tropicales et sub-tropicales à tempérées.

Famille des **MOBULIDAE** GILL, 1893 Genre *Mobula* Rafinesque, 1810a *Mobula loupianensis* Cappetta, 1970a Pl.9 - fig. 5 et 6; Pl. 10 fig. 10 & fig. 52 dans le texte.

- Matériel: 4 dents (2 mm maximum). Site de Charrouyre.
- **Description:** Petites dents à dimorphisme bien marqué, à couronne cuspidée pour les mâles, et une racine plus importante pour les femelles.
- Remarques: Apparus au Paléocène supérieur, les Mobulidae sont représentés aujourd'hui par 10 espèces (COMPAGNO, 1999) et se sont maintenus jusqu'à nos jours. C'est une forme qui est peu connue à l'état fossile. Elle a été retrouvée dans les dépôts miocènes d'Europe, des États-unis, des Indes.
- **Biologie:** Les raies cornues actuelles, type *Mobula hypostoma* (Bancroft, 1831), Raies diables (# 1,20 m), fréquentent la zone néritique des mers tropicales et subtropicales à faible profondeur ou en surface. Elles peuvent s'approcher des côtes, et se retrouver parfois en bancs. Elles ont adopté un mode de vie nectique, qui est un comportement inhabituel chez les raies.

Batoïde indéterminé

Pl. 9 - fig. 4 & fig. 53 dans le texte

- Matériel: 1 dent, 1,5 mm de long, 2,2 mm de large, 1 mm de haut. Site: Escalette.
- **Description:** Contour hexagonal en vue occlusale. Face orale lisse et légèrement convexe.
- Remarques: Il n'a pas été possible de rapprocher la morphologie de cette dent avec des représentations similaires dans l'iconographie courante concernant les sélaciens. Il s'agit probablement d'un élément d'un pavé dentaire de batoïde que l'on pourrait comparer, par exemple, à une dent issue de la plaque dentaire d'un *Aetomylaeus* tel qu'il est présenté dans HERMAN & HOVESTADT (2000, p. 17).

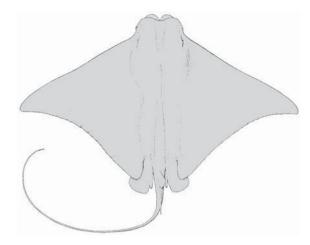


Fig. 51: Rhinoptera bonasus, Aigle de mer (0,60 m).

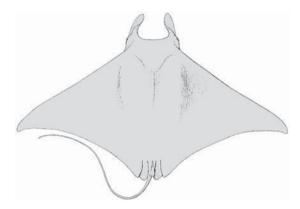


Fig. 52: Mobula hypostoma, Raie cornue (# 1,20 m).

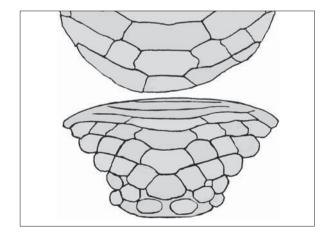


Fig. 53: Aetomylaeus maculatus, Plaque dentaire inférieure. Actuel.

Aiguillons et boucles dermiques de raies Pl. 9 - fig. 8; Pl. 10 - fig. 13 et 15

L'aiguillon est un appendice caudal implanté à la base dorsale de la queue d'un certain nombre de raies, et associé à une glande à venin.

Les boucles dermiques sont des appendices de l'épiderme de certaines espèces de raies. Ces petits articles sont souvent circulaires, de forme pustuleuse, et munis fréquemment au centre d'une petite pointe plus ou moins recourbée.

On trouve assez peu de boucles dermiques dans les gisements de Cabrières, mais on rencontre plus fréquemment des fragments d'aiguillons à barbelures marginales, de taille variable. Un aiguillon à peu près complet de 15 cm de long a pu être récupéré à Cabrières, ce qui est exceptionnel (Pl. 10 - fig. 15).

Selon la plupart des auteurs, il n'est pas possible, en l'état actuel de nos connaissances, de pouvoir attribuer ce matériel à telle ou telle espèce précise de raies que l'on peut trouver conjointement dans un gisement.

2-3- Chimères

Sous-ordre des CHIMEROIDEI (PATTERSON, 1965) Famille des **CHIMAERIDAE** (BONAPARTE, 1831) Genre *Edaphodon* (Buckland, 1838)

Edaphodon sp. Pl.10 - fig. 14 & fig. 54 dans le texte.

- Matériel: Une plaque mandibulaire incomplète (11 mm x 9 mm). Site de Charrouyre.
 - **Description**: Ce fragment se présente sous la for-

me d'une plaque épaisse, incurvée en forme de tuile romaine avec un rebord arrondi. Il pourrait correspondre à un fragment de plaque palatine.

- Remarques: Les Chimères sont des poissons d'aspect étrange, à squelette cartilagineux, ce qui les rattachent à la classe des Chondrichtyens, requins et raies, avec lesquels, pourtant, ils n'ont guère de ressemblance.

La tête est massive, globuleuse, et le corps, pourvu d'une seule paire de fentes branchiales, se termine par une queue filiforme. Les dents à chaque mâchoire sont soudées en plaques mandibulaires qui forment une sorte de bec de type broyeur appelé triturateur.

Il existerait une cinquantaine d'espèces actuelles de chimères (VAN GREVELINGHE & coll., 1999), et des restes de chimères sont connus depuis le Dévonien (JOLEAUD, 1907). Le genre *Edaphodon* serait apparu à l'Éocène. Il a été identifié dans l'Yprésien du Maroc (HERMAN, 1972), dans la molasse miocène de Suisse (LERICHE, 1927), dans le Serravallien du Sud-Ouest de la France (FOLLIOT, 1993), dans les faluns de Touraine (BOUSSION, 2000).

À notre connaissance, il ne semble pas encore avoir été reconnu dans les dépôts miocène du Sud-Est de la France, et le spécimen de Cabrières serait une première occurrence.

- Biologie: Les représentants du genre Edaphodon dont la taille est d'environ 1 m, ont adopté un mode de vie benthique mais semblent pouvoir s'accommoder de milieux divers. On les retrouve aussi bien dans la zone littorale néritique que dans la zone bathyale à grande profondeur. Corrélativement, ils peuvent donc se retrouver dans des milieux d'eaux froides, tempérées ou subtropicales.

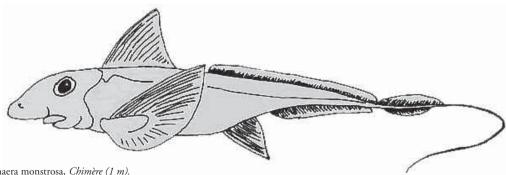


Fig. 54: Chimaera monstrosa, Chimère (1 m).

3 - SYNTHESE ET COMMENTAIRES

3-1- Composition faunique des gisements de Cabrières-d'Aigues

L'analyse du matériel des dépôts miocènes de Cabrières-d'Aigues, pour l'ensemble des gisements, a permis de reconnaître 49 espèces d'Élasmobranches, (34 requins, 14 raies et 1 chimère) qui se répartissent en 42 genres et 26 familles, comme l'indiquent les tableaux 3a et 3b.

Ordre	Famille	Genre espèce	Nom vernaculaire
	Heptranchidae	Heptranchias sp.	Requin perlon
Hexanchiformes	Hexanchidae	Hexanchus sp.	Requin griset
	пехансинае	Notorynchus primigenius	Requin plat-nez
	Squalidae	Squalus sp.	Aiguillat commun
	Centrophoridae	Centrophorus cf. granulosus	Squale chagrin commun
Squaliformes	Somniosidae	Scymnodon?	Squale grogneur
	Dalatiidae	Scymnorhinus cf. licha	Squale liche
	Dalatiidae	Isistius triangulus	Squalelet féroce
Pristiophoriformes	Pristiophoridae	Pristiophorus suevicus	Requin scie
Squatiniformes	Squatinidae	Squatina subserrata	Ange de mer
•	Odontaspididae	Carcharias acutissima	Requin taureau
	Alaulidaa	Alopias cf. vulpinus	
	Alopiidae	Alopias cf. superciliosus	Requins renard
T: C	Cetorhinidae	Cetorhinus parvus	Requin pèlerin
Lamniformes	Otodontidae	Megaselachus megalodon	Grand Requin blanc
	Lamnidae	Cosmopolitodus hastalis	Requin mako
		Isurus desori ?	Requin taupe
		Genre et espèce indéterminés	
		Megascyliorhinus miocaenicus	
	Scyliorhinidae	Pachyscyllium dachiardi	Roussettes
		« Scyliorhinus » joleaudi	
		Galeorhinus goncalvesi	Requin-hâ
	Triakidae	Iago sp.	Danier ist
		Iago angustidens	Requins virli
		Chaenogaleus affinis	Milandre harpon
C11:-:C	Hemigaleidae	Hemipristis serra	Milandre chicor
Carcharhiniformes		Paragaleus pulchellus	Milandre jaune
		Carcharhinus priscus	
		Carcharhinus sp.1	Requins de sable
	Canalandiaida	Carcharhinus sp.2	•
	Carcharhinidae	Galeocerdo aduncus	Requin tigre
		Isogomphodon acuarius	Requin bécune
		Rhizoprionodon fischeuri	Requin museau pointu
	Sphyrnidae	Sphyrna sp.	Requin marteau
6 ordres	18 familles	30 genres, 34 espèces	1

Tableau 3a : Inventaire récapitulatif des Élasmobranches de Cabrières-d'Aigues (requins).

Ordre	Famille	Genre espèce	Nom vernaculaire
		Raies	
Pristiformes	Pristidae	Pristis sp.	Poisson-scie
Rhiniformes	Rynchobatidae	Rynchobatus pristinus	Raie guitare
Rajiformes	Rajidae	Dipturus olisiponensis	Raies bouclées
Rajifornies	Rajidae	Raja gentili	Raies bouciees
		Dasyatis cavernosa	
	Dogwatidaa	Dasyatis rugosa	Pagtonogues
	Dasyatidae	Dasyatis sp. 1	Pastenagues
		Dasyatis sp. 2	
Myliobatiformes	Myliobatidae	Myliobatis sp.	
		Aetobatus arcuatus	Raies aigle ou Mourines
		Pteromylaeus sp.	
	Rhinopteridae	Rhinoptera sp.	Aigle de mer
	Mobulidae	Mobula loupianensis	Raie cornue
		Batoïde indéterminé	
4 ordres	7 familles	11 genres, 14 espèces	
		Chimères	
Chimaeriformes	Chimaeridae	Edaphodon sp.	Chimère
1 ordre	1 famille	1 genre, 1 espèce	
	To	OTAL ÉLASMOBRANCHES	
11 ordres	26 familles	42 genres, 49 espèces	

Tableau 3b: Inventaire récapitulatif des Élasmobranches de Cabrières-d'Aigues (raies et chimères).

3-2- Répartition numérique des populations de requins

Un comptage des dents a été effectué pour évaluer, en pourcentage, la densité respective de peuplement, au niveau des genres. Les résultats obtenus restent forcément approximatifs. On ne connaît pas, en effet, la vitesse de renouvellement de la dentition des requins, qui peut être variable pour chaque genre. De plus, une fraction non négligeable de matériel défectueux et indéterminé, n'a pas été prise en compte.

Néanmoins, les chiffres indiqués au tableau 4, donnent une idée de l'importance relative des genres présents dans les dépôts de Cabrières.

La suprématie des Carcharhinidae, *Carcharhinus*, *Isogomphodon* et *Rhizoprionodon* (« Requins vrais » ou

« Requins-requiem »), est mise en évidence. Les représentants de cette famille constituent à eux seuls, la moitié des dents de requins fossiles récoltées à Cabrières (50%).

Les Odontaspididae, *Carcharias* (Requins de sable), 9 %, et les Scyliorhinidae, *Pachyscyllium* (Chiens de mer, Holbiches, et Roussettes), 7 %, occupent un rang plus modeste mais encore significatif.

Les nombreux autres genres, à faible pourcentage ou à l'état de trace, attestent de la diversité faunique de la mer miocène, mais leur présence reste marginale et anecdotique.

Dans la nature actuelle, les Carcharhinidae sont toujours prédominants, mais arrivent en deuxième position (12,2 % de la totalité des espèces de requins) après les Scyliorhinidae (29 %).

Genre	% Matériel	Genre	% Matériel	Genre	% Materiel
Carcharhinus	23,6	Centrophorus	0,8	Dalatias	Т
Isogomphodon	18,8	Paragaleus	0,5	Hemipristis	T
Carcharias	9,1	Iago	0,4	Hexanchus	T
Pachyscyllium	7,1	Alopias	0,3	Heptranchias	T
Rhizoprionodon	7,4	Cosmopolitodus	0,3	Megascyliorhinus	T
Galeorhinus	4,1	Notorynchus	0,3	Megaselachus	T
Chaenogaleus	2,5	Cetorhinus	0,2	Pristiophorus	T
Squatina	2,1	Galeocerdo	0,2	Scymnodalatias	T
Sphyrna	1,7	Squalus	0,1	Scymnodon?	T
Isistius	1,1				

Tableau 4: Répartition numérique des dents de requins de Cabrières, pour l'ensemble des gisements. Le total du pourcentage des genres est de 80,6 %. Il faut y ajouter 19 % de matériel défectueux, indéterminable ou douteux, et celui représenté à l'état de traces (T = Traces: moins de 0,1 %).

3-3- Biologie des sélaciens de Cabrières-d'Aigues

3-3-1 Climatologie

La température de l'eau est un paramètre fondamental pour la biologie des sélaciens, et leur étude peut donc nous renseigner sur le niveau thermique du milieu ambiant. Les informations résumées au tableau 5, laissent apparaître:

- 1) Une prédominance de formes qui vivent dans des eaux plutôt chaudes, caractérisées par l'abondance des Carcharhinidae (Carcharhinus, Isogomphodon, Rhizoprionodon)
- 2) La présence de genres particulièrement exigeants sur la température du milieu (genres sténothermes). Le genre *Hemipristis* reste nécessairement cantonné dans les eaux chaudes; *Cosmopolitodus* ne s'aventure jamais dans les eaux en dessous de 16°C.
- 3) La présence non négligeable de quelques genres qui sont réputés vivre en eaux plus tempérées: *Notorynchus, Squatina, Galeorhinus, Pachyscyllium.*
- 4) La rareté des formes d'eau tempérée-froide: *Squalus, Pristiophorus, Cetorhinus* et la raie *Dipturus*. On peut admettre, d'ailleurs, que ces poissons peuvent se retrouver dans un milieu tropical s'ils plongent assez profond pour échapper à la chaleur des eaux de surface. La raie *Dipturus*, par exemple, est susceptible d'effectuer des migrations verticales vers la zone

bathyale (jusqu'à 900 m), pour retrouver une température de 15-16°C qui semble être un maximum thermique pour ce genre.

- 5) L'influence du climat, qui incite certains genres à effectuer de grands déplacements, correspondant à des migrations saisonnières. Les *Carcharias* actuels, présents au nord de l'Équateur de décembre à mai, se retrouvent dans l'hémisphère Sud de juin à novembre.
- 6) Le rôle des courants marins qui juxtaposent des eaux à température et salinité différentes: un grand prédateur de milieux tropicaux comme *Galeocerdo* peut se laisser entraîner à des latitudes plus élevées par un courant chaud tel que le Gulf Stream (ANTUNES, 1972).

Pendant toute la période Miocène (de -24 à -5 Millions d'années), les conditions climatiques ont subit quelques fluctuations, passant par un maximum de température au Burdigalien (Miocène inférieur), suivi d'une dégradation jusqu'au Serravallien (Miocène supérieur), où il fait moins chaud et moins humide, mais où la température de l'eau reste encore assez élevée.

Une analyse sédimentologique réalisée par Lionel MICHAUD, (voir annexe II) à montré que la formation des smectites (argiles), dans les sédiments de Cabrières « a été favorisé par un climat qui devait être chaud avec des saisons bien contrastées ».

L'analyse de cet assemblage faunique, et la rareté ou l'absence concomitante de formes sténothermes

typiquement tropicales comme *Ginglymostoma* et *Negaprion*, indiquerait un paléoclimat de type plutôt sub-tropical, c'est-à-dire moins chaud que celui qui prévalait à la période précédente (Langhien), mais plus chaud que le climat actuel de la Méditerranée.

3-3-2 Bathymétrie

Le tableau 5 montre une association de genres qui ont vécu dans des zones bathymètriques différentes, qui ne peuvent pas *a priori* nous renseigner précisément sur la profondeur du milieu marin de Cabrières.

Cependant, l'examen comparatif de la répartition de cette population, au niveau du genre, peut nous donner quelques indications.

La plupart des Lamniformes (Carcharias, Alopias, Cosmopolitodus), mais surtout les Carcharhiniformes (Carcharhinus, Isogomphodon, et Rhizoprionodon), vivent actuellement dans des eaux de faible profondeur de la zone néritique, sur le plateau continental ou près des côtes, même si certains d'entre eux peuvent se retrouver aussi dans le domaine pélagique.

Ces deux ordres représentent à Cabrières 80% du matériel dentaire récolté, (tableaux 3 et 4), à laquelle il faudrait y ajouter la plupart des raies qui partagent le même habitat. Par principe d'actualisme, on peut admettre que ces caractéristiques bathymétriques constatées aujourd'hui pour une faune donnée, peuvent s'appliquer pour une faune similaire d'un milieu marin du Miocène.

Les nombreux autres genres, de fréquences « peu commun » à « très rare » (- de 5 %, voir tableau 5), en dépit de moeurs différentes, ne sont pas de nature à modifier le cachet du biotope, défini par l'analyse du mode de vie des groupes majoritaires.

Les grands prédateurs pélagiques, à forte mobilité (Megaselachus, Cosmopolitodus, Cetorhinus, Alopias, Galeocerdo), ou bathy-pélagiques (Isistius, Notorynchus), ne représentent environ que 1 % des dents récoltées. Il peut s'agir d'incursions accidentelles d'individus égarés le long des rivages, à la poursuite d'une proie. On peut admettre aussi, par exemple, que la présence dans les sédiments littoraux, de rares éléments fanonculaires d'un poisson de dimension aussi exceptionnelle qu'un Cetorhinus (Requin pèlerin), peut s'expliquer par l'échouage d'un cadavre, dont la flottation, parfois sur de longues distances, a été possible

par la faible densité de l'huile de squalène contenue en grande quantité dans le foie de ces animaux, ou par la rétention de gaz de décomposition (ANTUNES, 1972).

Les quelques représentants de la faune de profondeur (Hexanchidae et Squalidae) sont faiblement représentés (2 % environ de restes dentaires) alors que la seule famille des Squalidae représente 21 % des requins dans les mers actuelles. Ces poissons préférant les températures moins élevées des zones bathyales, peuvent cependant remonter dans les niveaux supérieurs de la tranche d'eau, profitant de la fraîcheur nocturne, et se retrouver occasionnellement dans le domaine néritique, en quête alimentaire (Hexanchus, Heptranchias).

Il est probable aussi que des individus isolés, se soient laissés entraîner loin de leur habitat naturel par des courants d'eaux remontant du fond (phénomène d'upwelling).

Les Scyliorhinidae, qui représentent une partie non négligeable de la faune de Cabrières (7 % environ) ont la particularité d'être à la fois néritiques et bathyaux, obéissant à des impératifs de températures, s'adaptant à des profondeurs variables en fonction de la journée ou de la saison.

Le caractère néritique et la faible profondeur de la mer miocène sont confirmés, malgré la présence d'éléments étrangers au milieu. L'aire de répartition géographique d'une population, peut dépasser largement la zone correspondant normalement à leur biologie, et des associations de restes fossilisés, à caractères écologiques différents, dans un même dépôt, n'ont rien d'étonnant. « Il est presque toujours possible de trouver dans un dépôt, quelques spécimens représentatifs de formes correspondants à des biotopes autres que le biotope prédominant » (ANTUNES, 1972).

Cette présence simultanée de formes diversifiées, littorales, pélagiques ou profondes, confirmerait l'existence d'un golfe (golfe de Digne des géologues) largement ouvert à l'ouest et qui, vraisemblablement, devait aller en s'approfondissant (gisements à faunes profondes (Squaliformes) de Bonpas près d'Avignon (CAPPETTA, GRANIER & LEDOUX, 1967).

Selon S. ADNET (communication personnelle), « la présence de taxons franchement marins, démersaux, voire profonds (Centrophorus, Isistius, Iago, Dipturus, Raja) et de quelques planctonophages (Cethorhinus, Mobula) plaide pour un environnement marin assez franc et non deltaïque. Il est possible que sur un temps relativement court, on ait un mélange taphonomique entre un biotope franchement côtier à Carcharhinidae et plus marin dès lors qu'on a un approfondissement ou une régression assez rapide (d'autant que la tectonique joue beaucoup dans cette région à cette époque) ».

3-3-3 Les adaptations trophiques

Les sélaciens sont des animaux carnivores par excellence, situés à l'extrémité de la chaîne alimentaire, bénéficiant d'un spectre trophique très étendu. On a pu constater ainsi des adaptations particulières de la denture en rapport avec une stratégie de prédation hautement spécialisée (Voir encadré et figures 55 et 56). Ces conditions permettent une cohabitation sans concurrence de plusieurs espèces en un même milieu marin, chaque espèce occupant une niche écologique particulière.

La plupart des requins sont pourvus d'une mâchoire supérieure à suspension de type hyolistique (non soudée à l'os crânien), qui leur confère une grande mobilité mandibulaire. Un requin peut projeter vers l'avant, en les faisant saillir, des files dentaires redoutables, qui ne laisseront aucune chance à ses victimes, d'autant que leur puissance de prédation est considérable: 2 tonnes au cm² pour un requin de 3 m (185 kg pour un chien de 20 kg, et 30 kg pour un homme). Un requin ne consomme que 2 ou 3 fois son poids de nourriture par année (l'homme: 10 fois). Utilisant peu d'énergie (la température du corps est égale à celle de l'eau), il peut se passer de nourriture pendant de longues périodes après avoir largement profité des opportunités alimentaires.

Les sélaciens sont principalement piscivores, mais peuvent préférer ou s'accommoder de quantités d'autres proies en fonction des ressources du milieu (mammifères marins, céphalopodes, crustacés, et divers invertébrés benthiques).

Parmi les sélaciens fossiles représentés à Cabrières

on note quelques particularités dans la manière de se nourrir.

- 1) Les Hexanchidae (Requin griset, Requin platnez) sont omnivores y compris vis à vis de leurs congénères.
- 2) Les Squalidae du genre *Isistius* (Squalelet féroce), ne se contentent pas toujours des petits poissons et céphalopodes bathy-benthiques, ils s'attaquent aussi à des proies beaucoup plus grosses, tel que les cétacés, les dauphins, les grands poissons osseux, etc. Ils agissent alors comme un ectoparasite, en découpant, avec leurs dents en lame de rasoir, un morceau de chair, qui laisse sur les victimes, une cicatrice caractéristique de forme circulaire.
- 3) Les Squatinidae (Anges de mer), requins voraces, se dissimulent à l'affût sur les fonds sablo-vaseux pour se jeter sur les proies de passage.
- 4) Les Pristiophoridae (Requins scies), se servent de leur rostre muni de dents pour fouiller le substrat et tuer les proies qui ont été probablement détectées au préalable par la paire de barbillons situés de chaque coté de la bouche.
- 5) Les Alopiidae (Requins renard), s'introduisent dans les bancs de poissons et assomment leurs victimes en utilisant leur longue queue comme un battoir.
- 6) Les grands prédateurs, *Megaselachus*, *Cosmopolitodus* (Grand Requin blanc, Requin mako), savent tirer profit d'une grande variété de proies pour satisfaire leur voracité: poissons osseux et cartilagineux, mammifères marins (dauphins, phoques), céphalopodes (calmars), crustacés, reptiles (tortues), ainsi que des oiseaux marins variés.
- 7) Le genre *Galeocerdo* (Requin tigre), est assurément le plus opportuniste de tous les requins. Il se précipite sur tout ce qui nage, flotte, ou vole, vivant ou mort. Outre tous les organismes déjà cités, il ne dédaigne pas les animaux terrestres à sa portée, les déchets organiques, débris inertes divers et charognes.
- 8) Le genre *Cetorhinus* (Requin pèlerin) représente le cas exceptionnel d'un poisson à régime entièrement planctonophage. Assez passif, ce requin gigantesque se laisse entraîner par les grands courants océaniques, la gueule grande ouverte, et se nourrit de plancton, par filtration d'énormes quantités d'eau (9 000 litres à l'heure). Après ce festin en belle saison, le Requin pèlerin semble s'accorder une période de repos

alimentaire en profondeur, à la saison froide, pendant laquelle son appareil fanonculaire, devenu caduc, pourra se régénérer (CADENAT & BLACHE, 1981).

- 9) Des Batoïdes nectiques, comme les *Mobula* (Raie cornue), sont également des poissons à régime macro-planctonique et montre une convergence adaptative des ouïes qui se sont transformées en appareil filtreur.
- 10) La plupart des raies à mode de vie benthique, *Myliobatis*, *Aetobatus* (Raie aigle) à denture de type

broyeur se nourrissent de proies à enveloppe résistante, de mollusques bivalves.

11) Les autres formes de raies, plus rares, *Rynchobatus, Dipturus, Dasyatis* (Raie guitare, Raie bouclée, Pastenague), à mâchoire de type écraseur, ont un régime plus varié: petits poissons osseux, crustacés divers, mais également des mollusques et des vers extraits du substrat.

Commo	Climatologie			Ba	thymét	rie		Biologie		
Genre	Tr/St	Temp	Fr	Fr Lit/Nér	Péla	Bath	Necti	Benth	Planc	Fréquence
Hexanchus		+				+	+			TR
Notorynchus	(+)	+			+	+	+			R
Heptranchias	+					+	+			TR
Centrophorus	+					+	+			R
Scymnodon?		+				+		+		TR
Squalus		+	+	+		+	+			TR
Dalatias	+	+				+	+			TR
Isistius	+				+	+	+			R
Pristiophorus		+	+	+		+		+		TR
Squatina	+	+		+		+		+		PC
Carcharias		(+)		+			+			F
Megaselachus	+	+		+	+		+			TR
Cosmopolitodus	+	+		+	+		+			TR
Alopias	+	+		+	+		+			TR
Cetorhinus		+	+		+				+	TR
Megascyliorhinus		***************************************		Non repre	ésenté ac	ctuelleme	ent			
Pachyscyllium	+	+		+		+	(+)	+		F
Galeorhinus	(+)	+		+			+			TR
Iago	+			+		+	+			TR
Chaenogaleus	+	+		+			+			F
Paragaleus	+			+			+			R
Hemipristis	+			+			+			TR
Isogomphodon	+			+	+		+			TC
Carcharhinus	+	(+)		+	+		+			TC
Galeocerdo	+	(+)		+	+		+			TR
Rhizoprionodon	+			+			+			PC
Sphyrna	+	(+)		+			+			PC

Genre	Climatologie			Bathymétrie		Biologie			F (
	Tr/St	Temp	Fr	Lit/Nér	Péla	Bath	Necti	Benth	Planc	Fréquence
Rynchobatus	+			+				+		R
Dipturus		+	+	+		+		+		TR
Dasyatis	+	+		+	(+)		(+)	+		PC
Aetobatus	+			+				+		PC
Myliobatis	+	+		+	NO. O THE RESERVE OF THE PERSON OF THE PERSO			+		F
Pteromylaeus	+	(+)		+				+		PC
Rhinoptera	+			+				+		PC
Mobula	+	(+)		+	(+)		+			TR
Chimaera			+?			+		+		TR

Légende:

Tr/St	Tropical/Subtropical	Lit/Nér	Littoral/Néritique	Necti	Nectique
Temp	Tempéré	Péla	Pélagique	Benth	Benthique
Fr	Froid	Bath	Bathyal	Planc	Planctonique

Fréquences	TC	Très commun	10% et plus		
	F	Fréquent	5 à 10%		
	Fréquences	PC	Peu commun	1,5 à 5%	Pourcentage sur la totalité des dents de sélaciens de Cabrières
	R	Rare	0,5 à 1,5%	dents de selaciens de Cabilleres	
	TR	Très rare	moins de 0,5%		

Tableau: 5 - Biologie et fréquence des genres d'Élasmobranches de Cabrières encore représentés actuellement. (+) : présence moins caractéristique.

3-3-4 Morphotypes dentaires de la faune de Cabrières

Cette diversité de modes alimentaires des sélaciens de Cabrières, peut se répartir, pour les requins, en deux groupes principaux (tableau 6 et encadré pages 58-59):

- 1) Les requins à mâchoire de type coupeur-agrippeur (45%). Ils sont représentées surtout par les Carcharhinidae (34%), les Hemigaleidae et Triakidae (7%).
- 2) Les requins à mâchoire de type arracheur (30%). Ils comprennent quelques grands prédateurs de la famille des Odontaspididae (8%), mais on y trouve surtout un Carcharhinidae du genre *Isogomphodon*

(22%) qui marque ainsi un phénomène de convergence morphologique dentaire avec les Odontaspididae.

Les Batoïdes (raies), qui ne figurent pas au tableau 6, se répartissent sur 3 types de denture qui leur sont propres:

- 3) Type écraseur: Les *Rynchobatus*, les *Dasyatis* et *Dipturus* femelles
- 4) Type agrippeur: Les *Dipturus* et *Dasyatis* mâles, à dents cuspidés, sont à classer de ce fait, dans le type agrippeur.
- 5) Type broyeur: Type qui caractérise les genres *Myliobatis* et *Aetobatus*.

Agrippeur		Arracheur		Coupeur sensu	stricto	Coupeur-agrippeur	
Squatina Pachyscyllium Megascyliorhinus	2,3 5,8 T	Carcharias Cosmopolitodus Alopias Isogomphodon	8,4 0,2 0,3 21,5	Squalus Megaselachus Galeocerdo Hemipristis	T T 0,2 T	Notorynchus Heptranchias Dalatias Centrophorus Isistius Iago Carcharhinus Paragaleus Chaenogaleus Rhizoprionodon Galeorhinus Sphyrna	0,3 T T 0,7 0,9 T 28,3 0,4 2,7 5,6 3,3 2,1
	8,1		30,4		0,2	77.77	44,3

Tableau 6: Répartition par types dentaires des requins de Cabrières (en pourcentage du matériel). (T=traces). La différence pour arriver à 100 % provient de la fraction du matériel défectueuse ou non identifiée (17 %).

3-3 -5- Mode de vie et paléoécologie

L'ichtyofaune à sélaciens des dépôts miocènes du Luberon peut se répartir principalement en deux groupes d'importances inégales.

1) Une forte association de prédateurs nectiques et pélagiques, à silhouettes assez proches de leurs descendants actuels, c'est à dire de taille plutôt modeste ou moyenne, à forme typique en fuseau hydrodynamique. Ils étaient parfaitement adaptés aux déplacements rapides et à la chasse efficace. Ils se répartissent de la zone côtière, sur le plateau continental, jusque dans la province océanique. On peut signaler aussi dans ce groupe de poissons bons nageurs, la présence discrète des Mobulidae (Raies papillon). Ce sont les seules raies qui ont adopté un mode de vie nectique en se déplaçant en pleine eau avec leurs grandes nageoires pectorales.

La communauté de requins à mode de vie nectique est surtout représentés par les Carcharhinidae, une famille qui a développé au cours du Miocène, une remarquable faculté d'adaptation et de colonisation du milieu marin. Favorisée par les grandes transgressions du Néogène et un réchauffement du climat, les Carcharhinidae semblent avoir évincé les Lamnidae et certains Odontaspididae, qui étaient prépondérants jusqu'à l'Éocène mais qui ont dû migrer vers le Nord, dans le bassin Anglo-Franco-Belge, ou la température plus fraîche leur convenait mieux.

Cependant, l'étude des comportements des séla-

ciens dans la nature actuelle, montre que beaucoup de requins nectiques gardent des relations étroites avec le benthos, ou ils trouvent occasionnellement des conditions de température ou de nourriture qui leurs sont favorables. On peut les définir plus précisément comme des poissons de type démersal, à mode de vie necto-benthique.

2) Moins diversifiée et moins apparente, il existait dans la mer miocène de Cabrières, une communauté plus faible de poissons benthiques, de forme discoïde ou en losange, qui vivaient plus ou moins passivement sur le fond de la mer, et qui sont représentés par les Batoïdes (raies). Les seuls requins nettement benthiques, à profil dorso-ventral aplati, à l'instar des raies, sont représentés par les Squatinidae (Anges de mer), les Pristiophoridae (Requins-scie) et certains Triakidae (Requins-virli).

La nature du fond devait être riche en organismes liés au substrat (vers, mollusques bivalves, etc.), correspondant à un biotope d'eaux chaudes, peu profondes et bien aérées (présence de nombreuses huîtres), ou les formes benthiques et démersales ont pu trouver un milieu écologique adapté.

3) Par ailleurs, certaines familles ont des modes de vie plus distincts comme les Scyliorhinidae (Roussettes) et certains Triakidae (*Iago*). Ces poissons, en effet, peuvent adopter alternativement des comportements franchement nectiques ou franchement benthiques.

MORPHOTYPES DENTAIRES

Malgré leur grande diversité morphologique, les dents de sélaciens peuvent cependant être regroupées dans un nombre restreint de types dentaires, liés à des habitudes alimentaires communes, pour des formes pourtant bien différentes en terme de classification zoologique.

CAPPETTA (1986) a pu définir ainsi plusieurs types dentaires d'adaptations trophiques, qui correspondent aux stratégies adoptées par chacun de ces groupes pour maîtriser leur proie et se nourrir efficacement.

- Type agrippeur: Dents très nombreuses, en général d'assez petite taille, à couronne pointue, munie parfois de denticules latéraux. (Pachyscyllium, Squatina) (fig. 56A).
- Type arracheur: Dents à cuspide très effilée, avec souvent des denticules latéraux acérés. Ce type de denture se rapporte essentiellement aux représentants des Lamniformes et à certains Carcharhiniformes (*Carcharias*, *Isogomphodon*). (fig. 56B).
- Type coupeur au sens strict: Dents comprimées labio-lingualement et cuspide souvent très inclinée vers l'arrière. Les tranchants sont généralement denticulés, ce qui accroît considérablement leur efficacité fonctionnelle (Galeocerdo, Megaselachus...) (fig. 56C).
- Type coupeur-agrippeur: C'est un type dentaire particulièrement efficace: les dents à cuspides pointues de la mâchoire supérieure, retiennent la proie, celles qui sont aplaties (en lames de rasoir) de la mâchoire inférieure, peuvent la découper aisément. Ils sont représentés par la plupart des Carcharhiniformes et Squaliformes (Carcharhinus, Centrophorus) (fig. 56D).
- Type écraseur: Les petites dents juxtaposées, sont assemblées en quinconce pour constituer une plaque dentaire plus ou moins bosselée à chaque mâchoire. C'est un type particulier aux batoïdes (Raies): Rajidae, Dasyatidae femelles (fig. 55 A)
- Type broyeur: Concerne également les raies: les couronnes des dents sont soudées pour former un pavé dentaire assez régulier à chaque mâchoire. Celles-ci peuvent se refermer à la manière d'un étau et broyer des proies résistantes comme les mollusques bivalves et les crustacés (Myliobatidae) (fig. 55 B).

La répartition de ces types dentaires, pour le matériel de Cabrières est donnée dans le tableau 6.

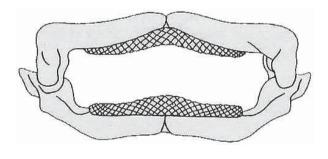
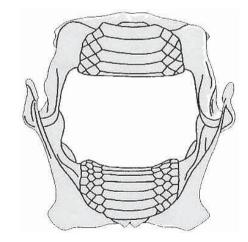


Fig. 55: Morphotypes dentaires chez les raies. [Redessiné d'après CAPPETTA, 1986] A: Type écraseur, Raja clavata. Actuel B: Type broyeur, Myliobatis aquila. Actuel



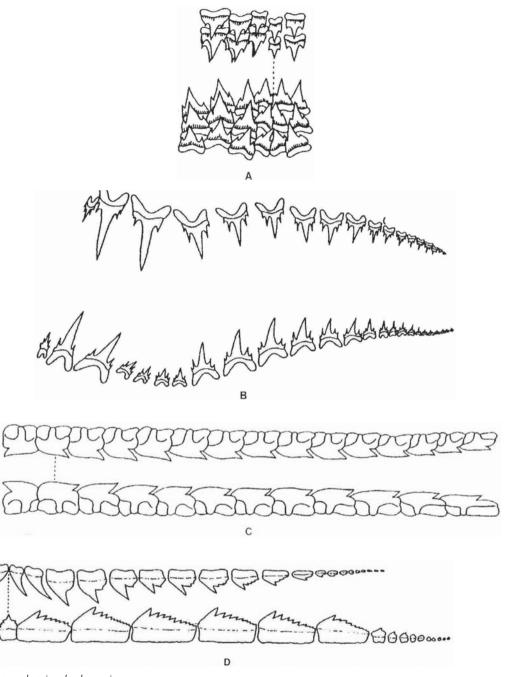


Fig. 56: Morphotypes dentaires chez les requins. [Redessiné d'après CAPPETTA, 1986]

- A: Type agrippeur, Scyliorhinus retifer. Actuel
- B: Type arracheur, Odontaspis ferox. Actuel
- C: Type coupeur, Squalus acanthias. Actuel
- D: Type coupeur-agrippeur, Hexanchus griseus. Actuel

4 - CONCLUSIONS

La découverte d'un matériel ichtyologique important dans les affleurements miocènes de Cabrières-d'Aigues (Vaucluse), a permis de dresser un inventaire faunique qui montre la richesse et la diversité des sélaciens ayant vécu dans le Luberon, au Serravallien supérieur, représentés par 42 genres, 49 espèces. Par comparaison, CAPPETTA (1970) a identifié dans les gisements un peu plus anciens de l'Hérault (Langhien), 34 genres et près d'une soixantaine d'espèces. Aujourd'hui, au large du Sénégal, dans un milieu tropical et subtropical analogue, on a dénombré 48 genres et une centaine d'espèces actuelles (BALBINO, 1995). En Méditerranée, 35 genres et prés d'une soixantaine d'espèces sont connus.

Néanmoins, compte tenu de la masse considérable de dents récoltées à Cabrières (51 000), une partie importante de ce matériel a été réservé pour une analyse plus précise: il s'agit de dents plus ou moins défectueuses ou incomplètes et de toute la microfaune, à détermination délicate (moins de 500 microns). Ces recherches en cours permettront sans doute de découvrir de nouvelles espèces qui pourront compléter ou même modifier ce premier inventaire.

Le cachet d'ensemble de la faune à sélaciens de Cabrières-d'Aigues correspond à un biotope caractéristique d'une zone tropicale à sub-tropicale actuelle. Tous les genres fossiles décrits existent encore de nos jours, sauf *Megascyliorhinus* et *Pachyscyllium* qui se sont éteints au Pliocène supérieur/Pléistocène.

La présence à Cabrières, de formes plus ou moins thermophiles (*Hemipristis, Mobula*), indique une température de l'eau encore relativement chaude, qui met en évidence l'évolution climatique et le rafraîchissement de la Méditerranée actuelle ou ces genres n'existent plus.

Enfin, des formes inédites ont été mises en évidence et décrites pour la première fois dans le Sud-est de la France: *Hexanchus*, *Scymnodon* (?) et *Iago* sp.

Les Élasmobranches du Luberon, il y a 11 à 16 millions d'années, furent les ultimes représentants de l'ichtyofaune de cette partie de la Provence. Le dernier cycle sédimentaire marin s'achève. Au Tortonien la mer se retire définitivement et permet l'émergence de l'anticlinal du Luberon. Après un épisode lacustre, un régime de dépôts continentaux s'installera au piémont de la montagne au Messinien. Dans la région de Cabrières-d'Aigues, les mammifères terrestres: Hipparions, Antilopes, Rhinocéros, Lions à dents de sabre, remplaceront, dans d'autres gisements, les Élasmobranches émigrés plus au Sud, en Méditerranée pour quelques-uns, ou dans la province océanique de l'Afrique occidentale pour la plupart.

Remerciements

J'adresse tous mes remerciements au Parc naturel régional du Luberon, en la personne de Madame Christine BALME, conservatrice de la Réserve naturelle géologique du Parc, qui m'a appuyé pour obtenir l'autorisation de prélèvements dans le périmètre de la Réserve.

À Monsieur le Maire de Cabrières-d'Aigues, Claude FAVET, qui m'a assuré de son soutien sur le territoire de sa commune.

Je suis particulièrement redevable à Monsieur Sylvain ADNET, ISE de Montpellier II, pour ses conseils, ses remarques, et les importantes remises à jour de quelques points de la systématique.

Je remercie également les amis de longue date, Jean-Paul BAUT, Bertrand GENAULT, membres associés à l'UMR 5125 Lyon I, et Francis BOUSSION, pour la documentation, les informations et les conseils dont j'ai pu bénéficier.

Mes remerciements également à Monsieur Lionel MICHAUD, géologue, directeur du Musée de géologie et d'ethnologie de La Roque-d'Anthéron, pour l'étude réalisée gracieusement sur la sédimentologie du site de Charrouyre à Cabrières.

À Alex HAIRABIAN, étudiant en thèse de géologie à l'Université de Provence (Marseille) qui m'a fait profiter de l'étude de stratigraphie séquentielle qu'il a réalisé sur les sites de Cabrières dans le cadre d'un stage au PNRL.

À Messieurs NOTONIER et TONETTO, de l'Université de Provence, à Marseille, qui ont réalisé les clichés MEB (Microscope électronique à balayage).

Enfin, je ne peux pas oublier la participation filiale de Cécile MARTEL-BRISSWALTER, ingénieur de recherche PhD, pour son aide à la mise en conformité scientifique du manuscrit.

Références bibliographiques

ADNET S., 2006. Nouvelles faunes de Sélaciens (Elasmobranchii, Neoselachii) de l'Éocène moyen des Landes (Sud-Ouest, France), Implication dans la connaissance des communautés de sélaciens d'eaux profondes. *Palaeo Ichthyologica*, n°10, pp. 5-128, 12 fig., 40 pls.

ADNET S., 2006. Biometric analysis of the teeth of fossil and recent hexanchid sharks and its taxonomic Implication. *Acta Paleontologica Polonica*, T.°5 I, n°3, pp. 477-488.

ADNET S., CAPPETTA H. & NAKAYA K., 2006. Dentition of etmopterid shark *Microscyllium* (Squaliformes) with comments on the fossil record of lanternsharks. *Cybium*, T. 30, n°4, pp. 305-312.

ADNET S. & MARTIN R.A., 2007. Increase of body size in sixgill sharks with change in diet as a possible background of their evolution. *Historical Biology*, *T.* 19, n°4, pp. 279-289.

ANTUNES M.T. & JONET S., 1970. Requins de l'Helvétien supérieur et du Tortonien de Lisbonne. Bulletin de l'Université de Lisbonne, n°2 (c), pp. 120-280.

ANTUNES M.T., 1972. Les squales (Crétacés et Tertiaire): intérêt pour la stratigraphie et sa problématique. Mémoire du Bureau de recherches géologiques et minières, Fr, n° 77, pp. 345-355.

ANTUNES M.T. & CAPPETTA H., 1999. A new shark, *Galeorhinus goncalvesi* nov. sp. (Triakidae, Carcharhiniformes) from the latest Miocene of Portugal. *Tertiary Research*, T. 19, n°3 & 4, pp. 101-106, 3 test-figs, 1 pl., Leiden May 1999.

ANTUNES M.T., BALBINO A.C. & CAPPETTA H., 1999. Sélaciens du Miocène terminal du bassin de l'Alvalade (Portugal), Essai de synthèse. *Ciências da Terra* (UNL), Lisboa, N° 13, pp. 115-129.

ANTUNES M.T. & BALBINO A.C., 2004. Os Carcharhiniformes (Chondrichthyes, Neoselachii) da Bacia de Alvalade (Portugal). Revista Espanola de Paleontologia, Vol. 19, n°1.

APPLEGATE S.P. & ESPINOSA-ARRUBARRENA L., 1996. The fossil history of Carcharodon and its possible ancestor, Cretolamna: a study in tooth identification. Edited by A. Peter Klimley, David G. Ainley, Academic Press Inc., pp. 19-36.

BALBINO A.C., 1995. Selaceos (Pisces) do Miocenico terminal da Bacia de Alvalade (Portugal), Sistematica, Ecologia, Paleoambientes, Comparação com faunas actuais. Dissertação apresentada à Universitade de Evora para obtenço do grau de Doutor em Geologia especialidade de Paleontologia e Estratigrafia.

BALBINO A.C. & CAPPETTA H., 2000. *Paragaleus antunensis* (Hemigaleidae, Carcharhiniformes) a new shark species from the latest Miocene of Portugal. *Tertiary Research*, T. 20, n° I-4, pp. I-6.

BARTHELT D., PFEIL F.H. & coll., 1991. Notizen zu einem Profil der Selachier-Fundstelle Walbertsweiler im Bereich der miozänen Oberen Meeresmolasse Süddeutslands. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A), n° 19, pp. 195-208.

BASS A.J., D'AUBREY J.-D. & KISTSANAMY N., 1975. Sharks of the east coast of southern Africa: V. The families Hexanchidae, Chlamydoselachidae, Heterodontidae, Pristiophoridae and Squatinidae. *Investigational Report, Oceanographic research institute of Durban (South Africa)*, n°43, pp. 1-50.

BASS A.J., D'AUBREY J.-D. & KISTSANAMY N., 1976. Sharks of the east coast of southern Africa: VI. The families Oxynotidae, Squalidae, Dalatiidae and Echinirhinidae. *Investigational Report, Oceanographic research institute of Durban (South Africa)*, n°45, pp. 1-102.

BAUT J.-P. & GENAULT B., 1995. Contribution à l'étude des Élasmobranches du Thanétien (Paléocène) du Bassin de Paris. *Professional Paper, Belgian Geological Survey,* n°278 [Élasmobranches et Stratigraphie (1994)], pp. 185-259.

BAUT J.-P. & GENAULT B., 1999. Les Élasmobranches des sables de Kerniel (Rupélien) à Gellik, Nord Est de la Belgique. *Memoirs of the Geological Survey of Belgium*, n°45.

BAUZA J. & PLANS J., 1973. Contribucion al conocimiento de la fauna ictiologica del Neogeno catalano Balear. *Boletin de la Sociedad de historia natural de Baleares*, pp. 72-131.

BAUZA J., QUINTERO I. & DE LA REVILLA J., 1963. Contribucion al conocimiento de la fauna ictiologica fosil de Espana. Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España, n°70, pp. 217-273.

BAUZA-RULLAN J., 1964. Fauna de las formaciones del Tertiario superior de la Puebla (Mallorca). Estudios Geologicos, Vol. XX, pp. 187-220.

BIGELOW H.B. & SCHROEDER W.C., 1948. Fishes of the Western North Atlantic. Sears foundation for marine Research, Yale University, pp. 1-575.

BIGELOW H.B. & SCHROEDER W.C., 1953. Fishes of the Western North Atlantic. Sears foundation for marine Research, Yale University, pp. 1-588.

BOLLIGERT., KINDLIMANN R. & WEGMÜLLER U., 1995. Die marinen Sedimente (jüngere OMM, St-Galler-Formation) am Südwesttrand der Hörnlischüttung (Ostschweiz) und die palökologische Interpretation ihres Fossilinhaltes. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, Vol. 88, n°3, pp. 885-909.

BOURDON J., 1999. A fossil Manta from the Early Pliocene (Zanclean) of North America. *Tertiary research*, T. 19, n°3 & 4, pp. 79-84.

BOUSSION F., 2000. Les Holocéphales des Faluns de Touraine. Association de recherche et d'étude minéralogique et paléontologique de l'Anjou (AREMPA), Octobre 2000.

BRGM (Bureau de recherches géologiques et minières), 1984. Synthèse géologique du Sud-est de la France (Paléogène: CAVELIER C. coordonnateur; Néogène: DEMARCQ G. & PERRIAUX J. coordonnateurs). *Mémoires du BRGM*, n° 125, pp. 389-519.

CADENAT J. & BLACHE J., 1981. Requins de Méditerranée et d'Atlantique, plus particulièrement de la côte occidentale d'Afrique. Éditions de l'Office de la recherche scientifique et technique d'outre mer, collection Faune tropicale, T. XXI, 330 p.

CAPPETTA H., GRANIER J. & LEDOUX J.-C., 1967. Deux faunes de Sélaciens du Miocène méditerranéen de France, et leur signification bathymétrique. *Comptes rendus sommaires de la Société géologique de France*, Fasc. 7, pp. 292-294.

CAPPETTA H., 1970. Les Sélaciens du Miocène de la région de Montpellier, *Paleovertebrata*, Mémoire extraordinaire, Montpellier, 140 p.

CAPPETTA H., 1973. Les Sélaciens du Burdigalien de Lespignan (Hérault). Géobios, n°6, Fasc. 3, pp. 211-223.

CAPPETTA H., 1975. Sélaciens et Holocéphales du Gargasien de la région de Gargas (Vaucluse). Géologie Méditerranéenne, T. II, n°3, pp. 115-133.

CAPPETTA H., 1986. Types dentaires adaptatifs chez les sélaciens actuels et post-paléozoïques. *Palaeovertebreta*, Vol. 16, n°2, pp. 58-76.

CAPPETTA H., 1987. *Handbook of paleoichthyology. Chondrichthyes II, Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii.* Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-New-York, 193 p.

CAPPETTA H. & NOLF D., 1991. Les sélaciens du Pliocène inférieur de Puget-sur-Argens (Sud-est de la France). *Palaeontographica Abteilung* A, 218, Lfg 1-3, Stuttgart, pp. 49-67.

CAPPETTA H., 2006. Fossilium Catalogus. I: Animalia. Elasmobranchii Post-Triadici (Index specierum et generum). Backhuys Publishers, Leiden, 472 pp.

CASIER E., 1947. Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii. Bulletin du Musée Royal d'Histoire naturelle de Belgique. Tome XXIII, n° 13, Bruxelles.

CASE G.R., 1980. A Selachian fauna from the Trent Formation, lower Miocene (Aquitanian) of Eastern North Carolina. *Palaeontographica Abteilung* (A), Vol. 171, Lfg 1-3, Stuttgart, pp. 75-103.

CIGALA-FULGOSI F., 1977. Heptranchias perlo (Bonnaterre), (Selachii, Hexanchudae) nel Serravalliano di Visiano (Modesano, Parma, Emilia occidentale): Considerazione tassonomiche e filogenetiche. Bolletino della Società Paleontologica italiana, Vol. 16, n°2, pp. 245-256.

CIGALA-FULGOSI F., 1986. A Deep Water Elasmobranch Fauna from a Lower Pliocène Outcropping (Northern Italy). *Indo-Pacific Fish Biology.* Edit. UYENO T., ARAI R., TANIUCHI T. & MATSUURA K., *Proceedings of the second international conference on Indo-Pacific Fisches. Ichthyological Society of Japan*, Tokyo, pp. 133-139.

CIGALA-FULGOSI F., 1995. Rare oceanic deep water squaloid sharks from the Lower Pliocene of the Northern Apennines (Parma Province, Italy). Bolletino della Società paleontologica Italiana, Vol. 34, n°3, pp. 301-322, 6 pls. Modena, Aprile 1996.

CLAUZON G., 1984. Évolution géodynamique d'une montagne provençale et de son piémont: l'exemple du Luberon. Montagnes et Piémont, Revue géographique des Pyrénées et du Sud Ouest, Toulouse, pp. 427-431.

COMASCHI-CARIA, 1973. I pesci del Miocene della Sardegna. Studi Sardi. pp. 1-33.

COMPAGNO L.J.V., 1999. in LEBRUN P., 2001. Requins, Raies et autres chondrichthyes fossiles. *Minéraux & Fossiles*, hors série n°12.

DEMARCQ & coll., 1971. Le Néogène rhodanien, Ve Congrès du Néogène méditerranéen. Documentation du Laboratoire géologique universitaire de Lyon. Hors série, 243 p.

FISCHER, 1878. Note paléontologique sur la molasse de Cucuron. *Bulletin de la Société géologique de France*, 3e série, T. 7, pp. 221-222.

FONTANNES F., 1878. Les terrains néogènes du plateau de Cucuron, Cadenet, Cabrières-d'Aigues. Études stratigraphiques et paléontologiques, T. IV, Paris, Savy Libraire.

GENAULT B., 1993. Contributions à l'étude des Élasmobranches Oligocène du Bassin de Paris. 2- Découverte de deux horizons à Élasmobranches dans le Stampien de la feuille géologique de Chartres. Cossmanniana, hors série n°2, pp. 13-36.

HAIRABIAN A., 2007. Stratigraphie séquentielle des terrains d'âge Langhien et Serravallien du Sud Luberon (secteur de Cabrières-d'Aigues, Vaucluse, Fr.). Rapport de stage effectué en collaboration avec le Parc naturel régional du Luberon (non publié), Université de Provence, pp. 1-35.

HERMAN J., 1972. Contribution à la connaissance de la faune ichtyologique des phosphates du Maroc. Annales de la Société géologique de Belgique, T. 95, pp. 271-284.

HERMAN J., 1974. Quelques restes de Sélaciens récoltés dans les sables du Kattendijk à Kallo. Bulletin de la Société belge de géologie, T. 83, fasc. 1, Bruxelles, pp. 15-31.

HERMAN J., 1979. Réflexions sur la systématique des Galeoidei et sur les affinités du genre *Cetorhinus* à l'occasion de la découverte d'éléments de la denture d'un exemplaire fossile dans les sables du Kattendijk à Kallo, (Pliocène inférieur, Belgique). *Annales de la Société géologique de Belgique*, T. 102, pp. 357-377.

HERMAN J., HOVESTADT-EULER M. & HOVESTADT D.C., 1987 à 2004: Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supra specific taxa of chondrichtyan fishes. *Bulletin de l'Institut royal des sciences naturelles de Belgique*:

1987, Partie A, Biologie 57, n° I, famille des Hexanchidae, p. 49-56

1988, Partie A, Biologie 58, n°2a, famille des Triakidae, p. 99-126

1989, Partie A, Biologie 59, n°3, famille des Squalidae, p. 101-157

1990, Partie A, Biologie 60, n°2b, famille des Scyliorhinidae, p. 181-230

1991, Partie A, Biologie 61, n°2c, famille des Hemigaleidae, p. 73-120

1992, Partie A, Biologie 62, n°4, familles des Ginglimostomatidae, Pristiophoridae, Squatinidae, p. 193-254

1993, Partie A, Biologie 63, n°6, famille des Cetorhinidae, p. 185-256

1994A, Partie A, Biologie 64, n° I, addendum, famille des Hexanchidae, p. 147-163

1994B, Partie B, Biologie 64, n° Ia, famille des Rajidae, p. 165-207

1995, Partie B, Biologie 65, n° 1b, famille des Rajidae, p. 237-307

1996, Partie B, Biologie 66, n° Ic, famille des Rajidae, p. 179-336

1997, Partie B, Biologie 67, n°2, famille des Pristidae, Rhinobatidae, p. 107-162

1998, Partie B, Biologie 68, n°4a famille des Dasyatidae, p. 145-197

2000, Partie B, Biologie 70, n°5 - 67, familles des Dasyatidae, des Myliobatidae

2001, Partie B, Biologie 71, n°5 - 35, familles des Callorynchidae, Rhinochimaeridae

2004, Partie B, Biologie 74, n°5 - 32, le genre Alopias

ITOÏGAWA J., NISHIMOTO H., KARASAWA H. & OKUMURA Y., 1985. Miocene fossils of the Mizunami group, central Japan. Monographs of the Mizunami fossils Museum, n°5.

JOLEAUD L., 1907. Géologie et paléontologie de la Plaine du Comtat et de ses abords: description des terrains néogènes, Fasc. I, François Seguin imprimeur-éditeur, Avignon, pp. 1-221.

JOLEAUD L., 1912. Géologie et paléontologie de la Plaine du Comtat et de ses abords: description des terrains néogènes, Fasc. II, Imprimerie Montane, Sicardi, et Valentin, Monpellier, pp. 255-276.

JONET S., 1964. Notes d'ichtyologie miocène portugaise, 1: Les Lamnidae. Boletim do Museu e Laboratório mineralógico e geológico da Universidade de Lisboa, T. 10, Fasc. 1, (1963-1964), pp. 29-44.

JONET S., 1966. Notes d'ichtyologie miocène, II: Les Carcharhinidae. Boletim do Museu e Laboratório mineralógico e geológico da Universidade de Lisboa, T. 10, pp. 65-88.

JONET S., 1968. Notes d'ichtyologie miocène portugaise.V: Quelques Batoïdes. Boletim da Sociedade geológica de Portugal, Lisbonne, Vol. XV, Fasc. I-II, pp. 233-257.

JONET S., 1976. Notes d'ichtyologie miocène. VII: La famille des Mobulidae au Portugal. Boletim da Sociedade geológica de Portugal, Lisbonne, T. 20, pp. 51-64.

KARASAWA H., 1989. Late Cenozoic Elasmobranchs from the Hokuriku district, central Japan. *The Science Reports of Kanasawa University*, Vol. XXXIV, n° I, pp. 1-57.

LANDINI W., 1977. Revisione degli "Ittiodontoliti pliocenici" della collezione Lawley. *Paleontographia italica*, Vol. LXX (n. ser. Vol. XL). Industrie grafiche V. Lischi & Figli, 135 p., 5 pl.

LEBRUN P., 2001. Requins, raies et autres chondrichthyes fossiles, Tome 1: Diversité, anatomie, classification et phylogenèse des requins et autres chondrichthyes. *Minéraux & Fossiles*, hors série n°12, 113 p.

LEDOUX J.-C., 1969. Les dents des Squalidae de la Méditerranée occidentale et de l'Atlantique nord-ouest africain. Vie et Milieu, série A: Biologie Marine, Vol. XXI, Fasc. 2A, pp. 306-362.

LEDOUX J.-C., 1972. Les Squalidae (Euselachii) Miocène des environs d'Avignon (Vaucluse). Documentation du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, n°52, pp. 133-175.

LERICHE M., 1906. Révision de la faune ichthyologique des terrains néogènes du Bassin du Rhône. Association française pour l'avancement des sciences, Compte rendu de la 35e session, Notes et Mémoires, Lyon, pp. 335-352.

LERICHE M., 1927. Les poissons de la Molasse Suisse. Mémoire de la Société paléontologique suisse. Vol. XLVI - XLVII, 119 p.

LIENAU H.W., 1987. Haie und Rochen aus dem Sylter Ober-Miozän. Ulrich von Hacht (Hrsg.) Fossilien von Sylt II, pp. 19-75.

MARSILI S., CARNEVALE G., DANESE E., BIANUCCI G. & LANDINI W., 2007. Vertébrés fossiles du Miocène inférieure de la Montagna della Maiella, Italie. *Annales de paléontologie, T.* 93, n° I, pp. 27-66.

MARSILI S., 2007, A new bathyal shark fauna from the Pleistocene sediments of Fiumefreddo (Sicily, Italy). *Geodiversitas*, *T*. 29, n°2, pp. 229-247.

MENDIOLA C., 1996. Rhincodon ferriolensis n. sp. (Neoselachii, Orectolobiformes, Rhincodopntidae) del Burdigaliense supérior de Elche (Sureste de Espana). Societa paleontologica d'Elx, n°2 (Septiembre 1996).

MENNESINI E., 1974. Ittiodontoliti delle formazioni Terziarie dell'arcipelago Maltese. Paleontographica italica, n°67, pp. 157-177.

NISHIMOTO H. & UJIHARA A., 1979. Fossil Elasmobranch assemblages from the Miocene Morozaki Group, Central Japon. Department of Earth Sciences, Nagoya University, Vol. 11-30, pp. 53-65.

NOLF D., 1988. Dents de requins et de raies du Tertiaire de la Belgique. Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles. pp. 1-183

PHILIPPE M., 1972. Le Burdigalien (Miocène) du plateau des Courennes (Vaucluse): Étude stratigraphique et paléontologique. Documents du Laboratoire de géologie de la faculté des sciences de Lyon, n°51, 275 p.

PRIEM F., 1912. Sur les poissons fossiles des terrains tertiaires supérieurs du Sud de la France. Bulletin de la Société géologique de France, série 4,T. XII, pp. 213-245.

PRINCIPI P., 1920. Ittiofauna fossile dell'Italia centrale. Bolletino della Societa geologica italiana, Vol. 39, pp. 85-113.

PURDY R.W., SCHNEIDER V.P., APPLEGATE S.P., McLELLAN J.H. MEYER R L. & SLAUGHTER B.H., 2001. The Neogène Sharks, Rays, and Bony Fishes from Lee Creek Mine, Aurora, North Carolina. *Smithonian contribution to paleobiology,* n° 90, Smithsonian Institution Press. Washington D.C., pp. 71-202, 84 fig.

REINECKET., MOTHS H., GRANT A. & BREITKREUZ H., 2005. Die Elasmobranchier des Norddeutschen Chattiums, insbesondere des Srenberger Gesteins (Eochattium, Oligozän). *Palaeontos*, n°8, I 35 p., I 5 figs., 3 tabl., 60 pl.

REINECKE T., VON DER HOCHT F. & GÜRS K., 2008. Die Elasmobranchier des Vierlandiums, Unteres Miozän, im Nordwesrdeutchen Becken aus Bohrungen und glaziofluviatilen Geröllen ("Holsteiner Gestein") der Vierlande-Feinsande (Holstein) und der Kakert-Schicten (Niederrhein). *Palaeontos*, n° 14, pp. 1-54, 7 figs., 4 tabl., 8 pl.

SIMEONIDIS N.K. & SCHULTZ O., 1968. Eine Miozäne Selachierfauna der Halbinsel Paliki (Kephallinia, Griechenland). Annales géologiques des pays helléniques. Athènes, Laboratoire de géologie de l'Université, pp. 153-167.

TOURNOUËR M., 1873. Sur les fossiles Miocènes de Cabrières-d'Aigues et du Mont Léberon (Vaucluse). Bulletin de la Société géologique de France, T. II, pp. 128-133.

VAN GREVELYNGHE G., DIRINGER A. & SERET B., 1999. *Tous les requins du Monde.* Encyclopédie du Naturaliste, Édit. Delachaux & Niestlé, Lausanne. 336 p.

VON DER HOCHT., 1986. Stand der Untersuchungen an der Chondrichtyes-Fauna des nordwestdeutschen Tertiärs. Gebrüder Borntaeger, Berlin, Stuttgart, pp. 503-509.

WARD D.J. & BONAVIA C.G., 2001. Additions to, and a review of, the Miocene shark and ray fauna of Malta. The central mediterranean Naturalist. Vol. 3, n°3, pp. 131-146 (December 2001), Malta.

YABE H. & HIRAYAMA R., 1998. Selachian fauna from the Upper Miocene Senhata Formation, Boso Peninsula, Central Japon. *Natural history research special issue*, n°5, pp. 33-61.

GLOSSAIRE

Anaulacorhize: voir encadré « Diversité morphologique... » et figure 8 page 16.

Anticlinal: série de couches sédimentaires pliées en accent circonflexe.

Apex: extrémité de la cuspide d'une dent.

Bathyal (adj.): désigne les milieux marins les plus profonds (de -200 à -3000 m).

Benthique (adj.): en rapport avec le fond des mers.

Bioclaste: roche composée de débris de fossiles plus ou moins contemporains des sédiments dans lesquels ils se trouvent.

Commissurales (dents): dents situées au fond de la mâchoire (à la commissure).

Démersal (adj.): caractérise les poissons qui vivent au-dessus du fond sans y être posé.

Détritique (adj.): désigne la zone littorale formée par les débris de l'érosion continentale.

Diagenèse: processus complexe qui transforme des dépôts sédimentaires en roches solides ou des organismes en fossiles.

Distal (adj.): voir encadré « Terminologie dentaire » et figure 10.

Eustatique: phénomène d'équilibre des variations du niveau marin entre transgressions et régressions des océans.

Faciès: aspect d'un terrain ou d'une couche sédimentaire déterminé par un certain nombre de caractères particuliers.

Glauconieux (adj.): désigne un sédiment à forte teneur en glauconie, un minéral vert bleuâtre à base de fer.

Hétérodontie: voir encadré « Diversité morphologique... » et figure 9 page 17.

Intertidal (adj.): relatif à l'espace côtier situé entre 2 marées (= estran).

Labiale: voir encadré « Terminologie dentaire » et figure 10.

Linguale: voir encadré « Terminologie dentaire » et figure 10.

Mésial: voir encadré « Terminologie dentaire » et figure 10.

Milieux marins: Backshore: arrière plage: zone littorale entre la haute mer et une marée exceptionnelle.

Foreshore: plage: zone entre basse mer et haute mer.

Shoreface: milieu marin d'avant côte: zone entre la basse mer et la limite d'action des vagues de beau

temps sur le fond.

Offshore: milieu marin du large.

Offshore supérieur: zone entre la limite d'action des vagues de beau temps et la limite d'action des

vagues de tempête sur le fond.

Offshore inférieur: zone de fond calme.

[D'après HOMEWOOD et al. (1992), in HAIRABIAN (2007)].

Molasse: formation sédimentaire provenant d'une forte accumulation de dépôts d'origine détritique.

Nectique (adj.): désigne les organismes aquatiques qui nagent pour se déplacer.

Néritique (adj.): relatif à la zone marine comprise entre la zone littorale et le rebord du plateau continental (autour de 200 m).

Orogenèse: processus de formation des montagnes.

Panchronique (adj.): désigne un organisme qui conserve des caractères constants pendant une longue période.

Pélagique (adj.): désigne un organisme marin qui nage ou qui flotte en pleines eaux.

Régression: retrait progressif de la mer qui laisse émerger de vastes zones continentales.

Sténotherme (adj.): concerne un milieu à conditions de température bien déterminées.

Subsidence: enfoncement lent et progressif d'un bassin d'accumulation sédimentaire.

Symphysaire (dent): dent antérieure positionnée à la jonction des 2 demi-mâchoires droite et gauche (symphyse).

Taphonomie: étude de ce que deviennent les organismes vivants après leur mort.

Tectonique: ensemble des phénomènes de déformation des terrains géologiques après leur dépôt.

Transgression: envahissement progressif de la mer qui recouvre de vastes zones continentales.

Trophique (adj.): concerne la nutrition des organismes.

Upwelling: courant d'eau océanique profonde qui remonte en surface.

Zoogène (adj.): relatif aux terrains constitués ou contenant des restes ou débris d'organismes.

LISTE DES FIGURES

Figures	Objets	Pages
Fig. 1	Coupe géologique Nord-Sud de Cabrières-d'Aigues à l'Étang de la Bonde	
Fig. 2	Reconstitution paléogéographique du Sud-Est de la France, au Serravalien-Tortonien	
Fig. 3	Localisation des sites de Cabrières-d'Aigues	
Fig. 4	Coupe stratigraphique simplifiée des dépôts sédimentaires de Cabrières (Raoux)	
Fig. 5	Niveau fossilifère (en creux) du site de Charrouyre à Cabrières-d'Aigues	
Fig. 6	Niveau fossilifère (en creux) du site de l'Escalette à Cabrières-d'Aigues	
Fig. 7	Rotation des files dentaires	
Fig. 8	Types de vascularisation chez les sélaciens	
Fig. 9	Mâchoire type d'un requin (Hexanchus)	
Fig. 10	Terminologie dentaire	18
Fig. 11	Heptranchias perlo. Requin perlon (2 m)	
Fig. 12	Hexanchus griseus. Requin griset (5 m maxi.)	
Fig. 13	Notorynchus cepedianus. Requin plat-nez (3 m maxi.)	
Fig. 14	Squalus acanthias. Aiguillat commun (1 m 60 maxi.)	
Fig. 15	Centrophorus granulosus. Requin chagrin commun (1 m 50)	
Fig. 16	Scymnodon? - Dent supérieure, Miocène de Cabrières-d'Aigues	
Fig. 17	Scymnodon ringens - Dent supérieure (LEDOUX, 1969). Actuel	23
Fig. 18	Scymnodalatias garricki. Squale grogneur (1 m)	
Fig. 19	Dalatias licha. Requin liche (2 m maxi.)	24
Fig. 20	Isistius brasiliensis. Squalelet féroce (# 0 m 50)	25
Fig. 21	Pristiophorus nudipinis. Requin scie (1 m 20)	
Fig. 22	Squatina squatina. Ange de mer commun (2 m 50 maxi.)	
Fig. 23	Carcharias taurus. Requin taureau (2 à 3 m)	27
Fig. 24	Alopias vulpinus. Requin renard (6 m maxi.)	
Fig. 25	Cetorhinus maximus. Requin pélerin (12 m)	29
Fig. 26	Megaselachus megalodon - Reconstitution grandeur nature. Miocène de Cabrières	29
Fig. 27	Carcharodon carcharias. Grand Requin blanc (8 m)	
Fig. 28	Isurus oxyrinchus. Requin mako (4 m maxi.)	31
Fig. 29	Scyliorhinus stellaris. Grande Roussette (2 m maxi.)	32
Fig. 30	Galeorhinus galeus. Requin-hâ (2 m maxi.)	33
Fig. 31	Iago sp Dent latérale. Miocène de Cabrières-Charrouyre	
Fig. 32	Iago sp Dent latéro-antérieure. Eocène d'Angoumé (Landes). (S. ADNET, 2006)	
Fig. 33	Iago omanensis. Requin-hâ à gros yeux (0 m 60)	34
Fig. 34	Triakis semifasciata. Virli léopard (1 m 80)	35
Fig. 35	Chaenogaleus macrostoma. Milandre harpon (1 m max.)	36
Fig. 36	Hemipristis elongatus. Milandre chicor (2 m 40 maxi.)	36
Fig. 37	Paragaleus pectoralis. Milandre jaune (1 m 40 maxi.)	
Fig. 38	Carcharhinus falciformis. Requin soyeux (2 m)	38
Fig. 39	Galeocerdo cuvieri. Requin tigre (4 à 7 m)	
Fig. 40	Isogomphodon oxyrinchus. Requin bécune (1 m 50 maxi.)	
Fig. 41	Rhizoprionodon acutus. Requin museau pointu (1 m 80)	40
Fig. 42	Sphyrna lewini. Requin marteau halicorne (3 m)	41
Fig. 43	Évolution de la denture chez les Batomorphes	42

Fig. 44	Pristis perotteti. Poisson-scie à long rostre (3 à 4 m)
Fig. 45	Rynchobatus djiddensis. Grande Raie-guitare (2-3 m)
Fig. 46	Raja clavata. Raie bouclée (0 m 85)
Fig. 47	Dasyatis centroura. Pastenague (# 1 m)
Fig. 48	Myliobatis aquila. Aigle de mer (# 1 m)
Fig. 49	Aetobatus narinari. Raie léopard (# 2 m)
Fig. 50	Myliobatis goodei. Raie aigle (1 m maxi.)
Fig. 51	Rhinoptera bonasus. Aigle de mer (0 m 60)
Fig. 52	Mobula hypostoma. Raie cornue (# 1 m 20)
Fig. 53	Aetomylaeus maculatus. Plaque dentaire inférieure. Actuel
Fig. 54	Chimaera monstrosa. Chimère (1 m)
Fig. 55	Morphotypes dentaires chez les raies
Fig. 56	Morphotypes dentaires chez les requins
Planches	Pl. 1 à 10
LISTE DE	S TABLEAUX
Tableaux	Objets Pages
Tab. 1	Position du Langhien-Serravallien de Cabrières dans l'échelle des temps géologiques 12
Tab. 2	Récapitulation des tonnages de sédiment et matériel récolté à Cabrières
Tab. 3 a	Inventaire récapitulatif des Élasmobranches de Cabrières-d'Aigues (requins)
Tab. 3 b	Inventaire récapitulatif des Élasmobranches de Cabrières-d'Aigues (raies et chimères) 51
Tab. 4	Répartition numérique des dents de requins pour l'ensemble des gisements52
Tab. 5	Biologie et fréquence des Élasmobranches de Cabrières
Tab. 6	Répartition par types dentaires des requins de Cabrières
ANNEXE	is s
Ann. I	Répartition paléogéographique mondiale des Élasmobranches miocènes
Ann. II	Étude de trois échantillons de molasse miocène de Cabrières-d'Aigues (L. MICHAUD) 75

ANNEXE I REPARTITION PALEOGEOGRAPHIQUE MONDIALE DES ÉLASMOBRANCHES MIOCENES

1 : Cabrières-d'Aigues - 2 : France sud - 3 : Belgique, Hollande - 4 : Allemagne du nord - 5 : Allemagne du sud, Autriche - 6 : Suisse - 7 : Italie (dont Sardaigne), Malte - 8 : Espagne - 9 : Portugal - 10 : Afrique (nord et ouest) - 11 : Amérique du nord - 12 : Amérique du sud (Pérou, Argentine, Équateur) - 13 : Japon - 14 : Inde - 15 : Australie, Nouvelle-Zélande - 16 : Autres (Java, Grèce, Pologne)

Genre	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
						Rec	quins									
Chlamydoselachus					+		+				+					
Hexanchus	+		+	+	+		+		+				+			
Notorynchus	+	+		+	+	+	+	+	+		+				+	
Heptranchias	+	+			+		+		+							
Paraheptranchias		+			+											
Echinorhinus				+	+			+			+	+				
Paraechinorhinus											+					
Centrophorus	+	+			+	+										
Centroscymnus					+								+			
Deania		+			+	+	+		+					+		
Squalus	+	+	+	1+1	1+1	+			+		+		+			
Etmopterus		+			+	+	+									
Oxynotus		+	+								+					
Scymnodon	+						+									
Somniosus			+										+			
Dalatias	+	+					+						+	+	+	
Isistius	+	+	+		+	+			+			+	+			
Squaliolus		+			+	+	+									
Pliotrema										+						
Pristiophorus	+	+	1+1	1+1	+				+		+	+	+			
Squatina	+	+	1+	+	+	+	+	+	+		+		+			
Heterodontus											+	+			+	
Ginglymostoma		+			+			+	+	+						
Rhincodon	+	+									+					
Carcharias	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		+			+
Megachasma											+					
Mitsukurina		+			+	+				+						
Pseudocarcharias					+				+							
Megaselechus	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+

Genre	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
					R	Lequir	ıs (su	ite)								
Cosmopolitodus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
Isurus ?	+	+														
Lamna		+	+		+											
Paratodus			+	+		+	+		+		+		+			
Alopias	+	+			+	+	+		+		+		+	+		
Cetorhinus	+	+	+	+	+	+					+		+			
Galeus		1+1														
Megascyliorhinus	+	+			+				+			+	+		+	
Pachyscillium	+	+	+	+	+	+		+	+		+		+			
« Scyliorhinus »	+	+			+											
Premontreia									+							
Asymbolus						+										
Galeorhinus	+	+	+					+	+		+		+			
Mustelus			+	+	+				+		+					
Triakis		+			+				+							
Hypogaleus											+					
Iago	+	+		+	+	+	+		+							
Chaenogaleus	+	+			+	+		+	+		+					+
Paragaleus	+	+			+				+	+	+					
Hemipristis	+	+			+	+	+	+	+	+	+		+		+	+
Isogomphodon	+	+			+	+			+	+	+					
Carcharhinus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Galeocerdo	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+
Negaprion		1+				+			+	+	+	+	+			
Physogaleus		1+		+	+				+		+					
Rhizoprionodon	+	+	+	+	+	+			+	+	+					
Sphyrna	+	+		+	+		+	+	+	+	+		+			
						R	aies									
Rynchobatus	+	+			+	+			+		+		+			
Rhinobatos		+			+				+		+			+		
Dipturus	+	+		+	+	+	+	+	+				+			
Raja	+	+		+	+	+	+	+	+				+			
Anoxypristis									+							
Pristis	+	1+			+	1+			+	+						
Torpedo		+		+		+			+							
Dasyatis	+	+		+	+	+		+	+		+		+			+

Genre	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
						Raies	(suit	e)								
Taeniura									+							
Gymnura		+			+	+			+							
Aetobatus	+	+			+	+	+	+	+	+	+		+			
Myliobatis	+	+		+	+	+	+	1+	+	+	+				+	
Rhinoptera	+	+			+	+	+		+	+	+		+			
Manta		+							+		+					
Mobula	+	+			+				+		+			+		+
Plinthicus		+									+					
Pteromylaeus	+	+							+	+	+					
						Chi	mères									
Chimaera	+	+				+										
						To	TAUX									
Total genres : 75	42	57	16	25	50	37	26	20	47	19	42	11	28	8	9	9
100%	56%	76%	21%	33%	67%	49%	35%	27%	63%	25%	56%	15%	37%	11%	12%	12%

Rappel des références bibliographiques

		Kappei des reierences dibilographiques
1	Cabrières-d'Aigues	Collection de l'auteur.
2	France sud	Cappetta, 1967, 1970, 1973; Joleaud, 1907, 1912; Ledoux 1972; Leriche 1906; Philippe, 1972; Priem, 1912
3	Belgique, Hollande	Cappetta, 1987; Herman, 1974
4	Allemagne du nord	Lienau, 1987, 1992; Von der Hocht, 1986; Reinecke et al., 2008
5	Allemagne du sud, Autriche	Barthelt & Pfeil 1991; Cappetta 1987
6	Suisse	Bolliger et al., 1995; Leriche 1927
7	Italie (dont Sardaigne), Malte	Cigala-Fulgosi, 1977; Principi, 1920; Mennesini, 1968, 1974; Cappetta, 1987
8	Espagne	Bauza et al., 1963; Bauza-Rullan, 1964; Bauza-Plans, 1973
9	Portugal	Antunes & Jonet, 1970; Antunes <i>et al.</i> , 1999; Balbino & Cappetta, 2000; Balbino, 1995; Jonet, 1964, 1966, 1968; Cappetta, 1987
10	Afrique (nord et ouest)	Antunes, 1963, 1978; Cappetta, 1987
11	Amérique du nord	Bourdon, 1999; Case, 1980; Purdy et al., 2001; Cappetta, 1987
12	Amérique du sud (Pérou, Argentine, Équateur)	Antunes, 1969; Cappetta, 1987
13	Japon	Itoïgawa, 1985 ; Karasawa, 1989 ; Nishimoto <i>et al.</i> , 1979 ; Yabe <i>et al.</i> , 1998 ; Cappetta, 1987
14	Inde	Cappetta, 1987
15	Australie, Nouvelle- Zélande	Cappetta, 1987
16	Autres (Java, Grèce Pologne)	Cappetta, 1987 ; Simeonidis & Schultz, 1968

ANNEXE II

Études de trois échantillons de molasse miocène de Cabrières-d'Aigues (Vaucluse) (Extraits)

Lionel MICHAUD

(Université Aix-Marseille)

Afin de mieux comprendre l'environnement des formations miocènes de Cabrières-d'Aigues, nous avons tenté d'en caractériser quelques particularités sédimentologiques. Nous avons tenté de savoir :

- s'il existait des différences entre les niveaux fossilifères à dents de squales (couche B, site de Charrouye) et les horizons moins riches sus et sous-jacents (couches A et C);
- s'il existait des différences sédimentologiques au sein de la molasse, entre le faciès gris-vert inférieur et le faciès jaune supérieur.

1 - Analyses granulométriques

Les analyses granulométriques ont porté sur les échantillons meubles, elles ont été réalisées à sec sur une colonne de tamis Afnor, à l'aide d'un agitateur vibratoire (durée d'agitation = 20 minutes). Les refus de chaque tamis ont été pesés après un ultime délitage manuel sur colonne.

Les résultats ont été portés dans le tableau 1.

Taille en mm	A2	В3	D3	Granulométrio
0,63	0,27	3,63	2,1	grossiers
0,50	0,43	5,69	1,89	grossiers
0,40	0,82	6,47	3,85	
0,315	1,48	14,18	6,75	moyens
0,250	5,07	26,8	25,18	
0,200	10,22	11,33	13,48	
0,160	14,21	7,28	10,03	fins
0,125	16,91	8,15	11,1	
0,100	4,27	1,19	3,11	
0,080	14,89	5	4,61	très fins
0,063	11,07	5	5,23	
0,050	5	3,71	5,16	silts
<0,050	15,36	1,57	7,5	SIItS

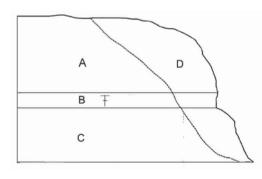


Schéma du site de Charrouyre à Cabrières-d'Aigues. (Vue frontale)

- A Niveau supérieur (faciès gris).
- B Niveau à dents de squales (faciès gris).
- C Niveau inférieur (faciès gris).
- D Niveaux à faciès jaune.

Les courbes granulométriques cumulatives et les histogrammes correspondants ont été construits. On constate que:

Il n'existe pas de différences significatives entre les faciès gris et jaune, les courbes sont déplacées vers les petites granulométries, leur morphologie est moins redressée que celle des sédiments franchement marins. La taille moyenne des grains est sensiblement plus élevée dans les faciès gris. Ce caractère, de même que les petites variations de paramètres (triage...), pourraient être liés à l'oxydation du faciès jaune, phénomène intervenant sur les phases minéralogiques fragiles, présentent dans la molasse (dissolution de ciment, dissolution de grains...), et favorisant la désolidarisation des grains cimentés, au cours du tamisage.

Les histogrammes sont proches, ils montrent deux populations de grains, une bien centrée sur 0,25 mm, l'autre plus diffuse dans le domaine des faibles granulométries. On observe une très grande similitude entre les histogrammes des échantillons D3 et B3, les indices mesurés sont proches. Dans le cas de l'échantillon A2, l'histogramme est différent et nettement décalé dans le domaine des grains très fins.

Les molasses de Cabrières-d'Aigues possèdent une fraction détritique de grains de sables de granulométrie moyenne à fine pour les échantillons de la couche fossilifère à dents de squales, et fine à très fine pour les échantillons sous-jacents. Ce matériel est bien classé, avec un classement maximum du coté des plus grosses particules. La morphologie des courbes cumulatives est plus relevée que celle de sédiments fluviatiles dont le polyphasage est plus marqué, elle est moins relevée que celle des sédiments franchement marins.

Il s'agit donc plutôt de sédiments de type deltaïque, éloignés de la source fluviatile comme le montre le caractère bien trié du matériel.

Il existe une évolution au sein même de la série étudiée, avec des sédiments fins à très fins en base (A2), devenant plus grossiers au dessus (B3 et D3). Ce matériel est recoupé par une zone d'oxydation, à l'origine d'une différence de faciès (gris et jaune).

2 - Analyse minéralogique de la fraction argileuse.

La fraction argileuse a été étudiée par diffraction de rayons X, elle permet parfois de préciser les conditions paléoclimatiques relatives à l'arrière pays (H. CHAMLEY), et complète les informations sédimentologiques obtenues à partir de la fraction plus grossière.

Chaque échantillon a été décalcifié avant d'être mis en suspension pendant 4 heures. Pipeté, le matériel a du être centrifugé pour constituer le culot argileux (fraction <2µm). Trois lames ont été réalisées afin d'effectuer les traitements nécessaires pour la bonne identification des composants minéraux: traitement normal, hydrazine (sous vide) et éthylène-glycol (sous vide). Les résultats obtenus ont été reportés dans le tableau 2.

On observe une grande homogénéité des résultats; il n'existe pas de modification des conditions paléoclimatiques identifiables par les minéraux argileux, entre les couches inférieures et les couches fossilifères à dents de squales, dans le profil étudié.

Le climat devait être chaud, avec des saisons contrastées favorisant la formation de smectites, lesquelles montrent des pics bien développés. Ces smectites sont bien cristallisées, elles semblent plutôt signer des zones de néoformation synsédimentaires dans un arrière pays plat, plutôt qu'une reprise de dépôts à smectites plus anciens. Il existe une fraction de minéraux primaires (jusqu'à 30%, illite et chlorite) signant l'existence de petits reliefs ou de zones en voie d'érosion plus ou moins éloignées.

Les smectites dominent largement sur les minéraux primaires.

Échantillon	type d'argile	pourcentage		
	smectites	75%		
A2	illite	20%		
	chlorite	5%		
	smectites	70%		
В3	illites	25%		
	chlorite	5%		
	smectites	75%		
D3	illite	20%		
	chlorite	5%		

PLANCHE I

Fig. 1-2: *Hexanchus* sp. (photos MEB)

Cab 201, Charrouyre: 1 dent latérale inférieure, face lingale Cab 801, Le Loup: 2, dent latérale inférieure, face lingale

Fig. 3-9: Notorynchus primigenius (Agassiz, 1853)

Cab 204a, Charrouyre: 3, dent latérale inférieure, face linguale (larg. = 25 mm) Cab 204b, Charrouyre: 4, dent latérale inférieure, face labiale (larg. = 25 mm) Cab 301, Escalette: 5, dent symphysaire, face linguale (larg. = 14 mm) Cab 401, Raoux: 6, dent symphysaire, face linguale (larg. = 18 mm) Cab 402a, Raoux: 7, dent latérale sup., face linguale (h = 17 mm) Cab 402b, Raoux: 8, dent antérieure sup., face linguale (h = 14 mm)

Cab 805, Le Loup: 9, dent commissurale (photo MEB)

Fig. 10: Squalus sp.

Cab 212a, Charrouyre: dents latérales, face linguale (h = 4 mm)

Fig. 11: Scymnorhinus cf. licha

Cab 310 Escalette: dent latérale inférieure, face labiale, (x 4)

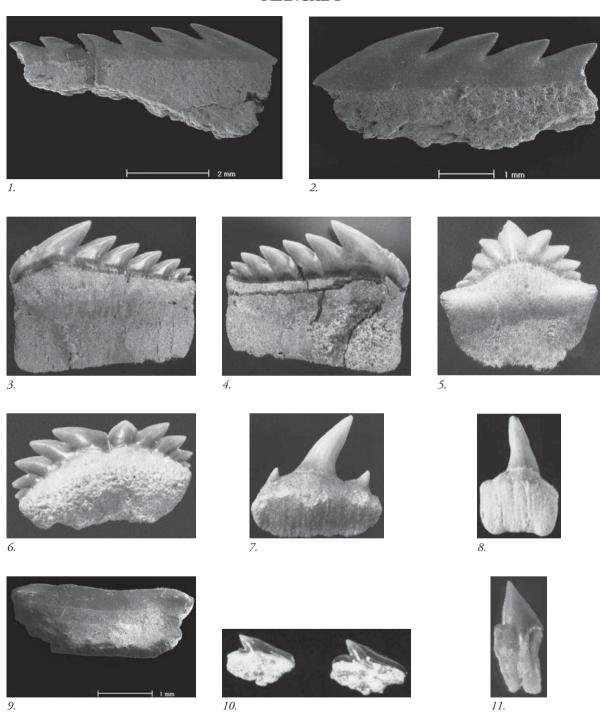


Fig. 1: Heptranchias sp.

Cab 208a-b, Charrouyre: dents latérales inférieures, face linguale

(a: h = 5 mm, larg. = 6 mm; b: h = 3 mm, larg = 5 mm)

Fig. 2: Pristiphorus suevicus Jaeckel, 1890

Cab $2\overline{17}$, Charrouyre: dent rostrale (L = 9 mm)

Fig. 3-7: Centrophorus cf. granulosus Müller & Henle, 1837, (photos MEB sauf 3)

Cab 210a-b, Charrouyre: 3, dents inférieures, face linguale (h = 5 mm)

Cab 106, Charrouyre: 4, dent antérieure, face linguale Cab 213, Charrouyre: 5, dent supérieure, face linguale Cab 209, Charrouyre: 6, dent supérieure, face linguale Cab 211, Charrouyre: 7, dent latérale, face linguale

Fig. 8: Isistius triangulus Probst, 1879

Cab 215a-b, Charrouyre: dent inférieure, a: face linguale; b: face labiale (h = 6 mm)

Fig. 9: Carcharbinus priscus Agassiz 1843b (photo MEB)

Cab 220, Charrouyre: dent symphysaire

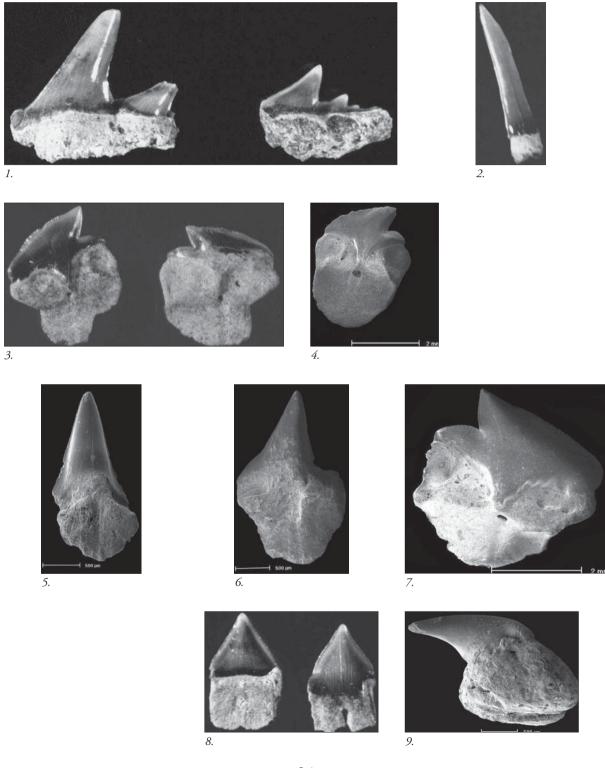


Fig. 1-3: Cetorhinus parvus Leriche, 1906

Cab 243, Cĥarrouyre: 1, branchiospines (L = 10 mm) Cab 344, Escalette: 2, dent orale, face linguale (h = 4 mm) Cab 244, Charrouyre: 3, dent orale, face linguale (h = 4 mm)

Fig. 4: Squatina subserratta Munster, 1846

Cab 219, Charrouyre: dent, face linguale (h = 7 mm)

Fig. 5: Megaselachus megalodon, Agassiz 1843

Cab 338, Escalette: apex, face linguale (fragment: h = 25 mm)

Fig. 6-9: Carcharias acutissima Agassiz, 1844

Cab 224, Charrouyre: 6, dent antérieure lisse, face linguale (h = 19 mm)
Cab 225, Charrouyre: 7, dent antérieure striée, face linguale (h = 20 mm)
Cab 223a-b-c, Charrouyre: 8, dents postérieures, face linguale (a-b-c: h = 3 mm)
Cab 222a-b-c, Charrouyre: 9, dents intermédiaires, face linguale (h = a: 3 mm; b: 4 mm; c: 7 mm)

Fig. 10-11: Lamnidae gen. et spec. indéterminés

Cab 289a-b, Charrouyre: dents latérales; 10: face labiale; 11: face linguale (h = 7 mm)

Fig. 12: *Alopias* aff. *vulpinus* (Leriche, 1909)

Cab 241a-b, Charrouyre: dents latérales; a: face labiale; b: face linguale (h = 7 mm)

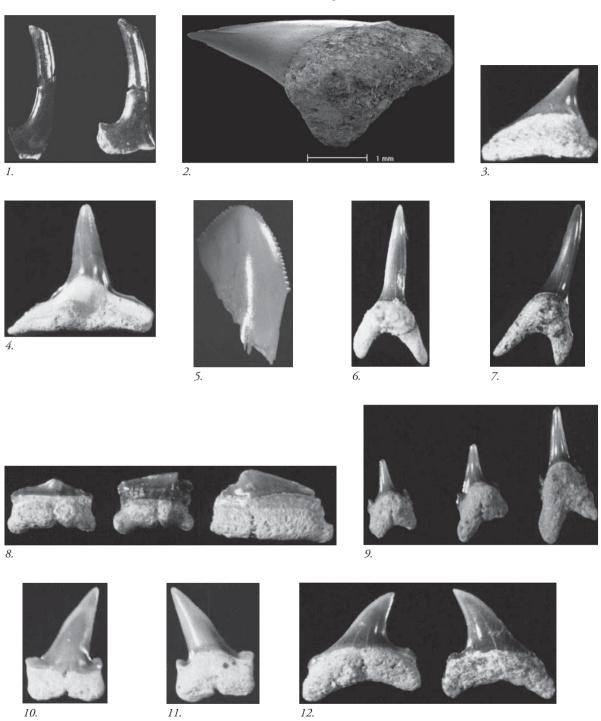


Fig. 1-3: Carcharias accutissima Agassiz, 1844

Cab 228a-b, Charrouyre: 4, dents inférieures, face linguale (h = a: 1,5 cm; b = 25 mm)

Cab 221a-b, Charrouyre: 5, dents parasymphysaires, profil (h = a-b: 25 mm)

Cab 227 a-b-c, Charrouyre: 6, dents latérales supérieures, face linguale (h = 15 - 12 - 10 mm)

Fig. 4: *Megascyliorhinus miocaenicus* Antunes & Jonet, 1970

Cab 251, Charrouyre: dent, vue de profil (h = 8 mm)

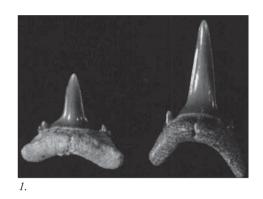
Fig 5-6: **Cosmopolitodus hastalis** (Agassiz, 1843)

Cab 235, Charrouyre: 5, dent supérieure, face linguale (h = 50 mm)

Cab 236, Charrouyre: 6, dent inférieure, face linguale (h = 20 mm)

Fig 7: *Isurus desori* (Sismonda, 1849)?

Cab 238, Charrouyre: dent, face linguale (h = 25 mm)



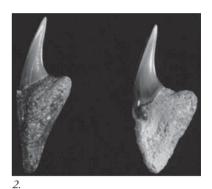












Fig. 1: **Pachyscyllium dachiardi** Lawley, 1876b
Cab 247a-b-c, Charrouyre: dents latérales, face linguale (h = 2,5 mm - 3,5 mm - 3 mm)

Fig. 2-4: "Scyliorhinus" joleaudi Cappetta 1970 Cab 250a-b, Charrouyre: 2 et 3, dents, face linguale (photos MEB) Cab 248a-b, Charrouyre: 4, dents latérales, face linguale (h = 2,5 mm)

Fig. 5-7: *Galeorhinus goncalvesi* Antunes, Balbino & Cappetta, 1999
Cab 255a-b-c, Charrouyre: 5, dents latérales, face linguale (h = c: 3,7 mm)
Cab 254a-b, Charrouyre: 6, dents symphysaires (h = b: 4,6 mm)
Cab 254c, Charrouyre: 7, dent symphysaire. (photo MEB)

Fig. 8-10: *Iago angustidens* Cappetta, 1973
Cab 259a-b, Charrouyre: 8, dents latérales, face linguale (h = 2,5 mm)
Cab 259c, Charrouyre: 9, dent latérale, face linguale (larg = 9 mm; h = 5 mm)
Cab 260b, Charrouyre: 10, dent latérale, face linguale (photo MEB)

Fig. 11-13: *Iago* sp., (photo MEB)

Cab 258a-b-c, Charrouyre: dents latérales; 11, face labiale; 12-13, face linguale

Fig 14: **Scymnodon?**Cab 108, Charrouyre: dent supérieure, face linguale (Photo MEB)

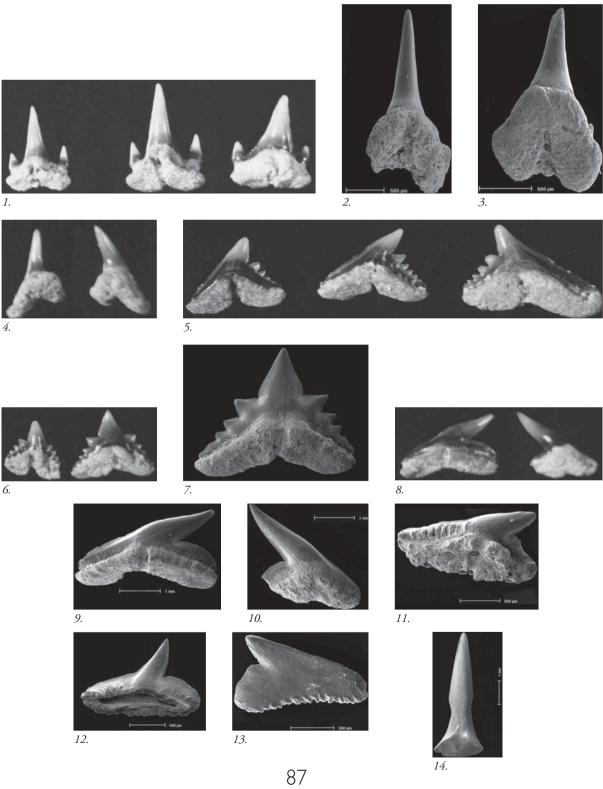


Fig. 1-3: *Chaenogaleus affinis* (Probst, 1879)

Cab 264a-d, Charrouyre: 1, dents supérieures, face linguale (h = 6,5 mm) Cab 263a-b, Charrouyre: 2, dents latérales, face linguale (h = 5 mm) Cab 265b, Charrouyre: 3, dent supérieure, profil. (photo MEB)

Fig. 4: Paragaleus pulchellus (Jonet, 1966)

Cab 261a-b-c, Charrouyre: dents inférieures, face linguale (h = 5,5 mm)

Fig. 5-6: *Hemipristis serra* Agassiz, 1843

Cab 266, Charrouyre: 5, dent supérieure, face linguale (h = 20 mm) Cab 267, Charrouyre: 6, dent antérieure, profil (h = 23 mm)

Fig. 7: Galeocerdo aduncus Agassiz, 1843

Cab 292, Charrouyre: dent, face linguale (h = 12 mm)

Fig. 8-9: *Isogomphodon acuarius* (Probst, 1879)

Cab 270, Charrouyre: 8, dent supérieure, face linguale (h = 8 mm)

Cab 273a-d, Charrouyre: 9, dents inférieures, face linguale (a: h = 5,6 mm; b-c: h = 8 mm)

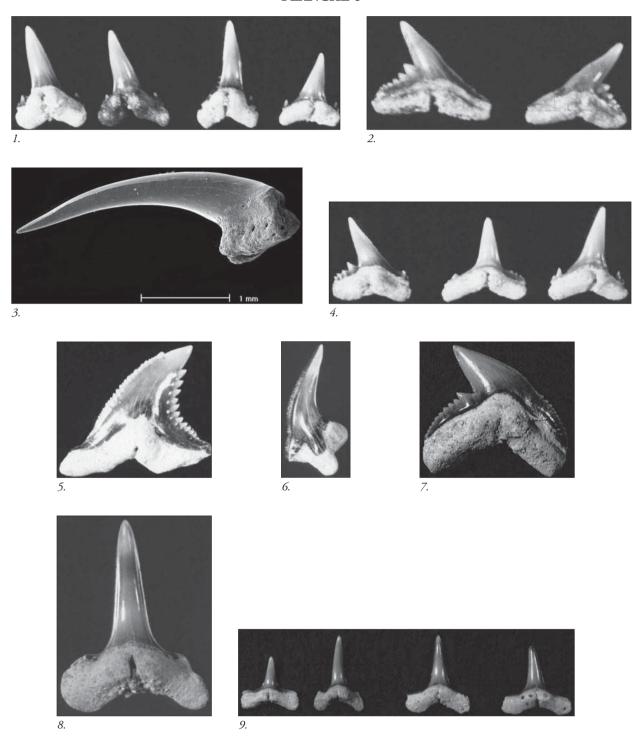


Fig. 1-3: Carcharbinus priscus (Agassiz, 1843)

Cab 284, Charrouyre: 1, dent inférieure, face linguale (h = 8,8 mm)

Cab 280, et Cab 281, Charrouyre: 2-3, dents latérales supérieures, face linguale (h = 5 mm)

Fig. 4: Sphyrna sp.

Cab 298a-c, Charrouyre: dents latérales supérieures, face linguale (h = 5,7 mm)

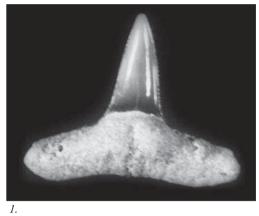
Fig. 5: *Rhizoprionodon fischeuri* (Joleaud, 1912)

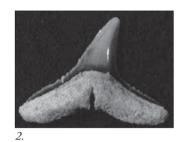
Cab 294a-f, Charrouyre: dents latérales supérieures., face linguale (f: h = 4,8 mm)

Fig. 6-7: **Dasyatis rugosa** (Probst, 1877)

Cab 2124a-b, Charrouyre: 6, dents de femelle, face postérieure (a: h = 4,5 mm)

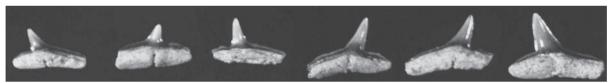
Cab 2122a-b, Charrouyre: 7, dents de mâle, vue de profil (b: h = 4,5 mm)

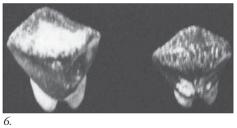










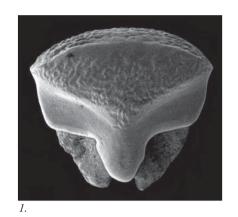


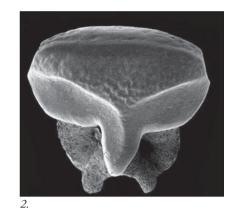


- Fig. 1-2: *Rynchobatus pristinus* (Probst, 1877), (Photos MEB) Cab 2111a-b, Charrouyre: dents face postérieure
- Fig. 3 & 5: *Aetobatus arcuatus* (Agassiz, 1843)

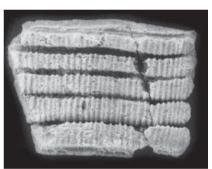
 Cab 2147, Charrouyre: 3, dent inférieure, face basiliaire (h = 42 mm)

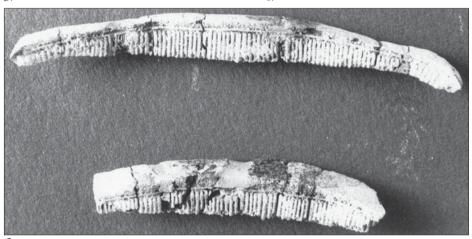
 Cab 2146a-b, Charrouyre: 5, dents supérieures, face basiliaire (larg.: a = 61 mm; b = 40 mm)
- Fig. 4: *Myliobatis* sp. Cab 3126, Escalette: pavé dentaire, face basiliare (larg. = 35 mm, h = 25 mm)











5.

Fig. 1-2: *Dipturus olisiponensis* Jonet, 1968 (Photo MEB)
Cab 2115a, Charrouyre: 1, face basiliaire de la racine
Cab 2115b, Charrouyre: 2, dent, face occlusale

Fig 3: *Raja gentili* Joleaud, 1912 (photo MEB) Cab 2117 Charrouyre: dent face postérieure

Fig. 4: **Batoïde indéterminé** (photo MEB) Cab 3122, Escalette: dent face occlusale

Fig. 5-6: *Mobula loupianensis* Cappetta, 1970, (Photos MEB) Cab 2135, Charrouyre: 5, dent latérale Cab 2136, Charrouyre: 6, dent face postérieure

Fig. 7: **Dasyatis cavernosa** (Probst, 1877), (photo MEB) Cab 2121, Charrouyre: dent de mâle, profil

Fig. 8: **Denticule dermique** de Batoïde (photo MEB) Charrouyre Cab 2142 : Face zénithale

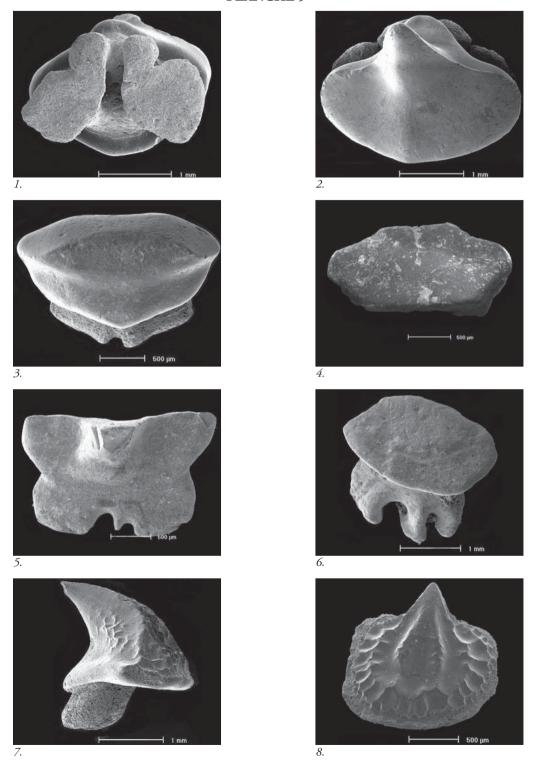


Fig. 1: Squalus sp.
Cab 212, Charrouyre: dent inférieure, face linguale (h = 3 mm; larg. = 3 mm)

Fig. 2: **Alopias cf. superciliosus** (Lowe, 1839)
Cab 340, Escalette: dent inférieure/supérieure (h = 5 mm)

Fig. 3: **Pachyscyllium dachiardi** (Lawley, 1876b)
Cab 247d, Charrouyre: dent latérale (h = 3 mm)

Fig. 4: *Carcharhinus* sp. 1
Cab 383 Escalette: dent latérale (h = 9 mm)

Fig. 5: Carcharhinus sp. 2
Cab 892, Le Loup: dent latérale (h = 8 mm)

Fig. 6: **Pristis sp.**Cab 104 Charrouyre: dent rostrale (h = 10 mm)

Fig. 7-8: **Dasyatis sp. 1**Cab 2126, Charrouyre: dent de mâle, face occlusale (h = 2 mm)
Cab 2128, Charrouyre: dent face postérieure (h = 4 mm)

Fig. 9: **Dasyatis sp. 2**Cab 2129, Charrouyre: dent face postérieure (h = 3 mm)

Fig. 10: *Mobula loupianensis* Cappetta, 1970 Cab 889 Le Loup: dent face antérieure (h = 2 mm)

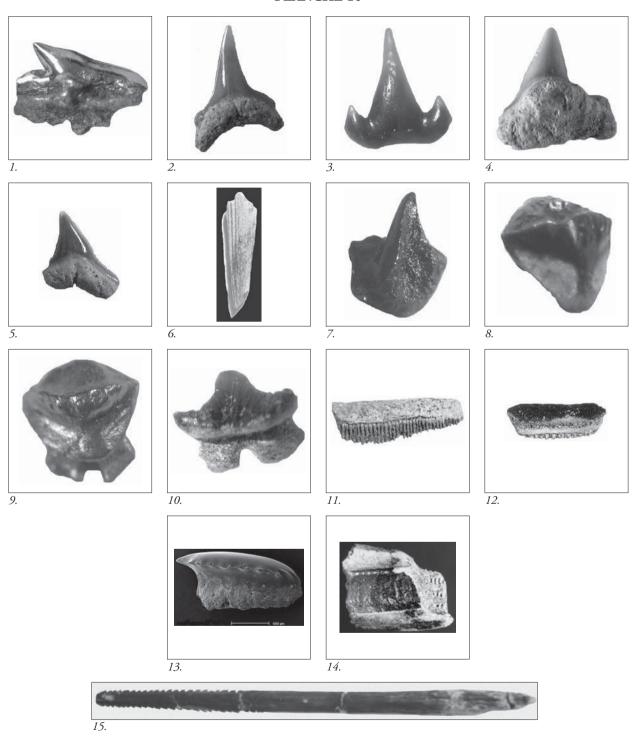
Fig. 11: **Pteromylaeus sp.**Cab 3130, Escalette: dent face basiliaire et occlusale (larg. = 28 mm)

Fig. 12: *Rhinoptera* sp. Cab 3129, Escalette: dent face basiliaire et occlusale (larg. = 14 mm)

Fig. 13: **Denticule dermique** de requin (photo MEB) Cab 879, Le Loup, profil

Fig. 14: *Edaphodon* sp.
Cab 2144, Charrouyre: plaque mandibulaire (larg. = 10 mm; h = 9 mm)

Fig. 15: **Aiguillon caudal** de Batoïde Cab 864, Le Loup: (L = 14 cm)



Dépôt légal 1er trimestre 2009

ISBN 2-913225-02-0

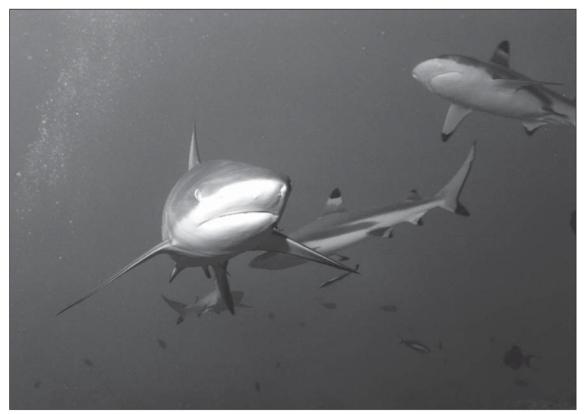


Publié par Parc naturel régional du Luberon 60 place Jean Jaurès BP 122 84404 Apt-France



Directeur de publication : Jean Grégoire Rédacteur en chef : Gilles Bonin Assistance à la publication : Pierre Frapa (PNRL)

Composition: Parole d'Image - Caseneuve (Vaucluse) Impression et façonnage: L'Imprim - Apt (Vaucluse)



Un genre de requin très commun dans les mers du globe depuis le Miocène: Carcharhinus. Deux espèces actuelles: Carcharhinus melanopterus, Requin à pointes noires (profil 3/4).

Carcharhinus sorrah, Requin à queue tachetée (de face).

Polynésie française, île de Mooréa. profondeur: # 26 m; température de l'eau: # 22°C.

Photo: Bruno Borri.

Cette image de requins modernes évoluant dans la zone tropicale du Pacifique, pourrait aussi bien servir à illustrer une reconstitution virtuelle d'un biotope à sélaciens (requins et raies) dans la mer Miocène qui recouvrait la région du Luberon, il y a 10 à 12 millions d'années.

A cette époque, ces poissons ont déjà atteint un haut degré d'évolution et sont remarquablement adaptés à leur milieu. Les différences morphologiques avec leurs descendants actuels sont minimes et quasi imperceptibles. Comme aujourd'hui, la présence de ces grands prédateurs était indispensable dans la plupart des mers du globe pour garantir un bon équilibre des écosystèmes marins.

Au Miocène, le paysage provençal subit de profonds bouleversements. Le climat se refroidit, la mer se retire progressivement, remplacée par l'émergence et la surrection de la montagne du Luberon.

Les familles de requins et de raies ont migrés vers le Sud, en Méditerranée et le long des côtes africaines dans un milieu correspondant à leur mode de vie habituelle. Les éléments fossilisés de leur denture sont les seuls vestiges qui attestent de leur présence passée dans le Luberon.

Plus de 50 000 dents ont été récoltées dans les affleurements sédimentaires du piémont de la montagne. Près de 50 espèces de toutes tailles ont été reconnues et répertoriées, complétant ainsi la connaissance que l'on a du patrimoine géologique du Parc naturel régional du Luberon.







