

N O U V E L L E S DE LA SCIENCE ET DES TECHNOLOGIES

REVUE TRIMESTRIELLE D'INFORMATIONS • RECHERCHES AVANCEES • VIE DES LABORATOIRES •
EXTRAITS DE SOMMAIRES DE REVUES
DOSSIER

LES ETABLISSEMENTS SCIENTIFIQUES FEDERAUX



COMITES

Cette revue trimestrielle interdisciplinaire a pour objectif d'établir en toute indépendance
 "un forum d'informations scientifiques et techniques" à destination des chercheurs, des ingénieurs, des industriels,
 des hommes politiques et des gestionnaires publics et privés de la Communauté de langue française.
 La publication contient des articles sur les recherches avancées, une analyse de sommaires de revues, des données
 sur la vie des laboratoires

Directeur:

André PHILIPPART (en congé)

Rédaction :

Michèle SCOHY
 Rédacteur en chef
 Directeur a.i.

Françoise VAN HAUWE
 Relations publiques

Jacqueline MORERA
 Secrétaire

Comité de direction :

Jean MICHOT
 Président du GORDES
 Ancien Recteur
 Faculté des Sciences
 Université Libre de Bruxelles

Gilbert DEBUSSCHER
 Faculté de Philosophie et Lettres
 Université Libre de Bruxelles

Nicolas-Maurice DEHOUSSE
 Génie civil
 Université de Liège

Christian DEJEAN
 Secrétaire de
 l'Université Libre de Bruxelles

Claude DELCROIX
 Faculté de Médecine
 Université Libre de Bruxelles

Willy LEGROS
 Institut d'Electricité Montefiore
 Université de Liège

André NAYER
 Faculté de Droit
 Université Libre de Bruxelles

Guy QUADEN
 Faculté d'Economie, de Gestion
 et de Sciences Sociales
 Université de Liège

Jean SEMAL
 Faculté des Sciences
 Agronomiques de Gembloux

Philippe THONART
 Faculté des Sciences
 Agronomiques de Gembloux

Claude TRUFFIN
 Cabinet du Ministre
 de la Politique Scientifique

Isidore PELC
 Service de Psychiatrie et
 Psychologie Médicale de
 l'Hôpital Universitaire Brugmann

Conseil de rédaction:

Jean-Marie ANDRE
 Faculté des Sciences
 Facultés Universitaires
 Notre-Dame de la Paix à Namur

Jacques BERLEUR
 Institut d'Informatique
 Recteur - Facultés Universitaires
 Notre-Dame de la Paix à Namur

Bernard CROUSSE
 Fondation Universitaire
 Luxembourgeoise-Arlon

Bernard DELMON
 Groupe de Physico-Chimie
 Minérale et de Catalyse
 Université Catholique de Louvain

Jean-Marie DEREPE
 Faculté des Sciences
 Université Catholique de Louvain

Claude DESAMA
 Centre Informatique de la
 Faculté
 de Philosophie et Lettres
 Université de Liège

Jean-Pol DUCARME
 Service des Technologies
 Nouvelles
 Ministère de la Région Wallonne

Jean-Clair DUCHESNE
 Faculté des Sciences
 Université de Liège

André DUMONT
 Faculté des Sciences Appliquées
 Université Libre de Bruxelles

Raymond GOREZ
 Faculté des Sciences Appliquées
 Université Catholique de Louvain

André JAUMOTTE
 Faculté des Sciences Appliquées
 Université Libre de Bruxelles

Paul JESPER
 Faculté des Sciences Appliquées
 Université Catholique de Louvain

Guy KARNAS
 Faculté des Sciences
 Psychologiques et Pédagogiques
 Université Libre de Bruxelles

Pierre LASZLO
 Institut de Chimie
 Université de Liège

Paul MAINGUET
 Faculté de Médecine
 Université Catholique de Louvain

Guy MARTENS
 Direction Centrale des
 Recherches
 Solvay & Cie

André MONFILS
 Centre Spatial Liégeois
 Université de Liège

Serge PAHAUT
 Laboratoire du Professeur
 Prigogine

Ricardo PETRELLA
 Programme FAST
 Commission des Communautés
 Européennes

Jacques PLANCHARD
 Gouverneur de la Province du
 Luxembourg

Marc ROUBENS
 Faculté des Sciences Appliquées
 Université de Liège

Jean SEMAL
 Faculté des Sciences
 Agronomiques de Gembloux

Léon SIMAR
 Faculté de Médecine
 Université de Liège

Philippe SMETS
 I.R.I.D.I.A.
 Université Libre de Bruxelles

Paul VAN BINST
 Faculté des Sciences
 Université Libre de Bruxelles

Yves Van HAVERBEKE
 Faculté de Médecine
 Université de Mons

Walter VERLY
 Faculté des Sciences - Biochimie
 Université de Liège

Liliane REMY-BATTIAU
 Relations extérieures
 Université de Liège

Réseau scientifique et technique :

Marcel ACKERMAN
 Institut d'Aéronomie Spatiale de
 Belgique

Claude BROQUET
 Faculté des Sciences
 Economiques
 Faculté Universitaire Catholique
 de Mons

Clément CROHAIN
 Secrétariat d'Etat aux Affaires
 Européennes et à l'Agriculture
 Direction Générale
 de la Recherche en Agriculture

François-Xavier de DONNEA
 Faculté des Sciences
 Economiques, Sociales et
 Politiques
 Université Catholique de Louvain

Marcel DEMEUR
 Faculté des Sciences
 Université Libre de Bruxelles

Charles JOACHAIN
 Faculté des Sciences
 Université Libre de Bruxelles

Paul-Emile LAGASSE
 Faculté des Sciences Appliquées
 Université Catholique de Louvain

Joseph MARTIAL
 Laboratoire Central de Génie
 génétique
 Université de Liège

Paul MELCHIOR
 Université Catholique de Louvain

Pierre-Armand MICHEL
 Ecole d'Administration des
 Affaires
 Centre de Recherche et de
 Documentation Petites et
 Moyennes Entreprises
 Université de Liège

Jacques NIHOUL
 Mécanique
 Université de Liège

Ilya PRIGOGINE
 Prix Nobel de Chimie
 Instituts Internationaux de
 Physique et de Chimie Solvay
 Université Libre de Bruxelles

Patrick ROUSSEAU
 PROGESTIO

Jean SACTON
 Faculté des Sciences
 Université Libre de Bruxelles

Georges THINES
 Centre Albert Michotte
 Biologie du comportement
 Université Catholique de Louvain

Jacqueline TULKENS
 Relations extérieures
 Université Catholique de Louvain

Michel WAUTELET
 Faculté des Sciences
 Université de Mons

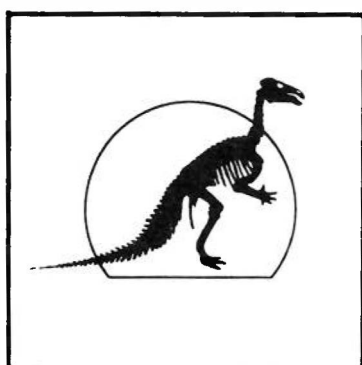
René WINAND
 Faculté des Sciences Appliquées
 Université Libre de Bruxelles

*Avec le concours de la Communauté française - Direction générale de l'Enseignement supérieur
 et de la Recherche scientifique, Direction générale de la Formation et de l'Enseignement artistique
 ainsi que de la Fondation universitaire de Belgique.*

La reproduction des articles de Nouvelles de la Science et des Technologies est autorisée en y apportant toutes les références

II. Groupement Nature

**INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES
DE BELGIQUE
KONINKLIJK BELGISCH INSTITUUT VOOR
NATUURWETENSCHAPPEN**



Pour faire mieux aujourd'hui un seul outil

**La précision évolue. Les spécialistes METTLER TOLEDO
vous informent. Gratuitement.**

Pour donner du punch à vos performances, mieux vaut choisir le meilleur instrument.
Et tout de suite. Dès maintenant, téléphonez ou faxez au leader incontesté.

OUI,

je désire être informé
gratuitement
sur les instruments de précision suivants:

Pesage

- ☐ Micropesage
- ☐ Pesage analytique
- ☐ Pesage de précision

Propriétés Physiques

- ☐ Analyse thermique
- ☐ Thermo-systèmes
- ☐ Densimétrie & réfractométrie
- ☐ Turbidimétrie

- ☐ Tensiométrie-Lauda
- ☐ Viscosimétrie-Lauda

Analyses Chimiques

- ☐ Titration
- ☐ pH-métrie
- ☐ Teneur en eau
- ☐ Taux d'humidité
- ☐ Chromatographie TLC
- ☐ Thermostats & cryostats-Lauda

Réacteurs de Laboratoire

- ☐ Réacteurs

- ☐ Vos solutions
pour l'industrie

Nom: Prénom:

Fonction:

Société: Département:

Adresse:

Code Postal: Localité:

Tél: Fax:

Hot Line: (02) 334 02 47 Christian Van Nerom

Mettler-Toledo s.a.

Frans Walravensstraat 84 - 1651 Lot (Beersel)

Tél.: (02) 334 02 11

Fax: (02) 334 02 10

METTLER TOLEDO

L'INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE : DE CHARLES DE LORRAINE À ALBERT II

Daniel Cahen – Directeur de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique

Du cabinet de physique et d'histoire naturelle de Charles de Lorraine, gouverneur des Pays-Bas méridionaux, au Musée royal d'histoire naturelle; du Palais de Nassau au parc Léopold, ainsi pourrait-on résumer l'histoire de l'institution, de ses origines à la fin de la seconde guerre mondiale, lorsque le Musée devint l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, en reconnaissance du caractère scientifique de ses multiples activités.

Les collections de Charles de Lorraine passèrent à l'Académie des Sciences et Belles-Lettres puis, après maintes vicissitudes, à la Ville de Bruxelles, avant d'être rachetées par le jeune Etat belge en 1842. Un arrêté royal du 31 mars 1846 créa le Musée royal d'histoire naturelle. Celui-ci connut un développement important de ses collections et de ses activités scientifiques au cours de la seconde moitié du XIX^e siècle et, d'un conservatoire de collections, il se transforma en une institution de recherche scientifique orientée principalement vers l'exploration du territoire national.

Dès avant la première guerre mondiale et dans l'entre-deux-guerres, cette référence au territoire national, sans jamais disparaître, devint moins contraignante au profit d'une internationalisation croissante du champ des investigations. Et même la création par Léopold II du Musée royal de l'Afrique centrale ne détourna pas l'Institut et ses chercheurs de l'exploration scientifique du domaine colonial à laquelle ils furent étroitement associés au travers de l'Institut National pour l'Etude Agronomique et de l'Institut des parcs nationaux du Congo.

Il est incontestable que l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique profita moins que d'autres institutions scientifiques de l'essor des "Golden Sixties". Les raisons en sont multiples. L'inachèvement et le délabrement des bâtiments constituèrent un lourd handicap pour la gestion des collections et du musée proprement dit ainsi qu'un facteur de démotivation pour les chercheurs. En même temps, l'accent mis trop exclusivement sur le développement des recherches océanographiques, au détriment d'autres domaines scientifiques, excédait sans doute les possibilités de l'institution.

A partir de la fin des années 1970, le redressement fut entrepris, sur tous les fronts. L'achèvement et la restauration des bâtiments permirent de disposer de locaux plus adéquats et de rénover les salles d'expositions permanentes qui, complétées par des expositions temporaires, ramenèrent un public important vers le musée de l'Institut. La recherche scientifique se redéploya autour des points forts traditionnels, entomologie, invertébrés non insectes, paléontologie, conservation de la nature, et fut soutenue par l'adoption de nouvelles technologies, microscopie électronique et systématique bio-chimique par exemple, ainsi que par une mise en ordre des publications scientifiques qui paraissent désormais régulièrement. Cet essor, qui se poursuit encore actuellement, permit à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique d'accompagner l'évolution institutionnelle du pays et de mettre ses collections et son expertise scientifique dans le domaine de la diversité biologique, son savoir, son savoir-faire et son faire-savoir au service de l'Etat, des Régions, des Communautés et de la communauté scientifique internationale.

NEW TRENDS IN SYSTEMATICS AND TAXONOMY

Thierry Backeljau, Jackie Van Goethem and Karel Wouters – Department of Invertebrates

The term systematics is derived from the latinized Greek word *systema*, as it was used for the classifications developed by early naturalists like Linnaeus and Lamarck. Currently the term has a broader meaning and refers to the scientific study of the diversity of organisms and their relationships, while the theory and practice of classifying organisms is the field of taxonomy. However, both terms are often considered as synonyms because the two disciplines are intimately connected : systematic research is needed to build meaningful classifications and these latter provide the summaries and generalizations required for further systematic (and other) studies. In the remainder of this contribution we will use both terms in their strict sense, despite the sometimes confuse boundaries between them.

Taxonomy and systematics are probably the oldest branches in biology, for throughout history, man has always collected information about the living world around him : which plants are edible or poisonous, which have medical properties, which animals can be captured where, etc. In order to retrieve and handle all this information and to make it accessible to others, organisms had to be named and classified according to a logical system. However, the more systematic data were accumulated, the more it was perceived that taxonomic classifications often had to be adapted and updated. This was particularly evident when European explorers started to discover and colonize other parts of the world, and consequently returned home with huge collections of unknown animals and plants. Taxonomy and systematics thus became popular and rapidly expanding sciences, especially in the 18th and 19th century.

Yet, in the 20th century the success of taxonomy and systematics stagnated and even started to decline : it appeared as if both disciplines had missed the rapid developments of other, upcoming sciences such as biochemistry and genetics. Indeed, the basic methodologies applied by taxonomists and systematists nearly remained unaltered for over 200 years and there was no sign that this would change. On the contrary, the discrepancy between these methodologies and the tremendous technological progress achieved by other disciplines, became larger and larger. Consequently, taxonomy and systematics were regarded as more or less old-fashioned sciences,

which at university levels should be kept at a low profile.

The current global biodiversity crisis, however, is drastically changing this situation by provoking the resurrection of taxonomy and systematics. Yet, both these sciences are no longer the so-called old-fashioned disciplines from some decades ago, for during the past 30 years they underwent a profound metamorphosis. Particularly systematics has become a vivid, high tech discipline that is firmly reclaiming its legitimate forefront position among biological sciences. The arsenal of modern technologies that currently is deployed in systematic research, is indeed impressive : scanning and transmission electron microscopy, DNA and amino acid sequencing, restriction fragment mapping and DNA-DNA hybridisation, flow cytometry, chromosome painting, all sorts of protein electrophoresis, high pressure liquid chromatography, immunological methods, techniques for image analysis and tree-dimensional reconstruction, multivariate statistics, geographical information systems, computerized identification methods, electronic discussion forums, and many, many more !

One of the keystones in the rebirth of systematics was the invention of the polymerase chain reaction (PCR). This is a technique which enzymatically multiplies specific DNA fragments. The principle is rather simple : after having extracted DNA from an organism, the DNA is denaturated (i.e. the two strands of the double helix are separated) by heating it up for some minutes at $\pm 95^{\circ}\text{C}$. This temperature is subsequently lowered to $30\text{--}65^{\circ}\text{C}$ and two so-called primers are added to the solution, together with free nucleotides and the enzyme *Taq* polymerase. Primers are synthetic single stranded DNA fragments of about 20 nucleotides, complementary to sequences in the DNA one would like to multiply (target DNA). Because of this complementarity, the primers will rapidly anneal to the target DNA. Two conditions must be met in this step : (1) the primers must bind on different strands of the same DNA molecule, and (2) both primer annealing sites should not be too distant from each other. The resulting double stranded "target DNA/primer" complexes can now serve as starting points to bind the free nucleotides, complementary to the sequence of the target DNA bridging the two primers. This polymerization is

performed during 2-5 min and at 65-75°C by means of the enzyme *Taq* polymerase. The result is that the original target DNA is copied. By repeating this cycle several times, the number of copies of the desired DNA sequence will exponentially increase. Hence, PCR is nothing but a DNA copying method based on the cyclic repetition of three steps : (1) DNA denaturation, (2) primer annealing and (3) DNA polymerization. A multitude of variations of the PCR technique have been developed, each with their own characteristics and purposes. The importance and versatility of the PCR method is clearly demonstrated by the fact that in 1993 alone, over 7000 papers were based on it !

The relevance of PCR to systematics resides, amongst others, in its extreme sensitivity. Even a few DNA fragments in a sample are sufficient to obtain a successful amplification, so that subsequent sequencing of the DNA becomes feasible. This feature has tremendously increased the scientific value of natural history collections in museums, universities or other repositories, for PCR allows to investigate DNA extracted from preserved biological material such as herbaria, dried tissues (e.g. skins, bones, hairs, bird feathers, insect collections, blood stains, faecal pellets, ...), alcohol samples and even paraffin-embedded preparations.

The use of museum material allows to perform long-term population genetic studies by comparing DNA data obtained from specimens collected several tens or hundreds of years ago, with data derived from recent samples. In this way one can assess how historical events have affected the genetic structure of populations (e.g. effects of habitat fragmentation and degradation, industrialization and pollution, climatic change, etc.). Such global change studies have already been performed on museum skins and bones of kangaroo rats, Andean mice, rabbits, etc. A particularly nice example of a study involving a time dimension was the search for the Lyme disease bacterium in museum specimens of the deer tick, which is responsible for transmitting the bacteria on to humans. This work showed that the bacterium was already present in America well before the disease was recognized in the United States.

Evidently, if PCR allowed to obtain useful DNA from old museum samples, it was also tempting to apply this method to fossil material, and thus a new discipline emerged : molecular paleontology. It has for example been possible to extract and sequence DNA derived from insect remains preserved in amber of Tertiary and Cretaceous origin, i.e. with an estimated age of 25 to 135 million years. Similarly, DNA fragments from fossil bones of saber-toothed tigers, mammoths and moas (an extinct giant bird from New Zealand) have been successfully sequenced.

However, the bulk of systematic work using DNA methods (both PCR based and other) involves recent

organisms. Two groups of DNA markers are currently very popular, viz. mitochondrial and chloroplast DNA genes, and nuclear ribosomal RNA genes. Mitochondrial and chloroplast genes are predominantly used to study comparatively young evolutionary lineages, an interesting example of which is provided in the contribution by E. Verheyen in this issue. Sequencing of ribosomal RNA genes, on the other hand, has been particularly informative to resolve deep branches of the evolutionary tree of life. It revolutionized, for example, bacterial taxonomy with the discovery of the Archaeobacteria. This is a complete new organismal kingdom, differing as much from the "classical" Eubacteria, as these latter differ from the Eukaryota. Ribosomal RNA sequences have further provided evidence for the eubacterial origin of mitochondria and chloroplasts, for the crustacean affinities of pentastomids (tongue worms) and for the sister group relationship between animals and fungi. Yet, these are only few of the many recent achievements of DNA sequencing in systematics.

DNA techniques are not only a major break-through for phylogeny inference. They have also provided powerful tools for other important topics in systematic research. Restriction fragment analyses of mitochondrial DNA, for example, have had a profound impact in understanding migrational routes and phylogeographic relationships of tortoises, salmonids and whales. On the other hand, DNA fingerprinting methods using microsatellites and random amplified polymorphic DNA are currently extensively used in paternity testing, an issue of prime importance in the elucidation of social structures, mating systems and sexual selection controversies.

The examples above show that DNA techniques also entered the field of population genetics, where they once again produced remarkable results. Restriction fragment mapping, for example, showed that the common oyster, which on the basis of allozyme data was believed to represent a single, continuous panmictic population along the east coast of the U.S.A., in fact consists of two very distinct breeding units : one along the Atlantic coast and one in the Gulf of Mexico. This is an important result as it indicates that at least some of the molecular markers, which are commonly used for measuring gene flow (e.g. allozymes and restriction fragments) may be subject to natural selection. Such data are fundamental to conservation issues and genetic stock management. They provide, for example, a rationale to choose and delimit areas for protection of biodiversity and genetic variation.

Thus, DNA technologies undoubtedly have an enormous impact on current systematic research. Yet, still many other molecular markers and techniques have entered the field of systematics, some of them even long before DNA techniques. Protein electrophoresis, for example, is after its introduction about 30 years ago, now considered to be a basic routine technique for systematic research.

It is certainly not such a "glamorous" method as DNA sequencing, but nevertheless it is still the most widely used molecular tool in systematics. Protein electrophoresis is indeed most appropriate and cost effective in measuring gene flow and detecting cryptic species. Par-

ticularly this latter aspect has found practical applications in the routine electrophoretic identification of bacteria, nematods, slugs, and other organisms which are often difficult to distinguish by their morphology alone. An example is given in figure 1.

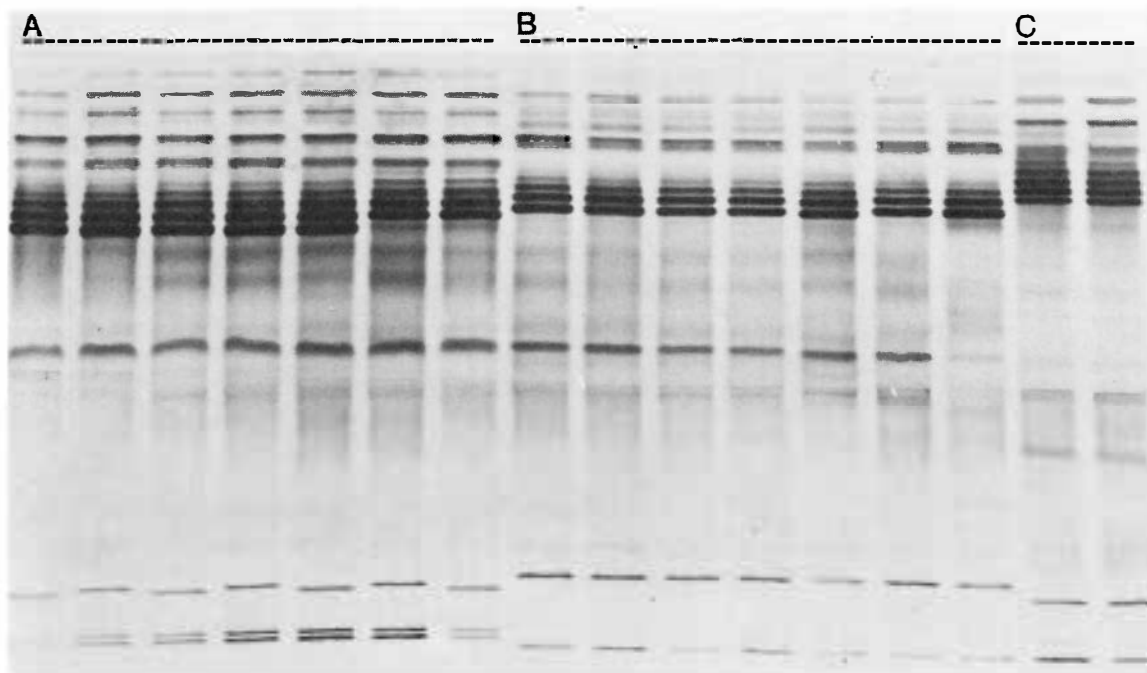
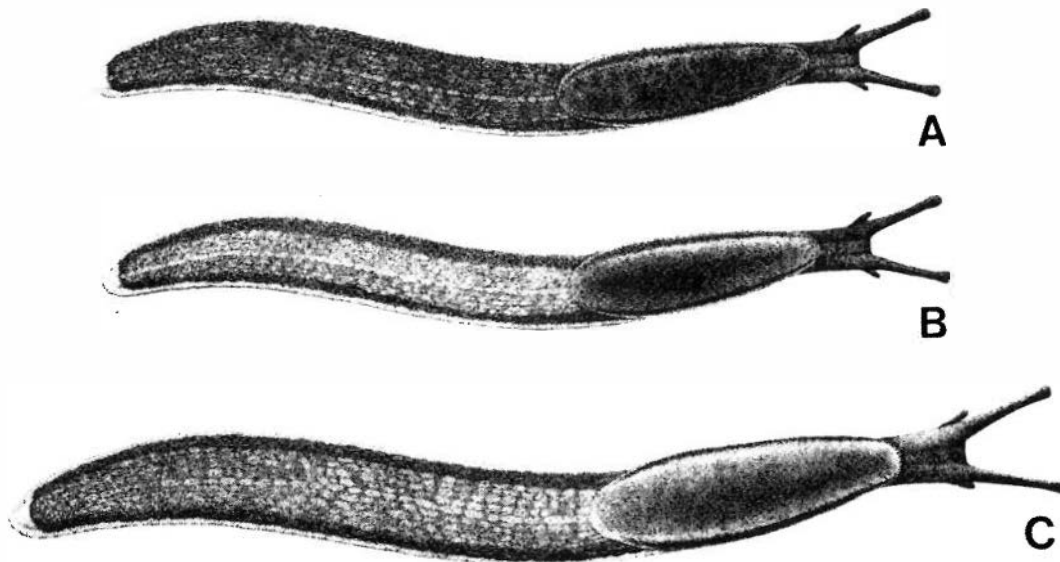


Figure 1 : Example of the electrophoretic identification of three cryptic slugs by means of isoelectric focusing of general albumen gland proteins. (A) *Arion circumscriptus*, (B) *A. silvaticus* and (C) *A. fasciatus*.

In retrospect it is not surprising that systematics turned to molecular methods and in particular to DNA techniques. After all, the "traditional" data used in taxonomy (e.g. morphology, development, behaviour, ecology, ...) are to a large degree the phenotypic expression of genetic information encoded by DNA. Since this information is transmitted from generation to generation, it also provides a record of the evolutionary history of the living world. Thus, analyzing this information before it is translated into a phenotype and comparing it in different organisms profoundly extends our understanding of the evolutionary patterns observed in "traditional" data.

Obviously, the introduction of molecular and other modern techniques into systematics required the development of new analytical tools for data treatment. Manipulating huge and complex data sets, and performing the vast numbers of calculations necessary for statistical testing and reconstructing phylogenetic trees are activities which are too time consuming to be executed manually. Fortunately, modern soft- and hardware provide the means to handle these jobs. Not rarely, molecular phylogeneticists need computer runs of several days to several weeks to construct evolutionary trees. For example, a bootstrap analysis of a maximum likelihood tree of phylogenetic relationships between plants, animals and fungi based on ribosomal RNA sequences, required a non-stop run of six months on a mainframe computer !

The present overview is strongly biased towards techniques we apply in our own research group. We therefore dealt with only a tiny fraction of the different modern approaches that are currently used in systematics. Yet, it would be misleading to finish this paper with the implicate picture that modern systematics made "traditional" taxonomy superfluous, for nothing would be more untrue. Actually, the situation is just the other way round : particularly molecular phylogenies prompt us to look back at the organisms themselves, for this is the only way to give molecular data a biological meaning. Moreover, the revival of systematics is for a large part due to the current need to charter the biosphere, which requires a sound taxonomic basis. Molecular analyses, for example, are a waste of time and money if they deal with incorrectly identified taxa or if they ignore the basic biology of the organisms studied. Hence "traditional" taxonomy is an indispensable tool for "modern" and molecular systematic research : molecular systematists need taxonomy to provide identifications and a biological framework, while taxonomists need molecular data to improve taxonomic systems. This reciprocity calls for joining forces between taxonomy and molecular systematics, and it is this synergetic approach that represents the real new trend in systematics.

THE ROYAL BELGIAN INSTITUTE OF NATURAL SCIENCES AND THE ROLE OF NATURAL HISTORY COLLECTIONS IN BIODIVERSITY RESEARCH

Jackie Van Goethem, Karel Wouters and Thierry Backeljau – Department of Invertebrates

The Royal Belgian Institute of Natural Sciences (RBINS) was founded in 1846 as the "Musée Royal d'histoire naturelle", with the aim to keep and manage natural history collections belonging to the national heritage. Parts of these collections go back to the middle of the 18th century.

In the second half of the 19th century the collections of the "Musée" grew rapidly by the acquisition of large quantities of fossils. The most important of these were the remnants of Tertiary faunas exhumed during the construction of the military forts around Antwerp, and the Cretaceous skeletons discovered in a coal mine in the village of Bernissart. This latter material included, amongst others, the famous group of iguanodons, which still constitutes one of the masterpieces of the RBINS, as witnessed by the logo of the museum.

At the beginning of the 20th century the collections grew further by the addition of material from faunistic surveys of the national territory and the southern North Sea. Subsequently, huge numbers of specimens were acquired during expeditions to Indonesia, Central and Western Africa, Amazonia, and more recently to Papua New Guinea, Antarctica, etc. As a consequence the RBINS currently houses a diverse and exceptionally rich zoological collection exceeding 30,000,000 specimens. As far as comparable data are available, this ranks the RBINS among the top ten of the major zoological collections in the world, after The Natural History Museum, London (68,000,000 specimens) and the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (64,000,000 specimens), but before the American Museum of Natural History, New York (26,000,000 specimens), the Field Museum of Natural History, Chicago (16,000,000 specimens) and the Academy of Natural Sciences, Philadelphia (15,000,000 specimens).

In the course of these developments, the scope and aims of the RBINS underwent the same conceptual changes as other major natural history collections. Indeed, in the 19th century the primary goal of natural history museums was limited to the preservation, curation and exhibition of collections. In the 20th century this task was gradually

extended, for museum staffs were now expected to intensify their scientific research and their public responsibilities. Hence natural history collections have become an integrated part of biological research and public service. With this contribution we aim at discussing some aspects of the relevance of natural history collections.

Why natural history collections ?

Natural history collections serve many purposes. They represent in the first place the basic material for taxonomic research, which we define here as the theory and practice of naming and classifying organisms into a hierarchical system of groups, called "taxa" (e.g. species, genera, families, orders, etc.). Taxonomy thus provides the only efficient way of ordering the roughly 2,000,000 living and fossil organisms so far described. Such a diversity would otherwise be unmanageable. Consequently, taxonomists are constantly improving the knowledge of earth's biodiversity by describing and classifying new taxa. Yet, this can only be done if one can rely on sufficient and properly preserved comparative material. Natural history collections are the major source of such reference material.

Once a taxonomist has defined new taxa, it is of the utmost importance that reference material is deposited and kept in a safe, accessible and well-organized place, where future researchers can consult, check and compare it. A particularly important aspect of this practice is naming new taxa, for just as in any other science, there is an absolute need for a standardized nomenclature. At this point natural history collections play a fundamental role since they are the official repositories for the reference specimens, selected by a taxonomist to serve as "standards" onto which a new taxon is described and named. The permanent conservation of biological type specimens is a necessary and internationally agreed obligation, which ensures that even the oldest type material described in the middle of the 18th century, e.g. by C. Linnaeus, is still available for study.

Connected with biological standardization is the need for proper identification of specimens. This is required for all human activities, which must rely on the distinction of biological taxa, and it is here that taxonomists and natural history collections can show their general scientific and socio-economic value. Ecological research, efficient biological pest control, law enforcement with respect to animal and plant protection (e.g. the application of the Convention of Washington), medical parasitology, genetic stock management, forensic science, archaeology, and many more disciplines, often depend heavily on the correct identification of biological specimens or fragments thereof. Natural history collections and their curators provide comparative material and expertise required therefore.

In addition, natural history collections appear more and more to be the only accessible sources of extinct, rare or endangered species. On the other hand, the continuous accumulation of new samples throughout centuries has turned natural history collections into archives of biodiversity and "global change". They indeed allow to reconstruct ancient environments and species distributions, which can be correlated with effects of urbanization, desertification, pollution, changes of climatic conditions, etc.

However, collections do not only serve taxonomy and global change purposes, but may also be used in many other disciplines such as comparative anatomy, phylogenetics, biogeography, faunistics, etc. Moreover, adequately preserved biological specimens provide information about host-parasite relationships, commensalism, pathology, feeding regimes, epi- and endobiotic associations, to mention a few examples. In this context, natural history collections also serve as the primary place where voucher specimens of published research are deposited. Often, universities and other institutions compile large collections of organisms for particular research projects, but do not have the means for long term storage and curation of their material. Therefore, centralized natural history collections provide the most appropriate solution. Yet, as will be demonstrated below, natural history collections still have much more to offer.

Modern technology emphasizes the value of collections

New techniques and research interests have profoundly increased the value of museum collections. Particularly the development of the Polymerase Chain Reaction (PCR), which allows to amplify even extremely small quantities of DNA, has opened the possibility to investigate DNA extracted from old preserved museum specimens. It has for example been possible to isolate, amplify and sequence DNA from the skins and bones of stuffed museum specimens of recently extinct animals such as

the quagga (a horse-like species resembling a zebra, that was wiped out by man at the end of the 19th century) and the marsupial wolf (the last known individual died in a zoo in 1933). This topic is treated in more detail by Backeljau et al. elsewhere in this issue.

Yet, besides the tremendous possibilities for DNA research, museum collections offer raw material for other molecular techniques too. For example, the phylogenetic relationships of the above mentioned quagga and marsupial wolf were inferred from immunological analyses of albumin extracted from museum skins already in early 1980. Such immunological approaches have also been applied to shell matrix and intracrystalline proteins of brachiopods (lamp shells) and bivalves and to bone material of mammoths.

But there is more : the fact that natural history collections often contain specimens collected several hundreds of years ago permit to reconstruct past environmental conditions and to assess the impact of environmental change over the last centuries or even longer. Shells, bones and teeth indeed provide a rich source for radio-isotope studies, amino acid racemization analyses and surveys of heavy metal accumulation. The importance of these data in the current global change crisis is evident and here below we provide some cases in point.

Surveys of ^{90}Sr accumulated in shells of the Roman snail ("escargot de Bourgogne"), for example, have allowed to monitor the atmospheric impact of nuclear bomb fall out between 1955 and 1961. More recently, mollusc shells from Lake Tanganyika, collected before 1950, have been used to calibrate the radiocarbon clock for this lake, while radiocarbon dating of subfossil achatinid shells from NW Sudan provided convincing evidence that at least 300 mm annual rainfall existed there some 6000 yr ago. On the other hand, land shells of known age from the Negev Desert and Madeira allowed to refine the Asp racemization time resolution method, which is particularly useful for dating events in the last three centuries. Finally, several surveys are currently assessing the evolution of heavy metal concentrations (e.g. lead, cadmium, ...) in historical shell samples of known age (e.g. to follow up the effects of industrial pollution in the Mediterranean since the last century or to screen the history of heavy metal deposition in the Scheldt estuary).

International cooperation

At present we do not know how many species there are on earth, but about 1,700,000 have hitherto been described, including $\pm 250,000$ species of flowering plants and 47,000 species of vertebrates. The vast majority of organisms, however, are insects with about 1,000,000 species known. Yet, extrapolating invertebrate species

numbers from canopies of tropical forests suggests that worldwide there may be tens of millions of species. This overwhelming diversity, cannot be adequately chartered without international cooperation, for no single natural history museum can be expected to build up a complete reference collection of earth's biological diversity.

This would not even be desirable for : (1) the majority of large natural history collections is situated in the industrialized world, whereas earth's biodiversity is mainly located in economically less-developed regions; therefore a centralized "global biodiversity" collection risks to become another point of disagreement in the South-North debate, (2) a huge, centralized collection would be highly impractical and would certainly not improve access to specimens, and (3) such collection would be more vulnerable to possible disasters (e.g. fire, earth quakes, war, etc.) and the effects of these would be considerably more fatal.

Therefore biodiversity collections are preferably deposited in different museums, which then become complementary to each other. This enhances cooperation, improves management, facilitates access to collections and reduces the risks implied by catastrophies. With type material, for example, it is customary to deposit voucher specimens in several museums, so that accidental loss or destruction at one site is not fatal. Moreover, in order to charter biodiversity adequately, all geographical regions should be surveyed. This is more efficiently and conveniently organized by local, regional and national museums, because much of the collecting and fieldwork is done by non professional, but therefore not less competent, people (e.g. members of natural history societies), who are better accommodated in their "local" museum, than in a distant, foreign institute. We will come back on this issue when dealing with the public service and educational role of natural history collections.

Evidently, cooperation between museums and other research institutes implies communication, mobility and exchange. The current developments in computer technology and software are of extreme helpfulness in this context. More and more museums are compiling inventories and databases of their collections and research activities, and make this information available on microfilm, floppy disks, tapestreams, CD-roms, or electronic mail. This evolution is of tremendous value with respect to the accessibility of collections and their later updating. Yet, at the same time it requires international coordination in order to, for example, standardize data formats, and program and system compatibilities.

Modern curatorial policies

Current museum policies with respect to the acquisition of new material are directed towards improving preser-

vation and storage efforts for as many applications as possible. Hence, the task of curators is no longer restricted to developing a sound taxonomic expertise for managing natural history collections, but also to establish a firm basis in computer technology and to become sufficiently familiar with other research disciplines that may need the material under their care.

Therefore, several museums have started to establish specialized frozen tissue collections, seed banks and lyophilized cultures. Yet, this evolution confronts curators with new problems such as developing the required technological carrying capacity (and its financing) and the reconsideration of loan policies. For example, what will be the criteria to decide whether a piece may be damaged or destroyed for molecular or isotope analysis ? Should preparations, such as DNA extracts or gold coated structures for Scanning Electron Microscopy, be returned to the museum collection from which the original material was borrowed ? Should users be charged for the extra costs involved in, for example, sending frozen collection material ? These are only few of the many practical questions for which curators must find appropriate answers.

Evidently, these new tasks must be combined with the basic curatorial work. Biological specimens come in all shapes and sizes, from fossil microorganisms to large mammal skeletons, from unsorted plankton samples to huge numbers of trapped insects, etc. Yet, each kind of organism requires a particular type of treatment (which is a speciality in itself) and subsequent long term care. In addition, curators are expected to identify and catalogue all the material they receive. This is a tremendous task which up to the species level is practically unenforceable. Therefore most museums and institutes face a continuously growing problem of back-log.

Museums today lack sufficient curatorial and technical staff to fulfill all their tasks conveniently. As a consequence it is necessary to define curatorial and research priorities. For example, some museums specialize in particular groups which will be studied and curated, while others will concentrate on their public service. Still another approach is to curate only new incoming material of high scientific value. On the other hand, acquisition policies are often deemed to be opportunistic and consist of a selected mixture of own field collecting, exchange, purchase and donations. This usually implies the accumulation of large quantities of the most diverse biological samples, whose curation is not always trivial given the limited available museum staff.

Nevertheless such opportunistic acquisition policy is still the most effective long term strategy if museums are to fulfill their role as unbiased archives of biodiversity. Moreover, many expeditions organized for specific purposes often collect much more than their strict target organisms and provide in this way an important source of well do-

cumented material. If one would only collect the material strictly needed for a particular research topic, it would become much more expensive to chart and compile global biodiversity.

In a similar way, donations play an important role in museum acquisition policies. Yet, once again, immediate curation of incoming pieces is not always possible due to the limited staff. For the same reason it is usually not possible to keep such donations as separate collections with a specific status, as is sometimes desired by donors. A temporary display of donations in a public exhibit, however, is sometimes organized in honour of the donor.

Of particular relevance to acquisition policies is the responsibility of natural history collections with respect to nature conservancy and loss of global biodiversity. Therefore new acquisitions should not involve illegally collected material (unless the material has been assigned to the museum after confiscation by legal authorities) or specimens that were captured in an irresponsible way (e.g. destruction of habitats for collecting purposes, eradication of endangered populations for commercial goals, etc.). In a similar way it is also attempted to avoid "suspicious" purchases.

Finally, an important feature of natural history collections is the unpredictability of future scientific and technological developments. As shown above, new technologies now allow a much wider use of old museum material than the original collectors and curators could have imagined. This means that collecting and curating new material must be comprehensive, i.e. natural history collections must permit the widest possible use and must also represent as closely as possible past and present faunas, floras, ecosystems, etc.

Public education, training and service

Hitherto, we mainly dealt with the scientific tasks of natural history collections. Yet, public education and service are certainly also extremely important missions of museums. Obviously, the most conspicuous educational tool provided by a museum is its permanent exhibition.

Formerly, exhibitions had only one goal : showing as many specimens as possible. More recently, however, emphasis gradually shifted to public education in a pedagogic framework. In this way museums now confront the public with the results of fundamental biological research and the social, economic and even political consequences thereof. This is achieved by organizing specialized temporary exhibitions (e.g. human diversity, insects and their impact on man, dinosaurs, ...), giving conferences, projecting documentary films, etc. Currently, museums have a particularly strong engagement in sensibilizing the public for problems related to the biodiversity crisis, na-

ture conservancy, and climatic and environmental change.

Setting up exhibitions has become a discipline on its own. Some universities even organize specialized courses of "museology", which reflects the complexity of the matter and its general interest. Currently, exhibitions are created by the interactive cooperation between pedagogically trained people, artists, engineers and scientists. It is sometimes amazing how meticulously these people have to consider even the smallest details in order to optimize the pedagogic quality and attractiveness of an exhibition. It is not surprising that also the newest technologies have found their way to museum exhibitions : robots, interactive computers, video and other special effects (light, sound, and even smells), all contribute to the success of the instructive exhibitions museums now offer to the public.

These educational efforts are not only for the occasional visitors. On the contrary, museums often provide a wide array of additional pedagogic activities for schools and youth organizations. Such activities include guided tours, workshops, bio-classrooms, field excursions, educational games, contests, etc. and also in this field the computer plays an increasingly important role.

Since museums are centers of expertise in fundamental biological research, they also provide a framework for teaching and training (under)graduate and postdoctoral students. Evidently, this activity focuses on biodiversity research and is organized in close cooperation with universities and other research institutes.

A particular group of users of museum facilities are the natural history societies. Often they hold their meetings and workshops in museums, which usually also provide all kinds of logistic and scientific support. Not seldomly, individual collectors or amateurs devote part of their free time to consult museum collections and libraries. Others cooperate with the museum staff in the context of particular research programs, while some have developed their own expertise. Such interactions between professional and "free lance" biologists are beneficial for both sides.

Finally, museums offer a wealth of public services including the publication of books and documentation files and the loan of didactic material (movies, videos, slides, ...) and specimens for local activities. Furthermore, museums provide advices and background information for radio and television, governmental instances (e.g. legislation with respect to animal welfare), and private companies.

Conclusion

Obviously natural history collections are indispensable for modern biological research of which they are an integrated part. Holding the archives of biodiversity, museums will even become more important in assessing global change, loss of biodiversity and nature conservancy. The relevance of these topics for human welfare are

undisputed and museums thus carry a wide array of responsibilities. In addition, museums participate intensively in public education and service, and provide means to make people more aware of the major problems with which earth is confronted. Therefore we are convinced that more than ever before, natural history collections have a major role to play in human society.



"INGÉNIEUR DU VIVANT" une carrière passionnante

La Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux accueille des étudiants aspirant à embrasser une carrière attractive, actuelle et performante.

La diversité des missions à accomplir par ces ingénieurs en est la raison principale.

Les ingénieurs du vivant sont en effet confrontés à l'obligation d'accroître les ressources alimentaires, car l'augmentation de la population mondiale les y oblige.

Préserver la biodiversité, valoriser les productions biologiques par définition renouvelables, gérer les espaces naturels, mettre en valeur les sols par leurs propriétés physicochimiques, réaliser des études

d'impact, lutter contre la pollution, contrôler et assurer la gestion de la qualité totale, etc ... sont des exemples qui font partie de leur domaine de spécialisation.

La compétence de ce haut lieu d'enseignement et de recherche dont la réputation déborde largement les frontières nationales, dépasse les limites de l'agronomie proprement dite pour conquérir de nombreux domaines connexes.

Citons l'environnement, la bio-technologie, la transformation et la qualité des produits, les études de marchés, la gestion de l'eau et des déchets, l'aménagement des territoires etc.

Un concept nouveau s'impose aujourd'hui pour définir ce monde de l'ingénieur du vivant, celui de l'agrobiopôle où agronomie, gestion de l'environnement et technologies de pointe s'intègrent totalement.

Ingénieur chimiste et des bio-industries
Ingénieur agronome : 11 spécialisations

Formations post-universitaires en
agronomie et ingénierie biologique.



gembloux

faculté universitaire
des sciences agronomiques

081 / 62 22 65



S.A. IMPRIMERIE ERASMUS

IMPRESSION DE
QUALITE
DE TOUTES VOS
EDITIONS

BIEZEWEG 12
(ZONE INDUSTRIELLE KWATRECHT)
B-9230 WETTEREN
TEL. 09/252 32 21 FAX. 09/252 18 77

ESPACES PROTÉGÉS ET PETITES POPULATIONS : UNE GESTION INTÉGRÉE DU PATRIMOINE NATUREL

Pierre Devillers et Roseline C. Beudels – Département Education et Nature

La préoccupation éthique et culturelle de conservation du patrimoine naturel n'est pas récente, même si elle est longtemps restée très minoritaire vis-à-vis de l'intérêt suscité par la protection des vestiges architecturaux et artistiques (30). Elle s'est très vite accompagnée d'un souci de structuration scientifique. Le principe d'une sélection régulée et documentée des sites protégés est établi dès la création des premières réserves naturelles, en forêt de Fontainebleau en 1843 (36). La constitution d'espaces protégés destinés à la survie d'une espèce susceptible d'être maintenue sur des surfaces restreintes, a été mise en œuvre par Muir dès 1864, appliquée de façon plus spectaculaire en 1872 avec la création du Parc du Yellowstone. La réalisation d'études autoécologiques dans le but explicite de sauver une espèce à distribution diffuse est illustrée par, entre autres, les recherches de Tanner en 1937-1939 (46).

La conférence de Stockholm en 1972 amplifie toutefois considérablement le courant. Pour la première fois, le monde scientifique dans son ensemble prend conscience de l'ampleur du phénomène global de dégradation du milieu naturel. Les écologistes et les systématiciens qui infléchissent l'orientation de leurs recherches pour les rendre directement utilisables par les acteurs de la conservation ne sont plus des pionniers isolés mais les initiateurs d'une discipline nouvelle, conceptuellement adaptée à la crise, qui deviendra la biologie de la conservation.

A la fin des années 80 et au début des années 90, deux approches, complémentaires, contribuent à une avance rapide des méthodologies nécessaires à la conservation du patrimoine naturel. La biologie de la conservation, en tant que discipline autonome, s'est structurée, élargie et organisée en un corpus cohérent d'approches, de méthodes et de résultats, attirant des spécialistes venus d'horizons très divers, et perpétuant ou reprenant une tradition de naturalisme et d'humanisme que la biologie avait peut-être failli perdre. De nombreux autres chercheurs, sans s'inscrire explicitement dans son cadre, orientent leurs recherches systématiques, écologiques ou éthologiques, de manière à conforter ses résultats ou à lui ouvrir de nouvelles perspectives.

La conférence de Rio de Janeiro de 1992 a eu sur cette recherche un effet très significatif et au moins aussi grand que celle de Stockholm. Il est encore difficile d'en évaluer complètement la portée. On peut espérer que la conférence, à travers la convention sur la diversité biologique qui y a été signée, a renforcé les deux approches existantes. Force est toutefois de constater qu'en imposant soudain la conscience de l'importance de la conservation à un grand nombre de chercheurs et d'administrateurs de la recherche jusque là peu concernés, elle a aussi eu des effets pervers. Elle a notamment engendré une activité considérable visant à reformuler des projets de recherche en termes de conservation de la biodiversité sans en réorienter véritablement la substance. Si ce bruit important devait ne pas s'amortir rapidement, comme l'a fait une agitation similaire mais beaucoup moindre née après Stockholm, il ne pourrait que nuire à la cohérence de la biologie de la conservation. Il est en tout cas important que celle-ci définisse plus que jamais de façon claire ses objectifs, son cadre, ses lignes de force méthodologiques et ses besoins réels en matière de support théorique et de récoltes de données.

La crise de la biodiversité

Le terme de "diversité biologique" ou "bio-diversité" désigne "tout simplement la variété des espèces vivantes qui peuplent la biosphère" (36) ou la "variabilité des organismes vivants de toute origine, [comprenant] la diversité au sens des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes" (Convention sur la Diversité Biologique: 18). Trois composantes fondamentales peuvent y être reconnues :

- la diversité des espèces, c'est-à-dire de toutes les manifestations indépendantes du processus évolutif;
- la diversité des populations, donc des facultés d'adaptation des espèces à un environnement nécessairement changeant, de leur potentiel adaptatif et colonisateur;

– la diversité des communautés, c'est-à-dire du réseau d'interactions entre espèces qui est à la base des mosaïques de paysages à grande ou petite échelle.

Les deux premières composantes diminuent au gré des extinctions globales d'espèces ou de populations différenciées. Elles augmentent sous l'effet des phénomènes de spéciation ou de spéciation incipiente. La troisième composante diminue avec les extinctions locales qui appauvrissent, simplifient et banalisent les communautés; elle augmente grâce à la colonisation.

Le déroulement du phénomène évolutif terrestre résultant de l'interaction de ces événements est un processus historique, unique, non-prévisible, au cours duquel l'évolution de la biodiversité est caractérisée par l'alternance de périodes de croissance relativement stable et de périodes courtes d'extinction massive (22, 23).

Les périodes de croissance sont gouvernées par les fréquences stochastiques des événements de spéciation et des événements d'extinction, largement sous le contrôle de facteurs abiotiques locaux (8, 16), et par le déterminisme darwinien qui sous-tend l'évolution des populations.

Les périodes d'extinction, dont l'origine – exogène ou endogène – reste généralement non-résolue, influencent de manière déterminante le cours qualitatif de l'évolution. La sélection des espèces qui y survivent se fait en fonction de règles qui, si elles ne sont pas aléatoires, diffèrent en tout cas fondamentalement de celles qui prévalent pendant les périodes de croissance (22, 23); la direction prise par l'évolution des lignées après ces périodes d'extinction dépend à la fois de cette sélection et des limitations imposées par le patrimoine génétique accumulé au cours des époques précédentes, de sorte qu'il n'y a jamais de retour au point de départ.

La période actuelle est une période d'extinction massive, caractérisée par des taux d'extinction de l'ordre de 0,001/an qui, extrapolés au niveau de résolution que l'on a pour les extinctions précédentes (0,1 à 1 MA) conduit à une perte au moins comparable à celle des extinctions les plus sévères (40, 10, 48, 37). Son origine est largement endogène, en concordance aussi avec au moins certains des cas paléontologiques documentés.

La différence essentielle entre cette périodicité et les précédentes est qu'une espèce consciente en est à la fois le témoin et l'acteur et donc susceptible d'en influencer l'issue. Il n'y a aucune raison de penser que, même si la diversité devait être sévèrement réduite, elle n'entamerait pas, après cette période d'extinction, une croissance comparable à celle des époques similaires du passé, conduisant à un nouveau foisonnement, différent de celui qui vient d'être connu, et avec ou sans l'espèce consciente. Cette restauration ne se ferait toutefois qu'avec des constantes de temps

incommensurables avec nos intérêts affectifs, et elle est donc, pour l'observateur humain, irréaliste.

La crise de la biodiversité que nous traversons n'est donc pas nécessairement, replacée dans son contexte historique et vue sur le plan quantitatif, une menace pour le devenir à long terme du processus vivant. Elle est par contre un désastre en ce qu'elle touche prioritairement les espèces les plus essentielles du patrimoine culturel de l'humanité, entièrement comparables aux monuments ou aux sources de savoir les plus importants. A l'échelle de quelques générations, la seule à laquelle il soit pensable de raisonner, elle conduit à un appauvrissement et une banalisation irrémédiable du patrimoine.

Biologie de la conservation

Toute discipline touchant au domaine du vivant peut légitimement se réclamer d'un intérêt pour la diversité biologique, et par suite faire référence au vocable plus à la mode de "bio-diversité". La biologie de la conservation est toutefois beaucoup plus ciblée. Elle est une science multidisciplinaire, développée en réponse à la crise de la diversité biologique, qui a pour objet l'évaluation de l'impact des activités humaines sur cette diversité et la conception de mesures correctrices (44, 45, 34). Utilisant les résultats de la biologie des populations, de la science de l'évolution, de l'écologie et de l'éthologie, la biologie de la conservation s'attache à concevoir des méthodologies spécifiquement adaptées à la mesure des risques d'extinction des populations et des espèces d'une part, à la détection de la dégradation, de la banalisation, de la régression ou de la fragmentation des communautés d'autre part.

Elle est guidée dans le choix de ces méthodologies par des contraintes spécifiques, caractéristiques de la discipline de crise (44) qu'elle constitue. Les espèces et les communautés fragiles doivent être abordées directement et non par extrapolation de résultats obtenus à partir d'organismes ou d'ensembles plus robustes. Une perspective d'action correctrice doit exister et être clairement cernée. Des résultats d'une précision suffisante pour permettre cette action correctrice doivent être obtenus dans des délais compatibles avec la vitesse de dégradation de la diversité biologique mondiale et locale. Le recours à des moyens d'étude, prélèvements substantiels ou dérangement significatif, qui aggraverait le phénomène que l'on tente de prévenir ou combattre, est exclu.

L'objectif de conservation de la diversité biologique est atteint principalement par des mesures de conservation in situ qui peuvent être schématiquement réparties en trois ensembles complémentaires :

- l'établissement et la gestion de réseaux de zones protégées, réserves ou zones de protection spéciales;
- des programmes spécifiques en faveur d'espèces ou de populations menacées ou fragiles;
- des mesures générales portant sur l'ensemble de l'espace.

Ces mesures de conservation in situ, complétées si nécessaire ex situ, s'exercent sur les éléments de la diversité biologique dont l'importance pour la conservation doit, dans certains cas, faire l'objet d'un effort d'identification par des compléments d'inventaires, d'analyses biogéographiques, d'analyses de processus écologiques ou d'évaluations de facteurs et de niveaux de risque. Elles sont accompagnées d'un suivi des éléments ainsi identifiés.

Les réseaux de zones protégées

La plupart des espèces et des communautés qu'elles forment peuvent être adéquatement préservées par un réseau de zones de protection à régime flexible, adapté à la conservation des valeurs biologiques spécifiques de chacune d'elles. Ce réseau peut être complété par des mesures d'ordre général prises dans l'ensemble de l'espace, et qui apportent le complément de protection nécessaire à une partie des effectifs des espèces les moins sensibles et à une fraction des surfaces des milieux les moins fragiles. C'est le schéma qui a été retenu par exemple par la Directive Européenne pour la conservation des oiseaux (47, 11).

L'identification, l'évaluation et la sélection des sites susceptibles de faire partie d'un tel réseau a retenu une part importante des travaux des biologistes de la conservation.

Le riche réservoir de données biogéographiques et phylogénétiques a été utilisé dans un effort de rationalisation de la localisation géographique des réserves. Ce sont en particulier les notions de refuges, de centres de spéciation et de centres de dispersion qui se sont avérées utiles (26, 27, 7). Les théories de la biogéographie insulaire (31) ont été beaucoup invoquées pour tenter d'optimiser le choix de la distribution spatiale, de la forme et de la configuration des réserves (14, 15). Il en est résulté d'importants critères d'exigences minimales, mais aussi la controverse SLOSS (Single large or several small), relativement stérile (43). Le développement récent des systèmes d'information géographique (GIS) est sans doute en partie responsable de l'enthousiasme pour les concepts de corridor et de maillage joignant les zones de protection, des concepts pourtant quelque peu mécanistes, voire simplistes, dont l'application reste limitée, et

bien peu de réussites concrètes peuvent être citées (41, 38, 42).

Au niveau du choix concret des sites, deux approches sont possibles. L'application de critères individuels de qualification des sites est celle qui a été la plus étudiée. Elle est illustrée notamment par de nombreux travaux relatifs à l'établissement de réseaux de sites pour l'application de conventions internationales ou de directives européennes (24, 33).

L'autre approche lie le choix du réseau à la réalisation d'un objectif global de protection, celui de :

- protéger également toutes les populations régionales d'une espèce sensible ou toutes les manifestations régionales d'un type de milieu;

– protéger effectivement en son sein une proportion d'autant plus grande des effectifs régionaux de l'espèce concernée, ou des surfaces régionales du milieu visé, que celle-ci ou celui-ci sont plus vulnérables; en effet, plus la fragilité d'une espèce ou d'un milieu est grande, moins il peut être attendu de la contribution de l'espace non spécifiquement protégé à sa perpétuation.

Cette deuxième approche a l'avantage de faire reposer les choix sur des algorithmes préétablis plutôt que sur des opinions d'experts. Les algorithmes qui peuvent être envisagés sont évidemment nombreux et dépendent des applications. Il a par exemple été proposé, dans le cadre de l'application de la directive européenne sur la conservation des oiseaux (2), de calculer pour chaque espèce d'oiseau sensible un indice de vulnérabilité (5, 6, 12) reflétant les caractéristiques de sa distribution, son abondance et les tendances de celle-ci. Les effectifs de chaque espèce qui doivent se trouver à l'intérieur des zones de protection spéciale de chaque région peuvent alors être fixés à une fraction des effectifs régionaux de cette espèce proportionnelle à ce coefficient de vulnérabilité. Un tel dispositif garantit l'objectif de conservation tout en préservant la flexibilité dans le choix des sites individuels nécessaire au respect des impératifs de planification locale. Il peut être appliqué non seulement aux espèces mais aussi aux populations, une nécessité d'autant plus grande que les décisions de conservation risquent sinon de dépendre de péripéties taxonomiques ou de divergences théoriques dans la définition de l'espèce (9, 28), ainsi qu'aux communautés, pour autant que celles-ci puissent être définies par une typologie régulée (13).

Conservation des espèces et des populations

Les mesures de conservation des milieux suffisent à la préservation de la grande majorité des espèces qui les habitent, pour autant, bien entendu, que ce soit l'ensem-

ble des caractères du milieu qui soient conservés et pas seulement son aspect général. Pour un certain nombre d'espèces toutefois ces mesures globales ne suffisent pas. Ce sont essentiellement, d'une part, les espèces à très grandes exigences spatiales, tributaires d'un ensemble de milieux, et dont le statut de conservation défavorable résulte non seulement de la dégradation de ceux-ci, mais aussi de pressions de prélèvement, de dérangement ou de compétition, nécessitant la préparation et la mise en œuvre de stratégies de conservation et de plans de restauration à grande échelle (32, 3); d'autre part, les espèces qui dépendent d'un ou de plusieurs éléments très spécifiques des milieux risquent de ne pas y être conservées par des mesures d'ordre général, si leurs besoins écologiques ne sont pas pris en compte de manière détaillée dans les plans de gestion des sites qui les abritent (25, 29).

Les phénomènes de réduction d'aire et de dégradation de l'habitat conduisent, dans le meilleur des cas, à une stabilisation des effectifs à un niveau déprimé (31, 14, 1, 35). Ces mêmes phénomènes peuvent conduire directement à l'extinction, si les forces sélectives négatives ne sont pas inversées, par la déplétion progressive des effectifs. L'extinction peut advenir aussi du fait de la susceptibilité accrue aux catastrophes naturelles d'une population occupant une aire restreinte.

Toutefois, dans le plupart des cas, au cours de sa décroissance, la population atteint des niveaux à partir desquels des phénomènes stochastiques peuvent devenir importants (19, 20) et contribuer à la diminution de la population, enclenchant une boucle de rétroaction qui accélère considérablement le processus d'extinction. C'est ce phénomène qui a été nommé par les auteurs anglo-saxons "extinction vortex", spirale d'extinction (17). Les principaux processus qui contribuent à cette spirale sont les phénomènes de stochasticité démographique, en particulier le déséquilibre du sexe-ratio, et les dépressions des minima de cycle d'abondance (diminution des taux de recrutement et de survie). Deux phénomènes de stochasticité génétique, la dérive génétique et la dépression endogamique, peuvent également intervenir dans la spirale d'extinction. Finalement, les effets de la stochasticité environnementale, en particulier les variations imprévisibles du climat, des ressources alimentaires ou des populations de compétiteurs, de prédateurs, de symbiotes ou de parasites, qui agissent simultanément sur tous les individus d'une population, peuvent considérablement diminuer le taux de croissance de la population; leurs effets sur une population déjà réduite peuvent amener cette population à l'extinction (20, 21, 39, 17).

Les analyses de la spirale d'extinction doivent donc prendre principalement en compte les effets des stochasticités démographique et environnementale. Les effets de stochasticité environnementale, en particulier sous sa forme extrême de "catastrophe", sont probablement essentiels.

Moins bien connus sont les effets de résonance que peuvent induire ensemble les stochasticités environnementale et démographique. La structure sociale de la population est par ailleurs un facteur déterminant dans l'évaluation des risques d'extinction (4), ce qui entraîne le caractère nécessairement spécifique des approches en matière de suivi comme en matière de prévention ou de correction des facteurs de risque.

Suivi et évaluation

L'établissement des réseaux de zones de protection, leur entretien, le choix des modes de gestion, l'utilisation efficace des instruments incitatifs d'utilisation rationnelle de l'espace non protégé et l'évaluation des efforts de conservation des espèces nécessitent une connaissance approfondie de l'état de la faune, de la flore et des écosystèmes. Il est donc indispensable que des systèmes de surveillance performants soient mis en place. L'ampleur des territoires sur lesquels ils doivent porter exige qu'ils soient légers et n'impliquent pas un déploiement local de main d'œuvre disproportionné. Il faut en outre qu'ils donnent des résultats rapides, compatibles et comparables. Les méthodes d'échantillonnage portant sur des espèces bioindicatrices (12) offrent à ce point de vue un modèle satisfaisant. À côté de ces programmes de surveillance de niveau élémentaire, l'effort d'analyse écologique ou éthologique intensive d'espèces ou de milieux particulièrement fragiles doit toutefois être accru. L'apport à la biologie de la conservation de tous les biologistes naturalistes reste donc fondamental.

Références

- (1) BEGON M., J.L. HARPER et C. TOWNSEND (1986), *Ecology: individuals, populations and communities*, Londres, Blackwell Scientific Publications.
- (2) BEUDELS M.-O., M. d. N. van der ELST et P. DEVILLERS (1990), Information sur l'application de la Directive 79/409/CEE. Luxembourg, Commission des Communautés européennes.
- (3) BEUDELS R.C. (1991), The Monk Seal Register : its structure and organisation. Proceedings, Séminaire sur la protection du phoque moine de Méditerranée. Aspects scientifiques et techniques, Strasbourg, Conseil de l'Europe, 61-72.
- (4) BEUDELS R.C., S.M. DURANT et J. HARWOOD (1992), Assessing the risks of extinction for local populations of roan antelope (*Hippotragus equinus*), *Biological Conservation* 61: 107-116.
- (5) BEZZEL R. (1980), Die Brutvögel Bayerns und ihre Biotop: Versuch der Bewertung ihrer Situation als Grundlage für Planungs- und Schutzmassnahmen, *Anz. Orn. Ges. Bayern* 19: 133-169.
- (6) BEZZEL R. (1982), *Vögel in der Kulturlandschaft*, Stuttgart, Ulmer.

- (7) BIBBY C.J., N.J. COLLAR, M.J. CROSBY, M.F. HEATH, CH. IMBODEN, T.H. JOHNSON, A.J. LONG, A.J. STATTERSFIELD et S.J. THIRGOOD (1992), *Putting biodiversity on the map: priority areas for global conservation*, Cambridge, International Council for Bird Preservation.
- (8) CRACRAFT J. (1982), A nonequilibrium theory for the rate-control of speciation and extinction and the origin of macroevolutionary patterns, *Systematic Zoology* 31: 348-365.
- (9) CRACRAFT J. (1983) Species concepts and speciation analysis, *Current Ornithology* 1: 159-187.
- (10) DEVILLERS CH. et J. CHALINE (1989), *La théorie de l'évolution : état de la question à la lumière des connaissances scientifiques actuelles*, Paris, Bordas.
- (11) DEVILLERS P. (1994), Conservation du patrimoine naturel et instruments européens. Actes du colloque du 19 mars 1994, Louvain-la-Neuve: La loi sur la conservation de la nature, vingt ans après, *Les cahiers des Réserves Naturelles* 6: 43-51.
- (12) DEVILLERS P., R.C. BEUDELS, J. DEVILLERS-TERSCHUREN, PH. LEBRUN, J.-P. LEDANT et E. SÉRUSIAUX (1990), Un projet de surveillance de l'état de l'environnement par bio-indicateurs, *Naturalistes belges* 71: 75-98.
- (13) DEVILLERS P. et J. DEVILLERS-TERSCHUREN (1993), A classification of palaearctic habitats and preliminary list of priority habitats in Council of Europe Member States, Strasbourg, Conseil de l'Europe.
- (14) DIAMOND J.M. (1975), The island dilemma : lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves, *Biol. Conserv.* 7: 129-146.
- (15) DIAMOND J.M. (1986), The design of a nature reserve system for Indonesian New Guinea. Pages 485-503 in M. E. Soulé, éd. *Conservation biology. The Science of scarcity and diversity*, Sunderland, Sinauer Associates.
- (16) ELDREDGE N. (1989), *Macroevolutionary dynamics*, New York, McGraw-Hill.
- (17) GILPIN M.E. et M.E. SOULÉ (1986), Minimum viable populations: processes of species extinction. Pages 19-34 in M. E. Soulé, éd. *Conservation biology. The science of scarcity and diversity*. Sunderland, Sinauer Associates.
- (18) GLOWKA L.F., BURHNNE-GUILMIN et H. SYNGE (1994), A guide to the Convention on Biological Diversity. I.U.C.N., Environmental Policy and Law Paper No. 30: 1-192.
- (19) GOODMAN D. (1987a), Consideration of stochastic demography in the design and management of biological reserves, *Nat. Res. Model.* 1: 205-234.
- (20) GOODMAN D. (1987b), The demography of chance extinction. Pages 11-34 in M.E. Soulé, éd. *Viable populations for conservation*, Cambridge, Cambridge University Press.
- (21) GOODMAN D. (1987c), How do species persist ? Lessons for conservation biology, *Conserv. Biol.* 1: 59-62.
- (22) GOULD S.J. (1989), *Wonderful life. The Burgess Shale and the nature of history*, Harmondsworth, Penguin.
- (23) GOULD S.J. éd. (1993), *The book of life*, Londres, Ebury-Hutchinson.
- (24) GRIMMETT R.F.A. et T.A. JONES (1989), Important bird areas in Europe, *I.C.B.P. Technical Publication* 9: 1-888.
- (25) GUTIERREZ R.J. et A.B. CAREY (1985), Ecology and management of the spotted owl in the Pacific Northwest, U.S. For. Serv. Gen. Tech. Rep. PNW 185.
- (26) HAFFER J. (1980), Avian speciation patterns in Upper Amazonia. Proceedings of the 17th I.O.C. Berlin, Deutsche Ornithologen-Gesellschaft.
- (27) HAFFER J. (1983), Ergebnisse moderner ornithologischer Forschung im tropischen Amerika, *Spixiana*, supplement 9: 117-166.
- (28) HAFFER J. (1992), The history of species concepts and species limits in ornithology, *Bull. B.O.C. Suppl.* 112A: 107-158.
- (29) LEDANT J.P. et P. DEVILLERS (1991), La Gelinotte des Bois en Ardenne et dans les régions voisines. Habitats, distribution et perspectives de conservation. Documents de travail de l'Institut Royal des Sciences Naturelles N° 65.
- (30) LIEUTAGHI P. (1972), *L'Environnement végétal*, Neuchâtel. Delachaux et Niestlé.
- (31) MACARTHUR R.H. et E.O. WILSON (1967), *The theory of island biogeography*, Princeton, Princeton University Press.
- (32) MAGUIRE L.A., U.S. SEAL et P.E. BRUSSARD (1987), Managing critically endangered species: the Sumatran rhino as a case study. Pages 141-158 in M.E. Soulé, éd. *Viable populations for conservation*, Cambridge, Cambridge University Press.
- (33) MOSS D., B. WYATT, M.-H. CORNAERT et M. ROCKAERTS (1991), *CORINE biotopes. The design, compilation and use of an inventory of sites of major importance for nature conservation in the European Community*, Luxembourg, Commission des Communautés Européennes.
- (34) PRIMACK R.B. (1993), *Essentials of conservation biology*, Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates.
- (35) RAMADE F. (1987), *Eléments d'écologie: écologie fondamentale*. Deuxième tirage corrigé, Paris, McGraw-Hill.
- (36) RAMADE F. (1989), *Eléments d'écologie: écologie appliquée*. Quatrième édition, Paris, McGraw-Hill.
- (37) RAMADE F. (1993), *Dictionnaire encyclopédique de l'écologie des sciences de l'environnement*, Paris, Ediscience international.
- (38) SAUNDERS D.A., R.J. HOBBS et C.R. MARGULES (1991), Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- (39) SHAFFER M. (1987) Minimum viable populations: coping with uncertainty. Pages 69-86 in M. E. Soulé, éd. *Viable populations for conservation*. Cambridge, Cambridge University Press.
- (40) SIMBERLOFF D. (1984), Mass extinction and the destruction of moist tropical forests, *Th. Obschh. Biol.* 45: 767-778.

(41) SIMBERLOFF D. et J. COX (1987), Consequences and costs of conservation corridors, *Conservation Biology* 1:63-71.

(42) SIMBERLOFF D. J. COX et D.W. MEHLMAN (1992), Movement corridors: conservation bargains or poor investments ? *Conservation Biology* 6: 493-504.

(43) SOULÉ M.E. (1984), Applications of genetics and population biology: the what, where and how of nature reserves. Contribution to the First International Biosphere Reserve Congress (Conservation, science and society): 252-264.

(44) SOULÉ M.E. (1985), What is conservation biology ? *BioScience* 35: 727-734.

(45) SOULÉ M.E. (1986), Conservation biology and the "real world". Pages 1-18 in M. E. Soulé, éd. *Conservation biology. The Science of scarcity and diversity*, Sunderland, Sinauer Associates.

(46) TANNER J.T. (1942), *The Ivory-billed Woodpecker*, New York, National Audubon Society (Dover reprint, 1966).

(47) TEMPLE LANG J. (1982) The European Community directive on bird conservation, *Biological Conservation* 22: 11-25.

(48) WILSON E.O. (1992), *The diversity of life*, Harmondsworth, Penguin.

FUNDP - Namur

Pôle d'excellence d'enseignement et de recherche



1610 : les jésuites s'établissent à Namur. 1831 : ils fondent les Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix, une des plus grandes universités jésuites européennes. Dès l'origine, leur enseignement se distingue par l'attention particulière accordée aux étudiants. Aujourd'hui, les FUNDP sont encore remarquées pour la qualité et l'avant-garde de leur pédagogie : leur service de pédagogie universitaire a été le premier créé en Belgique.

L'excellence de l'université namuroise se concrétise aussi dans de nombreux domaines de recherches : le droit des technologies de l'information, la physique et la chimie des matériaux, le génie logiciel, l'économie régionale, la biologie cellulaire et moléculaire, l'écologie des eaux douces etc.

Partenaire avec le monde économique et social. Des collaborations avec les entreprises sont établies. Les FUNDP participent à des programmes de recherches européens comme Esprit, Biomed, Joule, Fair, Formation et mobilité des chercheurs etc, et ont largement répondu aux appels du 4^e programme-cadre. Elles sont reconnues au niveau international et veillent également à contribuer au développement régional. L'ouverture des FUNDP à une coopération internationale s'est concrétisée récemment par l'installation d'un puissant réseau informatique mis à la disposition des chercheurs et des étudiants de tous les cycles.

Les FUNDP en chiffres

- 6 facultés toutes habilitées à décerner le diplôme de 3^e cycle : philosophie et lettres, droit, sciences économiques et sociales, sciences, informatique, médecine
- 100 laboratoires et centres de recherches
- 30 formations universitaires, post-universitaires ou à horaire décalé
- 4500 étudiants et 1000 membres du personnel
- 200 professeurs et 350 scientifiques

Centre technologique

- Initié par la Région Wallonne, géré par les FUNDP et bénéficiant de l'aide du BEPN, le Centre technologique accueille des entreprises technologiquement innovantes travaillant en étroite collaboration avec des laboratoires et centres de recherches des FUNDP.
- Situé au cœur du campus, le Centre technologique est équipé d'un réseau informatique complet et relié par fibres optiques au Centre de calcul des FUNDP.



FACULTÉS UNIVERSITAIRES
NOTRE-DAME DE LA PAIX
NAMUR

**RUE DE BRUXELLES 61
5000 NAMUR**

**RECHERCHE
ET CENTRE TECHNOLOGIQUE**

**32(0)81/72.51.27
fax : 32(0)81/72.51.28**

ENSEIGNEMENT
**32(0)81/72.50.30
fax : 32(0)81/72.50.37**

SPECIATION IN ANCIENT LAKES

Koen Martens, Boudewijn Goddeeris and Patrick Martin – Education and Nature Department

There are only a few truly ancient lakes in the world. The large majority of lakes, on which the science of limnology has been founded and developed, are short-lived and most are 10,000 to 100,000 years old. The ancient lakes (also called long-lived lakes) on the other hand, are very much older. Lake Baikal, in Siberia (Russia), and Lake Tanganyika, in East Africa, have probably existed in one form or other for up to 20 million years, and several others, such as Lake Malawi (also in East Africa) are certainly several million years old. In other words, a few lakes are outstandingly older than the others, up to three orders of magnitude older. In addition to rarity, scattered occurrence and age, ancient lakes are generally distinguished by a greater depth relatively to most lakes : Baikal and Tanganyika are the deepest in the world, about 1700m and 1400m respectively. Both these lakes and Lake Malawi are situated in rifts and this can explain not only age and great depth, but also the fact that these lakes have a similar, elongated shape (Figure 1).

Ancient lakes, however, are primarily characterized by their extraordinary extant animal and plant diversity and endemism. More than 1300 animal species and nearly 1000 algae and aquatic plants have thus far been reported from Lake Tanganyika; more than half of the fauna is endemic (= occurring only in that lake), although several groups show 90% to even 100% of endemism (1). From Lake Baikal, close to 2000 animal species have been described (2). Present estimates furthermore indicate that these lakes might actually harbour a significantly larger fauna than is presently documented.

When standing on the shores of these large lakes, each of them the size of a small sea, and observing the continuous habitats, seemingly without major barriers, one cannot but wonder how so many hundreds of endemic species could originate and can persist so closely together. Observations of the **patterns** of distribution of these so-called species flocks, provoke questions about origin, age and **processes** leading to these lacustrine (= within the lake basin) radiations. These questions, in their turn, touch fundamental biological problems about tempo and mode of evolution.

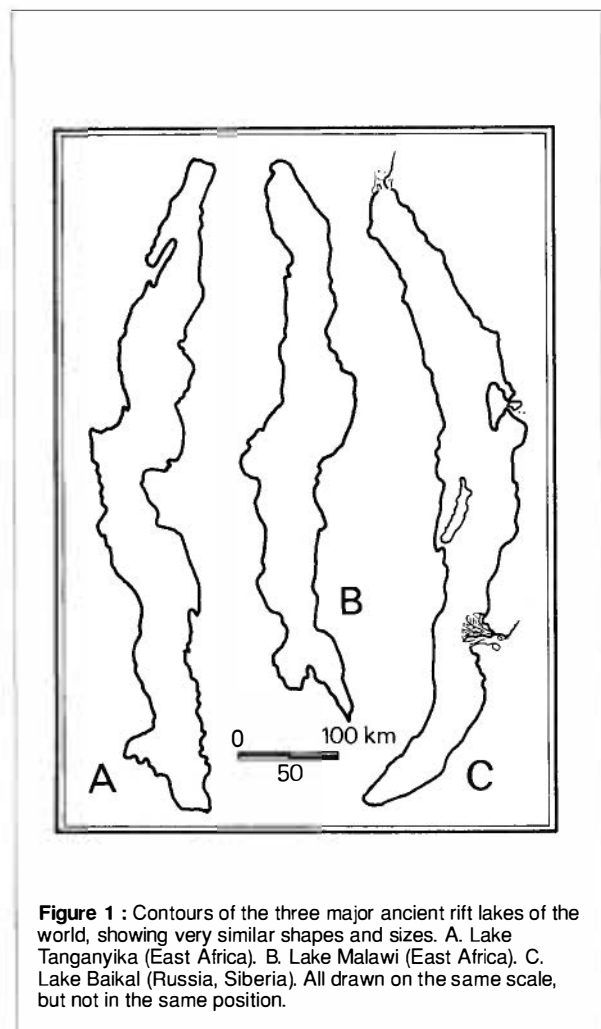


Figure 1 : Contours of the three major ancient rift lakes of the world, showing very similar shapes and sizes. A. Lake Tanganyika (East Africa). B. Lake Malawi (East Africa). C. Lake Baikal (Russia, Siberia). All drawn on the same scale, but not in the same position.

The present contribution draws the background against which the present research in the section Freshwater Biology of the R.B.I.N.Sc. is conducted, namely evolutionary ecology of meiobenthic organisms (= small animals living in and on the bottom of a water body) in Lakes

Baikal, Tanganyika and Malawi. One aspect of this project, the vertical distribution of the organisms in the sediment, is further discussed by Martin *et al.* in this issue. Due to page restraints, the present paper can only briefly introduce the subject and summarizes the introduction to a recent book with the same title (3).

Faunal diversity in ancient lakes

It was already stressed in the introduction that the presence of a high diversity, linked with unusually high endemism, is one of the key characteristics of ancient lakes. A common misconception is that the present diversity, the number of extant taxa, is the result of speciation events alone. This is not so, extant diversity is the net result of **immigrations** (species invading the lake basin from other water bodies), **speciation events** (the actual formation of new species) and **extinctions** (species disappearing altogether from the lake). Ancient lake communities are indeed dynamic and while new species are being formed, others disappear. Such extinctions can be natural, caused by natural environmental fluctuations, but can also be induced by human activities.

Research on origin of diversity in ancient lakes primarily deals with *species-flocks*. Three principal criteria determine whether a group of closely related species in a lake can be called a species-flock: *monophyly* (species must all be derived from the same ancestor), *endemism* (the species occur only in the lake) and *speciosity* (relatively high number of taxa) (5,6). A typical species-flock would thus descend from one ancestor, which invaded the lake once, and with all subsequent speciation events happening in the lake basin. However, reality is rarely this simple and extant species-flocks are often the result of multiple invasions, multiple extinctions and discrete speciation events.

It is of interest to note that there can be a remarkable congruence of several species-flocks in different lakes. The best known example are the cichlid fish, which are the most common fish groups in the three most important ancient African lakes; no other fish family attains the speciosity and degree of endemism in either of the lakes Victoria, Tanganyika or Malawi. Comparable and sometimes convergent radiations can further be found in gammarid Amphipoda in Lake Baikal and the Andean Lake Titicaca, in Ostracoda (musselshrimps) in Lake Tanganyika and Baikal, while certain Mollusca show repeated patterns of diversification in several ancient lakes. This already seems to indicate that certain groups are better suited and more prone to produce species-flocks in long-lived lakes than others.

Origin of species-flocks

The origin of the various species-flocks depends strongly on the taxonomic group under consideration, yet two general patterns emerge: (1) the ancestral taxa were nearly invariably present in the immediate surroundings of the lake basins: either in the (generally smaller and shallower) proto-lakes or in surrounding rivers; (2) for most groups, there is extensive evidence of multiple invasions of the lakes, with secondary radiations either establishing themselves along with older ones, or replacing the older radiations (mostly after catastrophic extinctions, e.g. by repeated complete desiccation in Lakes Turkana and probably also Victoria, or by volcanic eruption as in Lake Kivu). In fact, as was indicated above, multiple invasions of the lakes may have played an important role contributing to the diversity of species associations (6,7).

Tempo of speciation

Questions about rate of speciation (tempo) actually refer to two different concepts: the *actual age* of a lineage and the *degree of continuity* of the speciation events. Both can be inferred from fossil evidence, molecular data as well as circumstantial evidence, e.g. events such as low lake stands, complete desiccation etc., which mark periods of greater potential, both for extinctions as well as speciation.

The actual speed of speciation again depends on the animal group under consideration. Ostracods, for example, appear to speciate relatively slowly and probably require a time span of tens to hundreds of thousands of years to form new species, millions of years to form new genera in ancient lakes (8). Cichlid fish, on the other hand, might speciate very rapidly. Evidence indicates that new cichlid species in an African lake might have formed in less than 4000 years (9), in one case even between 200-1000 years (10).

Two extreme forms of speciation can be distinguished, but it appears that an entire range of intermediates is possible. A speciation event can be gradual and take a long time before genetic isolation has occurred (*gradualism*), or speciation can occur in series of rapid bursts, separated by periods of stasis and relative genetic stability (*punctuated equilibrium*). Indications exist that both types of speciation (and several intermediates) have occurred and still occur in ancient lakes. Which type of speciation occurs, depends on type of habitat and on amplitude of environmental fluctuations (narrow versus wide fluctuations respectively) (11).

Modes of speciation

Speciation is, by definition, a process which leads to the formation of (a) new species. Discussions about speciation events therefore require definitions of the concept of species. Regrettably, there is absolutely no consensus amongst biologists about which species concept should be applied (12). Two of the most commonly used species concepts in ancient lake research are the *Isolation concept* of Mayr (species should be reproductively isolated from each other) and the *Recognition concept* of Paterson (within a species, potential mates recognize each other). Depending on which concept is applied, speciation processes can and will be viewed upon from a very different angle.

Three major modes of speciation are thought to occur in ancient lake basins :

- **allopatric speciation** : an existing population is split into two by a geographical barrier and the two sub-populations evolve into two different species in complete isolation. For example, due to major lake level fluctuations, the lake will fall apart in several separated basins;
- **parapatric speciation** : speciation happens along a geographical or ecological gradient. For example one species occurs in the entire lake, but populations in the extreme tips will start to diverge from each other;
- **sympatric speciation** : species diverge from each other without geographical or ecological segregation. This is still largely a hypothetical possibility, although various possible instances in cichlids have been cited.

Factors affecting speciation

Nearly all discussion on speciation in ancient lakes suggests one or more factors affecting the process of speciation. These factors can be intrinsic or extrinsic, biotic or abiotic.

Extrinsic factors are generally abiotic and most often related to geographic isolation caused by historical or climatic factors. Major lake level fluctuations in Lake Tanganyika during the Pleistocene (13) might have created two or three separate lake basins and several smaller lakes. Such fragmentation would have created excellent opportunities for allopatric speciation. Minor lake level fluctuations (several meters) are very common in all lakes and have probably influenced the evolution of the littoral fauna (animals living along the lake edge) in particular.

Intrinsic factors (including reproductive strategies, ecological segregation, trophic specialization etc.) are those related to the animals themselves, and might be responsible for the fact that often the same groups form extensive radiations in different lakes.

Extinctions

As was outlined above, extant diversity is the net result of invasions, speciation events and extinctions. It is believed that in old lakes many species extinctions as well as speciation events have occurred; for example Lakes Tanganyika and Malawi have probably lost many more fish species during their history than they now possess. It is remarkable that relatively few attempts have been made to investigate this aspect of extant biodiversity in ancient lakes, in spite of the obvious fact that speciation and extinctions are two sides of the same coin and of equal importance to the origin of extant species-flocks.

Natural extinctions can be caused by catastrophic events, such as climate-induced desiccation, lacustrine volcanic eruptions, etc., or can be related to a number of biological factors, such as predation, competition and perhaps parasitism. Human influences causing extinctions in ancient lakes during the past decades, include : excess sedimentation by deforestation, anorganic pollution (heavy metals, etc.), organic pollution (eutrophication) and introduction of alien taxa (14). Several examples can be cited : the apparent destruction of the majority of endemic cichlids in Lake Victoria after the introduction of the Nile perch by man, either through direct predation or through resulting increased eutrophication; the destructive effects of pollutants in certain parts of Lake Baikal, etc.

Conclusion

It is evident from this brief description of the qualities of ancient lakes that they have great scientific value. They are of global significance for the study of the dynamic aspects of evolution and as special sites of biodiversity, as they constitute natural laboratories for lacustrine speciation. Their scientific value is comparable to that of the Galapagos Islands.

These lakes are few, each is unique, and they are highly vulnerable. However, they are not museums but subject to the same resource-use pressures as other lakes. Their conservation is of particular concern.

References

- (1) COULTER G. (1994), Lake Tanganyika. In: MARTENS K., B. GODDEERIS & G. COULTER (Eds.), Speciation in Ancient Lakes. *Adv. Limnol.*, 13-18.
- (2) MARTIN P. (1994). Lake Baikal. In: MARTENS K., B. GODDEERIS & G. COULTER (Eds.), Speciation in Ancient Lakes. *Adv. Limnol.*, 1-12.
- (3) MARTENS K., B. GODDEERIS & G. COULTER (Eds.) (1994), Speciation in Ancient Lakes. *Adv. Limnol.* 508 pp.
- (4) GREENWOOD P.H. (1984), What is a species flock ? In: ECHELLE A.A. & I. KORNFIELD (Eds.), Evolution of Fish Species Flocks, Univ. Maine, Orono Press, 13-19.
- (5) RIBBINK T. (1984), Is the species flock concept tenable ? In: ECHELLE A.A. & I. KORNFIELD (Eds.), Evolution of fish species flocks, Univ. Maine, Orono Press, 21-25.
- (6) BROOKS J.L. (1950), Speciation in Ancient Lakes, *Quart. Rev. Biol.* 25(2): 30-60, 131-176.
- (7) COULTER G.(Ed.) (1991), *Lake Tanganyika and its life*, Oxford Univ. Press, Lond. Oxford N.Y., 354 p.
- (8) MARTENS K. (1994), Ostracod speciation in ancient lakes - a review. In: MARTENS K., B. GODDEERIS & G. COULTER (Eds.), Speciation in Ancient Lakes. *Adv. Limnol.*: 203-222.
- (9) GREENWOOD P.H. (1974), The cichlid fishes of Lake Victoria, East Africa : the biology and evolution of a species flock. *Bull. Br. Mus (Nat. Hist.), Zool. Suppl.* 6 : 1-134.
- (10) OWEN R.B., CROSSLEY R., JOHNSON T.C., TWEDDLE D., KORNFIELD I., DAVISON S., ECCLES D.H. & ENGSTROM D.E. (1990), Major low levels of Lake Malawi and their implications for speciation rates in cichlid fishes, *Proc. r. Soc. lond.*, B 240: 519-553.
- (11) SHELDON P.R. (1993), Making sense of microevolutionary patterns. In: LEES D.R. & D. EDWARDS (Eds.), Evolutionary Patterns and Processes. *Linn. Soc. Symp. Ser.* 14: 19-31.
- (12) KING M. (1993), Evolution, the role of chromosome change, Cambr. Univ. Press, 290 p.
- (13) SCHOLZ C.A. & B.R. ROSENDAHL (1988), Low lake stands in Lakes Malawi and Tanganyika, East Africa, delineated with multifold seismic data, *Science* 240: 1645-1648.
- (14) COHEN A.C. (1994), Extinction in ancient lakes : biodiversity crises and conservation 40 years after J.L. BROOKS. In: MARTENS K., B. GODDEERIS & G. COULTER (Eds.), Speciation in Ancient Lakes. *Adv. Limnol.*: 453-481.
-

IN THE ROYAL BELGIAN INSTITUTE OF NATURAL SCIENCES, MOLECULAR TECHNIQUES ARE USED TO STUDY EVOLUTION

Erik Verheyen – Department Recent Vertebrates

Why use molecular methods for the study of evolution ?

For centuries naturalists have described and tried to explain the diversity they observed in the biological world. Their scientific discipline, known as systematics was initially independent of evolutionary biology. In a later phase, the notion developed that classification of organisms and plants should be based on their evolutionary (phylogenetic) interrelationships. This implies that systematic studies are – or should be – more than the traditional species-descriptions. Detailed zoogeographic data and observations on behavioral variation have become increasingly important, as well as the study of biological macromolecules that provide a broadly applicable set of heritable markers to examine the genetic structure of populations or to estimate the interrelationships among taxa.

New techniques like the Polymerase Chain Reaction (PCR), allow to overcome most constraints that were initially faced by molecular systematists : The molecular methods that were available until recently only provided data that allow to estimate the difference in DNA sequence, whereas PCR – an *in vitro* technique for the enzymatic synthesis of specific DNA fragments and direct sequencing – overcomes this limitation of DNA methods for evolutionary studies by using 'universal' primers for nuclear or mitochondrial DNA (mtDNA). It is now possible to make millions of copies of well defined gene fragments from virtually any species from just a few molecules of DNA from fresh, frozen, dried or ethanol fixated tissue samples. After the required amount of 'target' DNA is obtained, the nucleotide sequence (*i.e.* genetic code) of the amplified gene fragment can be obtained relatively easy.

The technical ability to amplify the DNA from museum and herbarium specimens has recently promoted the use of DNA sequence data in the systematical work carried out in the Royal Belgian Institute of Natural Sciences (R.B.I.N.Sc.). In the R.B.I.N.Sc. – and elsewhere – mitochondrial DNA is the most widely used molecular marker for phylogenetic and population level studies. The two most important reasons for this are the haploid, primarily

maternal and non recombining mode of inheritance of mitochondrial DNA, that allows to trace back maternal lineage's and the fact that it evolves considerably faster than nuclear DNA.

Based upon the amount of observed genetical differentiation among the studied taxa and the careful use of a well calibrated 'molecular clock', the interrelationships and the ages of different taxa (species, populations...) can be determined. Once the ages of taxa are known, speciation rates can be estimated whereas the pattern of genetic differences among species allow us to distinguish between the sympatric model of speciation and models of speciation that involve geographical separation. In addition, our understanding of the evolution of phenotypic traits (*e.g.* morphological and ethological characteristics) can be increased by the study of the evolutionary sequence – and dynamics of acquisition and loss – of these traits in the framework of a molecular phylogeny. Finally, it is recently generally accepted that genetical studies that implement DNA sequencing at the level of species and populations can provide very valuable information in the framework of nature conservation projects (*e.g.* conservation genetics).

In the Section of Taxonomy and Biochemical Systematics of the R.B.I.N.Sc. we study different aspects of the evolutionary biology and systematics of cichlid fishes from the East African lakes, of mesopelagic bioluminescent fishes of the Mediterranean and of African rodents (rats and mice). Like in the majority of vertebrates (as well as in invertebrates), the systematics of the cichlids, mesopelagic fishes and rodents are fraught with difficulties when it comes to the determination of the interrelationships among the usually adequately described genera and families of these organisms that are often defined on the basis of a very low number of morphological characteristics. As a consequence, recent studies that implement molecular techniques have raised interesting alternatives for several facts that have long been considered to be firmly established. One of the most important results of the confrontation between such molecular- and morphology based datasets is that the phylogenetic hypotheses put forward in molecular studies sometimes suggest that the possibility that extensive morphological parallelism or convergence has occurred during the evo-

lution vertebrates and invertebrates and that diagnostic morphological features used in the classification of animals may be unreliable.

In the limited space available to me, I will attempt to illustrate what kind of results the molecular approach has already yielded for the east African cichlid fishes of the great East African Rift Lakes, one group of organisms that is currently studied in the laboratory of the new Section Taxonomy and Biochemical Systematics at the R.B.I.N.Sc.

Evolutionary studies on East African lacustrine cichlid fishes

Cichlid fishes are a family of perch-like bony fishes that are widely distributed in the freshwaters of Central and South America, Madagascar, Africa and in certain brackish waters of the Indian subcontinent. However, more than 50% of the known species are found in the Great East African lakes. The so-called 'species flocks' of cichlid fishes in these lakes are the most spectacular example of adaptive radiation among living vertebrates. The cichlid faunas of the three largest lakes, Victoria, Tanganyika and Malawi, contain hundreds of morphologically, behaviourally and ecophysiologically highly specialised cichlids that are endemic to each lake (1, 2).

A major objective of the study of the evolutionary biology in these species flocks is to understand the processes that drive genetic differentiation and speciation (the origin of new species). Since such events are historical in nature, and because of the absence of relevant fossil material on cichlids, the knowledge about the course of action of the 'speciation process' can only be derived from extant organisms. Molecular studies that investigate the geographic variation among and within species may provide important information about the importance of abiotic and biotic factors that drive evolutionary change, adaptive radiation and possibly speciation. The most important questions concerning the evolutionary biology of these fishes that are recently being addressed with molecular techniques can be summarised as follows :

Are morphological similar members of flocks from different lakes derived from the same ancestor (monophyletic) or did the morphologically similar species in each lake evolve separately as the result of convergent evolution ? What processes are responsible for the supposed fast rates of morphological evolution and speciation in these fishes ? What is the origin of these lacustrine faunas ? How have complex patterns of reproductive behaviour evolved in these species flocks ?

In the following paragraphs I will attempt to give a short account as to how the first two questions have been

addressed and what the obtained answers have told us about the evolution of these fascinating fishes.

Are lacustrine cichlid species flocks monophyletic ?

Until today, morphological taxonomists have not reached a consensus concerning the relationships among the cichlids in different lakes. Although the search for morphological characters that are useful for cladistic analyses continues, it becomes apparent that morphological change in cichlids has mostly happened through changes in relative growth rate among structures rather than by the development of new morphological structures (3). To test the hypothesis that each cichlid species flock evolved intralacustrine – which means that each species flock originated separately within their lake basin – the levels of mtDNA sequence similarity have been studied. For the studied Malawi cichlids the obtained data suggest that they are a young and monophyletic group of species, meaning that they evolved only recently from a common ancestor within the boundaries of the recent Lake Malawi basin (4, 5). Similarly, allozyme data and mtDNA sequences indicate that also the cichlid flock of Lake Victoria is monophyletic and younger ($\leq 200,000$ years) than Lake Victoria itself (6, 7, 8, 9). This finding contradicts the initial view among taxonomists, that Lake Victoria cichlids are derived from more than one ancestor (10).

In contrast to the cichlid faunas of the lakes Victoria and Malawi, the cichlids from Lake Tanganyika are genetically clearly much more differentiated (11, 12, 13, 14, 15, 16). This finding and the much higher degree of morphological differentiation among the distinct Tanganyikan cichlid lineage's indicates that the Tanganyikan cichlid fauna is considerably older than the Malawi and Victoria species flocks. However, even these morphologically distinct cichlid lineage's in Lake Tanganyika, the so-called tribes, have been shown to be considerably older (contain more genetic variation) than the entire Malawi flock. Estimates based upon mtDNA sequences suggest for example that the mouth brooding genus *Tropheus* might be about 1.25 million years old, the tribe Ectodini is probably about 3.5-4 million years old and that some other lineage's like the Bathybatini and Lamprologini might be even older than 5 million years (14, 15, in preparation). Since there are no evident sister species known from riverine habitats for the endemic cichlid tribes in Lake Tanganyika, it is not clear if the endemic Tanganyikan cichlids originated from a number of distinct riverine taxa that existed already before the formation of the current lake. The answer to this question depends in part on the reliability of the geological age estimates for Lake Tanganyika as well as on the phylogenetic position of riverine cichlid species that evolved into the numerous endemic lacustrine taxa. Indeed, if it were established that a particular riverine species is ancestral to one of the endemic cichlid tribes

of Lake Tanganyika, one would have to conclude that this tribe developed from a taxon that is older than Lake Tanganyika. Similar questions are currently being addressed through studies that include species from outside the different lakes.

In conclusion, it seems that the morphological and various molecular data sets suggest a polyphyletic origin for the endemic Tanganyikan cichlid species and indicates to the possibility that the cichlid fauna of Lake Tanganyika may be considered to be a reservoir of ancient cichlid lineage's (11).

Similar cichlids in different lakes : the result of convergent evolution

The available data contradict the hypothesis that morphologically similar cichlid species in different lakes are closely related. It is clear that pairs of morphologically similar cichlids from the Lakes Tanganyika and Malawi cannot be sister taxa (13). Therefore, the striking morphological and behavioural similarities that have been reported between species from these two lakes must be interpreted as convergence instead as an indicator of common descent (Figure 1).

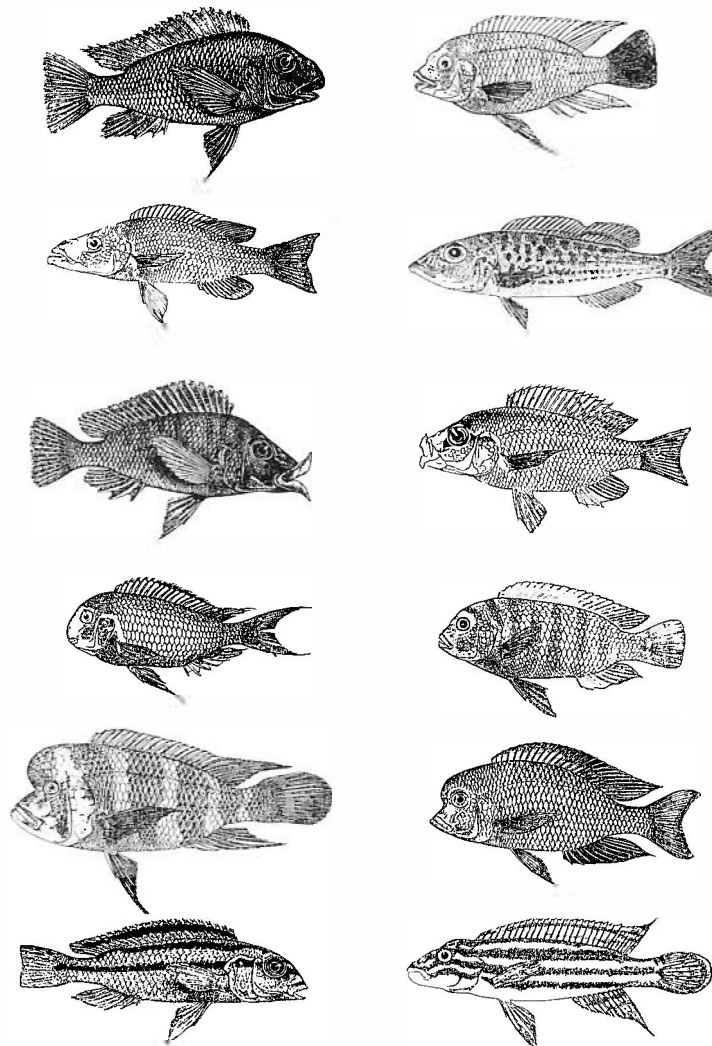


Figure 1 : Illustration of six pairs of morphologically similar cichlids from the Lakes Tanganyika and Malawi. Tanganyika fishes are in the left column, Malawi cichlids in the right. The morphological features that each of these species pairs shares are : rasping jaw morphology, fusiform body shape, fleshy lips, nuchal hump and horizontal striping (redrawn after reference 13).

This conclusion has important consequences for taxonomists that tend to interpret morphological similarity as an indicator of common ancestry. This observation illustrates that it is dangerous to classify these lacustrine cichlids on the basis of overall morphological similarities alone. This is of particular importance for taxonomists that study the very young cichlid species flocks in Lake Victoria and the satellite lakes that surround it. Until recently almost all the endemic cichlids of all these lakes were assigned to a single genus *Haplochromis*. On morphological grounds, this genus was recently split into more than 20 genera that have been claimed to occur in Lake Victoria as well as in its satellite lakes (17). Interestingly, allozyme data indicate that the cichlids of one of these lakes (Lake Kivu) are truly monophyletic and evolved separately from the Victoria 'super species flock'. If this hypothesis is substantiated by other molecular markers, then the morphological similarities between the cichlid species pairs of lakes Victoria and Kivu must be the result of convergent morphological evolution between two independently evolving faunas (in preparation).

These two examples of morphological convergent evolution between groups of cichlid fishes of that live in similar habitats but in different lakes, perhaps not represent extraordinary or unique patterns of evolution since recent studies have indicated that in a number of very recent postglacial lakes (10,000 to 15,000 years old) similar replicate diversification events – via apparent character displacement – have led to sympatric species pairs that differ in size and shape. These well documented cases and the two examples of convergent morphological evolution between cichlid species pairs from the lakes Tanganyika & Malawi and Victoria & Kivu, document the possibility that multiple independent speciation events may be accompanied by equivalent patterns of ecological and morphological divergence that unfold in a predictable direction.

Speciation rates in lacustrine cichlid fishes

Initially, the extremely high number of endemic cichlids in each lake and the relative young geological age of some of these lakes has led to the hypothesis that these species flocks are the result of unusual evolutionary processes like 'explosive speciation' and 'explosive evolution'. Despite the low level of mtDNA sequence differentiation among the young morphologically very different cichlids from Lake Victoria, there has so far only one case been reported in which two good biological species share an identical mtDNA sequence (9). This indication that lineage sorting has occurred fast among these young taxa provides suggestive evidence that the founding populations of these species were small and that the mtDNA variability within these ancestral taxa was low.

The idea of unusually high speciation rates in cichlids are also supported by data suggesting that 4,000 years of isolation between Lake Nabugabo and Lake Victoria has been sufficient to allow the evolution of 'new' species in Lake Nabugabo that are morphologically distinguishable (including male breeding coloration) from their close relatives from Lake Victoria (10). However, the most spectacular example that indicates that the rates of speciation can be extremely high in lacustrine cichlids is the case of the endemic cichlid species at the Southern end of Lake Malawi – that are believed to have originated during the last 200 years (18). In these two examples, it is assumed that changing male breeding coloration is sufficient to establish the specific status of these fishes. This assumption is supported by allozyme markers that indicate that this is at least the case for the species pairs studied so far (19, 20). Since there are indications that coloration is important in intraspecific interactions, colour differences may act as a reproductive barrier without the need for concordant morphological differentiation (19). Therefore, it seems that body coloration can change quickly in cichlids and that differentiation in male breeding coloration results in restricted gene flow, and eventually in new species.

More recent studies using mtDNA sequences, seem to support this evolutionary scenario by showing that recent – genetically as well as morphologically similar – taxa often have very different coloration (14, 5). Although there is agreement on the fact that rapid changes in body colour (and other sexually and socially selected traits) might help to explain the high rate of speciation in cichlids, the importance of sexual selection in the origin of the lacustrine cichlid species flocks remains controversial.

Rates of morphological change in cichlids

Although quantitative anatomical investigations play a major part in systematic biology, the question how much morphological change occurs between taxa has not been very actively investigated. Yet the available molecular and morphological data show conflicting patterns: Allozyme data indicate that the apparent ratio between the morphological divergence and protein change can be large and is considerable larger in Victoria cichlids than in most other fishes (6, 7, 21). On the other hand, several cichlid genera (e.g. *Tropheus*, *Eretmodus*, *Simochromis*) from Lake Tanganyika have not undergone extensive morphological change whereas they contain up to six times more genetic variation than the morphologically more variable Victoria cichlid flock as a whole (14, in preparation). In this context, it is very significant to note that the major differences that are observed among the morphologically differentiated Victoria cichlids are related to differences in their feeding behaviour.

It is suggestive that the apparent difference between the amount of morphological change and genetical differentiation in the endemic cichlids from the lakes Victoria, Malawi and Tanganyika is the result of the distinct evolutionary histories of these lacustrine faunas. Indeed, in the virtual absence of the competition of other fishes and cichlid lineage's, the cichlids have evolved in the lakes Malawi and Victoria in such a way that they could fill nearly all the available ecological niches. In contrast, given that the extant Tanganyikan cichlid tribes evolved in the presence of other ecologically and trophically distinct tribes, it is perhaps not so surprising that the potential for morphological and ecological differentiation in – for example – the genus *Tropheus* is restricted to relatively subtle morphological adaptations like changes in the commonly observed mouth width/mouth depth ratios.

References

- (1) VERHEYEN E., BLUST R. & W. DECLEIR (1994), Metabolic rate, hypoxia tolerance and aquatic surface respiration of some lacustrine and riverine African cichlid fishes, *Comp. Biochem. Physiol.* 107A:(2) : 403-411.
- (2) FRYER G. & T.D. ILES (1972), *The cichlid fishes of the great lakes of Africa, Their biology and evolution*, Oliver & Boyd, Edinburgh.
- (3) STIASSNY M.L.J. (1991), Phylogenetic intrerelationships of the family Cichlidae, An overview. pp. 1-35, In: M.H.A. Keenleyside, ed., *Cichlid fishes - Behaviour, Ecology and Evolution*, Chapman & Hall, London.
- (4) MORAN P., I. KORNFIELD & P. N. REINTHAL (1994), Molecular systematics and radiation of the haplochromine cichlids (Teleostei, Perciformes) of Lake Malawi, *Copeia* 4, 274-288.
- (5) MORAN P. & I. KORNFIELD (1993), Retention of ancestral polymorphism in the mbuna species flock (Teleostei, Cichlidae) of Lake Malawi. *Molecular Biology and Evolution* 10, 1015-1029.
- (6) SAGE R.D., LOISELLE E.V., BASASIBWAKI & A.C. WILSON (1984), Molecular versus morphological change among cichlid fishes of Lake Victoria. In: A.A. Echelle & I. Kornfield (eds.) *Evolution of fish species flocks*, 185-197, University of Maine at Orono Press, Orono.
- (7) VERHEYEN E., VAN ROMPAEY J. & M. SELENS (1985), Enzyme variation in haplochromine cichlid fishes from Lake Victoria, *Neth. J. Zool.* 35(3), 469-478.
- (8) VERHEYEN E., VAN DER LINDEN A.-M. & W. DECLEIR (1989), The eye lens proteins of haplochromine cichlids from Lake Victoria studied by isoelectric focusing, *Ann. Kon. Mus. Mid. Afr. (Zool. Wet.)* 251, 93-96.
- (9) MEYER A., T.D. KOCHER, P. BASASIBWAKI & A.C. WILSON (1990), Monophyletic origin of Lake Victoria cichlids suggested by mitochondrial DNA sequences, *Nature* 347, 550-553.
- (10) GREENWOOD P.H. (1964), Explosive evolution in African lakes, *Proc. Roy. Instn.* 40(184), 256-269.
- (11) NISHIDA M. (1991), Lake Tanganyika as an evolutionary reservoir of old lineages of East African cichlid fishes, Inferences from allozyme data, *Experientia* 47, 974-979.
- (12) VERHEYEN E., BLUST R., VAN ROMPAEY & W. DECLEIR (1991), The eye lens proteins of Lake Tanganyika cichlids studied by isoelectric focusing, *Kon. Mus. Mid. Afr. (Zool. Wet.)* 262, 29-32.
- (13) KOCHER T.D., J.A. CONROY, K.R. MCKAYE & J.R. STAUFFER (1993), Similar morphologies of cichlid fishes in Lake Tanganyika and Malawi are due to convergence, *Molecular Phylogenetics and Evolution* 2(2), 158-165.
- (14) STURMBAUER C. & A. MEYER (1992), Genetic divergence, speciation and morphological stasis in a lineage of African cichlid fishes, *Nature* 358, 578-581.
- (15) STURMBAUER C. & A. MEYER (1993), Mitochondrial phylogeny of the endemic mouthbrooding lineages of cichlid fishes from Lake Tanganyika in Eastern Africa, *Molecular Biology and Evolution* 10(4), 751-768.
- (16) STURMBAUER C., VERHEYEN E. & A. MEYER (1994), Mitochondrial phylogeny of the Lamprologini, the Major Substrate Spawning lineage of cichlid fishes from Lake Tanganyika, Eastern Africa. *Mol. Biol. Evol.* 11(4), 691-703.
- (17) GREENWOOD P.H. (1984), African cichlids and evolutionary theories, pp 141-154 In: A.A. Echelle & I. Kornfield, eds., *Evolution of Fish Species Flocks*, University of Maine at Orono Press, Orono.
- (18) OWEN R.B., CROSSLEY R., JOHNSON T.C., TWEDDLE D., KORNFIELD I., DAVISON, S., ECCLES D.H. & D.E. ENGSTROM (1990), Major low levels of Lake Malawi and their implications for speciation rates in cichlid fishes, *Proc.R.Soc.Lond.B* 240, 519-553.
- (19) MCKAYE R.K., KOCHER T., REINTHAL P., HARRISON R. & I. KORNFIELD (1984), Genetic evidence for allopatric and sympatric differentiation among color morphs of a Lake Malawi cichlid fish, *Evolution* 38, 215-219.
- (20) KORNFIELD I. (1978), Evidence for rapid speciation in African cichlid fishes, *Experientia* 74, 335-336.
- (21) VAN ROMPAEY J., AHMADYAR S.Z. & E. VERHEYEN (1988), General protein patterns of the muscle homogenates of some Lake Victoria haplochromines (Pisces; Cichlidae), *J. Zool. (London)* 214, 505-518.



Banque Nationale de Belgique

Par sympathie

La nouvelle aérogare de Zaventem ouvrira bientôt l'"Airport FORUM", un espace destiné à l'accueil des hommes d'affaires.

Les entreprises pourront y accueillir leurs invités dans un cadre agréable incluant toutes les facilités modernes : télécommunications, assistance, secrétariat, organisation de moyens de transport, etc...

Un tout nouveau "Business & Conference Center" ouvrira par ailleurs ses portes au début 1996.

Pour toute information complémentaire, contactez :

BATC - Service Commercial
Brussels Airport, B-1930 Zaventem
Fax +32-(0)2-753 42 29



BATC

N.V. BRUSSELS AIRPORT TERMINAL COMPANY S.A.

LE LAC BAÏKAL, UN ÉCOSYSTÈME UNIQUE POUR L'ÉTUDE DE L'ÉVOLUTION

Patrick Martin, Boudewijn Goddeeris et Koen Martens –
Département Education et Nature

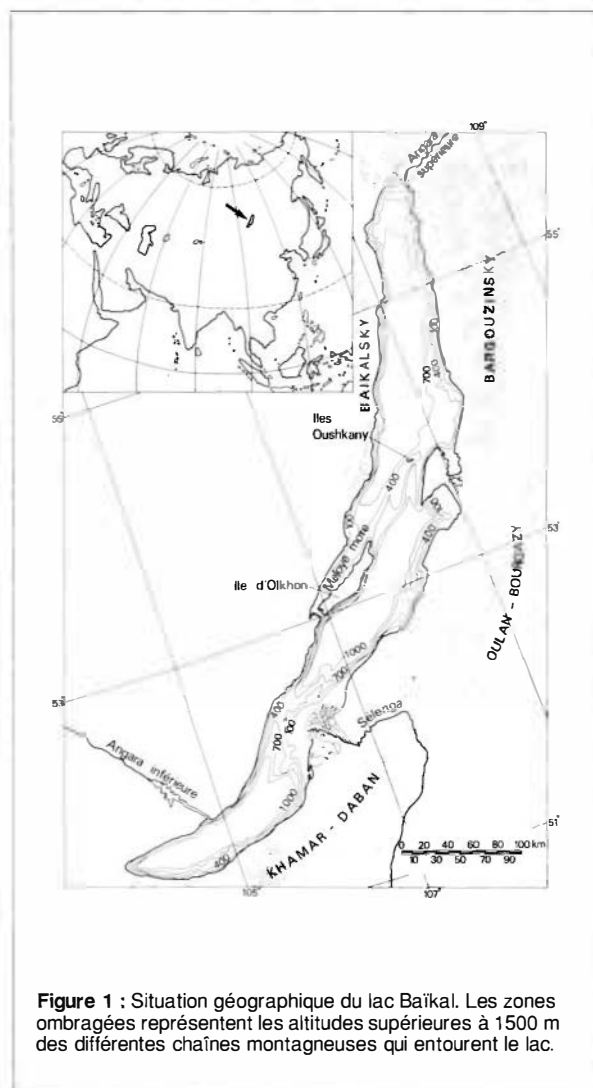
Mis en valeur dans son écrin de verdure tissé par la taïga, enchâssé dans la faille tectonique terrestre la plus profonde du monde (9 km) et cerclé de chaînes montagneuses aux sommets coiffés de neiges éternelles, le lac Baïkal a suscité l'émerveillement des populations locales depuis des temps immémoriaux (Figure 1). Bien avant l'arrivée des Russes au 17^{ème} siècle, la "Perle de Sibérie" fut vénérée par les Bouriates (Mongols ethniques) qui l'ont toujours considérée comme une mer sacrée et, littéralement, comme une entité spirituelle.

Le lac Baïkal est en passe de susciter le même engouement dans la communauté scientifique, faisant suite, en cela, à la création, en 1990, d'un centre international de recherches, BICER ("Baikal International Center for Ecological Research"), sous les auspices de l'Académie des Sciences d'URSS (actuellement Académie des Sciences de Russie) et sous la dépendance de l'Institut limnologique d'Irkoutsk, et dont la Belgique est membre fondateur. Il est vrai que, pour le biologiste, outre ses beautés naturelles, le lac Baïkal est l'un des lacs les plus fascinants au monde, en raison de son ancienneté (25 à 30 Ma), sa profondeur maximale (supérieure à 1637 m), son immensité (23.000 km³, soit un cinquième de toutes les réserves d'eau douce liquide de surface de la planète), la présence d'oxygène dans ses eaux jusqu'aux plus grandes profondeurs et le taux élevé d'endémisme de sa faune et flore, ensemble de caractéristiques qui en font un cadre unique pour l'étude de la biodiversité et des phénomènes évolutifs (1).

Biodiversité du lac Baïkal

Le lac Baïkal abrite la biodiversité la plus élevée et la plus extraordinaire de tous les lacs de la planète. A l'heure actuelle, au moins 569 espèces d'algues et 1825 espèces animales ont été recensées dans le lac, dont un bon tiers des premières et une bonne moitié des secondes sont endémiques, c'est-à-dire ne se rencontrent nulle part ailleurs (1).

Plusieurs groupes ont subi une spectaculaire radiation évolutive, aboutissant, dans certains cas, en la formation de groupes d'espèces étroitement apparentées, d'ori-



gine monophylétique ("*species flocks*"). Les Gammariidae, sorte de crevette d'eau douce, en représentent l'exemple le plus éloquent, avec 259 espèces décrites jusqu'à présent, dont 254 sont endémiques, soit un taux proche de 98% (2).

Plusieurs groupes d'espèces abritent une grande variété de formes et de tailles, tel que le gammaride *Garjajewia cabanisi* Dybowski 1874, dont la taille atteint 80 mm alors que les espèces de nos régions sont, en général, inférieures à 20 mm. De même, le planaire *Baicaloplana valida* (Korotneff, 1912) atteint des dimensions véritablement gigantesques (20 à 40 cm de longueur) comparées aux quelques millimètres de nos espèces indigènes.

L'extraordinaire radiation évolutive de certains groupes a aussi donné lieu, dans certains cas, à des espèces adaptées à des niches inhabituelles pour le groupe. C'est ainsi que, bien que les gammarides soient des animaux de fond (benthos), une espèce, *Macrohectopus branickii* (Dyb., 1874), vit en pleine eau (forme pélagique) et joue un rôle similaire au krill marin dans la chaîne alimentaire du lac. Un autre exemple est donné par les Cottoïdes, ensemble de poissons typiquement benthiques et néritiques (vivant à proximité des côtes), caractérisés, entre autres, par l'absence de vessie natatoire et par une reproduction ovipare (les œufs sont pondus sur un substrat). En dépit de ces contraintes phylogénétiques (c'est-à-dire liées à leur histoire évolutive propre), deux familles, les Comephoridae et les Cottocomephoridae, ont pu s'adapter à une vie pélagique et même envahir les abysses. Ainsi, le genre *Comephorus* a subi un accroissement considérable des nageoires pectorales et un élargissement de la tête, lui donnant une morphologie qui lui permet, littéralement, de "planer" dans l'eau. D'autre part, par une modification du développement des œufs, permettant de mettre au monde des œufs fécondés et embryonnés (reproduction ovovivipare), ces animaux ont atteint une adaptation aboutie à la vie pélagique, libérés de la contrainte de rechercher un substrat pour se reproduire.

Enfin, le lac Baïkal est le seul écosystème d'eau douce au monde à abriter en permanence une espèce de phoque, *Phoca sibirica* Gmelin, 1751, animal d'origine probablement arctique, ainsi qu'en témoigne son proche apparentement avec le phoque marbré (*Phoca hispida* Schreber, 1775) qui vit dans les contrées polaires.

Origine de la biodiversité

Comme tout écosystème ouvert, la biodiversité du lac Baïkal résulte de l'action de deux facteurs antagonistes, à savoir : d'un côté, une production d'espèces, par spéciation et invasion, et de l'autre, une élimination de celles-ci, par extinction.

Plusieurs phénomènes d'invasion de faune étrangère et d'extinction se sont probablement produits au cours de l'histoire du lac Baïkal, en relation avec de nombreux épisodes de tectonisme ou de modifications climatiques (alternance de phases de climat subtropical et de péri-

odes de glaciation). L'existence et les modalités de ces événements restent encore un sujet âprement discuté dans la littérature (3). Il reste, cependant, que la spéciation est toujours considérée comme le moteur essentiel de la biodiversité du lac Baïkal (4).

Plusieurs facteurs sont susceptibles d'agir sur la spéciation. Ceux-ci, ainsi que les différents modes de spéciation sont présentés dans ce volume par Martens *et al.*. Depuis quelque temps, notre section "Biologie des Eaux douces", à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, met l'accent sur l'étude des facteurs intrinsèques, c'est-à-dire dépendant des animaux eux-mêmes, et, plus particulièrement, sur la possibilité d'isolement écologique¹. Dans ce cas précis, la spéciation serait liée à un gradient écologique (bathymétrie, oxygène, température...). En ce qui nous concerne, nous nous sommes plus particulièrement demandé si un événement de spéciation s'accompagne, et dans quelle mesure, d'une divergence écologique entre espèces phylogénétiquement proches. Dans ce contexte, nous nous sommes attachés à l'étude de groupes méiobenthiques², spécialement les Oligochètes³, les larves de Chironomes⁴ et les Ostracodes⁵.

Isolements écologiques

Deux paramètres écologiques s'imposent d'eux-mêmes dans le lac Baïkal, en raison de leur particularité dans ce milieu, tant pris séparément qu'en association, à savoir la profondeur et l'oxygène.

La combinaison d'une profondeur véritablement abyssale avec une oxygénation des eaux jusqu'aux plus grandes profondeurs forme une caractéristique absolument unique du lac Baïkal, qui l'isole des autres lacs semblables, tels que le lac Tanganyika ou le lac Malawi, deux lacs profonds de type graben, de l'Afrique de l'est (respectivement les deuxième et troisième lacs les plus profonds de la planète et anoxiques en-dessous des 250 premiers mètres, en raison de leur situation tropicale). Il en résulte que le lac Baïkal est théoriquement habitable jusque dans les abysses et c'est effectivement le cas : au cours de notre dernière expédition, nous avons pu, non seulement, mesurer des concentrations d'oxygène très élevées dans la colonne d'eau à 1680 m (plus de 30% de saturation), mais nous y avons également trouvé des oligochètes en faibles densités !

L'existence d'une faune abyssale, dans le lac Baïkal, est connue depuis longtemps (5) et la présence d'espèces sténobathes (dont la répartition est limitée à une étroite étendue de profondeurs) suggère que la profondeur a pu être à l'origine d'isolements écologiques, le long d'une combinaison de gradients de pression, température, luminosité et disponibilité en nourriture.

Plusieurs espèces sténobathes existent chez les Gammaridae, les Ostracodes, certains Oligochètes et d'autres groupes encore.

En ce qui concerne l'oxygène, ce paramètre écologique est essentiel puisque, hormis certaines exceptions, il est nécessaire à la vie. Du point de vue des organismes méiobenthiques, il doit, non seulement, être présent dans la colonne d'eau mais, également, dans l'épaisseur du sédiment. Jusqu'il y a peu, on n'avait toujours qu'une idée très approximative de la profondeur à laquelle l'oxygène pouvait pénétrer dans le sédiment et était donc accessible aux organismes fouisseurs. Une réalisation importante de notre section a été l'application de la technique de mesure d'oxygène dans le sédiment au moyen de microélectrodes ($\pm 50 \mu\text{m}$ d'épaisseur à l'extrémité), technique habituellement utilisée dans la recherche médicale et appliquée depuis moins de dix ans aux écosystèmes lacustres (6). Pareilles mesures ont pu être conduites tant dans le lac Baïkal que dans les lacs Malawi et Tanganyika en Afrique.

A cet égard, une fois encore, le lac Baïkal est absolument unique. En certains endroits, l'oxygène pénètre à plus de 50 mm de profondeur dans le sédiment vaseux mou (Figure 2). Parallèlement, ce dernier présente typiquement une couche supérieure de couleur orangée de plusieurs centimètres, due à l'oxydation des substances ferreuses, contenues dans le sédiment, par l'oxygène libre en provenance de la couche supérieure oxygène⁶. Une pénétration de l'oxygène de 50 mm s'avère être un minimum, en raison de la limite de taille des électrodes. Or, nous avons pu échantillonner des stations où l'épaisseur de la couche oxydée est supérieure à 300 mm, ce qui laisse supposer une couche oxydée extraordinairement épaisse. En comparaison, le sédiment du lac Malawi et du lac Tanganyika est anoxique en dessous des premiers millimètres (Figure 3).

Ces observations ne laissent d'être intéressantes en ce sens qu'elles suggèrent que le sédiment du lac Baïkal peut être habité beaucoup plus profondément que dans les autres lacs, offrant, par là-même, des possibilités d'isolement écologique des populations dans l'épaisseur même du sédiment, alors que les lacs africains en sont dépourvus. Les premières observations sur les différents groupes méiobenthiques suggèrent qu'il en est bien ainsi. Plusieurs Ostracodes semblent avoir une distribution verticale, dans le sédiment, propre à chaque espèce (7). Quant aux Oligochètes, ils ont clairement une distribution verticale différente au niveau familial (Figure 4) et il semble que cette observation puisse être étendue au moins à certaines espèces.

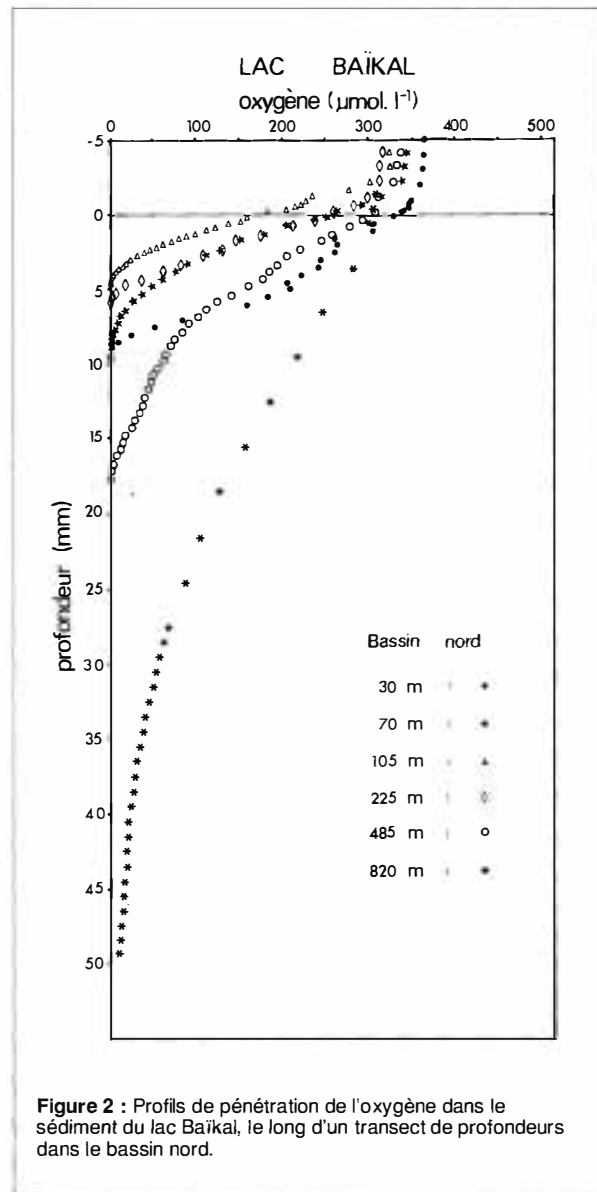


Figure 2 : Profils de pénétration de l'oxygène dans le sédiment du lac Baïkal, le long d'un transect de profondeurs dans le bassin nord.

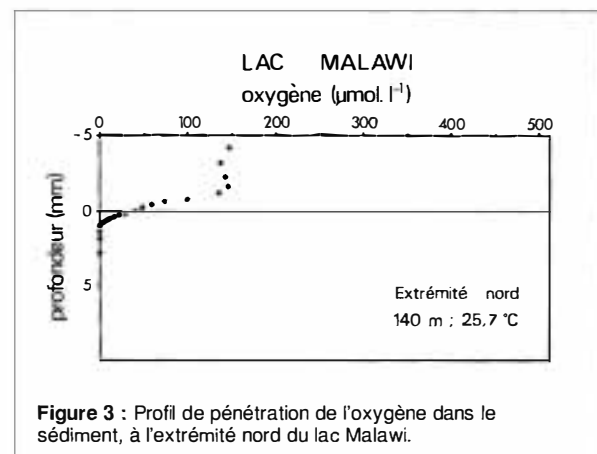
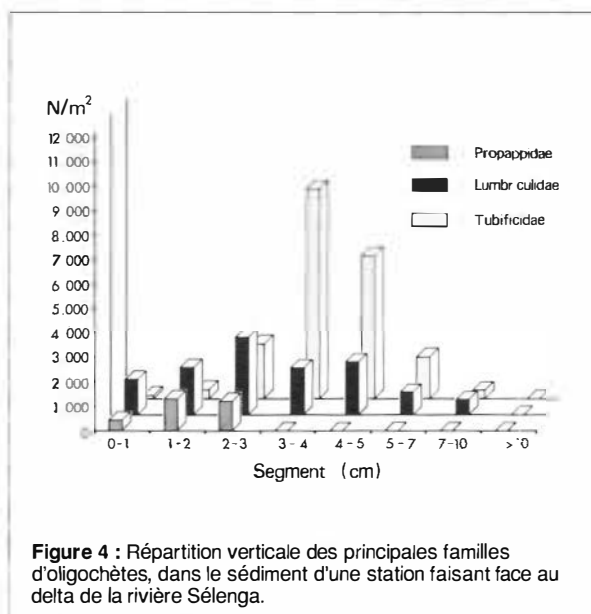


Figure 3 : Profil de pénétration de l'oxygène dans le sédiment, à l'extrémité nord du lac Malawi.



Le besoin d'étudier la spéciation

Depuis quelques années existe un mouvement de pensée s'inquiétant, à juste titre, de l'impact des activités humaines sur l'environnement et les formes vivantes qu'il abrite. Aucune réponse ne peut être donnée à la question de savoir ce que perd l'humanité chaque fois qu'une espèce disparaît. Quels qu'en soient les dommages, que ce soit du domaine moral, esthétique ou économique, tous sont valables d'un point de vue humaniste. Comment, dès lors, ne pas se rendre compte qu'il est devenu essentiel que nous comprenions au plus tôt comment de nouvelles espèces apparaissent, afin qu'un jour, nous puissions favoriser les conditions propices à leur apparition, alors que jusqu'à présent, nous n'avons été capables que de les faire disparaître.

L'existence d'un écosystème virtuellement non pollué à l'heure actuelle, ainsi que l'est encore le lac Baïkal, nous offre la possibilité unique de faire pareilles recherches dans les conditions les plus favorables, libérés de l'influence habituelle des modifications apportées à l'environnement par la pollution humaine. Dans ce contexte, la "Perle de Sibérie" a aussi une valeur inestimable.

Notes

- 1 Par isolement écologique, on entend l'existence de barrières reproductives entre deux espèces dues au fait qu'elles occupent des habitats différents dans la même aire de répartition géographique.
- 2 Pour des raisons pratiques, le méiobenthos est défini par les animaux qui sont retenus par un tamis d'environ 250 µm de largeur de maille.
- 3 Equivalent dulçaquicole, mais en plus petit, de nos vers de terre.
- 4 Appelés communément "vers de vase".
- 5 Petits crustacés à valves.
- 6 On peut distinguer, de façon typique, une succession d'horizons dans le sédiment, depuis l'interface eau-sédiment jusqu'au plus profond, en fonction de l'habilité de l'oxygène à pénétrer dans le sédiment et de sa consommation par le sédiment. On distingue ainsi la couche oxique (oxygène sous forme libre), la couche oxydée (oxygène sous forme combinée) et la couche réduite (absence d'oxygène). D'une façon générale, il existe un lien entre l'épaisseur de la couche oxique et de la couche oxydée.

Références

- (1) P. MARTIN (1994), In: "Speciation in Ancient Lakes". K. Martens, B. Goddeeris & G. Coulter, *Arch. Hydrobiol. Beih.* 40: 1-11.
- (2) R.M. KAMALTYNOV (1993), *Hydrobiological Journal* 26(6): 82-92.
- (3) L.N. SNIMSCHIKOVA & T. TIMM, (1992) *Bull. Inst. R. Sc. Nat. Belg., Biologie* 62: 53-85.
- (4) G. FRYER (1991), *Hydrobiologia* 211: 137-146.
- (5) M. KOZHOV, Lake Baikal and its life, Monogr. Biol. 11, Junk, The Hague, 344 p.
- (6) J.-P. R. A. SWEERTS & T. A. CAPPENBERG (1988), *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 31: 365-371.
- (7) K. MARTENS, B. GODDEERIS, P. MARTIN & G. MAZEPOVA, Abstr. Second European Ostracodologists Meeting, Glasgow: 255, 1993.

LIFE CYCLES IN CHIRONOMIDAE (DIPTERA)

Boudewijn Goddeeris – Education and Nature Department

Chironomidae or non-biting midges are one of the most important insect families in aquatic ecosystems. About one fifth of all freshwater insect species belong to this family, this means about 1,500 species of Chironomidae for Europe only (1). The egg-stage, the larva and the pupa are aquatic in most species, but the adults are terrestrial and known for the large mating swarms of the males. Some larval types which possess haemoglobin, i.e. the red "bloodworms" of the genus *Chironomus*, are well-known by fishermen and aquarists as bait or fishfood. Full-grown *Chironomus* larvae may become more than 15 mm long and belong to the largest chironomid species. Thanks to their haemoglobin, "bloodworms" may overcome periods of anoxia. Therefore, dominance of *Chironomus* larvae in a community is an indication of organic pollution.

Depending on the species, chironomids are found in most freshwater biotopes, from the smallest temporary pools to the deepest waters, e.g. down to 1600 m in Lake Baikal. In general, they are sediment-dwellers or live on harder substrates such as macrophytes or stones. In a simple pond, it is not exceptional to find over 50 chironomid species with total densities of more than 100,000 larvae/m². However, some species are completely terrestrial and a few others are even marine, which is uncommon for insects. Thanks to this extremely high diversity, chironomids are an excellent tool for ecological research.

One of the fundamental questions in ecology is how these high diversities are maintained in ecosystems. According to the competitive exclusion principle, two species with the same niche or function cannot live continuously together in an ecosystem. The niche is defined as a functional concept in relation to food or energy requirements, also called "resource utilization function". In other words, competition between two species in the same ecosystem must be sufficiently weakened by differences in food type or the place or season during which this food is gathered, i.e. by differences in the food-, the habitat- or the time-factor of their niches. If competition is too keen, the "weakest" species will finally be excluded from the ecosystem. However, competition for the same food or energy source will only occur if there really is some

kind of food shortage for potential competitors, i.e. if food is a limiting factor.

Habitat preferences of chironomid larvae have been demonstrated by many investigations (2). Complex and highly structured biotopes, characterized by a multitude of micro-habitats, may support more species than less structured biotopes. In this case, interspecific competition may be completely excluded by a segregation in the habitat-factor of the specific niches. This is also the case for the food-factor. The majority of larvae are supposed to be detritivorous. However, several species are known to be obligate or facultative carnivores. Pure herbivorous chironomid larvae also exist and they can be highly specialized, e.g. diatom feeders. There are also plant miners, with specific differences in the mined parts of plants. Some species are genuine filter-feeders, filtering the water through a self-made silky net. Consequently, a biotope with several sources of food has the potentiality of bearing a rich chironomid community within which competition is at least partially excluded.

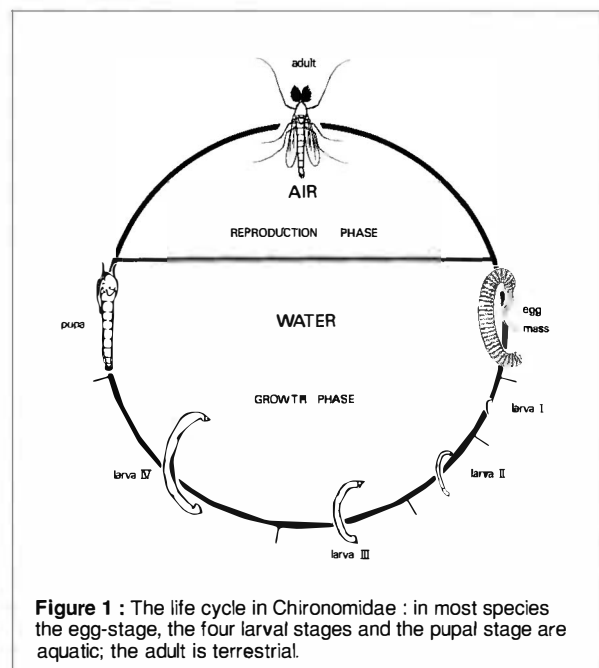


Figure 1 : The life cycle in Chironomidae : in most species the egg-stage, the four larval stages and the pupal stage are aquatic; the adult is terrestrial.

The time-factor in the niche of chironomid species has mostly been neglected in ecological studies. Since 1976, however, the Freshwater Biology section of the R.B.I.N.Sc. has developed a program on the analysis of their life cycles. Chironomidae are holometabolous insects, characterized by the existence of a pupal stage which is absent in heterometabolous insects (Figure 1 illustrates a complete life cycle in chironomids). The four larval stages are ecologically of the greatest importance because they constitute the single growth phase. Furthermore, the adult midges do not feed and, consequently, energy requirements for growth and reproduction are completely linked with the larval phase.

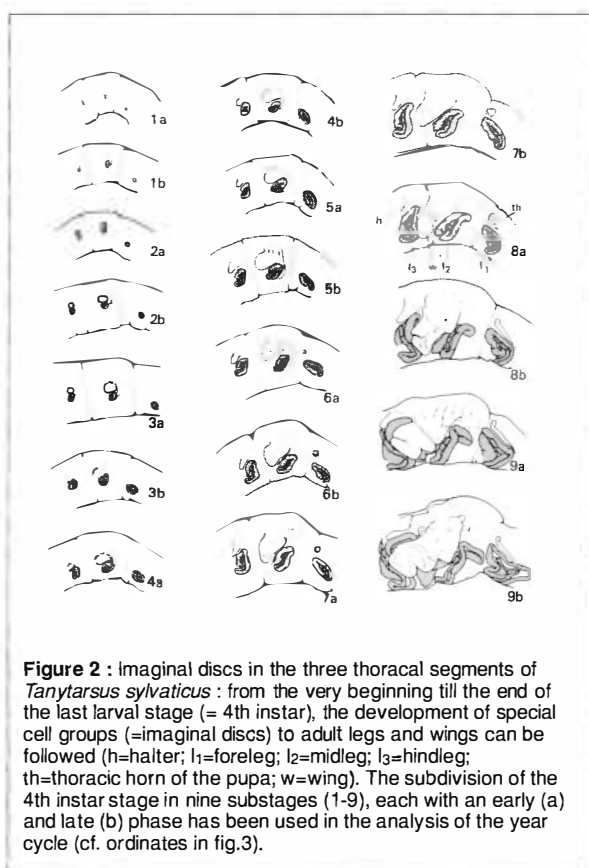


Figure 2 : Imaginal discs in the three thoracic segments of *Tanytarsus sylvaticus* : from the very beginning till the end of the last larval stage (= 4th instar), the development of special cell groups (=imaginal discs) to adult legs and wings can be followed (h=halter; l₁=foreleg; l₂=midleg; l₃=hindleg; th=thoracic horn of the pupa; w=wing). The subdivision of the 4th instar stage in nine substages (1-9), each with an early (a) and late (b) phase has been used in the analysis of the year cycle (cf. ordinates in fig.3).

Our investigations have been carried out on natural populations in ponds, i.e. two fishponds at Mirwart in the Belgian Ardennes and the Blankaart reservoir in West-Flanders. Quantitative sampling of the sediment, together with larval populations, was carried out fortnightly. The population structure of each species was established for each sampling date by accurate density and instar analyses and the construction of the length frequency distributions of the larvae or development frequency distributions. The development of the long-lasting fourth instar stage could be followed through the development of the imaginal discs in the thorax (Figure 2). Specific

characters in larval growth and development could be deduced from the changes of the population structure in time.

These investigations have demonstrated that year cycles in chironomids display species-specific patterns, which are characterized by a diapause or development stop (sometimes two) during a typical season (or seasons) and development stage(s). Even within the same genus, this pattern may be very different, as is illustrated in genus *Tanytarsus* in a pond in the Belgian Ardennes (Figure 3). *Tanytarsus debilis* is a trivoltine (three emergence periods) spring and summer species, with an overwintering diapause in the 3rd instar stage from late summer onwards (3). *Tanytarsus holochlorus* (+ *T. occultus*) is a trivoltine summer and autumn species, with an overwintering diapause in the egg-stage from mid autumn onwards. The year cycle of the univoltine early spring species *T. sylvaticus* is characterized by two diapauses : one summer diapause in the 3rd instar stage and one overwintering diapause in substage 5-7 of the 4th instar stage (4).

Species-specific yearly diapauses, and consequently specific life cycle patterns, have been observed in all investigated genera and species. These diapauses appear to be controlled by photoperiodicity in combination with temperature. The photoperiodicity has a constant pattern at each latitude indeed. Furthermore, the growth rate of the larvae in non-diapausing periods depends on species-specific relations to temperature, and again, rather constant year cycles in water temperature are observed in the same climatic circumstances. However, as larval growth also depends on other factors than temperature, such as food quality and quantity and other, the yearly number of emergence periods (voltinism), may fluctuate somewhat within the species-specific limits of non-diapausing period(s).

One of the most striking consequences of these species-specific patterns in the year cycle of chironomids, e.g. in *Tanytarsus* (Figure 3), is a large segregation in the time-factor of the specific niches (5). It is clear that during summer, *T. debilis* and *T. holochlorus* cannot be in competition with the diapausing *T. sylvaticus*. Conversely, during its main growth period from late autumn till early spring, *T. sylvaticus* cannot be in competition with the two other species, which are then in diapause. Thanks to its overwintering in the egg-stage, the development period of the first generation of *T. holochlorus* falls in full spring, just when *T. debilis* is emerging and swarming. It is obvious that diapauses are often linked to overwintering, but their complexity indicates that ecological strategies other than just avoiding emergence during ice coverage, are involved. Furthermore, a yearly diapause produces a yearly returning resettlement in the diapausing stage, and consequently synchronizes the following emergence of the adults in a restricted period. Therefore, diapauses are the cause of the characteristic and distinct emergence periods in chironomids.

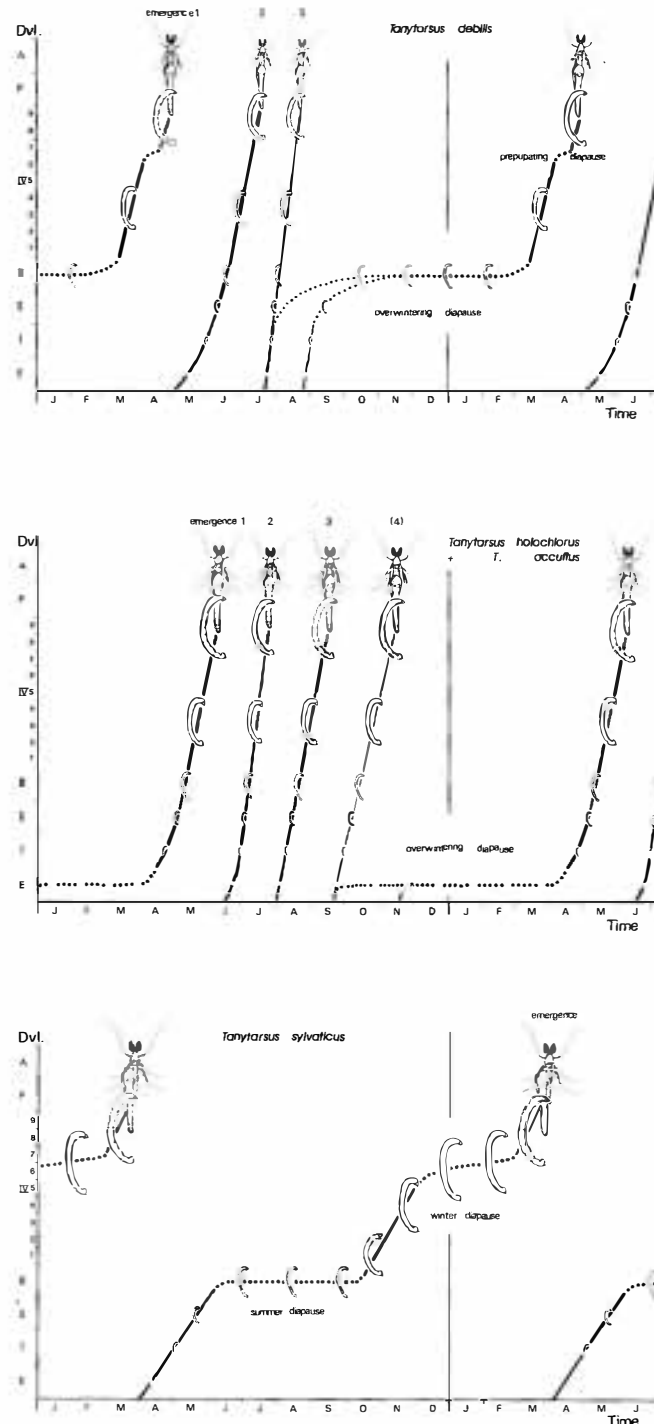


Figure 3 : Year cycle patterns in three *Tanytarsus* species(-groups) from the same pond in the Belgian Ardennes : time in months in abscissa, development in ordinate. The species-specific patterns are characterized by yearly diapause(s) in specific development stage(s) and season(s). The number of emergence periods is rather constant for each species (explanation in text).

However, diversity in chironomid communities must not be oversimplified as a mere puzzle of specific niches fitting together. In cases where niche segregation could not be demonstrated, competition for food between the supposed competitors could hardly be detected (6,7). More or less stochastic (chance) factors appear to be just as important in regulating species richness and larval densities, e.g. drastic drift during river swellings. In many cases, the observed densities of supposed competitors may remain well below the maximal carrying capacity of the actual food supply. In our study, we observed pairs of closest related species in the same pond, having identical year cycles, e.g. *T. holochlorus* and *T. occultus* (Figure 3). Responses to the environmental factors may be so similar in cognate species that their competition resembles intraspecific competition, and exclusion of one of the species becomes completely hazardous.

It is clear that further research will be necessary in order to understand community structures in chironomids. At the R.B.I.N.Sc., a new programme has just started on how photoperiodicity governs diapause in relation to temperature in different chironomid species.

References

- (1) FITTKAU E.J. and F. REISS (1978), Chironomidae. In: LILIES, J. (ed.) *Limnofauna Europaea* (2nd ed.), G. Fisscher Verlag, Stuttgart, 532 p.
- (2) MOLLER PILLOT H.K.M. and R.F.M. BUSKENS (1990), De larven der Nederlandse Chironomidae (Diptera), Deel C: Autoecologie en verspreiding, *Stichting European Invertebrate Survey-Nederland*, Nationaal Natuurhistorisch Museum Leiden, 87 p.
- (3) GODDEERIS B.R. (1991), Life cycle characteristics in *Tanytarsus debilis* (MEIGEN, 1830) (Diptera, Chironomidae), *Annales de Limnologie* 27 (2): 141-156.
- (4) GODDEERIS B. (1990), Life cycle characteristics in *Tanytarsus sylvaticus* (van der Wulp, 1859) (Chironomidae, Diptera), *Annales de Limnologie* 26 (1): 51-64.
- (5) GODDEERIS B.R. (1987), The time factor in the niche space of *Tanytarsus*-species in two ponds in the Belgian Ardennes (Diptera: Chironomidae). *Entomologica Scandinavica Supplement* 29: 281-288.
- (6) TOKESHI M. (1986), Resource utilization, overlap and temporal community dynamics: a null model analysis of epiphytic chironomid community, *Journal of Animal Ecology* 55: 491-506.
- (7) SCHMID P.E. (1992), Population dynamics and resource utilization by larval Chironomidae (Diptera) in a backwater area of the River Danube *Freshwater Biology* 28: 111-27.

ACARIENS ET PHÉROMONES

Laurent Van Asselt, Georges Wauthy et Patrick Grootaert – Département d'Entomologie

Rarement plus épais qu'un cheveu, les acariens passent le plus souvent inaperçus. Toutefois, c'est par milliers que ces microarthropodes proches parents des araignées peuplent nos habitations. En fait, la diversité des acariens domestiques et la variété des habitats qu'ils occupent sont surprenantes. Ainsi, certaines espèces d'acariens colonisent les plantes d'intérieur, d'autres vivent sur les murs humides, ou dans les denrées alimentaires, ou encore dans les matelas. Si, au demeurant, ce grouillement d'acariens domestiques a de quoi effrayer, la cohabitation avec ces minuscules animaux s'avère le plus souvent sans danger pour l'être humain. Toutefois, dans certains cas, les acariens peuvent être responsables de graves problèmes de santé, notamment chez les personnes prédisposées aux allergies.

De toutes les formes d'allergies connues, c'est celle aux acariens des poussières qui est la plus fréquente après le rhume des foins. Les symptômes sont classiques : rougeissement des yeux, larmolement, rhinite et parfois crise d'asthme. Le responsable a été identifié; il s'agit de *Dermatophagoides pteronyssinus*, un acarien qui vit non seulement dans les poussières mais également dans les matelas et les tapis.

Se nourrissant essentiellement de squames, le rôle détritivateur de cet acarien serait totalement bénéfique s'il n'y avait ses déjections. Celles-ci contiennent en effet des macromolécules auxquelles les personnes asthmatiques sont sensibles. Au cours des 30 dernières années, de nombreuses techniques de lutte contre *D. pteronyssinus* ont été préconisées, depuis la simple aspiration de la literie jusqu'à l'immunothérapie spécifique en passant par l'utilisation d'acaricides ou de fongicides. Hélas! aucune de ces techniques ne s'avère totalement efficace. C'est pourquoi, récemment, des recherches ont été entreprises dans des domaines jusqu'ici inexplorés, avec le ferme espoir d'appliquer leurs résultats à la lutte contre l'acarien des poussières. Un de ces domaines est l'éthologie et nous présentons ici quelques résultats significatifs de nos travaux sur les substances olfactives influençant le comportement des acariens.

Odeurs et messages : phéromones, kairomones et allomones

Souvent aveugles et généralement dépourvus d'organes auditifs sophistiqués, les acariens possèdent toutefois un système sensoriel aux fonctions diverses (tactile, olfactive, etc.). En fait, les organes olfactifs (ce sont des soies disséminées sur le corps) jouent un rôle capital chez les acariens dans la mesure où les relations interindividuelles s'établissent, d'abord et avant tout, au moyen de substances chimiques. Chez les acariens, comme chez beaucoup d'autres animaux, les substances chimiques impliquées dans la communication peuvent être réparties en trois grandes catégories : **phéromones, kairomones et allomones.**

On appelle phéromone une substance qui est émise par un individu et qui agit sur un autre individu appartenant à la même espèce. L'intraspecificité est la caractéristique majeure d'une telle substance. L'odeur émise par une femelle en période de reproduction et qui a pour effet d'attirer un mâle est un exemple banal de phéromone.

Les kairomones et les allomones sont des messagers chimiques qui, à l'inverse des phéromones, ont une action interspecificité. Le terme kairomone désigne des substances qui apportent un bénéfice (au sens large) à l'organisme *récepteur* comme, par exemple, dans le cas d'une odeur qui révèle à un prédateur la présence d'une proie. Le terme allomone, quant à lui, est réservé à des substances qui procurent un avantage à l'organisme *émetteur* comme, par exemple, dans le cas de produits fongicides émis par certains acariens. Ces produits, en empêchant la prolifération des moisissures dans le milieu, réduisent notablement les risques de mortalité par paralysie et par étouffement, dus à la surabondance des filaments mycéliens.

Jeunesse d'une science et problèmes expérimentaux

Nos connaissances actuelles sur la communication chimique chez les acariens sont loin d'égaliser celles acquises chez les insectes. Ceci n'est pas seulement lié au nombre de chercheurs travaillant sur le sujet. Deux autres raisons, sans doute plus impérieuses, peuvent être invoquées.

La première raison est d'ordre historique. Les premiers travaux d'acarologie appliquée remontent à Dekker (1) qui, dès 1928, suspecta le rôle de certains acariens dans le déclenchement des crises d'asthme ou dans l'apparition de dermatites, rôle qui ne fut toutefois confirmé que dans les années 60. En fait, l'acarologie médicale ne trouva ses fondements que durant la dernière guerre mondiale, lorsque l'on mit en évidence, en Asie, le rôle vecteur de certaines formes d'acariens (ce sont des acariens ectoparasites à l'état larvaire) dans la transmission du typhus des broussailles qui décimait les troupes américaines et japonaises. Quant à l'acarologie agricole, elle doit paradoxalement son essor récent à l'utilisation des pesticides. Beaucoup de pesticides, lorsqu'ils sont utilisés à mauvais escient, favorisent en effet le pullulement des acariens phytophages par destruction de leurs prédateurs naturels qui sont beaucoup moins résistants aux produits phytosanitaires. Cette résistance inattendue des acariens phytophages aux pesticides attira l'attention des généticiens qui, depuis, essayent d'en décoder les mécanismes.

La deuxième raison, qui explique le relatif manque d'intérêt que suscitent les acariens dans la communauté scientifique, est d'ordre technique. En fait, les difficultés liées à la manipulation d'individus ayant une taille microscopique (la longueur du corps avoisine généralement 300 à 400 micromètres), si elles ne sont rédhibitoires, freinent en tout cas fortement le développement de modèles expérimentaux adaptés à l'étude du comportement. En conséquence, expérimenter sur les acariens implique ingéniosité, patience et ténacité, ce qui limite la tentation de jouer les démiurges : on ne fait pas ce que l'on veut avec un acarien.

Glandes et phéromones

Malgré les difficultés de la tâche, quelques chercheurs se sont attelés, depuis peu de temps, au débroussaillage de la communication chimique chez les acariens des poussières et des denrées, et plus particulièrement chez les acariens astigmatés (ce sont des acariens chez lesquels les échanges gazeux se réalisent essentiellement à travers les téguments). Les résultats de leurs travaux, bien que fragmentaires, ont mis en évidence l'existence de comportements surprenants liés à l'action

de phéromones. Avant de donner des exemples, il importe de préciser que les acariens astigmatés possèdent, situées à l'arrière du corps, des glandes sécrétant diverses substances chimiques. Isolées, identifiées et synthétisées par des chercheurs japonais, la plupart de ces substances se sont révélées être des phéromones.

Deux de ces substances retiendront plus particulièrement notre attention: le néryl formate, un terpénoïde, et le 2-6 hydroxy méthyl benzaldéhyde (ou 2-6 HMBD), un dérivé aromatique.

Chez *Tyrophagus putrescentiae* (un acarien se nourrissant de moisissures), le néryl formate est une phéromone d'"alarme". Lorsqu'un individu subit un stress (par exemple lorsqu'il est agressé par un prédateur), il émet une infime quantité de néryl formate qui provoque instantanément une réaction de fuite chez ses congénères. Depuis sa découverte chez *T. putrescentiae*, le néryl formate a été identifié chez plus d'une dizaine d'acariens astigmatés. Toutefois, le rôle de cette substance en tant que phéromone d'alarme n'a été démontré que chez quelques espèces. Il s'est, dès lors, rapidement avéré que l'extraordinaire capacité de refoulement des individus que possède le néryl formate ne pouvait, en pratique, être utilisée que dans le contrôle des populations de ce petit nombre d'espèces.

Le 2-6 HMBD, quant à lui, a été isolé chez de nombreux acariens astigmatés. Son rôle s'est révélé variable d'une espèce à l'autre. Ainsi, chez *Tyrophagus perniciosus* (un acarien commun dans les poussières des greniers et des entrepôts), le 2-6 HMBD agit en tant que phéromone d'alarme, tel que décrit précédemment. Par ailleurs, chez *Aleuroglyphus ovatus* (un acarien s'attaquant principalement au poisson séché), le 2-6 HMBD est une phéromone "sexuelle". Produite par la femelle, cette phéromone provoque la stimulation du mâle et favorise l'accouplement. Ces deux exemples illustrent le fait que le même message chimique peut être interprété différemment selon l'organisme récepteur. Il en résulte que l'utilisation du 2-6 HMBD dans le contrôle des populations d'acariens astigmatés doit impérativement être fondée sur une connaissance précise de la biologie des espèces-cibles.

Des perspectives intéressantes

Conclure des observations précédentes que les phéromones d'alarme sont inutilisables en matière de lutte biologique serait une erreur. En effet, Baker & Krantz (2), en associant une phéromone d'alarme à un produit acaricide, ont réussi à réduire de manière significative les dégâts causés par un acarien ravageur des plantes à bulbe, *Rhizoglyphus robini*.

Cependant, par les désordres comportementaux qu'elles peuvent engendrer, les phéromones sexuelles offrent d'indéniables possibilités d'utilisation en lutte biologique. L'exemple suivant va permettre d'illustrer ces potentialités.

On sait, depuis les travaux de Levinson *et al.* (3), que deux phéromones sexuelles sont présentes chez *Acarus siro* (un acarien prédateur des céréales). La première phéromone (PS1) est émise par les mâles et agit à longue distance sur les femelles. Son rôle est d'attirer la femelle vers le mâle. La seconde phéromone (PS2) est produite par les femelles et agit à plus courte distance sur les mâles. Son rôle est de stimuler sexuellement le mâle. Nos observations ont démontré la présence de la phéromone PS2 chez les mâles. Plus explicitement, la phéromone PS2 est synthétisée en infime quantité par le mâle sans être toutefois active sur ses congénères de sorte que, en conditions naturelles, des mâles isolés des femelles ne tentent pas de s'accoupler entre eux. Il est clair qu'introduite en grande quantité dans le milieu, la phéromone PS2 pourrait provoquer des accouplements stériles entre mâles et, par là, diminuer substantiellement le taux net de reproduction par génération des populations traitées. Il nous reste toutefois à identifier et à synthétiser la substance PS2 avant d'en mesurer l'efficacité sur des populations naturelles.

Plus prometteuses semblent être les phéromones d'"agrégation". Il s'agit de substances qui provoquent le rassemblement des individus, notamment lorsque ceux-ci sont soumis à des stress hydriques. Découvertes en premier lieu chez *Lardoglyphus konoi* (4) (un acarien s'attaquant principalement au poisson séché), de telles substances ont, depuis, été mises en évidence chez plusieurs autres acariens astigmatés. Leur intérêt en matière de lutte paraît majeur. En effet, utilisée conjointement avec un acaricide, une phéromone d'agrégation pourrait théoriquement éliminer tous les individus d'une population.

C'est à partir de l'étude du comportement de *Dermatophagoides pteronyssinus* que nous avons pu détecter la présence, jusqu'ici insoupçonnée, d'une phéromone d'agrégation chez cet acarien tant redouté des asthmatiques. La ou les molécules incriminées, que les chimistes espèrent produire en grandes quantités, ouvrent la perspective d'une amélioration considérable du contrôle des populations de l'acarien des poussières et représentent un réel espoir pour les milliers de personnes atteintes d'allergies respiratoires.

Finalement, le bilan des recherches portant sur les phéromones des acariens astigmatés semble positif. Certes, le travail qu'il reste à accomplir paraît considérable et les applications des découvertes récentes s'avèrent trop peu nombreuses. Toutefois, gageons que dans un futur proche la maîtrise des phéromones apportera des solutions aux nombreux problèmes que posent les acariens astigmatés tant en médecine qu'en agriculture et ce, pour le bien-être du plus grand nombre.

Références

- (1) DEKKER H. (1928), Asthma und Milben, *Münch. Med. Wschr.*, 75: 515-516.
- (2) BAKER G.T., G.W. KRANTZ (1984), Alarm pheromone in the Bulb Mite, *Rhizoglyphus robini* Claparède, and its possible use as a control adjuvant in Lily Bulbs, In: D.A. Griffiths and C.E. Bowman (eds), *Acarology VI*, vol. 2, pp. 686-692, Ellis Horwood, Chichester.
- (3) LEVINSON A.R., H.Z. LEVINSON, U. OELKER (1989), Two sex pheromones mediate courtship and mating in the Flour Mite, *Naturwissenschaften* 76: 176-177.
- (4) KUWAHARA Y., L.T. MY-YEN, Y. TOMINAGA, K. MATSUMOTO, Y. WADA (1982), 1,3,5,7-Tetramethyldecyl formate, lardolure: Aggregation pheromone on the acarid mite, *Lardoglyphus konoi* (Sasa et Asanuma) (Acarina: Acaridae), *Agric. Biol. Chem.*, 46: 2283-2291.

CALCAREOUS NANNOPLANKTON, A MAJOR KEY FOR DEVELOPING HIGH-RESOLUTION BIOCHRONOLOGIES AND FOR UNRAVELING EARTH'S EARLY TERTIARY GEOLOGICAL HISTORY

Etienne Steurbaut – Department of Palaeontology

Calcareous nannoplankton includes both living and fossil forms of the algal division Haptophyta, and certain fossil, morphologically distinct groups, such as schizosphaeres, nannoconids and discoasters, commonly associated with them, but whose biological affinities are uncertain due to the absence of living analogues. The extant Haptophyta are minute (15 to 100 μm), predominantly marine, unicellular, autotrophic algae, which form a substantial component of the phytoplankton.

Biology of the living Haptophyta

Since the first record of free floating coccospheres in the oceans by Murray in 1872, about 280 living haptophyte species have been described (1). The haptophyte cell includes a nucleus, plastids, vacuoles, various organelles and cytoplasmic inclusions, and is covered by organic scales and, in the coccolithophorids, by coccoliths (Figure 1). These tiny calcified cell-coverings have a form characteristic of the species. They are between 2 and 15 μm length and have a protective function. They are formed by intracellular or extracellular deposition of calcium carbonate (calcite) on the organic scales. Most haptophytes have quite complex life histories, involving motile and non-motile stages. The motile stage, which is usually coccolith-bearing, has two flagella, used for cell movement (about 10-20 m/day) and a single haptonema, mainly used for cell attachment. Reproduction is by simple binary fission. Haptophytes are very abundant in the photic zone of the oceans, occasionally forming extensive blooms (e.g. up to 100 million cells of *Emiliania huxleyi* per liter water in the Oslo Fjord), and are most diverse in low-latitudes. Their biogeographical distribution is controlled by the thermal properties of water masses, and by nearshore/open-ocean differentiation. A few species (e.g. *E. huxleyi*; see Figure 1) are cosmopolitan. Certain taxa prefer coastal waters (Braarudosphaeraeaceae). A few are restricted to freshwater or are terrestrial.

Sedimentation and fossilisation

Analyses of sediment traps deployed at different depths in the oceans have shown that sea-floor sediments are very rich in coccoliths and coccospheres (up to 33% by weight) and that these sedimented assemblages coincide reasonably well with those living in the upper ocean. In 1976, Honjo (2) first gave a possible explanation for these phenomena, suggesting that the accumulation of coccoliths in sea-floor sediments is due to their accelerated sinking within faecal pellets of haptophyte predators (zooplankton, such as copepods). A single faecal pellet may contain 100.000 coccoliths, which allows rapid

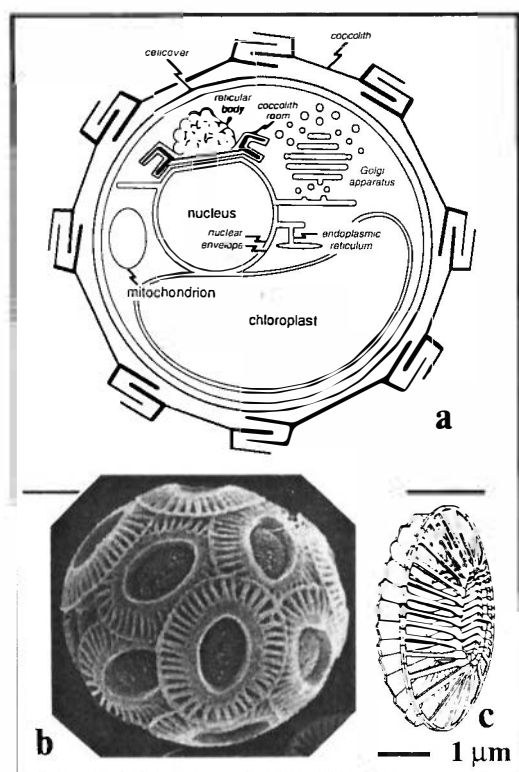


Figure 1 : *Emiliania huxleyi* (Lohmann 1902) : (a) section through a cell; (b) coccosphere; (c) ultrastructure of an individual coccolith

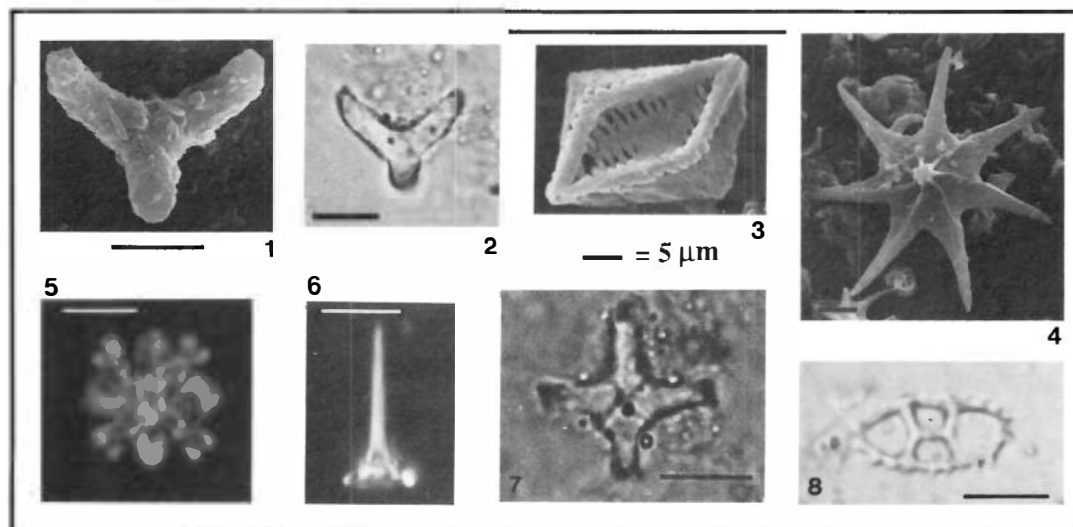


Figure 2 : Marker species in the Early Tertiary of the North Sea Basin : 1,2. *Tribrachiatulus orthostylus*; 3. *Scapholithus apertus*; 4. *Discoaster lodoensis*; 5. *Nannoturba robusta*; 6. *Rhabdosphaera crebra*; 7. *Discoaster cruciformis*; 8. *Chiphragmalithus armatus* (1, 3, 4 : SEM photographs; others taken with light microscope; slides and negatives of micrographs are stored at the KBIN, Brussels).

sinking (160 m/day versus 0.15 m/day for an individual coccolith) and excludes considerable lateral dispersion. The organic membrane protects its content from spilling and dissolution. Once on the sea-floor the organic material in the faecal pellets decomposes, liberating the coccoliths, which can be dissolved (e.g. below the calcium carbonate compensation depth (CCD), or locally because of the presence of acidic sea-bottom environments) or buried. Early diagenesis may alter the assemblages, through selective dissolution (destruction of the tiny, delicate forms) or calcite overgrowth and recrystallisation (in carbonates). However, in comparison to any other division, Haptophyte algae fossilise very easily and almost continuously.

The fossil record

Haptophytes are continuously represented in the fossil record from the Late Triassic to the Present by an enormous quantity of coccoliths and nannoliths (= calcareous fossils of similar size but uncertain affinities). Bown et al. (3) recognised several critical events in their Mesozoic evolutionary history, including a first appearance in the Late Triassic, substantial Triassic-Jurassic boundary extinctions, a considerable Early Jurassic diversification, a Late Jurassic or Tithonian radiation and a Late Campanian diversity maximum (140 species). During the Maastrichtian there was a sharp decrease in the number of species, almost certainly due

to climatic deterioration (transition from the Mesozoic greenhouse to the Cainozoic icehouse phase). The highest extinction rate in nannofossil history is recorded at the Cretaceous/Tertiary boundary (92% : from 106 species to 14 species), probably due to a catastrophic cause (massive volcanic eruptions or meteorite impact). This extinction episode was followed in the earliest Palaeocene by atypical bloom assemblages of long-ranging survivor groups (e.g. *Braarudosphaera*), and later on by a re-establishment of the nannoflora via a rapid evolutionary radiation. The major evolutionary events in the Cainozoic comprise a rapid diversification in the Palaeocene (105 new species), a diversity peak in the mid-Eocene (80 species), a dramatic decrease in diversity in the late Eocene-Oligocene (down to 30 species) and a diversity rise in the Early Miocene (up to 75 species). The decline in nanoplankton diversity, among which the extinction of Discoasteraceae and Sphenolithaceae in the latest Pliocene, is closely related to episodes of cooling, which regularly occurred during the Cainozoic.

Biostratigraphical potential

Calcareous nannofossils are among the most useful and most frequently applied microfossil groups in biostratigraphy because of their abundance, their rapid evolution, their low endemism, their small size (particular interesting for borehole studies) and their fairly simple and quick preparation and observation techni-

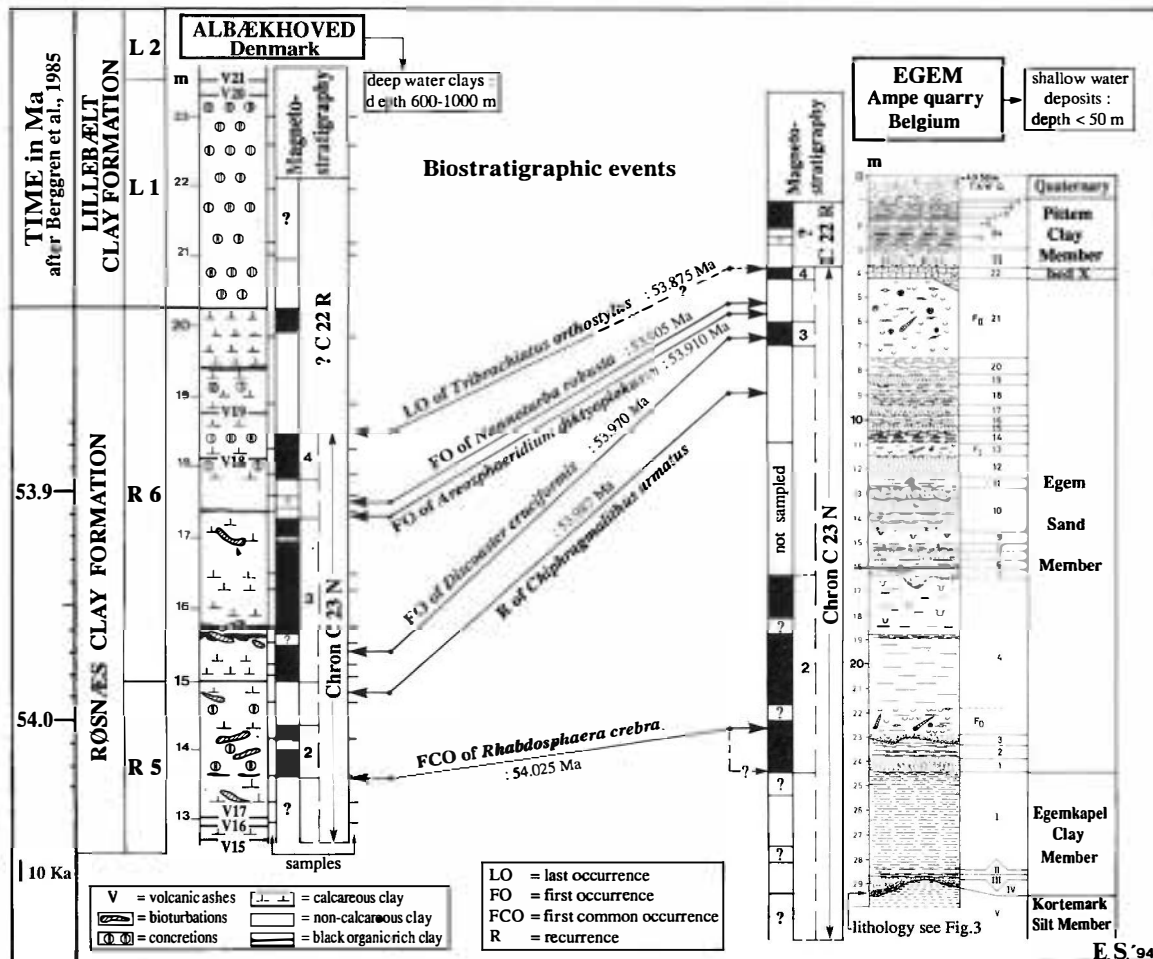


Figure 3 : Mid-Ypresian high-resolution biochronology in the North Sea Basin

ques (smear-slides studied by means of a transmitted-light microscope). Over the last decades an overwhelming amount of taxonomical and stratigraphical information has been published (4), partly due to the development of new observation techniques (the transmission (TEM) and scanning (SEM) electron microscopes) and to offshore exploration (e.g. Deep Sea Drilling Project). All these data have led to the development of calcareous nannoplankton zonations in order to date sediments (5). The boundaries between the zones, defined by first or last occurrences of species, represent geologically synchronous biohorizons. The Cenozoic zones have an average duration of 1 million year per zonal unit.

During the last years research has mainly been focussed on studies of evolution within and between species, based on biometric analyses and on the unraveling of coccolith ultrastructure (6), as well as on the development of high-resolution biochronologies. The latter is based on the precise correlation of biotic events (first or last occurrences, start or end of acmes, etc.) with the geomagnetic polarity time-scale, which provides an important global time framework. Such investigations allow a critical evaluation of the reliability, accuracy, synchronicity or diachronicity of nannofossil events over wide geographical areas. Moreover, as the biotic events are assigned absolute ages, they enable to estimate the duration of depositional sequences, eustatic cycles (Milankovitch), unconformities, etc., and to calculate sedimentation rates. Investigations in the Early Ypresian of the North Sea

Basin (Figures 2 & 3) suggest that there is a perfect correlation between the nannofossil events and the polarity subchrons, indicating that these events are synchronous throughout the basin, despite huge paleoenvironmental differences. An average resolution of 25.000 years (= 25 Ka) is achieved in the here discussed interval. Sedimentation rates are rather low in the distal parts of the North Sea Basin : an average of 3 cm/Ka for the deep water upper Rosnaes Clay Formation of Denmark. Rates are about 13 times higher at the margin of the basin (41 cm/Ka for the shallow water Egem Sand Member in Belgium). Such integrated stratigraphical studies, based on the characterisation and the quantification of sedimentation and erosion, provide a framework for the interpretation of basin evolution, and hence, lead to the deciphering of earth's geological history.

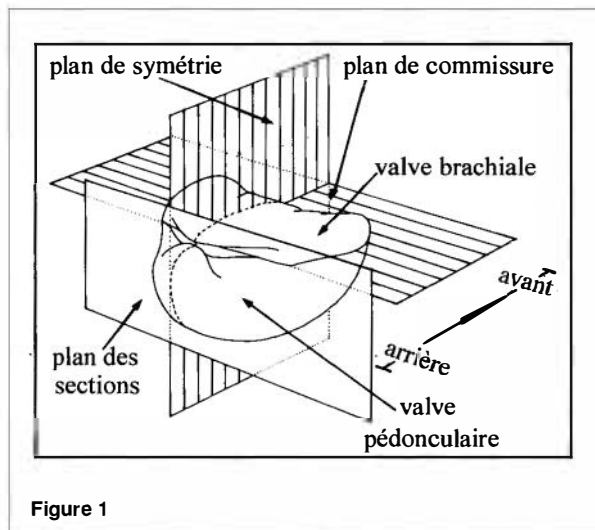
References

- (1) THOMSEN H.A., BUCK K.R. & CHAVEZ F.P. (1994) Haptophytes as components of marine phytoplankton. In: J.C. Green & B.S.C. Leadbeater (Eds), *The Haptophyte Algae, The Systematics Association Special Volume* 51, 10, 187-208.
 - (2) HONJO S. (1976), Coccoliths : production, transportation and sedimentation, *Marine Micropaleontology*, 1, 65-79.
 - (3) BOWN P.R., BURNETT J.A. & GALLAGHER L.T. (1991), Critical events in the evolutionary history of calcareous nannoplankton, *Historical Biology*, 5, 279-290.
 - (4) PERCH-NIELSEN K. (1985), Cenozoic calcareous nannofossils. In: H.M. Bolli, J.B. Saunders & K. Perch-Nielsen (Eds), *Plankton Stratigraphy, Cambridge Earth Science Series*, 1, 427-554.
 - (5) SIESSER W.G. (1993), Calcareous nannoplankton. In: J.H. Lipps (Ed), *Fossil Prokaryotes and Protists, Blackwell Scientific Publications*, 11, 169-201.
 - (6) YOUNG J.R. (1989), Observations on heterococcolith rim structure and its relationship to developmental processes. In: J.A. Crux & S.E. Van Heck, *Nannofossils and their applications, British Micropaleontological Society Series*, 1, 1-20.
-

SECTIONS SÉRIÉES DE BRACHIOPODES : APPORTS SYSTÉMATIQUE ET BIOSTRATIGRAPHIQUE

Jacques Godefroid – Département de Paléontologie

La coquille des brachiopodes (Figure 1) comporte deux valves bilatéralement symétriques, mais différant tant extérieurement qu'intérieurement. Les différences externes affectent le contour, la forme et, en partie, l'ornementation. Les différences internes se marquent essentiellement au niveau des "pièces" assurant l'articulation des valves (dents et fossettes dentaires), servant de zone d'attache des muscles ou soutenant le lophophore (organe intervenant dans la nutrition). La valve à l'extrémité postérieure de laquelle sort le pédoncule fixant la coquille au substratum est appelée pédonculaire; elle est généralement la plus grande. La valve à laquelle sont attachés les supports du lophophore (brachidium) est dite brachiale.



Toute détermination précise, toute classification correcte nécessitent la connaissance de l'ensemble des caractères externes et internes.

Dans le cas des brachiopodes fossiles – les plus nombreux – hormis des cas de préservation exceptionnels, les caractères internes, lorsque la fossilisation les a préservés, sont généralement masqués par les sédiments comblant la cavité de la coquille. Une méthode pour les connaître – du moins en partie car certains, comme le

contour des zones de fixation des muscles, échappent à ce moyen d'investigation – est celle des sections sériées.

1. Description de la méthode

Les sections effectuées dans la coquille suivant un plan perpendiculaire à la fois aux plans de symétrie et de commissure ou de jonction des valves (Figure 2), permettent, connaissant les distances séparant les sections, de reconstituer la morphologie des faces internes des valves. Leur réalisation comprend les étapes suivantes :

a- **Enrobage du spécimen** : La coquille est enrobée dans un bloc de plâtre en forme de parallélépipède droit, avec son bord antérieur affleurant à la base du parallélépipède et ses plans de symétrie et de commissure orientés perpendiculairement à cette même base.

b- **Sections et intervalles entre elles** (Figures 1, 2) : Les sections s'effectuent de l'arrière vers l'avant de la coquille (du sommet vers la base du parallélépipède) par usures successives et polissage sur une plaque de verre au moyen de carborandum fin (600, 800), mouillé d'eau. Les distances L^0 , L^1 , L^2 , L^3 ... mesurées au pied à coulisse, correspondent à la longueur de la coquille et aux distances séparant chaque section du bord antérieur. Les intervalles (L^0-L^1 , L^1-L^2 , ...) les plus courants entre les sections varient de 0.1 et 0.5mm.

c- **Réalisation de films sur papier acétate** : Ces films effectués à partir des sections permettent d'observer avec beaucoup de détails les appareils internes et la structure de la coquille. On procède comme suit :

– Attaquer la section à l'acide acétique dilué à 20%, pendant 15 à 20 secondes. La coquille de la majorité des brachiopodes étant composée de carbonate de calcium, cette opération a pour but de mettre mieux en évidence la structure de la coquille et les appareils internes en précisant les limites et les différentes couches constitutives.

– Rincer la section à l'eau et la sécher à la température ambiante.

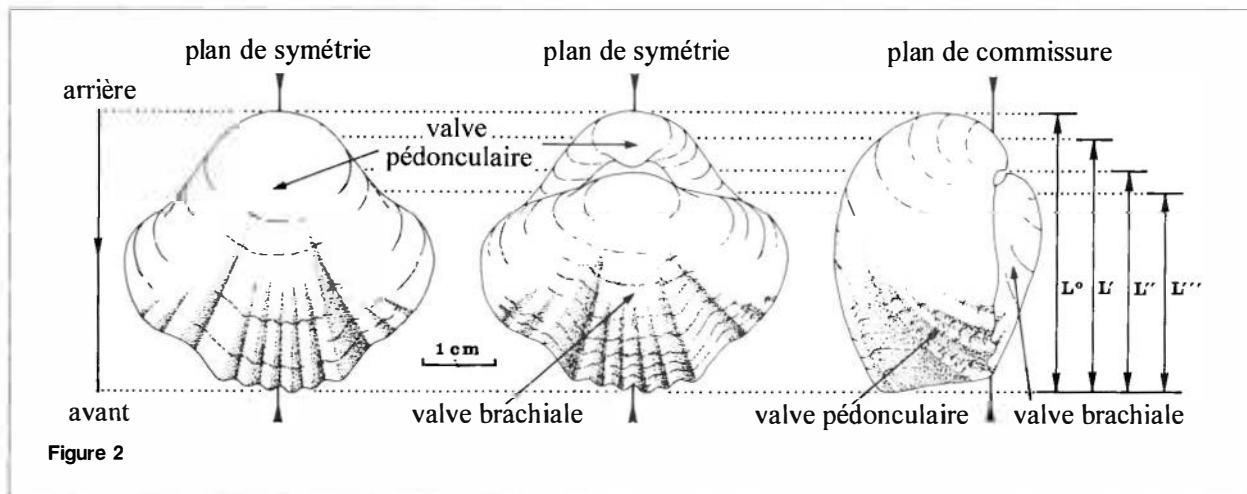


Figure 2

– Tremper la section dans de l'acétone, puis, sans attendre, la presser fortement sur un morceau de papier acétate (épaisseur 0,2mm ou plus) en évitant la formation de bulles. L'acétone qui s'est insinuée dans les irrégularités de la section, attaque de façon différentielle le papier acétate.

– Au bout d'une minute environ, enlever le papier acétate sur lequel se sont "imprimées" les structures que l'attaque à l'acide a fait davantage ressortir. Placer ce film de la section entre deux plaques de verre maintenues étroitement serrées par des bordures de papier collant.

d- Reconstitution : Chaque film est dessiné au microscope binoculaire (grossissement X 6 à X 50) avec chambre claire (Figure 3). Une "maquette" est ensuite réalisée à partir des sections dessinées sur plaques de verre et superposées en tenant compte des distances entre les sections et de la position des plans de symétrie et de commissure dans chacune d'elles (Figure 4). Sections et maquette servent de base pour dessiner l'intérieur de la valve ou des valves sectionnées (Figure 5).

2. Apports de ce type d'étude : un exemple

Les formations d'âge frasien (375 - 365 Ma) au sud de la Belgique (la succession prise ici en exemple est celle observée dans la région de Frasnes et Couvin) se caractérisent entre autres par la présence de récifs localisés à plusieurs niveaux dans la succession lithologique (Figure 6). Parmi la faune ayant vécu dans ces récifs, les brachiopodes de la sous-famille des Gypidulinae occupent une place non négligeable. Ces brachiopodes se caractérisent par la présence, à l'intérieur de la partie arrière de la valve brachiale, de plaques brachiales (Figures 3, 5) disposées de part et d'autre du plan de symétrie et subdivisées en plaque

externe (pl. ex.), plaque interne (pl. in.), processus brachial (pr. br.) et base du processus brachial. Ces plaques brachiales si elles se présentent chez tous les Gypidulinae avec la même architecture générale, peuvent différer d'un représentant à l'autre de la sous-famille par la longueur, la hauteur ou l'orientation de leurs parties constitutives.

Les sections sériées, effectuées dans les Gypidulinae frasniens, réunissant des coquilles extérieurement très semblables voire homéomorphes, ont mis en évidence des différences à ce niveau.

Ces différences permettent de définir deux genres : le genre *Metabolipa* (Figure 5 partie droite) possédant des plaques brachiales subparallèles et dont les points d'attache sur le fond de la valve sont nettement séparés l'un de l'autre et le genre *Neometabolipa* (Figures 3, 5 partie gauche) à plaques brachiales divergentes et points d'attache jointifs ou très proches l'un de l'autre. Ces deux genres n'ont pas vécu durant la totalité des temps frasniens, mais s'y sont succédé, le genre *Metabolipa* précédant le genre *Neometabolipa*. Les sections sériées effectuées dans de nombreux spécimens ont de plus mis en évidence que, vers le milieu des temps frasniens, les représentants du genre *Metabolipa* ont donné naissance à ceux du genre *Neometabolipa*, par modification progressive de l'orientation des plaques brachiales et rapprochement des points de fixation (Figure 6).

Sur ces bases, il est possible de caractériser les niveaux récifaux frasniens du sud de la Belgique : dans le niveau inférieur, n'ont vécu que des représentants du genre *Metabolipa*; ceux-ci, également présents dans le niveau moyen, y côtoient les premiers représentants du genre *Neometabolipa* (plaques brachiales divergentes, mais dont les bases, très proches l'une de l'autre, ne sont pas jointives); dans le niveau supérieur enfin ne subsistent que des représentants du genre *Neometabolipa* (plaques brachiales divergentes et jointives à leur base).

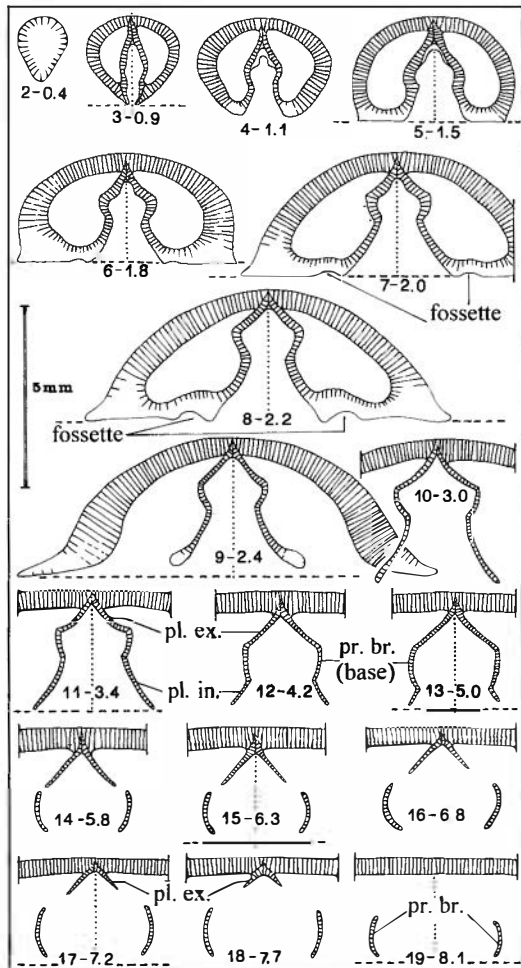


Figure 3 : Sections s  rie  es dans une valve brachiale appartenant au genre *Neometabolipa*. Chaque section est d  sign  e par un num  ro suivi de la distance, en mm, qui la s  pare de l'extr  mit   arri  re de la valve. A partir de la section 10, seule la partie m  diane de la valve a   t   dessin  e. Les pointill  s donnent la position du plan de sym  trie; les tirets sont plac  s suivant le plan de commissure.

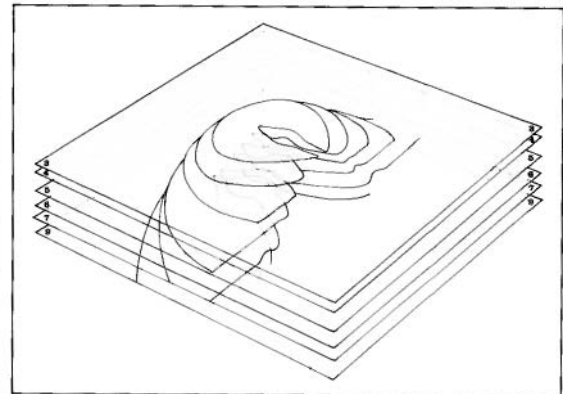


Figure 4 : Dessin sch  matique partiel de la "maquette" r  alis  e    partir des plaques de verre avec dessins des sections s  rie  es.

Ainsi donc, l'  tude en sections s  rie  es des Gypidulinae frasniens a permis, en distinguant deux genres dans un ensemble de coquilles ext  rieurement tr  s semblables, de pr  ciser la syst  matique de ce groupe de brachiopodes et, en reconnaissant que ces deux genres se succ  dent dans le temps, de proposer une zonation biostratigraphique, plus modeste certes que celle bas  e sur les conodontes (voir    ce sujet l'article de P. Bultynck dans cette revue) mais n  anmoins utile, des s  diments frasniens du sud de la Belgique.

Bibliographie sommaire

GODEFROID J. (1974), Les Gypidulinae des niveaux r  cifaux du Frasien de Frasnes et de Boussu-en-Fagnes. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, 50, *Sciences de la Terre*, 9, 64 p.

SCHUMANN D. (1965), Rhynchonelloidea aus dem Devon des Kantabrischen Gebirges (Nordspanien). *Neues Jahrbuch f  r Geologie und Pal  ontologie, Abhandlungen*, 123 (1):41-104.

STERNBERG R.M., BELDING H.F. (1942), Dry-peel technique, *Journal of Paleontology*, 16 (1):135-136.

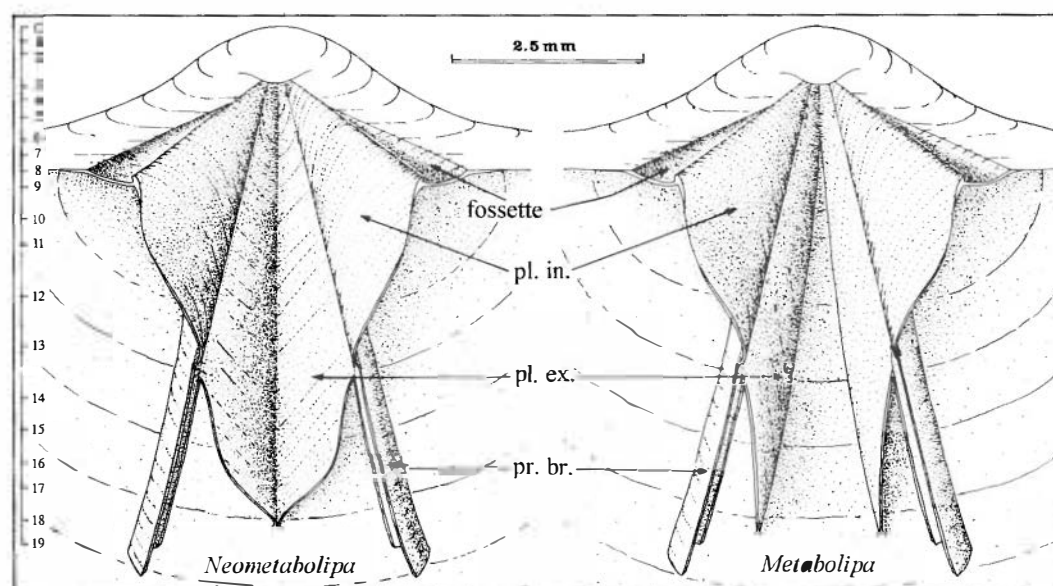


Figure 5 : Reconstitution de la partie interne postéro-médiane des valves brachiales appartenant aux genres *Neometabolipa* et *Metabolipa*. Les positions des sections sériees, représentées à la figure 3 sont indiquées à la gauche du dessin; elles concernent uniquement le genre *Neometabolipa*. Les sections sériees ayant servi à la reconstitution de l'intérieur de la valve de *Metabolipa* ne sont pas figurées.

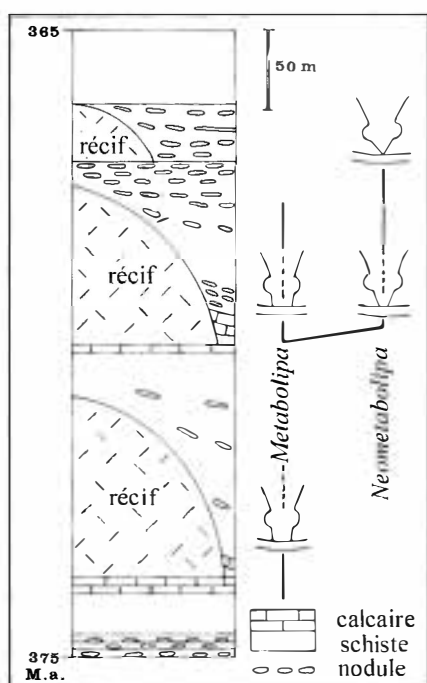


Figure 6 : Répartition des représentants des genres *Metabolipa* et *Neometabolipa* dans les sédiments frasniens de la région de Frasnes et Couvin.

CONODONTES, FOSSILES MARQUEURS BIOSTRATIGRAPHIQUES EN QUÊTE D'IDENTITÉ

Pierre Bultynck – Département de Paléontologie

Les conodontes, microfossiles phosphatés en forme de dents (kônos et odous = cône et dent en grec) sont les seuls éléments durs, bio-minéralisés d'un groupe d'animaux marins, disparus à la fin du Trias, il y a environ 205 millions d'années (M.A.-B.P.). Pander (1) qui les décrit pour la première fois en 1856, les considérait comme des dents et mâchoires d'un groupe de poissons éteints. Depuis lors ils ont été attribués à presque tous les groupes d'invertébrés, voire à des algues.

Les conodontes mesurent généralement entre 0,2 et 2 mm et on distingue trois formes de base : des cônes simples, des barres ou lames denticulées et des plates-formes (Figure 1). Les conodontes font partie d'un appareil d'alimentation, se trouvant dans la tête de l'animal. L'appareil montre une symétrie bilatérale et comprend plusieurs paires, souvent 6 à 7, de conodontes appartenant à une ou plusieurs formes de base (Figure 2). Les trouvailles d'appareils complets sont extrêmement rares. Après la mort et la décomposition de l'animal-conodonte, les éléments se dissocient et se retrouvent isolés dans les sédiments.

Les conodontes sont principalement constitués de lamelles de phosphate de calcium (apatite) alternant avec de fines couches de matière organique. L'apatite a une masse spécifique assez élevée (environ 3) et est moins soluble dans des acides faibles, comme l'acide acétique et l'acide formique, que le carbonate de calcium. Pour ces raisons, les conodontes sont extraits le plus souvent des roches calcaires en les dissolvant dans des acides faibles. Après tamisage, le résidu de dissolution est séparé en une fraction légère et une fraction lourde, contenant les conodontes, en utilisant une liqueur lourde de densité inférieure à 3, par exemple du bromoforme. Un kilo de roche calcaire d'origine marine franche contient généralement une à plusieurs dizaines de conodontes, dans des cas exceptionnels le nombre peut s'élever à des milliers.

Depuis 1856, plus de sept mille publications scientifiques sur les conodontes ont paru dont 6.000 après 1960. Jusqu'environ 1930, moins de 10 articles paraissaient par an; actuellement il y en a plus de 300.

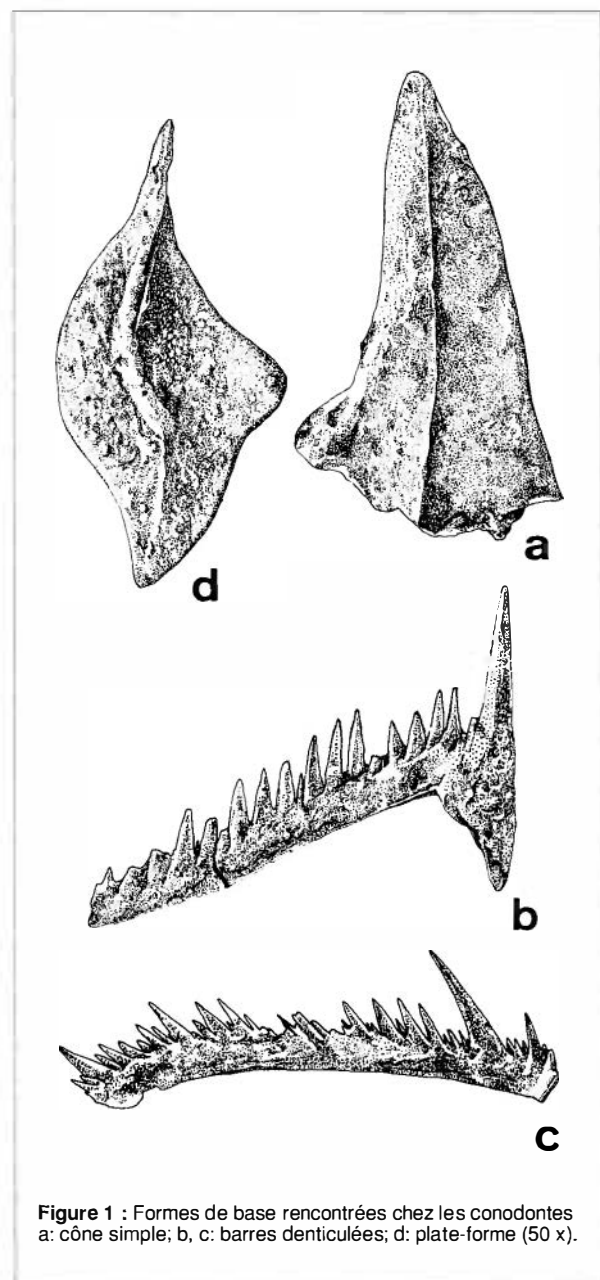
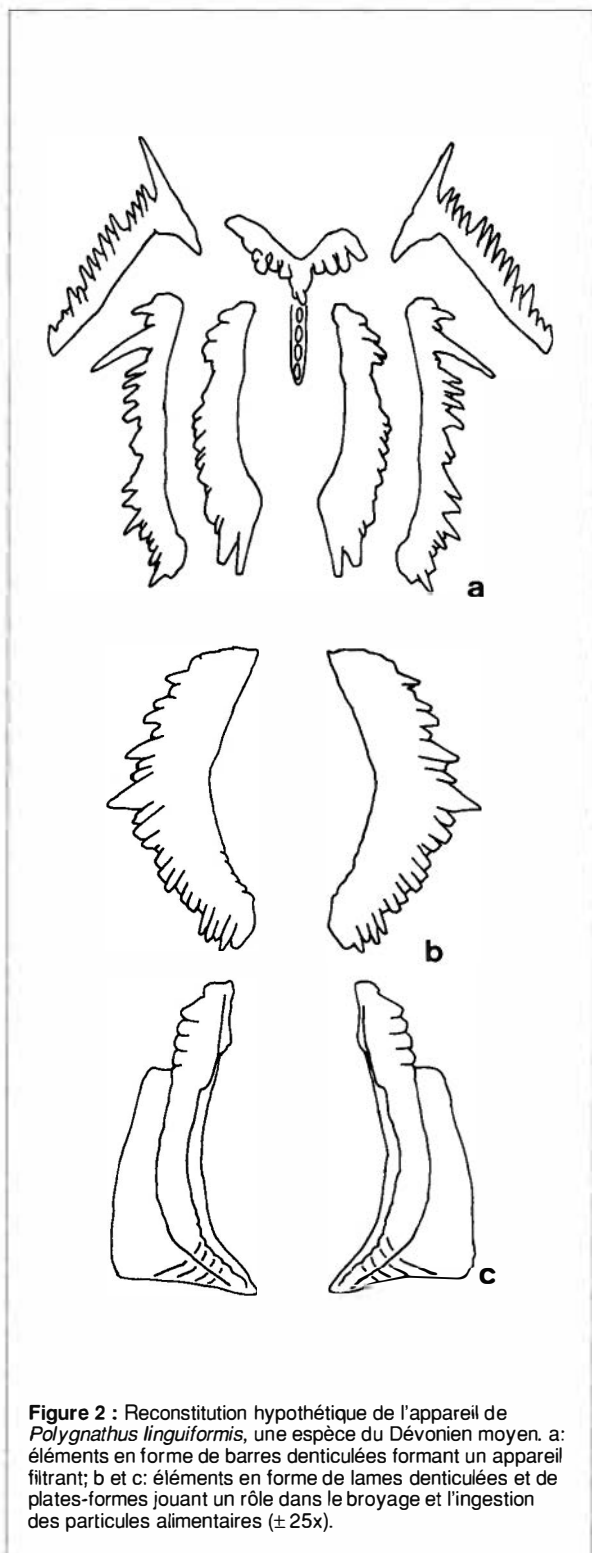


Figure 1 : Formes de base rencontrées chez les conodontes
a: cône simple; b, c: barres denticulées; d: plate-forme (50 x).



Les conodontes doivent leur succès en premier lieu à une grande précision en biostratigraphie, discipline qui permet d'établir l'âge relatif des terrains sédimentaires sur

base de la succession de fossiles, l'unité de base étant appelée "zone". Ces datations d'âge relatif peuvent être obtenues à partir d'éléments isolés. Les conodontes fournissent également des renseignements sur le paléo-environnement, en particulier sur la profondeur relative du paléo-milieu marin et son éloignement ou sa proximité de la côte. Initialement les conodontes ont une couleur d'ambre. L'augmentation de température modifie leur couleur de façon irréversible : jaune pâle jusqu'à 80°C, brun foncé jusqu'à 200°-300°C; noir jusqu'à 400°C, grisâtre jusqu'à 500°C et finalement cristallin. Ainsi la couleur des conodontes donne une idée du réchauffement qu'ont subi les roches qui les contiennent, un renseignement primordial en exploration pétrolière.

Depuis 1971, l'étude des conodontes fait partie des programmes de recherches du Département de Paléontologie, en mettant l'accent sur des études systématiques, la phylogénèse et les applications biostratigraphiques.

Les conodontes comme "marqueurs" d'âge relatif en géologie

Des formes apparentées aux conodontes sont connues depuis environ la limite Précambrien-Cambrien (544 M.A.-B.P.). À partir de la fin du Cambrien, il y a environ 515 millions d'années jusqu'au Trias terminal (205 M.A.-B.P.), la succession d'espèces de conodontes permet de reconnaître 156 à 167 zones dont la majorité a une répartition géographique mondiale. Il apparaît de la Figure 3 que le nombre et la durée moyenne des zones sont différents d'une période à l'autre. La subdivision en zones du Dévonien est la plus précise, la durée moyenne d'une zone étant égale à 1 million d'années. Les conodontes du Dévonien sont intensément étudiés à l'Institut. Ce n'est pas un hasard; les roches dévoniennes sont largement répandues en Ardenne et elles ont servi de base à la première subdivision du Dévonien en étages, dénommés d'après des localités ou régions d'Ardenne, comme le Frasnien et le Famennien. Dans ces deux étages, la succession des conodontes atteint sa plus grande précision. La Figure 4 montre les résultats d'une étude réalisée dans la partie inférieure du Frasnien entre Frasnes et Nismes dans le sud-ouest de la province de Namur. Une séquence schisteuse à nodules, bancs et lentilles calcaires, d'une puissance d'environ 200 m, est subdivisée en 8 zones, établies sur base de l'apparition successive de huit espèces de conodontes appartenant au genre *Ancyrodella* (2, 3). La durée approximative de ces zones en milliers d'années peut être calculée à partir des datations absolues qui attribuent une durée de 10 millions d'années à l'étage Frasnien (4).

L'épaisseur de la séquence étudiée représente environ la moitié du Frasnien dans la région Frasnes-Nismes et

Période	M.A. B.P.	Nombre des Zones à conodontes	Durée Moyenne d'une Zone à conodontes en million d'années
Triasique	205	30	1,5
Pennien	250	15	2,6
Carbonifère Supérieur	290	±12	±3,0
Carbonifère Inférieur	325	±13	±2,3
Dévonien	355	56	1,0
Silurien	410	14	1,9
Ordovicien	437	Mers chaudes 26	Mers chaudes 2,8
		13	4,8
Cambrien	510	Mers froides	Mers froides
	515	1	5,0
Précambrien	544		

Figure 3 : Nombre de zones à conodontes et leur durée moyenne du Cambrien au Trias.

en acceptant que la vitesse de sédimentation a été plus ou moins constante, la durée des zones varie entre 37.500 et 287.500 années. La plupart de ces zones à conodontes sont reconnues mondialement et permettent de comparer entre elles la succession des roches frasniennes de différentes régions, avec une plus grande précision de temps que celle obtenue par des datations absolues, dont la marge d'erreur au Frasnien, est de l'ordre de 5 millions d'années (4). En plus, la méthode biostratigraphique est plus commode et moins coûteuse.

Animal-conodonte en quête d'identité

Le succès biostratigraphique des conodontes est quelque peu terni par l'incertitude quant à leur fonction et l'affinité systématique de l'animal-conodonte. Cependant depuis leur découverte, les hypothèses n'ont pas fait défaut : des extrémités de carapace de trilobites; des dents, mâchoires ou organe filtrant ou préhenseur d'annelides ou d'autres organismes vermiciformes (gnathostomulides et

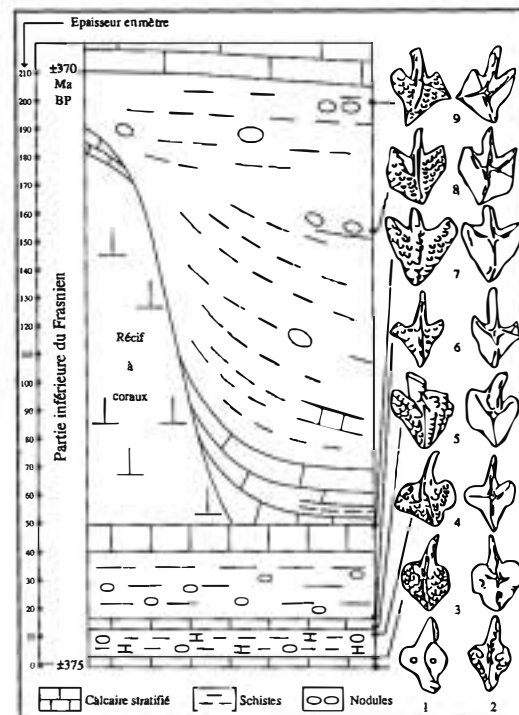
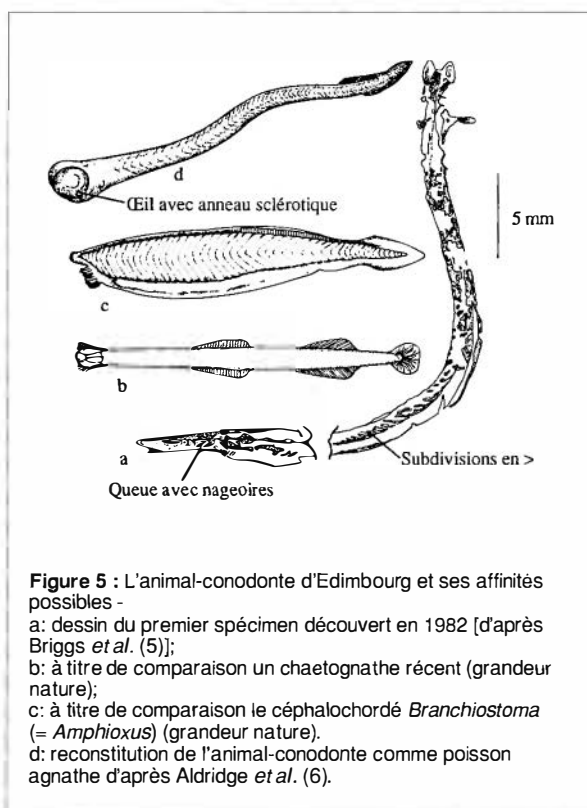


Figure 4 : Succession stratigraphique de plates-formes appartenant au genre *Ancyrodella* dans la partie inférieure du Frasnien entre Frasnes et Nismes. 1: *Ancyrodella binodosa*; 2: *A. pristina*; 3: *A. rotundiloba*; 4: *A. alata*; 5: *A. rugosa*; 6: *A. africana*; 7: *A. gigas*; 8: *A. lobata*; 9: *A. curvata*.

chaetognathes); des pièces radulaires de mollusques; des éléments supportant le lophophore de certains coelomates ou des tentacules de chordés; des dents et écailles de vertébrés ... même une affinité avec des algues a été avancée. Des opinions aussi divergentes pourraient causer l'étonnement. Il faut cependant admettre que jusqu'environ 1982 les paléontologistes ne disposaient que d'éléments bio-minéralisés, généralement isolés de l'animal-conodonte énigmatique et toute discussion quant à l'affinité systématique portait sur la morphologie, la composition chimique, la structure et la fonction éventuelle des éléments conodontes. Il est évident que des morphologies et des organes analogues peuvent apparaître indépendamment dans des groupes non-apparentés. Une première épreuve éliminatoire a eu lieu, il y a une vingtaine d'années. En considérant la distribution paléogéographique et paléoécologique des conodontes, une grande majorité des spécialistes était convaincue que l'animal-conodonte faisait partie de la faune pélagique avec un mode de vie nectonique ou necto-benthique et qu'une comparaison avec les chae-

tognathes, des chordés ou des poissons primitifs était parmi les plus plausibles. En 1982 (5) une découverte fortuite dans les anciennes collections du Service géologique de Grande-Bretagne à Edimbourg, démasqua en partie l'animal-conodonte. Un échantillon provenant du Carbonifère inférieur de la région montra le corps fossilisé d'un petit animal vermiforme ou anguiforme et contenant un appareil à conodontes dans l'extrémité antérieure. Depuis lors on a trouvé 10 spécimens de 2 à 5 cm de long et 0,2 cm de large. L'animal est caractérisé par la présence d'une tête de petite taille et montrant deux lobes latéraux, de structures en V subdivisant le tronc, d'une queue portant deux nageoires à rayons et de lignes axiales s'étendant de la tête jusqu'à l'extrémité postérieure. D'après Aldridge *et al.* (6) les deux lobes seraient les restes d'anneaux sclérotiques contenant les yeux; les structures en V du tronc correspondraient à une musculature en chevrons et les structures axiales à une notochorde et un cordon nerveux.



En complétant cette interprétation avec les résultats d'une étude histologique de la structure de quelques conodontes ordoviciens-siluriens (7, 8), les auteurs concluent que l'animal-conodonte est un vertébré primitif, appartenant aux poissons agnathes et proche des myxines. D'après ceux-ci, l'étude histologique montre la présence de structures semblables à celles d'os cellulaires, de l'émail, de la dentine et du cartilage calcifié. En fait, l'attribution des conodontes aux vertébrés repose princi-

palement sur les derniers arguments cités mais la validité de ceux-ci est contredite par des analyses histo-chimiques, d'éléments conodontes (9, 10). La texture considérée comme homologue d'émail contient du collagène, une combinaison chimique inconnue dans l'émail et il n'y a pas de collagène dans la structure interprétée comme de l'os cellulaire, ce n'est donc pas de l'os. En plus, l'identité accordée par Aldridge *et al.* aux structures observées dans l'animal-conodonte d'Edimbourg est discutable et seulement la musculature en chevrons du tronc et la queue à deux nageoires résistent à un examen critique. Ces deux arguments ne permettent que de proposer une appartenance aux cephalochordés, ce qui signifie néanmoins un grand progrès.

Index bibliographique

- (1) PANDER C.H. (1856), Monographie der fossilen Fische des silurischen Systems der russisch-baltischen Gouvernements, Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, St. Petersburg, 91p.
- (2) BULTYNCK P. with contributions by L. JACOBS (1982), Conodont succession and general faunal distribution across the Givetian-Frasnian boundary beds in the type area. In: BIGEY F., BRICE D., BULTYNCK P., COEN M., COEN-AUBERT M., DROT J., JACOBS L., LETHIERS F., LOBOZIAK S., MISTIAEN B., MOURAVIEFF A.N., PARIS F., SARTENAER P., STREEL M. & VACHARD D., Papers on the Frasnian-Givetian boundary. Geological Survey of Belgium, Brussels, 199 p.
- (3) VANDELAER E., VANDORMAEL C. & BULTYNCK P. (1989), Bio-facies and refinement of conodont succession in the lower Frasnian (Upper Devonian) of the type area (Frasnes-Nismes, Belgium). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 117: 321-351.
- (4) ODIN G.-S. & ODIN C. (1990), Echelle numérique des temps géologiques. *Géochronique*, 35: 12-21.
- (5) BRIGGS D.E.G., CLARKSON E.N.K. & ALDRIDGE R.J. (1983), The conodont animal, *Lethaia* 16: 1-14.
- (6) ALDRIDGE R.J., BRIGGS D.E.G., SMITH M.P., CLARKSON E.N.K. & CLARK N.D.L. (1993), The anatomy of conodonts, *Philosophical Transactions of the royal Society of London*, B 340: 405-421.
- (7) SANSOM I.J., SMITH M.P., ARMSTRONG H.A. & SMITH M.M. (1992), Presence of the earliest vertebrate hard tissues in conodonts, *Science*, 256: 1308-1311.
- (8) SANSOM I.J., SMITH M.P. & SMITH M.M. (1994), Dentine in conodonts, *Nature*, 368 (6472): 591.
- (9) KEMP A. & NICOLL R. (1993), A histochemical analysis of biological residues in conodont elements. In: TURNER, S. (Editor), Abstracts scientific sessions of the Gross Symposium, Göttingen, Germany, August 4-6, 1993, 2 pp.
- (10) KEMP A. (1994), Report to the Australian UNESCO Committee for the International Geological Correlation Programme. In: TURNER S. (Editor), *Ichthyolith Issues, news and views on Paleozoic vertebrate microfossils*, 13: 8.

LES OTOLITHES : UNE SOURCE D'INFORMATIONS EXCEPTIONNELLES SUR LES POISSONS ACTUELS ET FOSSILES

Dirk Nolf – Département de Paléontologie

Il peut paraître saugrenu que des scientifiques, voire même des équipes entières de chercheurs, consacrent la majorité de leur temps à des recherches sur les otolithes, petits corpuscules que l'on trouve dans l'oreille des poissons. C'est que la quantité d'informations stockée dans ces otolithes est immense : dans les minuscules anneaux concentriques dont elles sont constituées, elles enregistrent constamment de l'information concernant l'environnement dans lequel les poissons vivent et d'autre part, leur morphologie externe est caractéristique de chaque espèce.

Les otolithes ont une fonction statico-acoustique et sont des portions minéralisées et hautement spécialisées du système acoustico-latéral. On les trouve chez tous les poissons osseux (tous les poissons actuels, sauf requins et raies). Elles ne sont pas faites de matière osseuse qui, elle, se constitue de matière organique et de *phosphate de calcium*, alors que le constituant minéral des otolithes est le *carbonate de calcium*, c'est-à-dire le calcaire. Ce calcaire constitue la portion majeure d'une otolithe et se présente sous forme de cristaux d'aragonite, incorporés dans une matière organique, l'otoline, une protéine fibreuse qui elle, ne représente que 0,2 à 10 % de l'otolithe.

Les otolithes sont logées dans les capsules otiques du neurocrâne, et plus précisément dans le labyrinthe membraneux. De chaque côté du crâne, on en trouve trois : une dans l'utriculus, une dans le sacculus, et une dans la lagaena. Chez presque tous les poissons téléostéens (à l'exception des ostariophysiens), l'otolithe sacculaire atteint une taille beaucoup plus importante que celle des deux autres otolithes. En généralisant fort, on peut dire que chez un grand nombre d'espèces, un poisson de 20 cm de long, possède des otolithes sacculaires d'environ 0,5 cm. A la Figure 1, nous illustrons les otolithes sacculaires gauches pour un choix de poissons familiers : le hareng (*Clupea harengus*), le brochet (*Esox luccius*), le cabillaud (*Gadus morhua*), le merlan (*Merlangius merlangus*), la perche (*Perca fluviatilis*), le thon (*Thunnus thynnus*), et le turbot (*Scophthalmus maximus*).

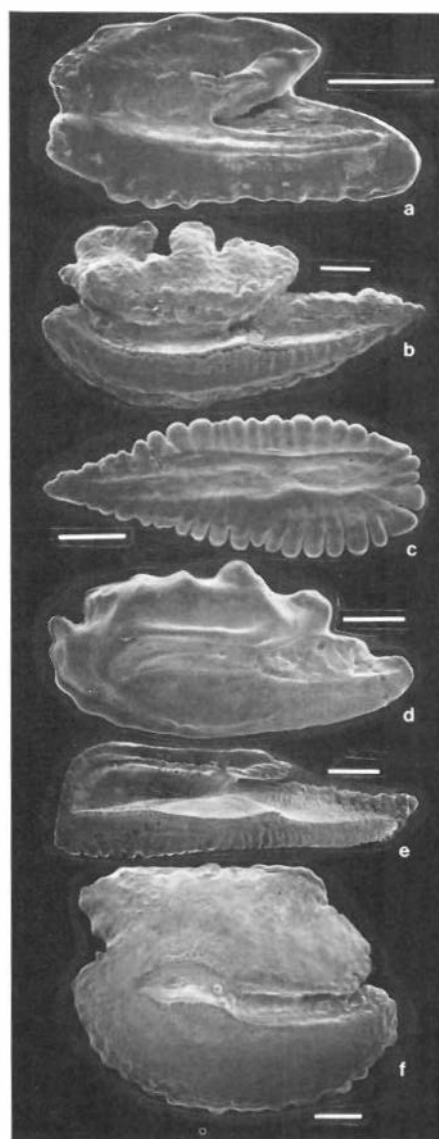


Figure 1 : Otolithes sacculaires de hareng (a), brochet (b), merlan (c), perche (d), thon, (e), et turbot (f). Le trait représente chaque fois la longueur d'un millimètre

Applications résultant de la structure annulaire des otolithes

Les otolithes sont les premières formations calcifiées qui apparaissent au stade embryonnaire ou larvaire. Leurs structures de croissance restent intactes pendant toute la vie du poisson. En section, elles montrent des structures semblables aux anneaux de croissance observés sur une coupe de tronc d'arbre. Il s'agit également d'anneaux de croissance. Depuis le début du siècle, on connaît une configuration grossière de bandes opaques et claires, appelées annuli, et correspondant à la croissance annuelle de l'otolithe. Ces bandes sont surtout observées dans les otolithes de poissons de régions sujettes à de fortes variations saisonnières, les zones claires correspondant à un dépôt calcaire plus considérable en été et automne. Pannella (1) identifia approximativement 360 structures fines d'accroissement au sein d'un cycle annuel : ce sont des anneaux diurnes, correspondant à un cycle de 24 heures de lumière et d'obscurité. Leur largeur est de l'ordre de 0,001 mm. De ce fait, les otolithes s'avèrent les structures les plus précises permettant d'évaluer l'âge d'un poisson. En outre, aucune expérience n'a démontré la résorption d'otolithes dans des conditions stressantes. Les observations initiales de Pannella furent suivies par de nombreuses études et permettent des estimations très précises de la durée de croissance et de la mortalité chez les poissons.

Dans les anneaux, le calcaire est fixé sous forme de cristaux d'aragonite qui contient aussi des éléments-trace de toutes sortes. Comme l'analyse à la microsonde permet d'identifier des différences chimiques dans des aires d'approximativement 0,001 mm, il en résulte que la conformation structurale et chimique des anneaux successifs peut être suivie quasiment jour par jour, traduisant ainsi les milieux dans lequel le poisson a séjourné. De nos jours, l'analyse de l'ultrastructure et de la microchimie des otolithes a donné lieu à un vaste domaine de recherches, comme en témoigne la participation de plus de 300 chercheurs au symposium "Fish otolith research and application" tenu en 1993 en South Carolina, USA. Le volume de synthèse issu de ce symposium (2) donne un excellent aperçu des progrès récents réalisés.

Applications résultant de la morphologie spécifique des otolithes

Puisque chaque espèce peut être caractérisée par ses otolithes, celles-ci permettent donc d'identifier le poisson dont elles proviennent. C'est le cas des otolithes trouvées dans les contenus stomacaux, dans des échantillons du fond marin, et surtout de celles rencontrées à l'état fossile (Nolf, 1985). Il est évident que la fiabilité de l'identification dépend de la qualité et de l'étendue des collections de référence (otolithes prélevées sur des poissons dûment

identifiés) : si on n'a jamais vu une otolithe de hareng, on ne la reconnaîtra pas parmi les débris récoltés dans un estomac de marsouin ou de phoque, et on ne verra pas qu'une otolithe fossile montre des affinités avec celles d'un hareng. Ce sont surtout les paléontologues qui ont constitué les plus importantes collections d'otolithes actuelles. Celle de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique réunit près de 6 000 espèces et est sans doute la plus importante à l'échelle mondiale.

Recherches sur les otolithes fossiles

Alors que la fossilisation de squelettes de poissons est très rare dans des conditions normales de sédimentation, les otolithes se rencontrent en grandes quantités dans de nombreux dépôts marins et permettent ainsi de reconstituer des faunes fossiles; certains gisements ont livré des otolithes de près de 100 espèces de poissons. Ce sont sans doute les plus abondants fossiles de téléostéens qui existent, et l'on peut dire que leur importance est pareille à celle que prennent les dents dans la reconstitution des faunes de requins et de mammifères. Des otolithes peuvent être récoltées dans tout sédiment non consolidé et non décalcifié qui se prête au tamisage (sables, silts, argiles et marnes).

Les plus anciennes otolithes proviennent du Dévonien de la région Baltique, et ont été attribuées hypothétiquement à des Palaeonisciformes (3). Ce n'est cependant qu'à partir du Crétacé Supérieur, au cours duquel on commence à voir certaines espèces dont les otolithes montrent déjà des affinités avec des familles actuelles, que la paléontologie des otolithes prend une importance majeure. Vu l'intérêt économique des pêcheries, l'écologie et la biologie des poissons sont sans doute mieux étudiées que celles de tout autre groupe d'organismes marins. Il en résulte que nous disposons de données très précises sur leur distribution (géographique et bathymétrique) et leur mode de vie. Celles-ci permettent d'interpréter les assemblages d'otolithes fossiles et d'inférer des estimations fiables concernant la bathymétrie, la température de l'eau et autres caractéristiques du milieu où ces assemblages furent formés, pourvu que les fossiles montrent suffisamment d'affinités avec les faunes actuelles; en plus, elles nous instruisent sur la paléobiogéographie des poissons (Nolf, In: Secor *et al.*, sous presse).

Un des exemples qui illustrent le mieux l'importance que prennent les otolithes pour tracer l'ancienneté des taxa de poissons actuels est celui des "perciformes inférieurs", ou sous-groupe des Percoidei (Figure 2), étant donné que ce groupe s'est diversifié essentiellement pendant le Crétacé Supérieur et le Tertiaire. L'omission de l'information apportée par les otolithes modifierait les données de répartition pour 32 des 48 familles connues à l'état fossile. Vingt et un disparaîtraient du tableau et, pour 11 autres, la répartition dans le temps serait plus restreinte.

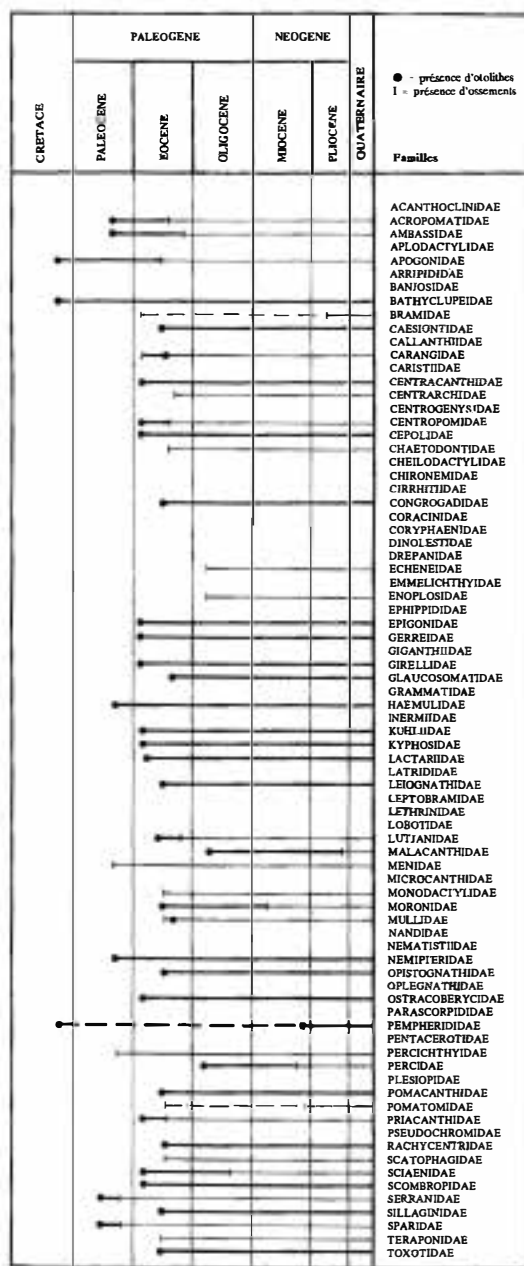


Figure 2 : Représentation fossile des familles actuelles du sous-ordre des Perciformes. Les présences documentées uniquement par des otolithes sont représentées par des lignes épaisses

Références citées

- (1) PANNELLA G. (1971), Fish otoliths : daily growth layers and periodical patterns, *Science*, 173, 1124-1127.
- (2) SECOR D.H., DEAN J.M., CAMPANA S.E. (éditeurs), sous presse, *Recent developments in fish otolith research and application*, University of South Carolina Press.
- (3) NOLF D. (1985) Otolithi Piscium, In : H.P. SCHULTZE (ed.), *Handbook of Paleoichthyology*, 10, Fischer, Stuttgart et New York, 1-145.

LES ICHTHYOSAURES : GRANDS PRÉDATEURS DES MERS MESOZOÏQUES

Pascal Godefroit – Département de Paléontologie

De tous les reptiles, les ichthyosaures forment le groupe qui s'est le plus profondément adapté au milieu marin. Leur nom, qui signifie "lézards poissons", les décrit parfaitement : leur morphologie générale rappelle en effet certains requins pélagiques, les thons ou encore les dauphins actuels. C'est un cas classique de convergence anatomique : ces animaux, sans réelle parenté entre eux, ont acquis une silhouette semblable par adaptation à un mode de vie identique. Apparus au début du Trias, il y a environ 240 millions d'années, les ichthyosaures ont disparu au Crétacé supérieur, il y a 90 millions d'années. Ces animaux sont actuellement parmi les vertébrés fossiles les mieux et les moins bien connus. En effet, si certains gisements anglais et allemands ont livré des centaines de spécimens remarquablement conservés qui permettent de reconstituer très précisément leur mode de vie, on sait peu de choses sur leurs origines, leurs affinités et les raisons de leur disparition.

Historique des découvertes

En 1699, le naturaliste anglais Charles Lwyd publia son "*Lithophylacii Britannici Ichnographia*" (1), ouvrage présenté comme "un livre de poche devant être emporté dans les carrières, ... qui contient toutes les bases d'une nouvelle science en Histoire naturelle" (c'est-à-dire, la paléontologie). Parmi les fossiles décrits et figurés dans ce livre, on retrouve les plus anciennes représentations d'ossements d'ichthyosaures : il s'agit de vertèbres alors identifiées comme des vertèbres de poissons ("*Ichthyospondyli*").

Au cours du 18^{ème} et au début du 19^{ème} siècle, les fossiles de "dragons marins" s'accumulèrent dans les cabinets de curiosité d'Angleterre et d'Allemagne. En 1812, Joseph et Mary Anning, deux jeunes marchands de fossiles, découvrirent le long des falaises de Lyme Regis, au sud de l'Angleterre, "un crocodile pétrifié long de 17 pieds" (2). Parmi les nombreuses personnalités qui examinèrent ce fossile, Everard Home n'y vit, en 1814, qu'un "poisson pétrifié après le déluge" (3). Suite à la découverte de nouveaux spécimens, il se ravisa cependant et, en 1818, identifia ces animaux comme des "for-

mes proches de l'ornithorynque" (4) ! C'est en 1820 que le nom *Ichthyosaurus* apparut pour la première fois dans la littérature scientifique : Charles König attribua en effet une grande palette natatoire découverte quelques années plus tôt à Lyme Regis à *Ichthyosaurus immanis* (5). Le Révérend William Conybeare décrivit et figura, en 1822, quatre espèces d'ichthyosaures, les nommant donc officiellement *Ichthyosaurus communis*, *Ichthyosaurus tenuirostris*, *Ichthyosaurus platyodon* et *Ichthyosaurus intermedius* (6). Il établit de façon définitive leurs affinités avec les reptiles. Ces animaux continuèrent cependant de troubler les scientifiques pendant longtemps. Ainsi, Georges Cuvier considérait, en 1824, les ichthyosaures comme des reptiles combinant des structures absolument étonnantes : "...Un museau de dauphin, des dents de crocodile, une tête de lézard, des pattes de cétacé mais au nombre de quatre et des vertèbres de poissons" (7).

A la fin du 19^{ème} siècle, les descriptions d'ichthyosaures se multiplièrent très rapidement si bien que, chacun voulant immortaliser ses propres découvertes d'un nom officiel, on aboutit très rapidement à une pléthore d'espèces. C'est aux paléontologues du 20^{ème} siècle que revint le pénible travail de remettre de l'ordre dans cette systématique inextricable.

L'origine controversée des ichthyosaures

A cause de leur aspect aberrant, on a recherché les ancêtres des ichthyosaures dans à peu près tous les groupes de reptiles disponibles : rhynchocéphales, phytosaures (groupe de reptiles primitifs ressemblant à des crocodiles), mésosaures (petits reptiles aquatiques du Primaire), squamates (groupe des lézards et des serpents), reptiles mammaliens, tortues, thécodontes, ... (8). On a même imaginé pour eux une origine indépendante des autres reptiles à partir d'amphibiens de l'Ere Primaire. Dans sa classification des reptiles fondée sur la disposition des fenêtres temporales, Williston place les ichthyosaures dans un groupe isolé, les Parapsida (9).

Parmi les hypothèses les plus récentes, certains rapprochent les ichthyosaures des Sauropterygia, groupe rassemblant d'autres reptiles marins tels les plésiosaures et les placodontes (10). D'autres les incluent dans la Sous-classe des reptiles Diapsida (8). Les ichthyosaures auraient, selon cette hypothèse, des ancêtres communs avec les Lepidosauromorpha (Infra-classe de reptiles regroupant, entre autres, les squamates et les sphéno-dontes).

Les essais évolutifs des ichthyosaures triasiques

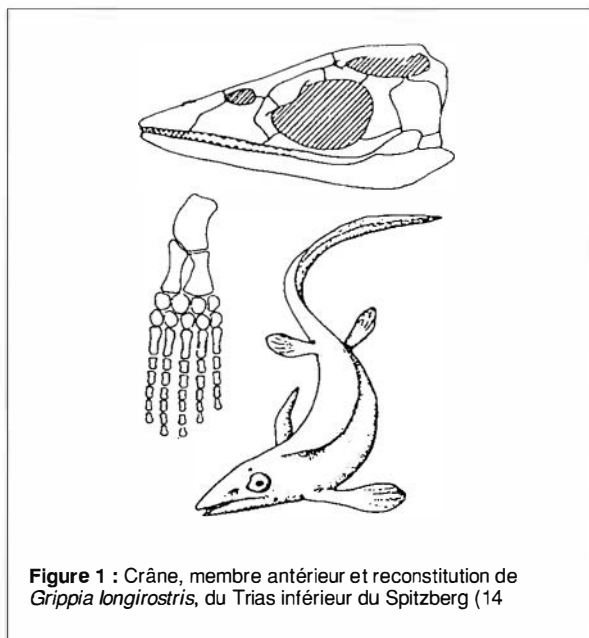


Figure 1 : Crâne, membre antérieur et reconstitution de *Grippia longirostris*, du Trias inférieur du Spitzberg (14)

Les plus anciens ichthyosaures connus ont été découverts dans le Trias inférieur (vers -240 à -230 millions d'années) du Spitzberg. Ce sont des formes très primitives, comme *Grippia longirostris* (Figure 1). Cette petite espèce côtière, qui ne devait guère dépasser 80 cm de long, est caractérisée par son museau très court. Sa denture est hétérodonte : les dents antérieures sont pointues, tandis que les postérieures, s'étendant sur une double rangée, sont broyeuses, attestant un régime alimentaire basé sur des animaux à carapace dure. Les membres sont déjà transformés en palettes natatoires, mais sont, comparativement à ceux d'espèces plus tardives, encore peu différenciés. D'autres ichthyosaures primitifs ont également été découverts dans le Trias inférieur du Japon (*Utatsusaurus*) et de Chine (*Chaohusaurus*).

Au cours du Trias moyen, les ichthyosaures envahirent toutes les mers et connurent une très rapide explosion

évolutive conduisant à une grande variété de types écologiques. Ainsi, certaines formes (*Omphalosaurus*, *Phalarodon*,...) restaient côtières et de taille modeste, comme leurs ancêtres du Trias inférieur. *Mixosaurus*, petit animal à denture hétérodonte, restait également inféodé au milieu littoral, mais pouvait cependant s'aventurer en pleine mer. A cette époque apparurent des ichthyosaures de grande taille, au corps allongé, aux dents très tranchantes et mieux adaptés à la vie en pleine mer. Parmi ceux-ci, *Shonisaurus*, découvert dans le Nevada, est le plus grand ichthyosaure connu : il pouvait atteindre 15 m de long et devait être un prédateur particulièrement redoutable.

Certaines formes du Trias supérieur d'Amérique du Nord annonçaient les ichthyosaures typiques du Jurassique et du Crétacé. Ces animaux sont cependant encore mal connus, mais de nouvelles découvertes viennent progressivement combler cette lacune (11).

Le Jurassique inférieur : l'âge d'or des ichthyosaures

Le Jurassique inférieur est, pour les ichthyosaures, la période au cours de laquelle ils se sont parfaitement adaptés à la vie en pleine mer. L'abondance de leurs restes dans certains gisements d'Europe occidentale montre qu'ils y ont dominé, au Jurassique inférieur, l'ensemble des autres reptiles marins. Le groupe est beaucoup plus homogène qu'au cours du Trias. A partir du Jurassique inférieur, tous les ichthyosaures ont un corps parfaitement hydrodynamique, en forme de torpille. L'extrémité de la queue est infléchie vers le bas, formant une nageoire caudale très puissante. Les membres sont sollicités dans la stabilisation de l'animal ou lors des changements de direction. Un aileron dorsal stabilise la partie antérieure du corps, réduisant les mouvements parasites engendrés par les battements de la queue. Ces transformations de l'appareil locomoteur empêchaient les ichthyosaures de revenir sur terre pour pondre leurs oeufs. La découverte, dans le fabuleux gisement allemand d'Holzmaden, de fossiles d'embryons et de femelles mortes en cours de parturition indique qu'ils étaient ovovivipares : les oeufs séjournaient dans le tractus génital des femelles jusqu'à l'éclosion en pleine mer. Comme de nombreux mammifères marins actuels, les ichthyosaures du Jurassique inférieur se nourrissaient de proies pélagiques macroscopiques : céphalopodes, petits requins, poissons osseux ou autres reptiles marins.

Trois familles d'ichthyosaures se sont épanouies au cours du Jurassique inférieur. La famille des Ichthyosauridae (Figure 2, A) rassemble des genres de taille moyenne (*Ichthyosaurus*, *Stenopterygius*), longs de 3 à 4 m, parfaitement adaptés à une nage rapide et soutenue. Le grand développement de leurs yeux indique qu'ils repéraient leurs proies grâce à leur vue et qu'ils chas-

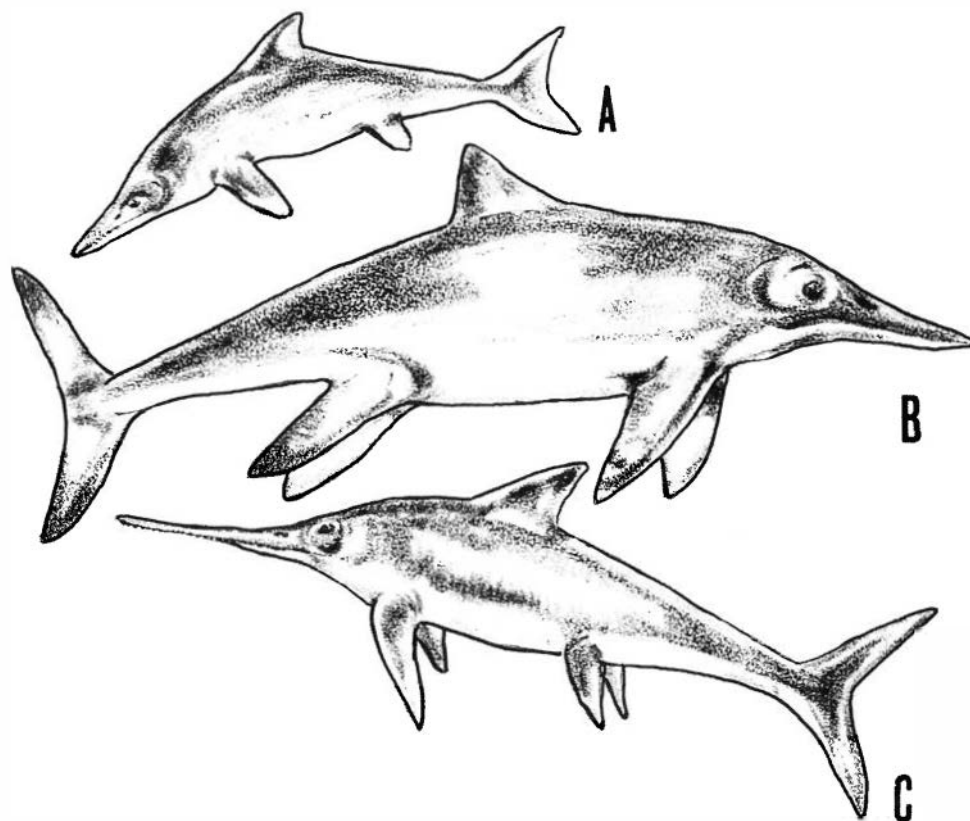


Figure 2 : Reconstitution d'ichthyosaures du Jurassique inférieur d'Europe occidentale. A : *Ichthyosaurus communis*; B : *Temnodontosaurus platyodon*; C : *Eurhinosaurus longirostris* (dessin A.- M. Borremans)

saient dans les tranches d'eau supérieures, où la visibilité ne limite pas la vitesse de déplacement. Les différentes espèces d'Ichthyosauridae avaient, grâce à leurs capacités natatoires exceptionnelles, un régime alimentaire relativement spécialisé, permettant la coexistence de plusieurs espèces voisines sur un territoire de chasse limité. Les Temnodontosauridae (*Temnodontosaurus* : Figure 2, B) étaient des animaux de très grande taille, pouvant atteindre 9 m de long. Leurs dents hautes et coupantes et leurs mâchoires extrêmement robustes indiquent qu'ils étaient des prédateurs redoutables se nourrissant d'un vaste éventail de proies, dont d'autres reptiles marins. Les Leptopterygiidae (*Leptopterygius*, *Excalibosaurus*, *Eurhinosaurus* : Figure 2, C) étaient des prédateurs fouisseurs. Grâce à leur museau hypertrophié et gracile, ils pouvaient déloger de petites proies tapies au fond de l'eau, puis les avaler.

Des fouilles récentes organisées par l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique ont permis la découverte de nombreux fossiles d'ichthyosaures du Jurassique

inférieur, appartenant aux trois familles décrites ci-dessus, en Lorraine belge et luxembourgeoise (12).

Le lent déclin des ichthyosaures

A partir du Jurassique moyen, la diversification et la meilleure adaptation au milieu marin des pliosaures et des crocodiles marins ont provoqué le déclin des ichthyosaures. Celui-ci se manifeste par une importante réduction de leur diversité écologique. On ne distingue plus, au cours du Jurassique supérieur, que deux grands groupes d'ichthyosaures. Le premier, représenté par le genre *Ophthalmosaurus*, a une aire de répartition géographique relativement large, s'étendant en Europe occidentale, en Amérique du Nord et en Amérique du Sud. Ce sont des animaux de taille moyenne, proches des Ichthyosauridae du Jurassique inférieur. La dégénérescence de leur denture indique qu'ils se nourrissaient de

petites proies qu'ils ingurgitaient directement sans les déchiqueter, comme les oiseaux marins actuels. Le second groupe est représenté par le très robuste *Grendelius*. Ce Temnodontosauridae n'a actuellement été découvert qu'en Europe occidentale. Ses dents robustes et très nombreuses, son crâne très massif et son corps puissant lui permettaient de chasser des proies de grande taille en pleine mer.

L'ensemble des ichthyosaures actuellement découverts dans les terrains crétacés peut être rapporté au seul genre *Platypterygius*. Ce genre avait une répartition paléogéographique très étendue : des fossiles ont en effet été découverts en Europe occidentale, Russie, Australie, Amérique du Nord et Amérique du Sud. Comme les autres Temnodontosauridae, *Platypterygius* était un super-prédateur de grande taille, pouvant atteindre 8 m de long, puissant, capable de parcourir de grandes distances et de se nourrir de grandes proies.

La fin d'un règne : l'extinction des ichthyosaures

La disparition précoce des ichthyosaures, au début du Crétacé supérieur, reste difficile à expliquer. Cette période ne correspond en effet à aucune crise généralisée chez les vertébrés et les ichthyosaures sont le seul grand groupe de reptiles marins crétacés à ne pas persister jusqu'à la fin de l'Ere Secondaire. Il est intéressant de constater que la disparition des ichthyosaures correspond à l'apparition de nouveaux grands prédateurs marins : les mosasaures, grands varans aquatiques. Rien ne permet cependant d'affirmer que les mosasaures aient pu entrer directement en concurrence avec les ichthyosaures et qu'ils aient ainsi pu les éliminer. Il est plus probable que les mosasaures ont pu profiter de la disparition des ichthyosaures pour occuper leur niche écologique laissée vide et se diversifier. On constate que la disparition des ichthyosaures correspond à une période d'extinction massive parmi les céphalopodes. Cette cassure dans la chaîne alimentaire aurait provoqué l'extinction des ichthyosaures, au régime alimentaire plus spécialisé que celui des autres reptiles marins (13).

Références

- (1) LWHYD C. (1699), *Lithophylacii Britannici Ichnographia*. Edition privée, London, 56 p.
- (2) Anonyme (1812), The Western Flying Post, 9 novembre 1812. Cité dans : HOWE S.R., SHARPE T. & TORRENS H.S. (1981), Ichthyosaurs : a history of fossil sea-dragons. National Museum of Wales, Cardiff, 32 p.
- (3) HOME E. (1814), Some account of the fossil remains of an animal more nearly allied to fishes than any of the other classes of animals. *Philosophical Transactions of the royal Society of London*, 104: 571-576. Citation p. 576.
- (4) HOME E. (1818), Additional facts respecting the fossil remains of an animal, on the subject of which two papers have been printed in the Philosophical Transactions, showing that the bones of the sternum resemble those of the *Ornythorhynchus paradoxus*. *Philosophical Transactions of the royal Society of London*, 108: 24-32. Citation p. 24.
- (5) KÖNIG C. (1820), Synopsis of the content of the British Museum, edition 17, London, 147 p.
- (6) CONYBEARE W.D. (1822), Additional notices on the fossil genera *Ichthyosaurus* and *Plesiosaurus*. *Transactions of the geological Society of London*, serie 2, 1 (1): 103-123.
- (7) CUVIER G. (1824), Recherches sur les ossements fossiles, 2ème édition, 5 (2). Dufour & d'Ocagne, Paris, 548 p. Citation p.146.
- (8) MASSARE J.A & CALLAWAY J.M. (1990), The affinities and ecology of Triassic ichthyosaurs. *Geological Society of America Bulletin*, 102 (4): 409-416.
- (9) WILLISTON S.W. (1925), *Osteology of the reptiles*. University Press, Cambridge, 304 p.
- (10) MAZIN J.- M. (1982), Affinités et phylogénie des Ichthyopterygia. *Geobios, mémoire spécial*, 6: 85-98.
- (11) Mc GOWAN C. (1991), An ichthyosaur forefin from the Triassic of British Columbia exemplifying Jurassic features. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 28: 1553-1560.
- (12) GODEFROIT P. (1994), Les reptiles marins du Toarcien (Jurassique inférieur) belgo-luxembourgeois. *Mémoires pour servir à l'explication des cartes géologiques et minières de la Belgique*, 39, 98 p.
- (13) BARDET N. (1992), Stratigraphic evidence for the extinction of the ichthyosaurs. *Terra Nova*, 4: 649-656.
- (14) MAZIN J.- M (1985), Les ichthyosaures. *Pour la Science*, avril 1985: 76-82.

THE MAMMOTH FAUNA OF NORTHERN EURASIA

Mietje Germonpré – Department of Palaeontology

Until 10.000 years ago woolly mammoth, woolly rhinoceros, giant deer and cave lion were part of the fauna of northern Eurasia. At the end of the Pleistocene, these and several other terrestrial mammals disappeared. Many archaeologists and palaeontologists think that prehistoric peoples are responsible for the decline and ultimate disappearance of various large mammals, others blame the changing climate and environment (1). The extinct mammals were adapted to the grasslands and steppe-tundras, the so-called mammoth steppes, of the Last Ice Age, which extended from about 115.000 years to 10.000 years ago. In general, the climate of the Last Ice Age was characterized by cold temperatures and low precipitation, but major climatic fluctuations occurred in the course of the period. Prehistoric cultures of this time span are attributed to the Middle and Upper Palaeolithic and the change from the Middle to Upper Palaeolithic would have taken place around 40.000 years ago.

In Belgium, more specifically in the Flemish Valley, large quantities of Late Pleistocene mammalian remains were gathered from fluvial deposits. The Flemish Valley is a palaeovalley dating from the Middle Pleistocene; it was formed by phases of fluvial and estuarine erosional activities, which alternated with periods of sediment accumulation. In several localities, fossil bones of mammals occur in the fluvial deposits (2, 3, 4).

During the Last Interglacial (~130.000 - 115.000 years ago), the climate was mild, the land was covered with woods that were transected by meandering rivers. This environment was inhabited by the straight-tusked elephant, hippopotamus, aurochs, red deer, roe deer, wild boar and beaver (2, 4).

At the beginning of the Last Glacial (~115.000 - 70.000 years ago), open landscapes with mainly grassland replaced the woods and large grazing mammals (woolly mammoth, woolly rhinoceros, steppe bison, horse, etc.) dominate the faunal assemblages. The occurrences of the fossil bones in the deposits are the results of gradual long-term accumulations of the remains of mammals that died within the confines of the valleys, due to predation, disease, accident or old age. Probably most deaths occurred during winter. Food and water were limited and the weakened herbivores succumbed to the harsh con-

ditions or fell prey to carnivores (2, 5). Middle Palaeolithic man probably visited the area only during short periods. The artifacts he left behind are described as "Moustérien typique" (6). Species, adapted to temperate environments such as red deer, roe deer, wild boar and beaver, disappeared in the course of the Early Glacial (2).

During the early and middle Pleniglacial (~70.000 - 20.000 years ago) carnivores more intensively utilised the bones of their prey. This may point to a lower abundance of herbivores, at least locally or temporally. Harsher conditions are also indicated by the mass-mortality of woolly rhinoceros at one site in the Flemish Valley (Hofstade), suggesting recurrent severe cold-dry periods causing catastrophic mortalities of this pachyderm (2).

Fossil mammal remains of the last part of the Pleniglacial and of the Late Glacial (~15.000 - 10.000 years ago) have only been sparsely encountered in the Flemish Valley. However, mammals dating from this period are very well represented in caves along the Meuse river. The faunal assemblages include remains of mammals that died in the caves, such as the cave bear. Furthermore cave hyaenas, cave lions and wolves, as well as prehistoric men brought carcasses of their prey to the caves, which they used as their dens or dwellings. The Late Palaeolithic people mainly hunted reindeer and horse (7). Mammoth bones are rarely found, although many examples of worked mammoth ivory exist.

Palaeolithic sites where the faunal remains are dominated by mammoth are often interpreted as encampments of mammoth hunters. Such sites are however rare and not a typical phenomenon of the Upper Palaeolithic. They occur especially in Central and Eastern Europe. Dolni Vestonice and Predmosti in the Czech Republic, Krakow in Poland, Mezhirich in the Ukraine and Kostienki in Russia are well known examples (Figure 1). They contain skulls, tusks and bones from several mammoths, skeletal remains from other steppe-dwelling mammals such as arctic fox, wolf, reindeer and horse, large quantities of stone artifacts and numerous worked bone and ivory objects, including the famous female statuettes. These sites were often located at a confluence of rivers or near sources. Their age varies from 25.000 years to 15.000 years old.

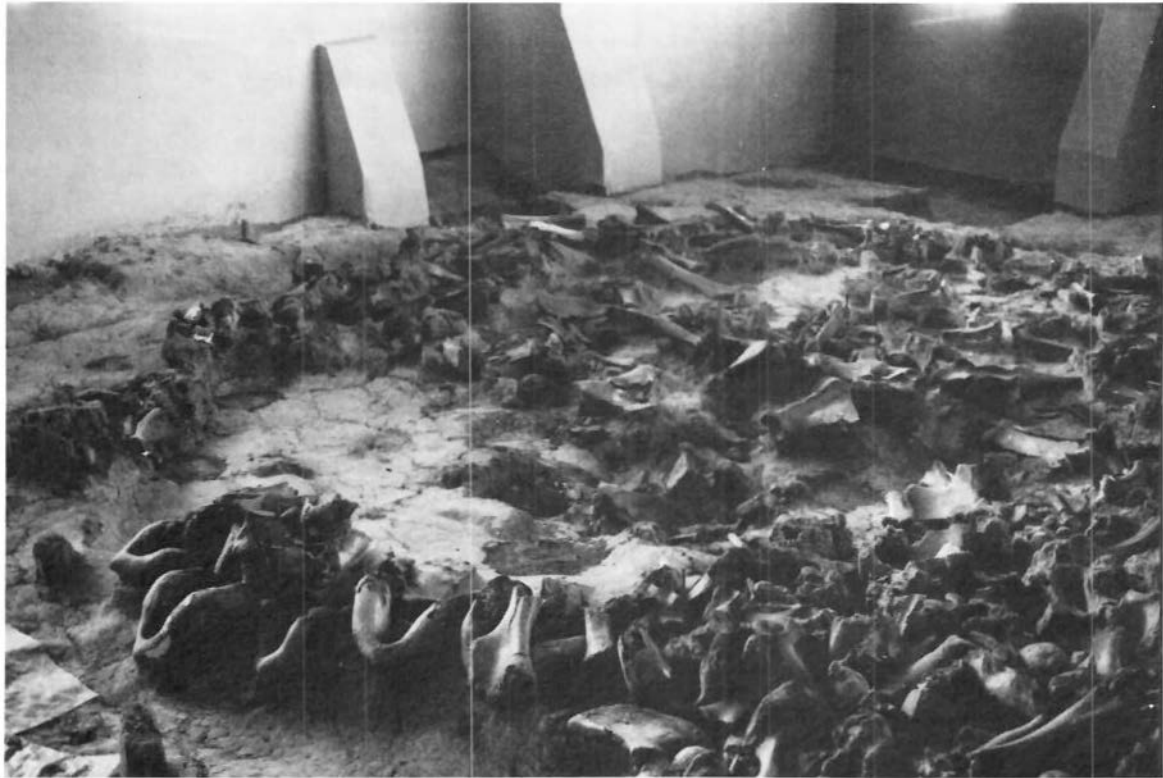


Figure 1 : Remains of the Upper Palaeolithic dwelling of Kostienki XI made of mammoth remains (Archaeological museum of Kostienki, Voronezh, Russia)

Some prehistorians accept that the mammoth bones are derived from animals that were hunted, butchered and transported back to the home site, while others think that the mammoth remains were abundant in the vicinity and were brought to the site by people (8). At Kostienki I-1, fire places and mammoth remains occur side by side. Several unfused articular ends of long bones were found with the corresponding diaphyses, indicating that if transport took place it probably happened when the bony parts were still connected by soft tissues. Numerous artifacts were associated with the mammoth remains.

Mammoth is rare in the Upper Palaeolithic sites of southern Siberia. Even at Mal'ta, which contained mammoth bones that may have formed dwelling structures, the mammal assemblage is dominated by reindeer (8). The fauna in the archaeological record of the Transbaikalian region seems to indicate that the subsistence strategy of the local early Upper Palaeolithic hunter-gatherers was based on a rather broad range of prey species. Many sites date from the Karginsk mega-interstadial, which

lasted from 50.000 to 25.000 years ago and was characterized by a relatively mild although dry climate. The palaeoenvironment can be described as a dry steppe. The main game animals differ from site to site, but horse, Mongolian gazelle, argali sheep, steppe bison and reindeer were mainly hunted (9). Mammoth is conspicuously absent, although mammoths were present in this region since many remains were recovered from sites, not connected with prehistoric men.

Much of our knowledge of the mammoth is based on the exceptional finds of well preserved bodies in the permafrost of northern Siberia. Ten thousand years ago the species disappeared definitively from the continent, but a small population continued to live on Wrangel Island in the Arctic Ocean. There, the last somewhat dwarfed survivors of the most characteristic member of the mammoth fauna became extinct 4000 years ago (10).

References

- (1) STUART A.J. (1991), Mammalian extinctions in the Late Pleistocene of Northern Eurasia and North America. *Biological Review*, 66: 453-562.
 - (2) GERMONPRE M. (1993), Taphonomy of Pleistocene mammal assemblages of the Flemish Valley, Belgium. *Bulletin Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Aardwetenschappen*, 63: 271-309.
 - (3) GERMONPRE M., BOGEMANS F., VAN NEER W. & GRUN R. (1993), The dating of two pleistocene mammal assemblages from the Flemish Valley, Belgium. *Contributions Tertiary and Quaternary Geology*, 30: 147-153.
 - (4) GERMONPRE M. (1993), Osteometric data on Late Pleistocene mammals from the Flemish Valley, Belgium. *Studiedocumenten Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen* 72.
 - (5) GAUTIER A. (1985), Pleistocene zoogdieren in België en waar ze gevonden worden. *Lutra*, 28: 121-123.
 - (6) VAN PEER P. & SMITH R. (1990), Zemst "Bos van Aa" : un site du paléolithique moyen de la partie orientale de la Vallée Flamande. *Helinium*, 30: 157-171.
 - (7) DUPONT E. (1872), *Les temps préhistoriques en Belgique. L'homme pendant les âges de la pierre dans les environs de Dinant-sur-Meuse*, Bruxelles.
 - (8) HAYNES G. (1991), *Mammoths, mastodons, and elephants. Biology, behavior, and the fossil record*. Cambridge University Press.
 - (9) GERMONPRE M. & LBOVA L., Mammalian remains from the Upper Palaeolithic site of Kamenka, Buryatia (Siberia). *Journal Archaeological Science (in press)*.
 - (10) VARTANYAN S.L., GARUTT V.E. & SHER A.V. (1993), Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic. *Nature*, 362: 337-340.
-

SUR LES TRACES DES PREMIERS AGRICULTEURS DE NOS RÉGIONS : DE LA HESBAYE À LA MOSELLE

Daniel Cahen, Anne Hauzeur et Ivan Jadin – Département de Paléontologie

Depuis une quinzaine d'années, l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique réalise un programme de recherche portant sur l'habitat, le mode de vie, le niveau technique, l'économie, l'organisation sociale, les relations interculturelles et les rapports au milieu des premiers agriculteurs-éleveurs néolithiques de nos régions.

Il existe plusieurs foyers de néolithisation dans le monde. En ce qui nous concerne, le nouveau mode de vie est attesté au Proche-Orient dans le Croissant fertile dès le IX^e millénaire avant notre ère. De là, il se propage vers l'ouest à travers l'Anatolie. Le courant se scinde alors en deux. Une partie atteint le sud de la France et l'Espagne par voie maritime. L'autre se développe dans les Balkans

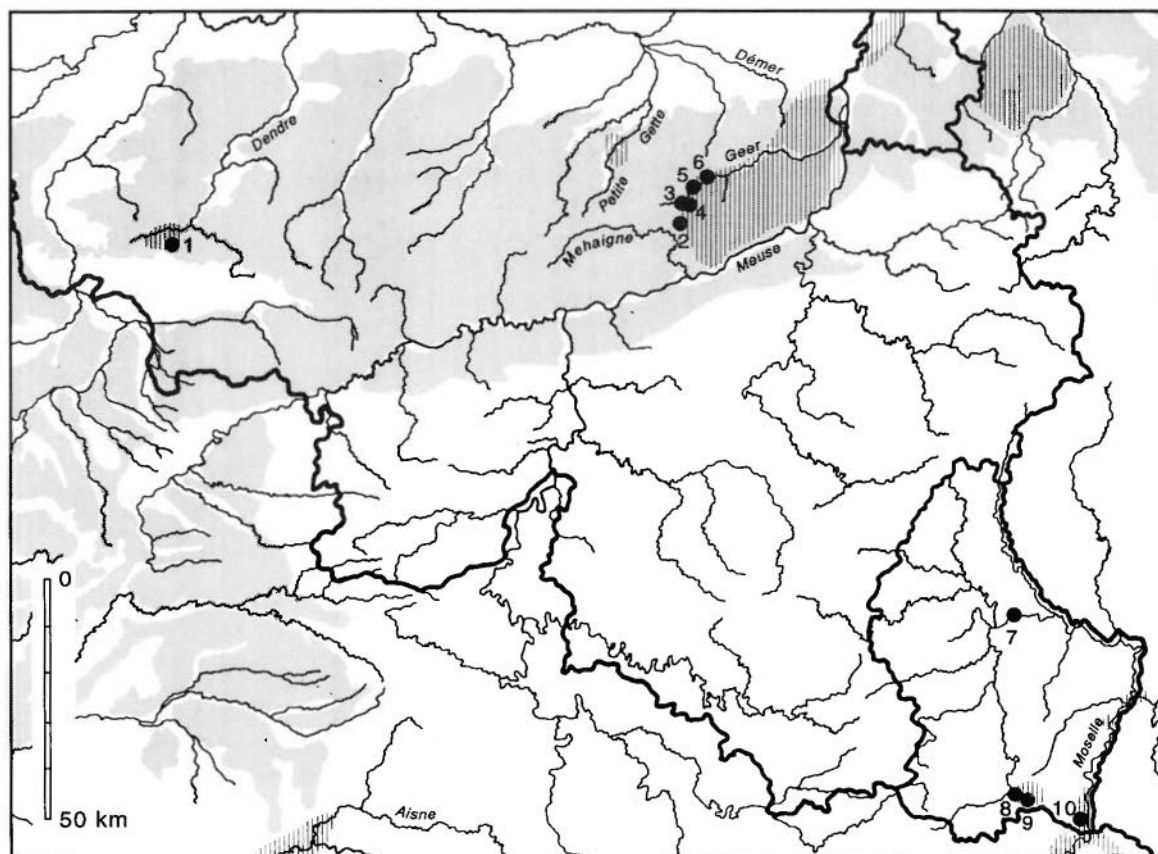


Figure 1 : Le Néolithique ancien en Hesbaye, en Hainaut et au Luxembourg. Carte de répartition et localisation des sites mentionnés dans le texte. 1. Blicquy; 2. Vaux-et-Borset; 3. Darion; 4. Hologne-sur-Geer; 5. Waremmé; 6. Oleye; 7. Diekirch; 8. Alzingen; 9. Weiler-la-Tour; 10. Remerschen. En grisé, les loess; en hachuré, les zones d'implantation du Néolithique ancien..

et gagne le bassin du Danube moyen, où se constitue une civilisation baptisée "Culture à céramique linéaire" ou "Rubané", d'après les décors en ruban qui caractérisent sa poterie. De là, ce courant "danubien" va s'étendre dans les riches plaines limoneuses du nord de l'Europe, de la Pologne jusqu'au Rhin et puis au Bassin parisien. La Culture à céramique linéaire, qui se développe, entre 6.000 et 5.000 avant notre ère et qui manifeste une extraordinaire homogénéité structurelle, ne passera le Rhin inférieur au cours de son expansion que vers 5.500 avant notre ère. Les marges occidentales de ce courant se situent en Hesbaye et en Hainaut, sur la Moselle et enfin en Alsace. Après une phase d'expansion pan-européenne, le courant danubien va se diversifier régionalement, peut-être au contact d'influences extérieures, puis se diviser en de nombreux groupes distincts.

A travers toute l'Europe et donc dans nos régions, les vestiges matériels laissés par les Rubanés sont nombreux et relativement bien conservés dans des structures en creux, telles que des fosses à détrit, de stockage ou de construction, ou consistent en trous de poteau, tranchées de fondation, ou encore fossés et palissades, qui témoignent d'habitats organisés. Mis en évidence dès 1888 par Marcel De Puydt, le Rubané de Belgique a dû attendre la fin des années 70 et un regain d'intérêt accordé au Néolithique ancien pour que des fouilles extensives mettent en évidence des plans d'habitat et procurent une vision globale de la sédentarisation de nos régions. D'abord, on pensait l'implantation danubienne limitée à la Hesbaye, entre le Geer, la Meuse et la Meuse. Depuis, la vallée de la Petite Gette et le bassin de la Dendre occidentale ont livré des sites du Néolithique ancien (Figure 1). Outre quelques établissements rubanés typiques, à plus de 100 km à l'ouest du peuplement le plus dense, a été reconnue dans la région de Blicquy en Hainaut occidental, une dizaine de villages d'un groupe nouveau. Les bâtiments du "Groupe de Blicquy", ainsi nommé d'après le site éponyme (1), sont encore de type danubien mais leur architecture a évolué (Figure 2); l'outillage en silex et en grès montre des différences significatives avec celui du Rubané et surtout la céramique présente un type de pâte et de décor original (Figure 3). Alors que les Rubanés du Hainaut conservent des réseaux d'échanges avec la Hesbaye, le Groupe de Blicquy entretient des relations privilégiées avec les autres aires d'implantation du groupe dans le Bassin parisien, dont la plus proche se situe dans la vallée de l'Aisne, en France (2).

Les travaux entrepris par l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique en Hesbaye, le long du cours du haut Geer, d'abord et principalement à Darion, puis à Oleye, à Waremme et à Hollogne-sur-Geer, ont permis de relever non seulement des plans de grandes maisons rectangulaires mais aussi d'appréhender l'organisation de villages et de mettre en évidence par trois fois un fossé palissadé ceinturant l'habitat (3). Dans les interruptions de fossé, des dispositifs d'entrée variables et

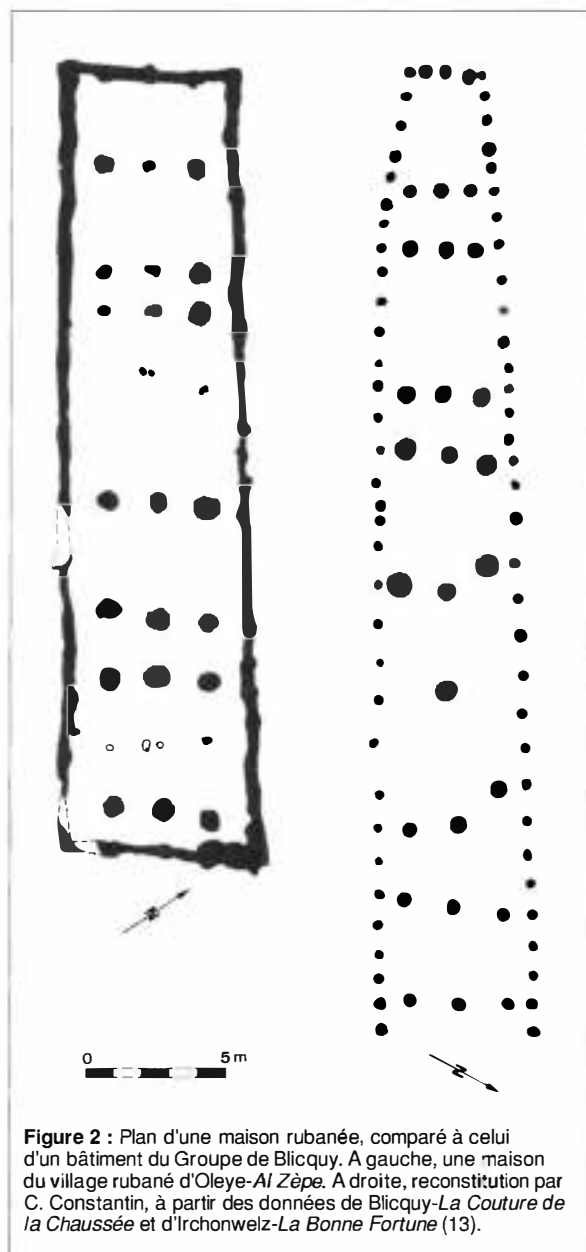


Figure 2 : Plan d'une maison rubanée, comparé à celui d'un bâtiment du Groupe de Blicquy. A gauche, une maison du village rubané d'Oleye-Al Zépe. A droite, reconstitution par C. Constantin, à partir des données de Blicquy-La Couture de la Chaussée et d'Irchonwelz-La Bonne Fortune (13).

complexes barrent et régissent les accès au village. Un quatrième fossé, le long de la Meuse, est venu s'ajouter à ces découvertes (4, 5). Tous les quatre se situent à quelques kilomètres de distance et à la limite du peuplement rubané en Hesbaye, ce qui ne doit pas constituer une coïncidence. Dans les quatre cas, il s'agit de fossés discontinus dont la forme et les dimensions sont étonnamment semblables (Figure 4). Les recherches récentes ont considérablement augmenté le nombre d'enclos et d'enceintes dans le Rubané, répartis de l'Est de l'Allemagne à la Belgique et au Bassin parisien, depuis le Rubané le plus ancien au plus récent.

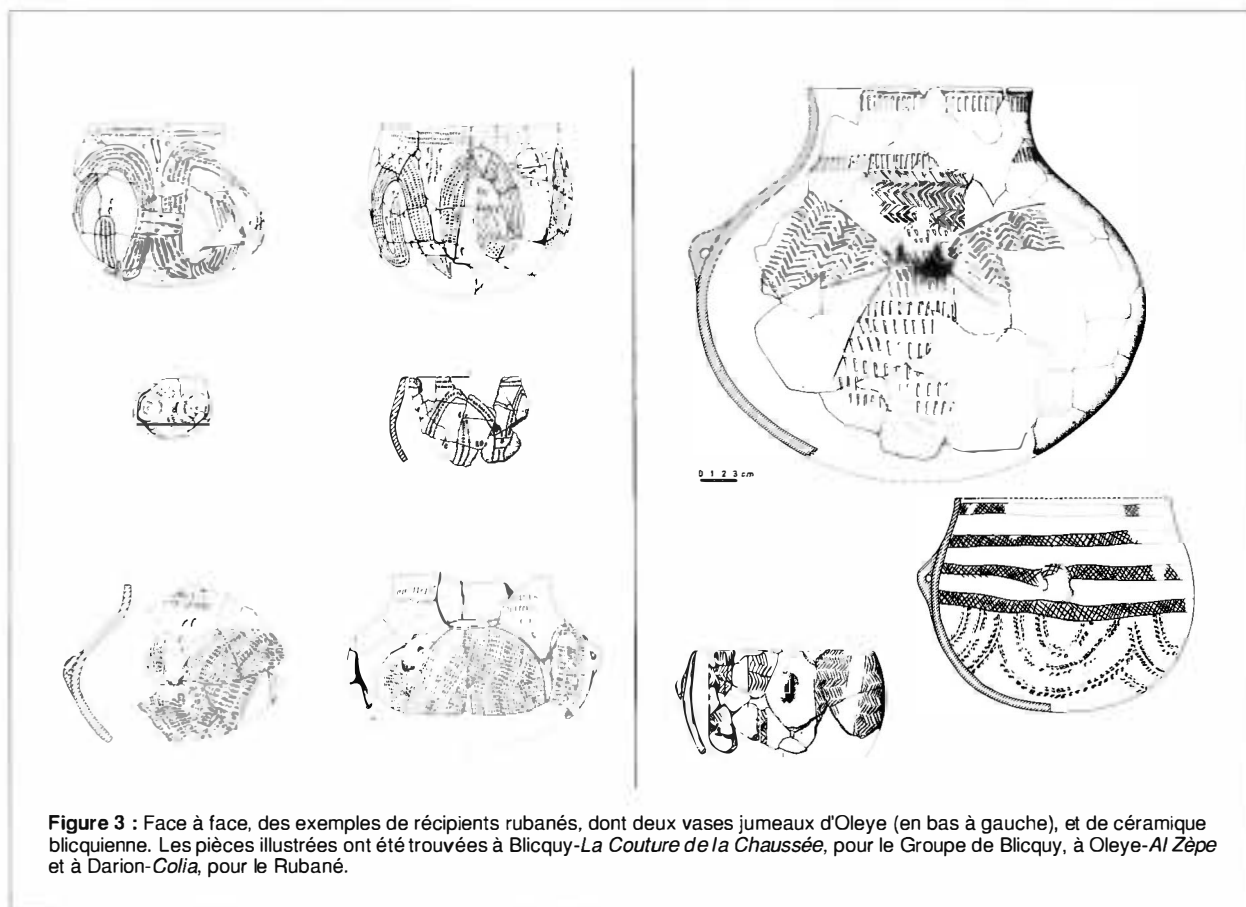


Figure 3 : Face à face, des exemples de récipients rubanés, dont deux vases jumeaux d'Oleye (en bas à gauche), et de céramique blicquienne. Les pièces illustrées ont été trouvées à Blicquy-La Couture de la Chaussée, pour le Groupe de Blicquy, à Oleye-Al Zèpe et à Darion-Colia, pour le Rubané.

Il a été montré que ces structures présentent des similitudes morphologiques et dimensionnelles qui suggèrent qu'il s'agit d'un phénomène appartenant à la tradition rubanée et non à des événements particuliers (6).

L'organisation des enceintes semble destinée à restreindre l'accès à l'espace intérieur à quelques points précis, soigneusement aménagés à la fois pour en allonger le parcours et créer un cheminement étroit et sinueux qui empêche une irruption massive d'agresseurs potentiels (Figure 5). L'étude des enceintes pose un certain nombre de questions en rapport avec l'organisation sociale du Rubané. Ainsi, dans le cas de Darion, qui est l'exemple le plus complet dont nous disposons, on note que la construction de l'enceinte excédait vraisemblablement les capacités d'une population peu nombreuse comme celle que pouvait accueillir le petit nombre de maisons de ce site et on est conduit à supposer que la construction était une entreprise collective requérant la collaboration de plusieurs villages (7).

L'approche comparative de différents villages rubanés de la vallée du haut Geer met en évidence de profondes différences dans leur équipement matériel. Les villages de Darion et d'Oleye indiquent, le premier, un débitage

du silex surnuméraire par rapport aux besoins courants, l'autre, une importante production de céramique. Darion a livré une masse d'artefacts en silex en moyenne douze fois plus importante que celle d'Oleye, concentrée dans un petit nombre de fosses comblées par le déversement de séries de déchets de débitage. Toutes les phases de la chaîne opératoire sont représentées à Darion en proportion comparable dans la partie industrielle et dans la partie habitée du site, suggérant l'existence d'un mode de débitage domestique, autour des maisons, et d'un autre, spécialisé et excédentaire, relégué dans des aires distinctes d'activités. La structure de production de Darion n'est pas unique en Hesbaye, région où la matière première abonde et, manifestement, la production de ces sites dépasse les besoins locaux. Par contre, on constate plutôt une importation de produits semi-finis sur le site d'Oleye.

Au point de vue de la céramique, une pareille opposition entre Darion et Oleye est observée, qui invite à concevoir une complémentarité, réelle ou virtuelle, entre eux, que les sites aient directement échangé leurs productions, ou que ces échanges se soient établis avec d'autres villages présentant des spécialisations complémentaires. Le site d'Oleye a livré des témoins d'une production locale de

poterie au sein même de la zone habitée du site. La céramique présente une grande homogénéité de pâte, de forme, de dimensions et de style, contrairement à celle de Darion, qui suggère plutôt un approvisionnement extérieur. Plusieurs fosses renfermaient des couches de tessons qui se raccordaient, livrant des formes quasi complètes, parfois identiques (Figure 3). Une fosse comportait en outre une couche de rejets correspondant aux restes d'un atelier de potier.

Des productions excédentaires supposent des échanges et une circulation d'objets manufacturés. L'existence de réseaux d'approvisionnement opérant parfois à très longue distance est un phénomène bien connu dans le Rubané. Certaines situations dans le Néolithique ancien belge évoquent l'existence d'échanges croisés concernant divers produits et entre sites de régions parfois éloignées. Les données économiques et sociales indiquent une organisation infiniment complexe et structurée à plusieurs niveaux, qui implique l'existence d'une forme d'autorité supra-locale, susceptible entre autres d'harmoniser les productions spécialisées et complémentaires, de régler les échanges et surtout de coordonner les travaux collectifs. A titre d'hypothèse, on pourrait proposer un modèle d'organisation territoriale comportant des petits hameaux ou des fermes isolées et des entités villageoises plus vastes qui s'intègrent au sein d'une cellule territoriale constituant une unité "administrative" et/ou sociale (7).

En 1989, les fouilles ont confirmé et révélé la présence étonnante de deux établissements du Groupe de Blicquy en Hesbaye, à Vaux-et-Borset et à Darion, alors que les vestiges de ce groupe n'étaient connus en Belgique qu'en Hainaut à quelque 120 km de là (4, 8). Dans les deux cas, le matériel archéologique trouvé dans les fosses est le reflet d'activités domestiques villageoises et couvre toute la panoplie habituelle. Les types de matières premières utilisées attestent de contacts avec le Hainaut occidental voire avec le Bassin parisien. Dans les deux cas, l'établissement blicquien se situe à proximité d'un village rubané fossoyé, à la limite occidentale de l'implantation rubanée en Hesbaye. La proximité de deux villages, rubané et blicquien, a par ailleurs été constatée à plusieurs reprises en Hainaut occidental.

Ces découvertes posent le problème de l'existence et de la nature des relations inter-culturelles au Néolithique ancien. Si les représentants du Groupe de Blicquy ont traversé la Belgique pour s'installer à côté de villages rubanés, ont-ils rencontré les habitants de ceux-ci, ou bien ces villages étaient-ils déjà désertés ? Ces groupes correspondent-ils à l'aboutissement et à la rencontre chez nous de courants civilisateurs différents, l'un depuis l'est et le centre de l'Europe, l'autre depuis le sud et le sud-ouest au travers du Bassin parisien ? Et si le Groupe de Blicquy dérive d'un substrat rubané, où s'est-il formé et comment a-t-il dérivé jusque dans nos régions ? La chronologie traditionnelle radiocarbone ne permet pas de

bien séparer les deux groupes qu'elle situe entre 5.500 et 4.800 avant notre ère. Comment enfin expliquer, malgré la promiscuité des sites, qu'il n'existe qu'un petit nombre d'objets d'un groupe culturel retrouvés dans les structures de l'autre ? Plusieurs hypothèses existent, dont la coexistence imperméable de deux groupes culturels différents pratiquant une économie semblable, ou la succession rapprochée dans le temps, les seconds connaissant et réutilisant de manière opportuniste une partie des vestiges de leurs prédécesseurs... Si aucune des argumentations n'emporte à l'heure actuelle l'adhésion de tous les spécialistes, d'autres recherches doivent être développées, qui répondront mieux aux questions d'aujourd'hui. Qui dit d'ailleurs que la solution est tranchée ?

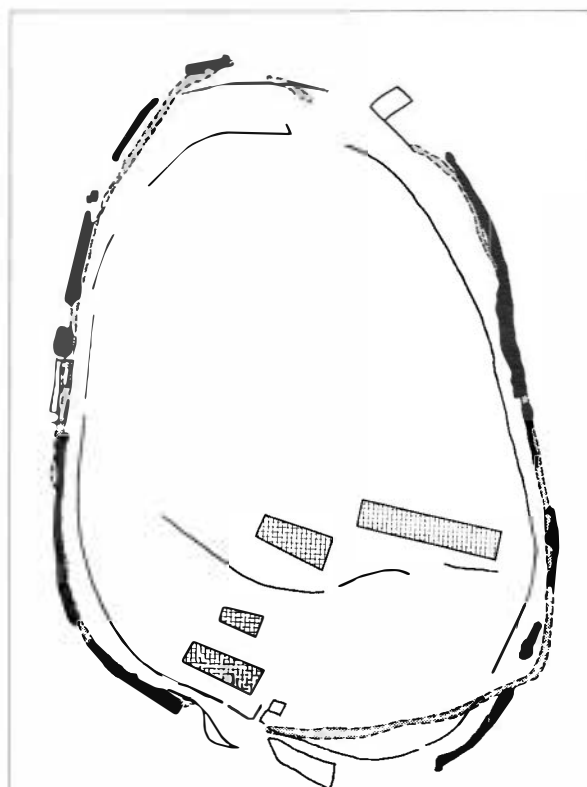


Figure 4 : Plan schématique du village fossoyé de Darion-Colia, comparé à la reconstitution du tracé de l'enceinte de Vaux-et-Borset (14), montrant une grande similitude morphologique. Le fossé de Darion est en noir plein; les quatre maisons sont hachurées; les palissades et les dispositifs des entrées de ce site apparaissent en traits continus; l'enceinte de Vaux-et-Borset est figurée en traits discontinus et en gris. La plus grande maison de Darion mesure 31,5 m de long; l'enceinte de Vaux-et-Borset est réduite et inversée.

Les particularités rencontrées en Hesbaye, qui semblent liées à une situation marginale, nous ont amenés à comparer cette situation avec celle d'une des deux autres avancées occidentales du Rubané. La connaissance du Néolithique ancien de la Moselle, spécialement luxem-

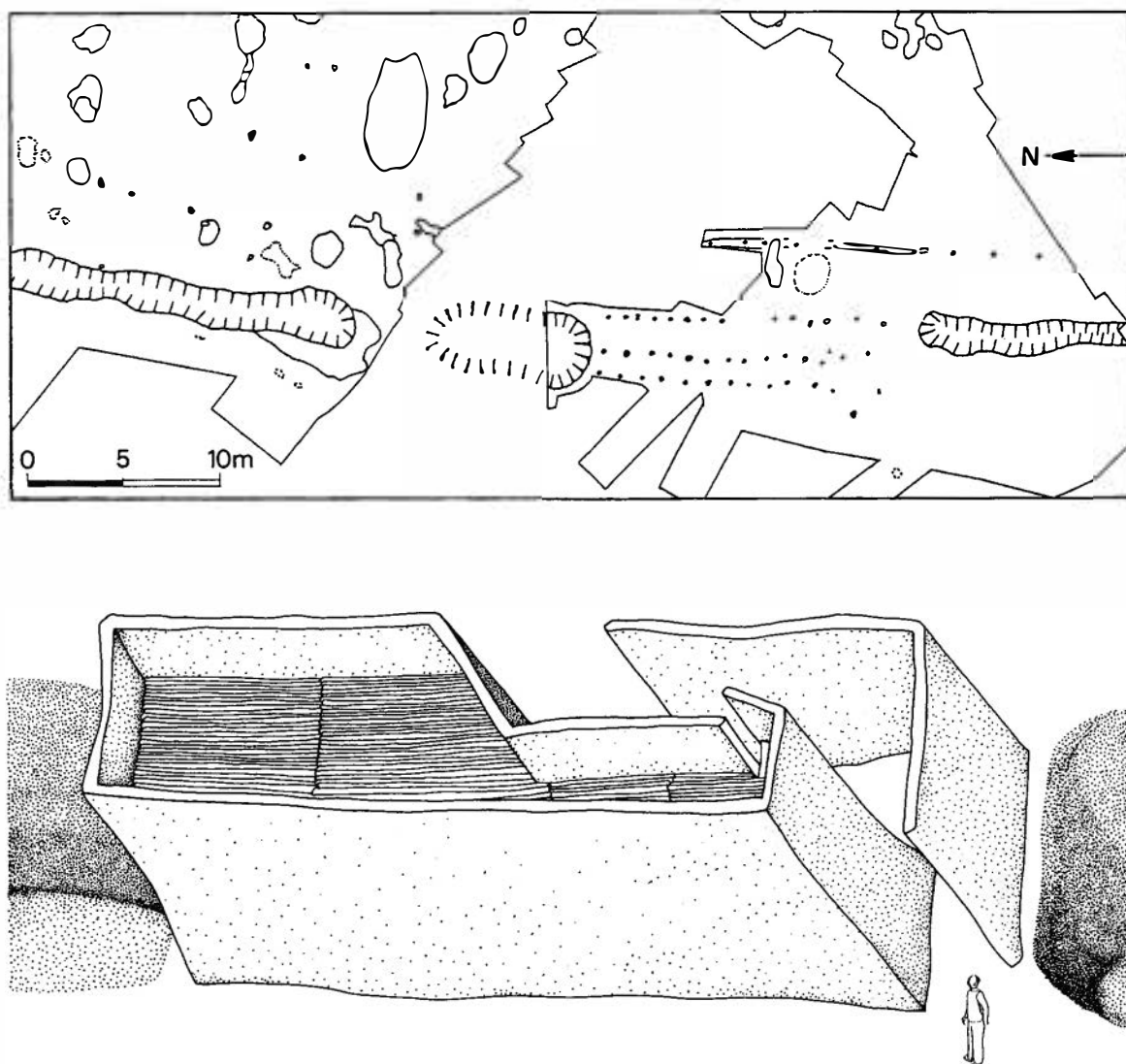


Figure 5 : Plan de fouille de l'entrée ouest du village rubané de Darion-Colia et reconstitution graphique du dispositif. Reconstitution : O. Huysman et D. Bosquet (15).

bourgeoise, appelait un approfondissement. Une série de sites avait été reconnue sur les loess anciens des plateaux dans la région de Weiler-la-Tour, au sud-est de la ville de Luxembourg, mais aucun établissement n'était connu dans la vallée même de la Moselle luxembourgeoise, alors qu'ils se succèdent depuis Metz jusqu'à la frontière et qu'une telle situation est aussi connue dans la région de Bernkastel. Des recherches ont été menées afin de développer les comparaisons avec cette autre région marginale et d'appréhender le peuplement des bords de la Moselle, entre le Rhin moyen et le Bassin parisien, et de comprendre l'implantation sur le plateau

par rapport à celle de la vallée. Le surcroît d'intérêt pour le Rubané au Grand-Duché a depuis lors permis la découverte de nouveaux sites là où ils étaient raisonnablement prévisibles, près de Weiler-la-Tour et le long de la Moselle, mais aussi à Diekirch dans la vallée de la Sûre, ce qui ouvre de nouvelles perspectives de recherche.

En 1990 et 1991, deux campagnes de fouilles ont été menées sur les sites de Weiler-la-Tour et d'Alzingen, deux villages établis sur les loess des plateaux (9-11). Plus récemment en 1993 et 1994, le sauvetage, en collaboration avec le Musée national d'Histoire et d'Art de

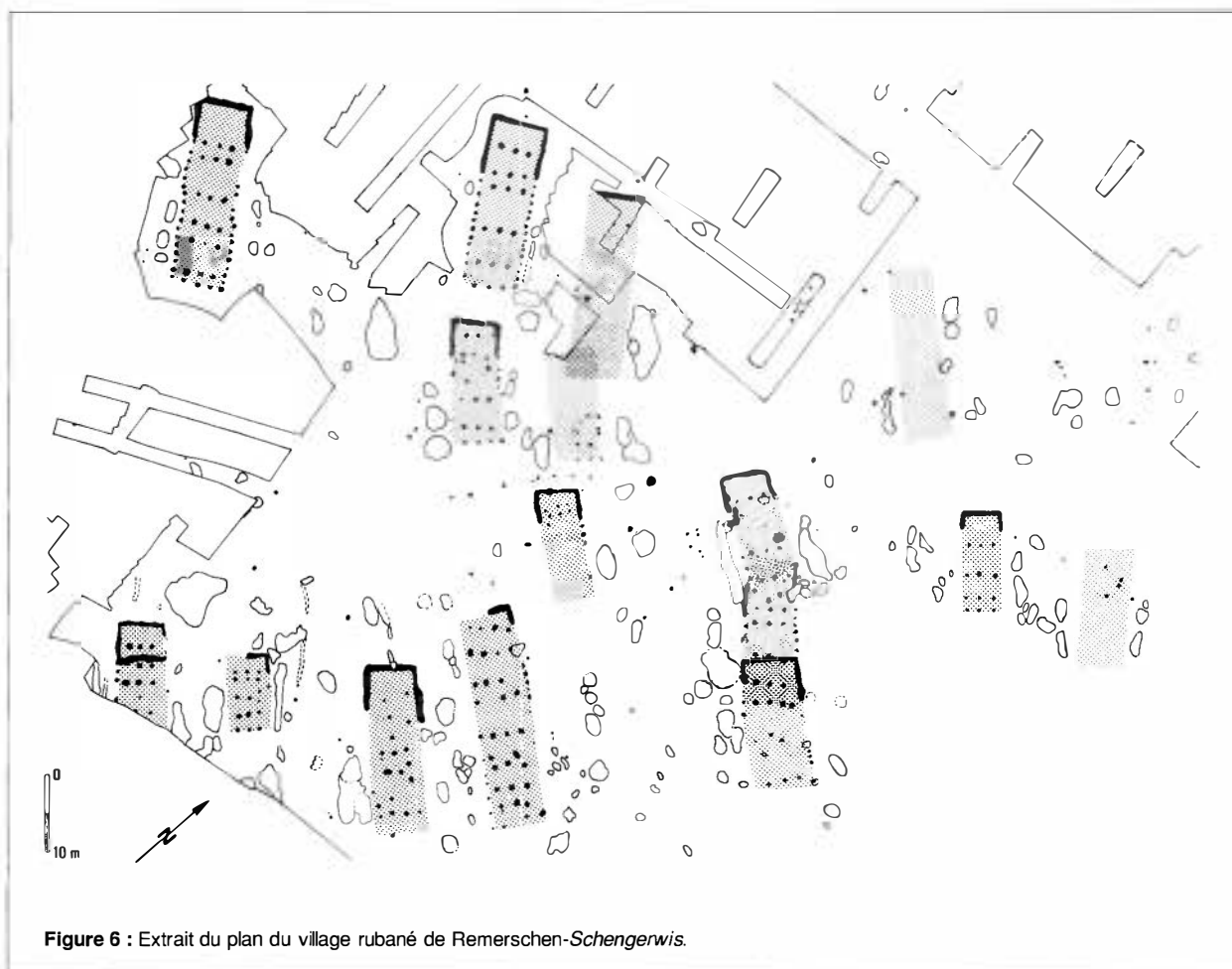


Figure 6 : Extrait du plan du village rubané de Remerschen-Schengerwis.

Luxembourg, d'un important village en fond de vallée le long de la Moselle à Remerschen, découvert lors des travaux d'exploitation d'une sablière, permet d'entamer de fructueuses comparaisons entre des habitats situés dans des contextes écologiques différents (Figure 6). En outre, la durée d'occupation du village de Remerschen couvre l'ensemble des périodes du peuplement rubané régional, depuis une phase ancienne jusqu'à des formes tardives (12). Au stade actuel de la recherche, plusieurs caractéristiques du Rubané de la Moselle, bien attestées sur les sites étudiés, peuvent être esquissées. La pauvreté en produit du débitage du silex s'explique avant tout par l'absence quasi totale de matière première de qualité. En conséquence, l'essentiel de l'approvisionnement s'est effectué en provenance de la région rhéno-mosane où le silex du Maastrichtien abonde. Une très faible partie provient également de la Champagne ou de l'Aisne, au coeur du Bassin parisien, confirmant la position géographique intermédiaire de la vallée mosellane. Des matériaux de substitution ont été recherchés et un outillage opportuniste en grès et en quartzite a été développé, montrant des formes originales d'adaptation. La céramique montre des influences très contrastées. Après une

colonisation à partir du Rhin moyen, l'influence du groupe rhéno-mosane du Rubané se fait fortement sentir, avant que les contacts ne privilégient la région du Main et du Neckar.

Les recherches et l'étude du Rubané de la Moselle ne sont qu'amorçées et n'autorisent pas encore une comparaison point par point avec les découvertes concernant le Rubané de Belgique. Elles s'annoncent pleines de promesses et de surprises. Les premiers résultats permettent déjà d'approcher des réponses originales à des conditions économiques, culturelles ou environnementales particulières et donc d'améliorer nos connaissances sur la néolithisation du nord-ouest de l'Europe.

Bibliographie

- (1) D. CAHEN & P.-L. van BERG (1979-1980), *Un habitat danubien à Blicquy*. *Archaeologia Belgica*, n^{os} 221 et 225, Bruxelles.

- (2) C. CONSTANTIN (1985), *Fin du Rubané, céramique du Limbourg et post-Rubané. Le néolithique le plus ancien en Bassin Parisien et en Hainaut*. B.A.R. International Series, 273, Oxford, 2 vol.
- (3) L. H. KEELEY & D. CAHEN (1989), Early Neolithic Forts and Villages in NE Belgium : A Preliminary Report. *Journal of Field Archaeology*, 16 (2): 157-176.
- (4) J.-P. CASPAR, C. CONSTANTIN, A. HAUZEUR, L. BURNEZ, I. SIDERA, J. DOCQUIER, C. LOUBOUTIN & F. TROMME (1989), Groupe de Blicquy et Rubané à Vaux-et-Borset "Gibour". *Notae Praehistoricae*, 9-1989: 49-59.
- (5) C. CONSTANTIN, J.-P. CASPAR, A. HAUZEUR, L. BURNEZ, I. SIDERA, C. LOUBOUTIN, J. DOCQUIER, R. BIT & M. VAN ASSCHE (1991), Vaux-et-Borset : campagne de fouilles 1990, aux lieux-dits "Gibour" et "Champ Lemoine". *Notae Praehistoricae*, 10-1990: 83-91.
- (6) P.-L. van BERG (1989), Architecture et géométrie de quelques villages rubanés récents du Nord-Ouest. *Helinium*, 29 (1): 13-41.
- (7) D. CAHEN, L. H. KEELEY, I. JADIN & P.-L. van BERG (1990), Trois villages fortifiés du Rubané récent en Hesbaye liégeoise. In : D. CAHEN & M. OTTE éds, *Rubané & Cardial*. Actes du colloque de Liège, Études et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, 39, Liège: 125-146.
- (8) I. JADIN, L. H. KEELEY, D. CAHEN & H. GRATIA (1989), Omaliens et Blicquiens face à face. Fouille d'urgence d'un établissement et d'une sépulture du Groupe de Blicquy à Darion-Colia (Geer, prov. de Liège). *Notae Praehistoricae*, 9-1989: 61-68.
- (9) I. JADIN, F. SPIER & N. CAUWE (1991), Contribution à l'étude du Néolithique ancien de la Moselle: le village rubané de Weiler-la-Tour - *Holzdreisch* (Grand-Duché de Luxembourg). *Notae Praehistoricae*, 10-1990: 61-67.
- (10) I. JADIN, N. CAUWE, Fr. et L. SCHROEDER & F. SPIER (1992), Contribution à l'étude du Néolithique ancien de la Moselle : Fouille d'un nouveau site rubané à Alzingen-Grossfeld (Grand-Duché de Luxembourg). *Notae Praehistoricae*, 11-1991: 93-102.
- (11) I. JADIN, à paraître. Le Rubané de la Moselle luxembourgeoise : trait d'union entre la Rhénanie et le Bassin parisien ? Questions et réponses après deux campagnes de fouilles au Grand-Duché de Luxembourg. In : *La Bourgogne entre les bassins rhénan, rhodanien et parisien. Carrefour ou frontière ?* Actes du XVIII^e colloque interrégional sur le Néolithique (Dijon, 25-27 octobre 1991): 16 p.
- (12) A. HAUZEUR & I. JADIN (1994), Le village rubané de Remerschen-Schengerwis. In : F. LE BRUN-RICALES, *et al.*, Fouilles de sauvetage à Remerschen-Schengerwis. Premier bilan à l'issue des campagnes 1993-1994, *Bulletin de la Société Préhistorique Luxembourgeoise*, 15-1993: 37-71.
- (13) D'après la figure 3, p. 22 de : D. CAHEN, J.-P. CASPAR, C. CONSTANTIN, A. HAUZEUR & I. JADIN (1993), Dix ans de progrès dans la connaissance du Néolithique ancien en Hainaut et en Hesbaye. In : *L'Archéologie en Région wallonne. 1980-1990*, Dossier de la Commission royale des Monuments, Sites et Fouilles, 1, Jambes: 21-30.
- (14) D'après la fig. 2, p. 80 de : J.-P. CASPAR, A. HAUZEUR, J. DOCQUIER, R. BIT, M. VAN ASSCHE & F. TROMME (1992), Le fossé rubané de Vaux-et-Borset "Gibour". *Notae Praehistoricae*, 11-1991: 77-83.
- (15) D'après la fig. 750, vol. II de : D. BOSQUET (1992), *Les dispositifs d'entrée des enceintes du Rubané de Belgique. Interprétation et reconstitution en trois dimensions des entrées de Darion et Waremmes-Longchamps*. Université Libre de Bruxelles, Histoire de l'Art et Archéologie, mémoire inédit, Bruxelles, 2 vol.

APPORT DES ANALYSES CHIMIQUES D'OSSEMENTS HUMAINS À LA RECONSTITUTION DES RÉGIMES ALIMENTAIRES DANS LES POPULATIONS ANCIENNES

Rosine Orban et Caroline Polet – Département de Paléontologie

Les restes osseux sont souvent les seuls témoins biologiques des populations humaines aujourd'hui disparues. En anthropologie classique, on étudie la morphologie, les dimensions ou la pathologie de ces ossements. On arrive ainsi à reconstituer l'origine et les modes de vie des populations anciennes, historiques ou préhistoriques.

Les comportements alimentaires sont particulièrement intéressants à étudier dans la mesure où ils sont le reflet d'interactions complexes entre la physiologie de l'individu, les structures sociales et l'environnement.

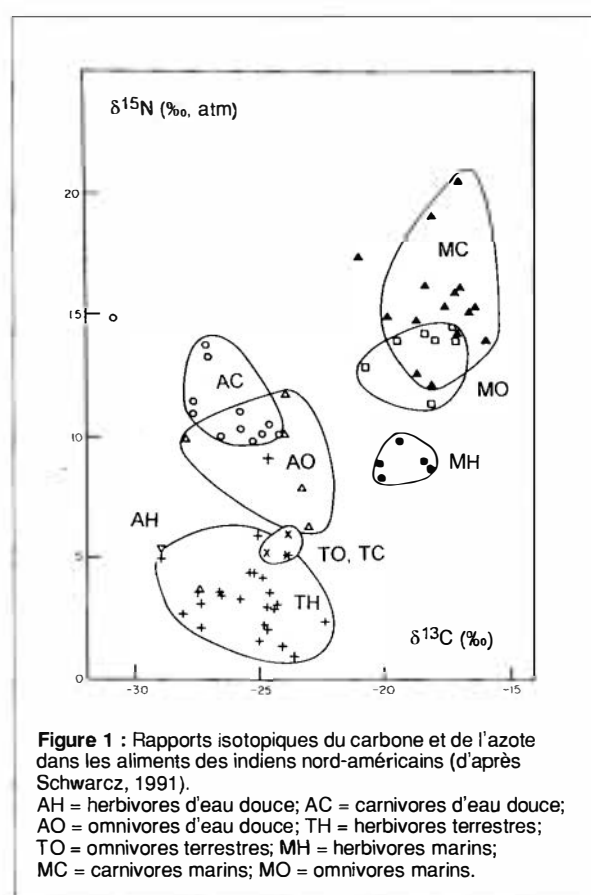
Depuis le début des années '80, les anthropobiologistes procèdent de plus en plus fréquemment à des analyses chimiques de restes osseux pour reconstituer le régime alimentaire des populations anciennes (1, 2). Ces analyses empruntent deux voies de recherche différentes : le dosage d'isotopes et le dosage d'éléments traces.

Les isotopes stables le plus couramment étudiés sont ceux du carbone et de l'azote. Leur dosage s'effectue sur le collagène, partie organique des ossements. Il permet de faire la part entre alimentation d'origine terrestre et alimentation d'origine marine (Figure 1), de mettre en évidence l'introduction de nouvelles espèces cultivées (maïs, légumineuses, etc.).

Le dosage des éléments en trace (zinc, strontium, cuivre, baryum, plomb, etc.) s'effectue sur la partie minérale de l'os (ou de la dent). L'étude de ces éléments permet de distinguer l'origine carnée ou végétale d'une alimentation (Figure 2), de mettre en évidence des changements de régime alimentaire au cours du temps, de détecter des problèmes d'intoxication, etc.

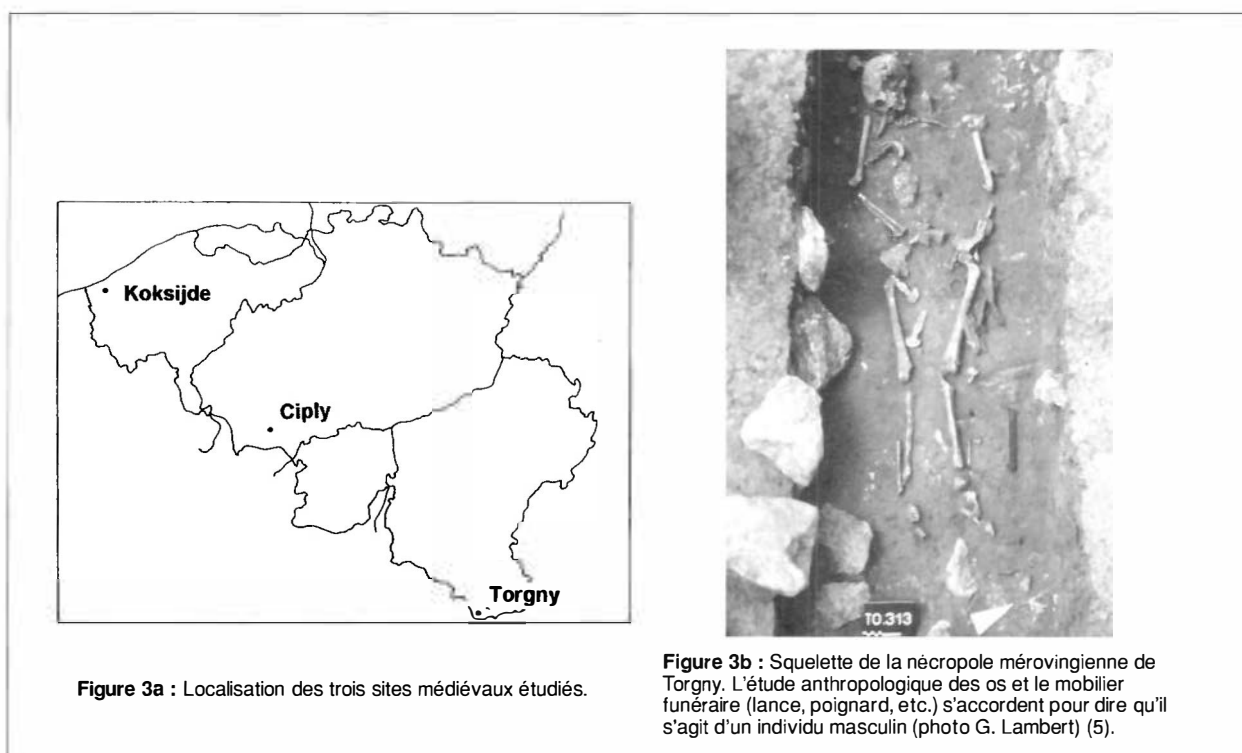
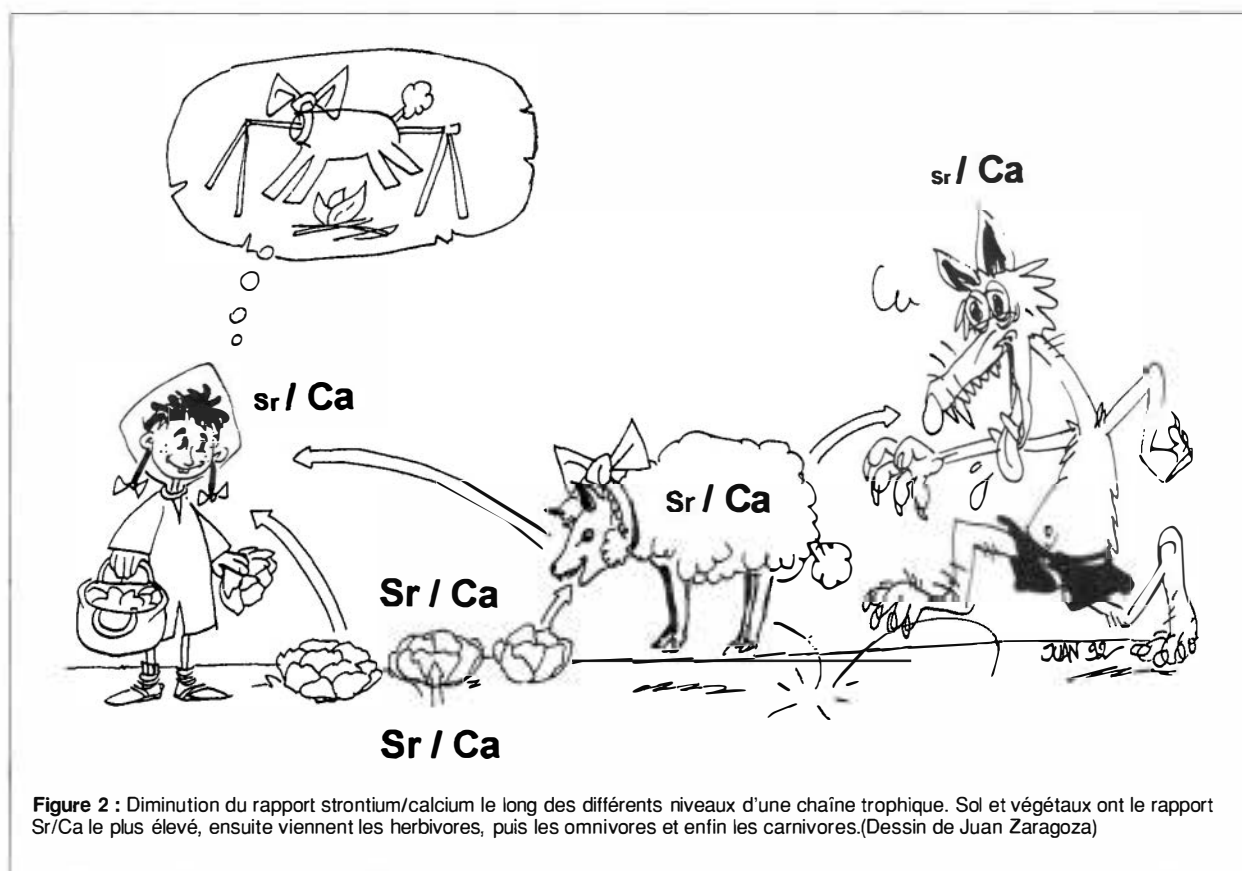
Travaux en cours à l'IRScNB

Depuis 1991, le laboratoire d'Anthropologie de l'IRScNB mène des recherches sur le mode de vie des populations médiévales belges et plus particulièrement sur leurs habitudes alimentaires.



Trois populations sont en cours d'étude (Figure 3a) :

- la nécropole mérovingienne de Torgny (prov. de Luxembourg, V^e-VII^e siècle) (Figure 3b);
- la nécropole mérovingienne de Cipluy (prov. du Hainaut, VI^e-VII^e siècle);
- le cimetière de l'abbaye des Dunes de Koksijde (Flandre Occidentale, XII^e-XV^e siècle).



Ces populations sont comparées à une population moderne de référence provenant du cimetière d'Utrecht (Pays-Bas, XX^e siècle) et dont le sexe et l'âge de chaque individu sont connus.

Nous analysons les éléments traces (strontium, zinc et plomb) par la spectrométrie de fluorescence de Rayons X en collaboration avec le prof. A. Herbosch (laboratoires associés de Géologie de l'Université libre de Bruxelles).

Cette étude est complétée par le relevé des pathologies d'origine alimentaire : par exemple, le taux de caries et les anomalies de formation de l'émail dentaire ou encore la fréquence des lignes de Harris (anomalies osseuses visibles sur des radiographies du tibia par exemple) et la fréquence des *cribra orbitalia* (perforations du plafond de l'orbite). Ces caractéristiques sont considérées comme des "indicateurs de stress", essentiellement révélatrices de malnutrition ou de maladies au cours de la croissance.

Enfin, nous rassemblons des informations concernant le régime alimentaire des populations médiévales belges et provenant de disciplines telles que l'archéologie, l'archéozoologie, l'archéobotanique et l'histoire, afin de confirmer et d'affiner les résultats obtenus à partir des analyses chimiques et paléopathologiques.

L'ensemble des données est traité par les méthodes statistiques.

Résultats

Les résultats obtenus jusqu'à présent montrent qu'il est primordial de tenir compte de la diagenèse, c'est-à-dire des contaminations *post mortem* dues à l'enfouissement des os dans le sol et qui peuvent en modifier la composition chimique. Nous essayons de cerner ce problème en analysant le degré de fossilisation des ossements et en rassemblant des observations sur la nature du sol des trois sites étudiés.

Plusieurs indices montrent que les os de Ciply et de Torgny ont subi des modifications diagénétiques. Ainsi, la diminution de solidité de ces ossements s'accompagne d'un accroissement des teneurs en strontium et les os les plus fragiles présentent les structures tissulaires les moins bien conservées.

En ce qui concerne les moines de Koksijde, plusieurs faits permettent de penser qu'une part importante de leur alimentation était d'origine marine :

- comparativement à Torgny et à Ciply, les concentrations en strontium sont très élevées;
- les taux de caries sont bas; on peut les attribuer à l'effet bénéfique d'une nourriture marine riche en fluor;

– on a retrouvé de nombreux restes de poissons et de mollusques marins dans les "poubelles" de l'abbaye;

– les documents historiques attestent l'interdiction pour les moines de consommer de la viande.

A Koksijde, les concentrations en éléments traces varient avec la localisation des tombes : les squelettes inhumés au nord-est de l'abbaye se distinguent de tous les autres squelettes étudiés; ils sont plus riches en plomb et en zinc mais plus pauvres en strontium. Ce phénomène peut être la conséquence :

- d'une différence des conditions d'enfouissement;
- d'une différence de régime alimentaire (inhumations à cet endroit d'individus de niveau social favorisé, ayant plus accès à une nourriture carnée);
- d'une contamination des aliments et/ou des boissons (pour le plomb).

Dans les trois populations médiévales, les indicateurs de stress (*cribra orbitalia*, lignes de Harris et hypoplasie de l'émail dentaire) atteignent une grande proportion des individus. Ils ont donc dû être soumis à des conditions défavorables (malnutrition et/ou maladies) au cours de l'enfance.

Nos analyses montrent également des différences entre sexes (3). Ainsi les femmes de Torgny présentent des taux de strontium plus élevés que les hommes. Ce pourrait être le résultat d'une alimentation différente. En effet, dans de nombreuses civilisations, les femmes ont moins accès à la nourriture carnée que les hommes. L'état physiologique de la femme pourrait également être impliqué car les femmes enceintes ou allaitant présentent une augmentation du taux de strontium dans leur circulation sanguine. Enfin, les processus diagénétiques pourraient affecter différemment les ossements féminins qui sont plus fragiles et plus poreux, surtout ceux des femmes âgées qui souffrent fréquemment d'ostéoporose.

Conclusions

L'analyse chimique des ossements fossiles permet de compléter nos connaissances sur les modes de vie des populations anciennes. Il faut cependant être prudent dans l'interprétation des résultats, étant donné la très grande complexité des facteurs qui interagissent. C'est pourquoi nos recherches tendent à mieux cerner la variabilité de la composition chimique des os, plus particulièrement selon l'âge, le sexe et les conditions d'enfouissement.

Bibliographie

(1) SAUNDERS S. and KATZENBERG M. A. (1992), *Skeletal biology of past peoples : research methods*. Wiley-Liss, New York, 265 p.

(2) SILLEN A. (1994), L'alimentation des Hommes préhistoriques. *La Recherche*, 25 (264): 384-390.

(3) POLET C., ORBAN R. et HERBOSCH A. (1994), Différences sexuelles des teneurs en zinc et en strontium dans les ossements humains de quelques échantillons médiévaux de Belgique (résultats préliminaires), in L. Buchet éd.: *La femme pendant le Moyen Age et l'Epoque Moderne*. CNRS Editions, Paris, Dossier de Documentation Archéologique, 17: 173-187.

(4) SCHWARCZ H. (1991), Some theoretical aspects of isotope paleodiet studies. *Journal of Archaeological Science*, 18: 261-275.

(5) LAMBERT G. (éd.) (1987), *Archéologie entre Semois et Chiers*. Crédit communal, Bruxelles.

ABONNEMENTS

La revue **Nouvelles de la Science et des Technologies**
est publiée trimestriellement par le G.O.R.D.E.S.

(Groupe Opérationnel de Recherche, de Documentation et d'Etude sur la Science)

Avenue Jeanne 44 - CP 124 • B - 1050 Bruxelles

Tél. (02) 647 89 94 et 650 34 44 • Téléfax (02) 641 92 74

Tarif 1994 et 1995	Belgique	Etranger
Volume 12 et 13 (4 numéros)	2.000 FB	2.800 FB
Le numéro simple	600 FB	850 FB
Le numéro double	1.200 FB	1.900 FB
Le numéro triple	1.800 FB	2.400 FB

Acquisitions des numéros disponibles	Belgique	Etranger
Le numéro simple	500 FB	750 FB
Le numéro double	1.000 FB	1.500 FB

Palement

Par virement aux comptes : 068-1055047-05 ou 210-0070855-97 ou
000-0337577-17 du **G.O.R.D.E.S.**

Par chèque bancaire ou mandat postal adressé au **G.O.R.D.E.S.**

