

DÉTERMINATION D'EMPREINTES FOLIAIRES FOSSILES D'ANGIOSPERMES DU GISEMENT OLIGOCÈNE DE CÉRESTE (Alpes-de-Haute-Provence)

À L'AIDE D'UNE MÉTHODE MORPHOMÉTRIQUE

Mélanie THIÉBAUT*

Résumé

Notre présent travail consiste à évaluer l'efficacité d'une approche morphométrique dans la détermination d'empreintes fossiles de formes proches, plus ou moins bien conservées, d'un gisement oligocène (Stampien inférieur) du sud-est de la France. Ceci dans le but d'inclure même les restes fragmentaires dans les études paléobotaniques, ce qui donnerait accès à la réelle biodiversité des flores tertiaires et à la variabilité existant au sein des espèces. La méthode employée comporte des analyses univariées (tests de comparaison) et multivariées (ACP, Analyse agrégative, Analyse discriminante) de 15 caractères quantitatifs continus mesurés sur 137 feuilles fossiles et 68 actuelles. Elle fonctionne parfaitement pour la discrimination des espèces actuelles, de même que pour celle des espèces fossiles, bien que la délimitation des groupes soit alors plus délicate, car interviennent des problèmes d'effectifs variables des différentes espèces présentes. Elle nous permet également d'étudier la variabilité des caractères au sein de chaque espèce, et de comparer les taxons entre eux (notamment taxons fossile et actuel d'une même lignée). Cette étude, en nous révélant les faiblesses de notre jeu de caractères et l'intérêt des différentes techniques statistiques utilisées, peut être considérée comme préliminaire à un travail de plus vaste envergure qui s'appliquerait à un échantillon de 500 à 1 000 spécimens du même gisement.

INTRODUCTION

Après la formalisation du concept d'évolution par Darwin, la recherche des lignées a longtemps été basée sur des évaluations qualitatives du changement morphologique, reposant sur une appréciation empirique de la forme. Ainsi, au cours du XIX^e siècle, en paléobotanique du Cénozoïque, l'objectif des chercheurs était de trouver le genre ou la famille actuel se rapprochant le plus de l'empreinte étudiée. Le polymorphisme foliaire ayant peu été pris en compte, de nombreuses déterminations étaient ou sont encore imprécises. Avec l'arrivée de la conception biologique de l'espèce, les études systématiques ne se sont plus intéressées à un type morphologique immuable, mais à une communauté d'individus plus ou moins différents. Cette nouvelle approche a alors

nécessité l'utilisation de méthodes quantitatives statistiques afin d'avoir accès à la variabilité d'échantillons représentatifs de populations (TINTANT, 1974; DAVID & LAURIN, 1991).

Or dans l'étude des macroflores tertiaires, les caractères à la disposition du chercheur étant limités (organes reproducteurs et végétatifs dissociés, absence de couleur, de volume, dégradations diverses, artefacts de fossilisation), seul le matériel bien conservé - avec une nervation bien visible, de la matière organique - permet des déterminations spécifiques précises. Une grande quantité de fossiles plus fragmentaires a donc été très souvent négligée jusqu'ici dans l'interprétation de la biodiversité de ces flores anciennes à proportion élevée

*Laboratoire de biodiversité, évolution des végétaux actuels et fossiles, Université Claude Bernard, Lyon I
43 bd du 11 novembre 1918 F-69622 Villeurbanne CEDEX.

d'Angiospermes. Le but de cette étude est, par conséquent, de tester l'utilité d'une approche morphométrique dans la détermination de restes auxquels il manque les caractères nécessaires à leur identification par d'autres techniques. Cette démarche permettrait de les inclure dans les études paléobotaniques, ce qui donnerait accès à la réelle biodiversité des flores tertiaires et à la variabilité existant au sein des espèces.

L'objet de la morphométrie, d'après ROHLF (1990 in YOCCOZ, 1993), est une description quantitative, une analyse et une interprétation des variations de taille et de forme observées chez les êtres vivants. Les approches empiriques de la systématique, c'est-à-dire la perception naturaliste de la vie, portent le plus souvent sur ces mêmes caractères morphologiques. La morphométrie doit en être complémentaire en permettant de faire ressortir des informations non visibles par l'observation, et d'obtenir des résultats comparables entre eux. Il ne s'agit pas de taxonomie numérique : on ne cherche pas à retrouver ou à créer une nouvelle classification, mais à établir des rapprochements entre individus par différentes techniques statistiques, dont l'analyse agrégative.

En ce qui concerne la paléobotanique du Cénozoïque, la morphométrie ne peut s'appliquer que sur le matériel le plus abondant : les empreintes de feuilles. La morphologie foliaire est restée jusqu'aux années 1970 un outil peu exploité en systématique des Angiospermes dicotylédones, à cause du manque de classification et de terminologie précises des structures foliaires, allié à une croyance qu'elles répondent d'une manière relativement plastique à l'environnement (HICKEY, 1979).

En 1980, HILL proposa un jeu de caractères continus inspiré de BLACKBURN (1978) et STACE (1965), permettant de réaliser des tests statistiques sur les feuilles d'Angiospermes, et obtint 100 % de réussite sur 20 espèces actuelles avec des analyses agrégatives. Ses recherches sur l'influence du nombre de données manquantes, du nombre de caractères employés et de leur corrélation, sont très encourageantes pour l'utilisation des approches morphométriques en paléobotanique. Une telle méthode ouvrirait la voie à la détermination d'em-

preintes mal conservées, à la comparaison de différents gisements du même âge ou de niveaux différents. On aurait ainsi accès objectivement aux transformations morphologiques intervenant dans une lignée au cours des temps géologiques, c'est-à-dire à la manifestation la plus apparente de l'évolution biologique. Ceci, en combinaison avec les analyses de cuticules, la palynologie et le séquençage de fragments d'ADN conservés dans les compressions foliaires (encore très peu développé en paléobotanique), aiderait à résoudre le problème de la définition de l'espèce en paléontologie.

Notre présent travail, assez novateur, consiste à évaluer l'efficacité d'une approche morphométrique dans la détermination d'empreintes fossiles plus ou moins bien conservées. Dans un premier temps, nous réaliserons l'étude morphométrique de feuilles d'espèces actuelles connues. Pour cela nous allons mesurer 15 caractères foliaires qui seront soumis à différents traitements statistiques. Cette première étape va nous permettre : de tester l'efficacité de cette méthode pour replacer chaque feuille dans son espèce ; d'évaluer l'utilité des différents caractères mesurés, car du fait qu'ils concernent tous un unique organe simple de structure, ils risquent d'être corrélés entre eux ; de nous « rôder » aux techniques de mesure et de traitement des données ; de comparer espèces vivantes et fossiles. Ensuite, la même technique sera appliquée aux empreintes de feuilles sans cuticule provenant du gisement de Céreste (Alpes-de-Haute-Provence) dont la riche macroflore n'a été étudiée que dans la seconde moitié du XIX^e siècle par SAPORTA et en 1957 par COQUELLE. Ces empreintes sont du même âge et de forme proche car on se limite à celles dont le limbe est allongé pour les raisons suivantes :

- Tout d'abord, l'intérêt de la méthode serait de différencier des feuilles difficilement distinguables par l'observation. Il est évident que la morphométrie permettrait de séparer des feuilles très différentes, mais cela n'aurait pas d'intérêt pour notre étude.

- Ensuite, il s'agit d'une forme connue dans différentes familles de la classification des dicotylédones, et par conséquent, elle n'est pas caractéristique d'un genre ou d'une famille donnée. Ainsi, si la technique statistique fonctionnait, elle serait par-

ticulièrement intéressante, car elle permettrait de différencier des espèces éloignées phylogénétiquement, et cependant proches morphologiquement.

- Enfin, les feuilles de ce type semblent être très abondantes dans le gisement que nous étudions.

Lorsque la classification des feuilles fossiles aura été réalisée par le traitement statistique, chaque spécimen sera soumis à une détermination par observation des caractères morphologiques qualitatifs et comparaison aux descriptions rencontrées dans la littérature sur le Tertiaire (GOEPPERT, 1855; HEER, 1856; SAPORTA, 1867), afin de vérifier la cohérence des groupes formés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel actuel

Nous avons choisi deux espèces de saule, *Salix alba* L. et *Salix viminalis* L. (Famille des Salicacées) puisque ce genre semble être représenté à Céreste et qu'il correspond au type recherché.

Ces deux espèces présentent des feuilles bien plus longues que larges, sont lancéolées-linéaires, longuement atténuées à l'apex, à revêtement soyeux sur la face inférieure (et supérieure chez *Salix alba*). Certains caractères permettent pourtant de les distinguer (Photos n° 2 A et C).

Les 30 feuilles de *Salix alba* ont pu être récoltées dans la nature tandis que les 34 feuilles de *Salix viminalis*, espèce choisie car elle était citée par Saporta comme proche d'une espèce fossile de saule présente à Céreste, proviennent de l'herbier de Lyon.

Quatre feuilles d'une autre espèce de saule, *Salix babylonica* L., prélevées aléatoirement parmi un échantillon collecté dans la nature, pourront être ajoutées aux données. Ceci permettra de tester l'efficacité de la méthode de classification lorsque les espèces sont présentes en quantités différentes (ce qui est le cas dans le matériel fossile).

Matériel fossile

Le gisement étudié est situé dans le bassin paléogène d'Apt-Manosque-Forcalquier (Vaucluse, Alpes-de-Haute-Provence), à environ 5 km au Sud/Sud-est du village de Céreste, dans la proprié-

té « La Bastide du Bois », et a, par conséquent, l'avantage d'appartenir à la zone protégée du Parc naturel régional du Luberon. Il s'agit d'un affleurement que l'on retrouve de part et d'autre d'un mince cours d'eau (sec l'été), constitué de fines lamines de calcaire feuilleté et bitumeux, appartenant au niveau dit « calcaire de Montfuron » (Photo n° 1). La datation des principales formations de la région a évolué récemment avec la découverte de nombreux restes de micromammifères. Mais pour certaines unités lithostratigraphiques, elle est encore incertaine (DUCREUX, 1982). C'est le cas du gisement de Céreste, que l'on attribue au Rupélien inférieur (Stampien au niveau local) (SCHMIDT-KITTLER & STORCH, 1985). D'après différentes études (géologique, paléontologique...) on peut imaginer ce gisement comme une flaque lacustre saumâtre et peu profonde en plaine d'inondation, alimentée en eau lors des cycles humides.

Le matériel fossile étudié est conservé en empreintes; on se limite aux feuilles à limbe plus long que large, lancéolé-linéaire. Un tri doit par conséquent être réalisé *a priori* des feuilles qui se rattachent à notre forme type, sans observation détaillée du matériel, et sans autre considération que la forme du limbe (pas de sa taille, ni de son état de conservation), afin qu'il n'introduise qu'un biais limité à notre étude. Le matériel provient de récoltes menées dans le gisement de Céreste et de diverses collections dont celles d'André Nel appartenant au Parc naturel régional du Luberon, et celle de Saporta du Laboratoire de paléobotanique du Muséum national d'histoire naturelle.

Toutes ces feuilles ne sont donc classées dans notre tableau de données selon aucun autre critère que leur origine.

Le jeu de caractères

D'après SNEATH & SOKAL (1973 in HILL, 1980), il faut au moins 60 caractères pour obtenir de bons résultats en morphométrie. Or une telle quantité de mesures est difficile à atteindre sur des feuilles d'Angiospermes. Avec 31 caractères, Hill obtient 100 % de résultats corrects; et avec 14 (sans les caractères cuticulaires ou relatifs au niveau tertiaire de la nervation, c'est-à-dire les caractères

rarement observables en paléobotanique), il trouve au maximum 3 % de spécimens mal identifiés (HILL, 1980).

Nous allons donc utiliser une partie du jeu de caractères proposé par Hill (les 14 caractères observables sur les empreintes plus un que l'on décide d'ajouter), lui-même inspiré par les variables morphologiques de Blackburn et par les caractères stomatiques de Stace, car il semble bien approprié à notre étude (STACE, 1965; BLACKBURN, 1978 in HILL, 1980). En effet, les variables de Hill ont un grand pouvoir discriminant ce qui implique que la taille de l'échantillon a moins d'importance, or on ne sait pas combien de spécimens fossiles vont pouvoir être récoltés; de plus, elles sont très tolérantes face à la corrélation entre caractères et au nombre de données manquantes (HILL, 1980).

Ce jeu de caractères nous paraît particulièrement intéressant, car il contient des caractères concernant la taille de la feuille (longueur et largeur du limbe, longueur du pétiole...), sa forme (rapport longueur sur largeur, indice de la forme du limbe, angles de la base et de l'apex...), et sa nervation (nombre de nervures secondaires, angle d'émergence de ces nervures...). Cette diversité nous permettra sans doute de mieux faire face aux variations de taille (dues à l'environnement, à l'âge), de forme (dues à l'ontogenèse foliaire, entre autres choses). La nervation ultime, pourtant très utile pour la détermination des feuilles d'Angiospermes, n'a pas été utilisée ici, car elle est trop rarement observable sur le matériel fossile. Notre étude va nous permettre de savoir si l'on peut s'en passer, c'est-à-dire si l'on peut identifier la quantité innombrable des feuilles moins bien conservées, à l'aide d'une approche morphométrique.

Les caractères concernant uniquement la morphologie foliaire, sont tous végétatifs. Cela évite de brouiller les groupes formés, car sinon, les mâles s'associent préférentiellement entre eux, plutôt qu'avec leurs homologues femelles (CROVELLO, 1968a).

La transformation des données et leur traitement

Généralement, le jeu de données étant constitué uniquement de distances brutes, il est nécessaire d'atténuer les différences de taille en divisant les valeurs par la mesure qui exprime le mieux les variations de taille des individus. Ici, le jeu de caractères n'est pas constitué uniquement de distances brutes, puisqu'il contient des angles et des indices, qu'il n'y aurait aucun sens de diviser par une mesure de la taille. Certaines variables étant directement liées à la forme du limbe, il ne nous apparaît pas nécessaire de procéder *a priori* à une quelconque pondération des valeurs brutes. En revanche, les caractères seront standardisés (BLACKBURN, 1978), afin d'éviter que ceux ayant les plus grandes variances contribuent le plus à la classification. Cette méthode présente l'avantage d'être peu affectée par l'élimination de valeurs du jeu de données (HILL, 1980).

Le traitement des données est réalisé grâce au logiciel UNISTAT, puissant et assez facile d'utilisation (UNISTAT, 1995) ¹.

RÉSULTATS

Évaluation des différents caractères et de la méthode choisis à travers la discrimination de feuilles de deux espèces actuelles de saule

Au niveau spécifique, le test de normalité de Shapiro-Wilk donne avec une probabilité de 99 %, une distribution normale de toutes les variables; on peut donc considérer que les deux échantillons sont bien représentatifs d'une population homogène.

Les vecteurs de l'ACP et la matrice de corrélation entre tous les caractères indiquent l'existence de nombreuses corrélations significatives entre caractères. Ceci est normal car toutes ces variables sont mesurées sur un unique organe assez simple de structure. D'après HILL (1980), sans les caractères les plus corrélés, le dendrogramme donne des clus-

1. Nous utiliserons : le test de Shapiro-Wilk pour étudier la distribution des variables; les coefficients de corrélation de Kendall; des tests statistiques (test F, t, U de Mann-Whitney...); des analyses multivariées (Analyse en composantes principales -ACP-, Analyse agrégative hiérarchique - « cluster analysis » -, Analyse discriminante canonique multiple).

ters moins bien définis, ce qui est également le cas dans notre étude. Par conséquent, il sera préférable lors de l'analyse du matériel fossile, de garder le plus grand nombre de caractères possibles, et même les plus fortement corrélés.

On obtient de très bons résultats avec l'analyse agrégative : toutes les feuilles sont regroupées à l'intérieur de l'espèce à laquelle elles appartiennent (fig. n° 1). Sauf si l'on inclut certains caractères de taille dans le jeu de caractères : un spécimen se trouve mal classé. Ces variables sont certainement trop liées au stade de croissance et à la variabilité environnementale.

Comme il y a un nombre de dents nul chez *Salix viminalis*, on pourrait croire que c'est grâce à cette variable que la discrimination est réussie, mais si on l'ôte du jeu de caractères, les deux espèces restent totalement séparées.

Si on ajoute à l'échantillon les quatre feuilles de *Salix babylonica*, elles se retrouvent classées avec celles de *Salix alba* (il s'agit de deux espèces à bords dentelés), bien que des caractères permettent de les différencier par l'observation, ou par analyse agrégative quand on augmente le nombre de feuilles de *S. babylonica*. Il faudra donc se méfier des effectifs déséquilibrés par la suite. Une espèce peu représentée dans notre échantillon fossile, risque d'être regroupée avec une autre plus abondante. Cette remarque nous paraît très importante, car dans le matériel fossile les espèces seront certainement présentes en effectifs différents.

D'après l'ACP, où *Salix alba* et *Salix viminalis* forment deux nuages de points bien distincts, les deux espèces sont essentiellement séparées selon l'axe de la première composante principale (C1). C'est-à-dire selon les caractères exprimant la plus grande part de la variabilité de C1 : forme du limbe, nombre de dents, puis en second lieu, les angles des nervures secondaires. En revanche, selon la deuxième composante (C2), les nuages de points sont étalés et prennent les mêmes valeurs chez les deux espèces. Ces variables (longueur du pétiole, forme de la base et de l'apex...) expriment donc surtout la variabilité au sein d'une espèce, dans le cas présent, et ont peu d'intérêt pour la discrimination entre espèces. D'ailleurs, si on les élimine du jeu de caractères, on obtient toujours 100 % de classifica-

tion correcte par l'analyse agrégative.

Toujours d'après l'ACP, *S. viminalis* a des feuilles plus allongées avec des nervures secondaires plus nombreuses à angles plutôt plus grands. *S. alba* a des feuilles moins allongées, des dents, des nervures plus longues en lien avec la plus grande largeur des feuilles ; les angles à l'apex sont légèrement plus élevés, donc le sommet est moins longuement acuminé. Ce qui correspond bien à la description de chacune des espèces.

D'après l'analyse discriminante, les feuilles sont correctement classées à 100 % dans les groupes formés par l'analyse agrégative. Elles forment deux clusters aux limites nettes.

La méthode de classification fonctionne donc très bien pour deux espèces d'un même genre à morphologie foliaire assez proche. Nous allons maintenant l'appliquer à notre ensemble d'empreintes fossile

Application aux feuilles fossiles de orme allongée du gisement oligocène de Céreste

Le problème majeur auquel on doit faire face ici, est celui des données manquantes, réparties inégalement selon les caractères et selon les individus.

D'après CROVELLO (1968 b), un grand nombre de données manquantes peut être toléré dans une telle étude ; mais le problème est que si l'on garde toutes les variables, on obtient un dendrogramme contenant 44 spécimens seulement, c'est-à-dire les 44 les mieux conservés où tous les caractères sont observables. Ceci est trop peu pour un échantillon qui contient certainement plusieurs espèces de genres, et peut-être de familles différents, en quantités différentes. Il va donc falloir jouer entre le nombre de caractères et le nombre d'individus, afin d'obtenir la classification la plus vraisemblable du plus grand nombre de spécimens possible. On se sert de l'étude préalable sur les saules actuels pour donner priorité à certains caractères, ainsi que de l'ACP qui nous donne accès à l'espace morphologique occupé par chaque espèce, et de l'analyse discriminante pour vérifier la cohérence des groupes issus de l'analyse agrégative.

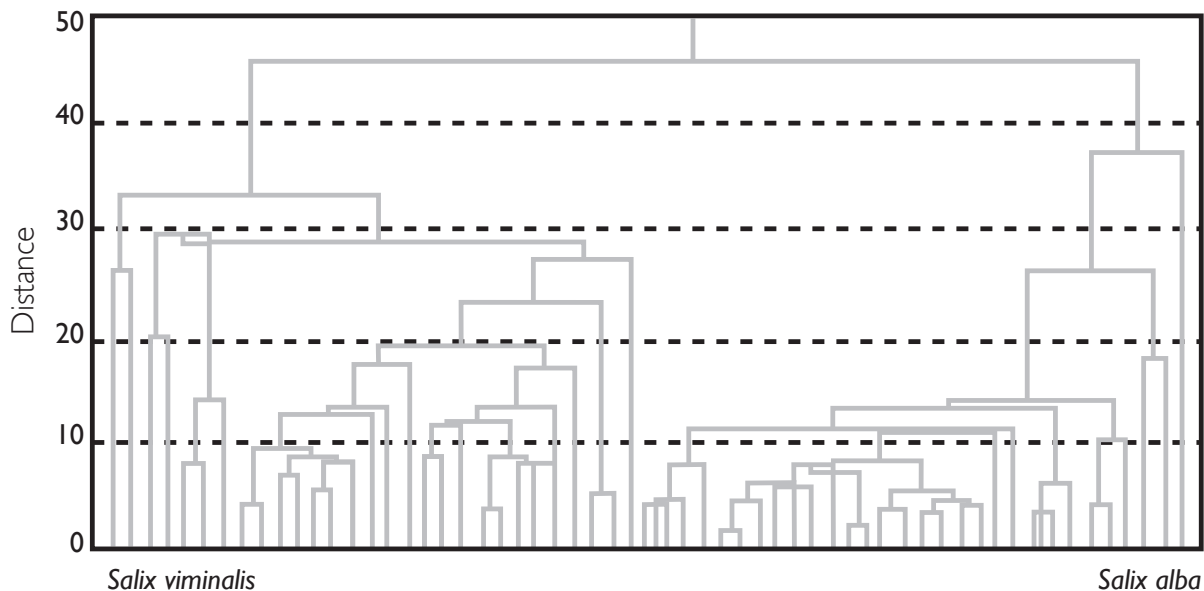


Fig. 1 : dendrogramme issu de l'analyse agrégative de toutes les feuilles de *Salix viminalis* et de *Salix alba*.
Les feuilles de *Salix viminalis* absentes du dendrogramme sont celles dont la longueur du pétiole n'a pu être mesurée.

Chaque spécimen contenu dans les groupes (A, B, etc.) du dendrogramme est ensuite observé et comparé aux descriptions existant dans la littérature en vue d'être déterminé, ce qui nous permet d'avoir une idée de la cohérence systématique des groupes formés.

* GROUPE A

Il s'agit de 31 feuilles dont l'observation attentive nous permet de dégager les caractères de l'espèce fossile *Salix angusta* Al. Braun, présente à Céreste d'après Saporta et Coquelle, et en Suisse d'après Heer (HEER, 1856; SAPORTA, 1891; COUELLE, 1957), mais absente de gisements d'âge proche comme celui du Bois d'Asson, ou de Manosque.

Il s'agit d'une espèce hygrophile, sans doute de ripisylve; ces saules auraient donc vécu autour d'une rivière se jetant dans le lac où se sont faits les dépôts. Deux autres faits viennent appuyer cette hypothèse : les feuilles n'ont subi aucune dégradation mécanique, l'une d'elles est même conservée en place sur un rameau (Photo n° 3), ce qui indiquerait un transport court à la surface d'eaux calmes; aucun gros axe, tronc, branche, n'a été trouvé dans ce gisement, donc la fossilisation ne

s'est probablement pas faite sur place (elle est faiblement allochtone).

Une empreinte de Lauracée, peut-être du *Cinnamomum lanceolatum*, particulièrement allongée, se trouve, dans certains dendrogrammes, classée dans ce groupe (cf. "GROUPE C") (Photo n° 7). Une autre feuille, déterminée comme *Myrica* sp. par Saporta, est systématiquement classée dans le groupe A. Il nous apparaît donc sensé, étant donnée l'homogénéité du groupe, de considérer qu'il s'agit en fait d'une erreur de détermination de Saporta; d'autant plus que les marges de cette empreinte ne sont ni dentées, ni sinuées comme chez les espèces de *Myrica* de l'Oligocène de France.

* GROUPE B

Ce groupe comporte 22 feuilles dont 21 peuvent être rattachées à l'espèce *Hemiptelea flichei* Saporta. Il s'agit d'une Ulmacée, observée uniquement à Céreste et dans quelques gisements de Hongrie, qui semble appartenir au genre *Cedrelospermum*.

La présence d'un rameau avec huit feuilles en connexion témoigne d'un transport sur une courte distance, sans quoi les feuilles se détachent avant la

fossilisation. Cette espèce sans doute mésophile aurait pu se situer tout de suite derrière la ripisylve, dans une forêt mésophile riche en arbres à feuilles caduques. Une feuille (Photo n° 9) se distingue de toutes les autres et ressemble fort, à l'espèce *Salix gracilis* Saporta. Cependant, on ne peut voir si les marges sont dentelées ou crénelées, ce qui laisse cette détermination incertaine.

* GROUPE C

Ce groupe comportant 55 spécimens est moins homogène que les deux précédents. On y reconnaît 44 feuilles partageant les caractères de l'espèce *Daphnogene ungeri* Heer, décrite à Céreste et Manosque par SAPORTA (1868) et COQUELLE (1957) (Photo n° 6).

Il faut remarquer que malgré leurs formes très proches, les feuilles de *D. ungeri* et de *S. angusta* n'ont jamais été mélangées dans les classifications, alors que leur différenciation par l'observation est douteuse en absence des nervures secondaires. Sans la morphométrie, une dizaine d'empreintes au moins seraient restées indéterminées.

D. ungeri est une espèce thermophile à feuilles persistantes de la famille des Lauracées. Les empreintes sont très nombreuses, superposées à certains niveaux, alors qu'elles ne sont pas caduques et en moins bon état que celles des groupes A et B (pas de rameaux, dégradations mécaniques). Leur fossilisation pourrait donc résulter de phénomènes d'inondation; ces Lauracées auraient habité des parties chaudes et humides un peu plus éloignées du rivage du lac de dépôt.

Quatre feuilles souvent classées dans ce groupe C appartiennent probablement à l'espèce *Cinnamomum lanceolatum* Heer. On la distingue pourtant de *Daphnogene ungeri* par plusieurs caractères marqués. Mais cette espèce de camphrier est très polymorphe, c'est pourquoi l'une de ses feuilles se trouve parfois dans le groupe A (Photo n° 7). Ceci révèle une faiblesse de notre jeu de caractères : une mesure des angles des nervures secondaires de la base aurait définitivement empêché un tel regroupement. Cette espèce a été décrite à Céreste, Manosque, Bois d'Asson par Saporta et Coquelle. C'est également une Lauracée thermophile à feuilles

persistantes. Elle est peu fréquente à Céreste et pas toujours bien conservée, elle devait se situer dans les mêmes zones que *D. ungeri* mais en moins grande quantité, ou peut-être plus éloignée du lieu de dépôt. Sa faible fréquence explique qu'elle ait été classée par l'analyse agrégative avec *D. ungeri* de qui elle est très proche. Ici encore, des angles des nervures secondaires de la base, pourraient être envisagés pour différencier ces deux Lauracées.

On trouve aussi sept empreintes de l'espèce *Salix media*. Ces empreintes sont en trop petit nombre pour se regrouper entre elles sans ces mesures, mais on les retrouve quand même très proches les unes des autres dans l'arbre. Cette espèce hygrophile devait habiter la même ripisylve que *S. angusta*, mais être moins abondante.

* GROUPE D

Il s'agit de 8 ou 9 empreintes qui appartiennent sûrement à l'espèce très polymorphe *Quercus elae-na* Unger, décrite à Céreste et dans de nombreux gisements tertiaires de la même région par Saporta et Coquelle. Il s'agirait d'un chêne proche du *Quercus phellos* L. (Photo n° 2 B). Cette espèce d'affinité tempérée se rencontrait certainement entre les forêts à Ulmacées et celles à Lauracées.

* GROUPE E

Ces 8 empreintes présentent les caractères d'une Protéacée, *Lomatites aquensis* Saporta (1867), décrite à Bois d'Asson et Aix par SAPORTA, ainsi que dans le Massif central par COQUELLE (1957). Les feuilles de cette espèce thermophile tropicale étaient coriaces et dressées, leur limbe réduit leur permettait peut-être de faire face à une certaine sécheresse. Mais elles sont très polymorphes : de 6 à 12 fois plus longues que larges, ce qui fait que leur regroupement n'est jamais très bien réalisé : sur le dendrogramme, deux de ces empreintes se trouvent classées avec les feuilles les plus allongées-linéaires de *Salix angusta*. Il est vrai que de par leur forme très étroite, elles sont assez ressemblantes. Pour cette raison, il nous semble justifié d'envisager, pour des études à venir, de donner un poids plus important au caractère « nombre de dents ».

8 feuilles demeurent non classées pour différentes raisons : espèce très minoritaire, spécimens très dégradés...

Comparaison du *Salix angusta* fossile et du *Salix viminalis* actuel

D'après l'analyse agrégative et l'ACP, l'espèce de saule fossile et l'espèce actuelle sont, en ce qui concerne les caractères végétatifs issus des feuilles, complètement identiques. L'analyse discriminante définit une unique fonction canonique, et donne 100 % de feuilles correctement classées et ceci sans le caractère "nombre de dents". Ces résultats confirment que, en ce qui concerne leur morphologie foliaire, l'espèce actuelle et l'espèce fossile pourraient être confondues en un unique taxon. D'après le test U de Mann-Whitney, seuls la longueur du pétiole et le nombre de nervures secondaires sont significativement différents entre *S. angusta* et *S. viminalis* et indiquent que leurs deux échantillons ne sont pas issus de la même population (alors qu'il y en a neuf entre *S. viminalis* et *S. alba*).

DISCUSSION

Les analyses multivariées associées à une partie du jeu de caractères de Hill nous ont permis de classer correctement et objectivement 100 % des feuilles des espèces actuelles. Ceci confirme les conclusions de Hill selon lesquelles un nombre réduit de variables, même fortement corrélées, peut suffire pour regrouper les taxons entre eux sans erreur (HILL, 1980).

Sur le matériel fossile, il faut plus ou moins subjectivement, selon les espèces, délimiter les taxons parmi les clusters : un cluster ne correspond pas toujours à un groupe systématique précis. Ceci est dû aux effectifs trop variables des différents taxons dans le matériel fossile, ce qui est confirmé lorsque l'on ajoute une nouvelle espèce (*Salix babylonica*) en quantité très faible dans l'échantillon de matériel vivant. On pourrait alors envisager d'affecter un poids plus grand aux espèces qui se retrouvent ainsi, dans le dendrogramme, mêlées à d'autres présentes en plus grand effectif.

L'étude des fossiles intervenant à une échelle systématique beaucoup plus large, met en évidence

l'importance des caractères des nervures secondaires pour différencier les espèces de genres différents à forme pratiquement identique. On retiendra donc, que lorsque l'on ne peut accéder à la nervation ultime et aux caractères stomatiques (comme c'est souvent le cas en paléobotanique), la forme du limbe, des marges, et la nervation secondaire sont les caractères les plus discriminants entre espèces de genres identiques ou différents. Mais toutes les variables ont leur importance en apportant leur propre part à la variabilité totale. Un jeu de caractères comme le nôtre, permet de former des groupes cohérents à travers un échantillon aléatoire de feuilles d'origine phylogénétique variée. Outre les problèmes d'effectif des groupes déjà mentionnés, la morphométrie a réussi à regrouper les empreintes selon leur appartenance à une espèce, malgré le grand nombre de données manquantes. Elle nous a permis : de changer une détermination qui avait été faite par Saporta; de réaliser les déterminations de chaque spécimen beaucoup plus rapidement que si l'on avait étudié le matériel tel qu'il se présentait au départ, c'est-à-dire « en vrac »; et de déterminer certains spécimens, trop mal conservés, ce qui aurait été impossible sans la morphométrie. Mais la question du temps reste à débattre; en effet, si l'on en gagne beaucoup une fois les groupes formés, la récolte des données est, elle, très longue. C'est pourquoi, un travail comme celui-ci, ne peut être envisagé que comme étude préliminaire à un sujet de beaucoup plus grande envergure. Il permet d'adapter à une situation donnée (gisement particulier, feuilles particulières, comparaison de gisement, de feuilles...), un jeu de caractères le plus efficace possible, en le testant sur un échantillon limité. En fait, la démarche idéale à suivre serait la suivante : effectuer le plus grand nombre de mesures possibles et les techniques statistiques sur un échantillon réduit de 100 à 150 spécimens, sélectionnés pour leur état de conservation et leur représentativité de l'échantillon total; puis délimiter les clusters équivalents à des taxons par une approche classique d'observation du matériel, et déterminer le pouvoir discriminant des différentes variables. Ensuite, les caractères utiles seront mesurés sur la totalité des spécimens restant (500, 1 000 ou plus...). Le temps total consacré à chaque empreinte sera finalement rai-

sonnable sachant que cela ne nous apporte pas uniquement la détermination de chaque feuille, mais aussi des caractères objectifs et mesurables qui viendront supporter notre représentation de chaque taxon, et que cela nous permet, en plus, d'effectuer par la suite toutes sortes de comparaisons (entre gisements, niveaux, espèces, genres, familles).

Ainsi, notre présent travail, que l'on peut considérer comme préliminaire à une étude plus vaste, nous a révélé que certaines variables manquaient pour que les résultats soient parfaitement concluants et que d'autres étaient peut-être en trop ou à pondérer. Il nous a également montré que toutes les techniques statistiques utilisées avaient de l'intérêt : les méthodes les plus sophistiquées, comme l'analyse agrégative, sont encore plus intéressantes et permettent de meilleures interprétations si elles sont accompagnées par d'autres plus classiques comme l'ACP, et même les tests de comparaison. En effet, si l'analyse agrégative donne les groupes tout formés, l'ACP apporte l'aspect visuel de la formation de ces groupes ; elle permet, en reflétant l'espace morphologique propre à chaque taxon, de comprendre comment les regroupements ont été réalisés (selon quelles variables), et éventuellement de voir de quelle autre façon ils auraient pu être faits. Cela nous amène à mieux « cerner » les groupes, à les nuancer, à mieux les délimiter et les comprendre. Elle nous apprend aussi beaucoup sur les corrélations entre variables. Quant aux tests de comparaison, ils peuvent donner des informations invisibles par les autres techniques, puisqu'ils permettent d'étudier chaque variable indépendamment des autres, alors que les analyses multivariées font la synthèse de tous les caractères.

Il faut remarquer que dans les arbres réalisés à partir des spécimens fossiles, les espèces ne sont pas regroupées par affinités phylogénétiques. En effet, la méthode n'était pas destinée à faire de la phylogénie, car elle est trop basée sur les similitudes de forme. En effet, une feuille est un organe fortement affecté par l'environnement, et donc plus particulièrement soumis aux évolutions parallèles. Les relations entre différentes espèces et genres ne sont par conséquent pas déductibles de tels dendrogrammes ; en particulier les formes vicariantes ou convergentes peuvent être artificiellement rapprochées.

On a pu voir d'après l'étude des feuilles à limbe allongé du gisement, qu'à Céreste, cohabitaient en proportions relativement identiques, une flore tropicale maintenant presque totalement disparue d'Europe (Lauracées, Protéacées), et une flore tempérée primitive ancêtre de la flore indigène actuelle. Cette flore a pu se maintenir jusqu'à une époque pourtant avancée du Tertiaire, car il devait y régner un climat chaud à tempéré chaud et humide. cependant, certains indices, comme la présence de *Lomatites aquensis* et la découverte du rongeur *Pseudotynomys gaillardi*, indiquent un milieu ouvert et semi-aride... L'humidité aurait donc plutôt été d'origine édaphique que climatique, avec des forêts d'espèces subtropicales malgré le refroidissement, dans les parties basses et proches du rivage du lac de sédimentation, des Salicacées au bord des cours d'eau, et à l'arrière, des forêts mésophiles, riches en arbres à feuilles caduques. Pour conforter cette hypothèse, il faudrait étendre cette étude à toutes les espèces présentes à Céreste (pas uniquement celles à feuilles de forme allongée), et à d'autres gisements de la région, d'âge identique et différent.

L'approche morphométrique, en nous autorisant à utiliser plus de restes exceptés ceux qui sont vraiment trop dégradés, nous permet d'avoir accès à la biodiversité réelle : à la variabilité au sein de chaque espèce, à leur fréquence relative, et plus particulièrement celle des espèces thermophiles par rapport aux espèces tempérées, qui posent toujours des problèmes dans les flores tertiaires, si leurs conditions de transport et de fossilisation sont équivalentes. Donc la comparaison de gisements du même âge donnerait accès à la variabilité géographique, tandis que la comparaison de niveaux successifs nous informerait sur les modalités et les rythmes de l'évolution, en lien avec l'évolution climatique et topographique.

Deux niveaux d'un même gisement peuvent contenir des dépôts très différents selon le mode de dépôt des sédiments (dépôts de haute ou de basse énergie). Leur comparaison peut nous renseigner sur la biocénose, le tri des restes en fonction de leur flottabilité, dissémination, dégradation, sur la persistance du feuillage, sur la distribution spatiale des espèces... À Céreste en particulier, les niveaux présentent des compositions très différentes (agglo-

mération de feuilles de certaines espèces, de racines ou de graines très nombreuses.) qu'il serait très intéressant d'étudier.

Des travaux ont mis en évidence par des approches morphométriques, des relations entre le climat et certains caractères foliaires : la densité du réseau nervuraire (MANZE cité par DILCHER, 1974) ; le pourcentage de feuilles entières ainsi que la richesse spécifique (DOLPH, 1976) ; la taille des feuilles, le type de nervation (MOUTON, 1967). Des comparaisons entre flores actuelles et fossiles ouvriraient de cette manière un peu plus la porte à la paléoclimatologie.

Remerciements

J'aimerais remercier : André Nel, Christine Balme et le Parc naturel régional du Luberon, Patrick Brisac et Francine Papier pour le prêt de leurs collections paléobotaniques de Céreste ainsi que pour leur aide sur le terrain. Je tiens également à remercier monsieur Barale, et tout le laboratoire de « Biodiversité, évolution des végétaux actuels et fossiles ». Les photos du matériel fossile ont été prises par Pierre Audenis, UFR de Biologie, Université de Lyon I.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BLACKBURN D.T., 1978, *Numerical studies of leaf architecture of dicotyledons : Saurauia (Actinidiaceae) as a test case*, Thèse, University of Adelaide, 127 p.

COQUELLE J., 1957, *Contribution à l'étude des flores oligocènes de la Provence occidentale*, DES, 77 p.

CROVELLOT J., 1968 a, A numerical taxonomic study of the genus *Salix*, Section *Stichenses*, *Publications of Botany*, vol. 44, University of California, 61 p.

CROVELLOT J., 1968 b, The effect of missing data and of two sources of character values on a phenetic study of the willows of California, *Madroño*, USA, vol. 19, n° 8, p. 301-315.

DAVID B., LAURIN B., 1991, Modèles morphométriques en paléontologie évolutive, *Géobios*, Mémoire spécial n° 13 « Les fossiles sont en forme » RACHEBOEUF P.R. & BABIN C., p. 91-96.

DILCHER D., 1974, Approaches to the identification of angiosperm leaf remains, *Botanical review*, vol. 40, n° 1, p. 1-157.

DOLPH G.E., 1976, Taxometric partitionary of leaf collections, *Palaeontographica B Paläophytologie*, vol. 156, p. 65-86.

DUCREUX J.-L., 1982, *Recherche de concentrations métallifères en domaine paralique et limnique. Les cas des formations du Crétacé supérieur Gardois, du Paléogène de Manosque (Alpes-de-Haute-Provence) et de Saint-Martin-des-Plaines (Puy-de-Dôme)*, Thèse de Sciences n° 1137, Université Claude Bernard, Lyon, 439 p.

GÖPPERT H.R., 1855, *Die tertiäre Flora von Schossnitz in Schlesien*, A. Assmann ad nat. lith., 52 p.

HEER O., 1856, *Flora tertiaria Helvetiae. Die Tertiärflora der Schweiz*, Vol. 2, Winterthur éd., 110 p.

HICKEY L.J., 1979, A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves, In : METCALFE C.R. & CHALK L., *Anatomy of the Dicotyledons, vol. 1 : Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject*, 2^e Edition, Clarendon Press, Oxford. p. 25-39.

HILL R.S., 1980, A numerical taxonomic approach to the study of angiosperm leaves, *Botanical gazette*, vol. 141, p. 213-229.

MOUTON J.A., 1967, Architecture de la nervation foliaire, *92^e Congrès national des sociétés savantes*, Strasbourg et Colmar; t. 3, p. 165-176.

SAPORTA G. de, 1867, Études sur la végétation du sud-est de la France à l'époque tertiaire, *Annales de sciences naturelles*, série 5 Botanique, vol. 3, t. 8, p. 5-136.

SAPORTA G. de, 1891, Recherches sur la végétation du niveau aquitain de Manosque, III : Amentacées, Salicinées et Urticinées, *Mémoires de la société géologique de France*, Paléontologie, n° 9, t. II, fasc. 1-2, t. III, fasc. 1,-2, p. 35-83, pl. XVIII-XX.

SCHMIDT-KITTLER N. & STORCH G., 1985, Ein vollständiges Theridomyiden-Skelett (Mammalia : Rodentia) mit Reunmaus-Anpassungen aus dem Oligozän von Céreste, S. Frankreich, *Senckenbergiana Lethaea*, vol. 66, fasc. 1-2, p. 89-109.

SNEATH P.H.A. & SOKAL R.R., 1973, Numerical taxonomy, *Bulletin of the british museum of natural history - Botany*, vol. 4, p. 1-78.

STACE C.A., 1965, Cuticular studies as an aid to plant taxonomy, *Bulletin of the british museum of natural history - Botany*, vol. 4, n° 1, p. 1-78.

THIÉBAUT M., 1997, *Apports de la morphométrie à la compréhension de la position systématique de quelques populations d'angiospermes fossiles du gisement oligocène de Céreste (Alpes-de-Haute-Provence)*, DEA de systématique animale et végétale, Lyon, Université Claude Bernard, 32 p. + annexes.

TINTANT H., 1974, Les méthodes quantitatives en paléontologie; domaines d'application et limites, *Bulletin de la société géologique de France*, série 7, vol. 16 « Dynamique des populations, méthodes quantitatives, application à la systématique et à l'évolution », p. 333-335.

UNISTAT, 1995, *version 4 for windows, user's guide*, UNISTAT Limited pub., 795 p.

YOCCOZ N.G., 1993, Morphométrie et analyses multidimensionnelles, une revue des méthodes séparant taille et forme, In : *Biométrie et Environnement*, Masson éd., p. 73-99.