

Mémoire

Auteur : Zambon, Raphaël

Promoteur(s) : Prestianni, Cyrille; Vanderpoorten, Alain

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en biologie des organismes et écologie, à finalité approfondie

Année académique : 2020-2021

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/11764>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.



Évaluation de la diversité des interactions plantes/insectes et plantes/pathogènes dans la flore fossile de Gelinden.

Promoteur : Cyrille Prestianni
Co-promoteur : Alain Vanderpoorten

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|-----------------------------|----|
| Résumé | 1 |
| Introduction | 2 |
| Contexte géologique | 5 |
| Matériel et méthode | 7 |
| Matériel | 7 |
| Méthode | 8 |
| Résultats | 10 |
| Morphotypes foliaires | 10 |
| Type de dégâts | 10 |
| Analyses statistiques | 20 |
| Discussion | 23 |
| Conclusions | 29 |
| Références | 30 |
| Planches | 35 |
| Planche 1 | 35 |
| Planche 2 | 37 |
| Planche 3 | 39 |
| Planche 4 | 41 |
| Planche 5 | 43 |
| Planche 6 | 45 |
| Planche 7 | 47 |
| Planche 8 | 49 |

RÉSUMÉ

Évaluation de la diversité des interactions plantes/insectes et plantes/pathogènes dans la flore fossile de Gelinden

Auteur : Raphaël Zambon

Promoteur : Cyrille Prestianni

Evolution & Diversity Dynamics Lab

Le présent mémoire a pour objectif de décrire les traces d'interactions liant les plantes et les insectes herbivores ainsi que les phytopathogènes présentes sur les spécimens végétaux fossiles de la flore de Gelinden (Paléocène Moyen, 61,6-59,2 Ma), et de caractériser leur diversité. Le but est de pouvoir comparer les dynamiques de cette diversité par rapport à ce qui est observé dans le reste du monde à la même époque.

Cette diversité est relativement importante à Gelinden, avec près de 41 traces distinctes identifiées. La plupart de ces traces présentent cependant une spécialisation relativement faible.

Cette diversité est très comparable à ce qui est observé dans les sites d'Europe et d'Amérique du Sud, mais est surtout bien supérieure à celle des nombreux sites Paléocène d'Amérique du Nord. Cette disparité importante semble indiquer un effet moins accentué de l'extinction Crétacé-Cénzoïque sur les interactions plantes/insectes et plantes/pathogènes dans les régions plus éloignées de l'impact météoritique de Chicxulub.

INTRODUCTION

Les plantes terrestres et les insectes sont les deux clades d'organismes multicellulaires macroscopiques les plus représentés sur Terre (22). Sur bases des horloges moléculaires, les deux groupes seraient apparus plus ou moins en même temps, à l'Ordovicien Inférieur (485-470 Ma) (31, 34). Les premières Embryophytes ne sont connues que par des cryptospores (34). Les insectes (Insecta Linnaeus, 1758) apparaissent de manière avérée dans le registre fossile au Famennien (Dévonien Supérieur tardif, 372,2-358,9 Ma), avec *Strudiella devonica*, le plus ancien insecte *stricto sensu* connu (10). Ces groupes ont développé une histoire commune complexe, qui explique le nombre et la diversité des relations qui les lient aujourd'hui (18).

Les plantes comme les insectes sont très diversifiées. Les interactions qui les caractérisent présentent également une diversité très importante, allant de relations mutualistes comme la pollinisation, jusqu'à la prédation et au parasitisme (22). Ces interactions peuvent laisser des traces dans le registre fossile (20). L'étude de ces traces permet de caractériser de manière relativement précise les interactions plantes/insectes. Ces dernières peuvent également être indirectement approchées par l'étude de la morphologie des pièces buccales des insectes ou de leur ovipositeur, voire directement de leur tractus digestif ou de leurs coprolithes. Les traces ont cependant l'avantage d'être souvent plus abondantes, mieux conservées et plus anciennes que les fossiles des insectes qui en sont à l'origine (20). Elles sont donc une mesure très pratique de la diversité des interactions, bien qu'elles soient parfois difficiles à associer avec précision à un taxon précis (20). Malgré tout, dans le registre fossile, ces interactions restent mal connues, et ne sont étudiées que depuis quelques dizaines d'années (15). En effet, les insectes fossiles ont longtemps été considérés comme majoritairement détritivores, particulièrement en ce qui concerne le Paléozoïque, or on sait à présent que la phytophagie existait dès le Carbonifère (15).

L'étude des interactions liant plantes et insectes dans le registre fossile est très importante pour comprendre l'évolution de ces deux groupes. La compréhension des différentes formes qu'elles ont prises au cours du temps peut notamment être appliquée dans le cadre d'autres études ou disciplines, telles que le calibrage des horloges moléculaires, l'étude de l'écologie des groupes concernés ou des variations de régime alimentaire au cours du temps, etc. (19).

Les enjeux de ces problématiques sont toujours d'actualité aujourd'hui (26). En effet, le registre fossile permet d'observer l'évolution des relations unissant les deux groupes en fonction des changements du passé, comme, par exemple, le maximum climatique de la limite Paléocène-Éocène. Ces observations permettent non seulement de comprendre les dynamiques évolutives unissant les deux groupes, mais il permet aussi, dans une certaine mesure, de mieux anticiper les modifications face aux perturbations environnementales en cours (5, 46, 49). De plus, les interactions plantes-insectes étant parmi les plus répandues et les plus diversifiées, elles sont un indice de premier plan pour comprendre l'évolution des écosystèmes (19, 48).

Un autre groupe associé depuis très longtemps aux plantes est celui des champignons (*sensu lato*). Elles ont établi des relations trophiques toutes aussi diversifiées et anciennes qu'avec les insectes, allant du parasitisme au mutualisme via les mycorhizes (41). Il est d'ailleurs aujourd'hui admis que le développement des mycorhizes a largement contribué au succès des plantes terrestres à partir de l'Ordovicien (3). Tout comme pour les insectes, l'étude de ces interactions fournit des informations non négligeables sur les relations actuelles, mais également sur les climats du passé (39). Néanmoins, les traces macroscopiques de champignons épiphyllés sont complexes à identifier avec certitude, d'autres pathogènes et certaines traces entomologiques pouvant donner des formes similaires (23). Une détermination précise nécessite donc souvent soit une étude palynologique des spores, soit une observation au microscope électronique des structures de fructification, ce qui requiert une très bonne conservation (23).

Tant pour les relations plantes/insectes que pour les relations plantes/champignons, le Paléocène (66-56 Ma) est une époque très intéressante. Il est situé juste après l'extinction de masse de la limite Crétacé-Tertiaire, qui est marquée par de grands bouleversements des communautés d'insectes phytophages et de leurs hôtes (44). Les champignons ont également subi des perturbations, avant de proliférer très rapidement en profitant de la libération de nombreuses niches écologiques et de l'élimination de leurs prédateurs (43). L'étude des paléoécosystèmes de cette période est d'autant plus intéressante qu'elle est suivie, à la limite Paléocène-Éocène, par un événement de réchauffement brutal et intense à l'échelle géologique.

À cause de la rareté des gisements de fossiles continentaux, la biosphère terrestre du Paléocène reste assez mal connue, et ce, particulièrement en Europe. C'est d'autant plus vrai lorsqu'on s'intéresse aux plantes et aux insectes (14, 42, 45). De plus, la plus grande partie des informations

disponibles sont très anciennes. De nombreux sites n'ont été que partiellement révisés depuis leurs descriptions originales, qui remontent parfois au XIX^e siècle. L'étude des interactions dans ces sites européens s'avère d'autant plus intéressante que la seule localité d'Europe ayant été étudiée sous cet angle a révélé une diversité étonnamment riche par rapport à ses équivalents d'Amérique du Nord. Ces résultats pourraient indiquer une dynamique environnementale différente sur les deux continents (44).

Décrite pour la première fois en 1873 (35), la localité Paléocène de Gelinden a livré une flore très diversifiée et relativement bien conservée. Le but de ce mémoire est d'identifier les traces potentielles d'interactions plantes/insectes et plantes/pathogènes dans cette flore, afin de pouvoir caractériser leur diversité. La comparaison des associations présentes à Gelinden avec les autres sites contemporains permettrait de mieux comprendre ces écosystèmes mal connus et leurs dynamiques à l'échelle locale et globale.

CONTEXTE GÉOLOGIQUE

La flore dite de Gelinden a été collectée au sein du Membre de Gelinden de la Formation de Heers (42). Ce membre est daté du Paléocène Moyen (61,6-59,2 Ma) et attribué plus particulièrement à l'étage local du Heersien (32).

Tout d'abord inclus dans le Crétacé (35), le Heersien a finalement été placé dans le Cénozoïque, et plus particulièrement le Paléocène (8). Cette datation se base sur l'identification de certains biomarqueurs importants comme *Pholadomya*, un lamellibranche typique du tertiaire, des Dinoflagellés comme *Paleoperidinium basilium*, ainsi que des foraminifères, comme *Heterolepa scanica* (9, 42). Ce dernier est considéré, en raison de son apparition abrupte et sa grande abondance dans les sables d'Orp et les marnes de Gelinden, comme un indicateur type de l'étage Heersien (32).

Le Heersien est considéré comme équivalent, selon les auteurs, à l'étage international du Sélandien Moyen et Supérieur (11, 42) ou à la base du Thanétien Inférieur (38). C'est cependant la première corrélation qui est la plus largement acceptée (42).

De manière globale, le début du Paléocène est marqué par une importante régression marine. Dans toute l'Europe du Nord-Ouest, il cause une lacune de sédimentation pour le Paléocène Inférieur (32). Cette lacune est particulièrement marquée en Belgique où la sédimentation ne reprendra qu'à partir du Danien Supérieur (33). Au Montien (38), une nouvelle phase régressive s'entame et ce pour une longue période, séparant nettement les couches Montiennes, souvent très érodées par l'exposition prolongée, des couches Heersiennes qui les suivent (32). À partir du Heersien, un long épisode transgressif se marque dans les sédiments (38). Il se produit en trois phases dont la première correspond à la transgression Heersienne, au cours de laquelle se déposent les marnes de Gelinden (38). La grande majorité du Paléocène en mer du Nord est donc marqué par une succession de cycle de transgression-régression, créant des étages stratigraphiques généralement bien séparés par des lacunes plus ou moins importantes (32, 33).

Dans la région de Gelinden, la Formation de Heers repose directement sur les calcaires de Maastricht (9). Elle est composée de deux membres, le Membre d'Orp et le Membre de Gelinden. Le premier est aussi stratigraphiquement le plus ancien. Il correspond à une succession de sables

riches en glauconite très perturbés par l'action des vagues. Les sables sont progressivement suivis par des sédiments plus fins indiquant une mer légèrement plus profonde à mesure de l'avancée de la transgression. Cette dernière est marquée par une diminution de la sédimentation détritique au profit des sédiments calciques locaux, plus fins, qui caractérisent le Membre de Gelinden (38).

Le Membre de Gelinden est caractérisé par un important dépôt de marne grise, cassante et compacte et composée à 70 % d'argiles carbonatées et de sable, à grains fins (9). Dans la partie supérieure du membre, ces dépôts s'enrichissent progressivement en glauconites, indiquant la surface d'inondation maximale qui marque la transition vers la régression suivante (38).

D'un point de vue stratigraphique, la sédimentation est cyclique et marquée par une succession de bancs de 0,6 à 1 m d'épaisseur. Ces bancs sont hétérogènes et peuvent être divisés en trois parties : une zone supérieure fortement bioturbée (souvent érodée par les cycles suivants), une zone médiane homogène, contenant quelques bivalves, et une zone inférieure riche en organismes endobenthiques fousseurs, peut-être issus de variations du niveau marin ou de la teneur en argile de l'environnement (9). Le sédiment formant la marne est issu au moins en partie de l'érosion de craies côtières et continentales plus anciennes, ce qui se traduit par la présence de nombreux fossiles de nanoplancton (coccolithes), ainsi que plus rarement du microplancton, comme des dinoflagellés remaniés (9, 38).

D'un point de vue environnemental, cette succession est interprétée comme indiquant d'abord une zone de transgression de très faible profondeur (sables d'Orp), suivie d'un environnement de bassin marin d'eau peu profonde (30 à 40m), à eau calme (marnes de Gelinden). Cette interprétation est confirmée par le type de sédiment et les organismes qui y sont identifiés (mollusques en position de vie, très peu de foraminifères planctoniques, plantes marines, plantes terrestres bien conservées). Il s'agissait probablement d'une baie proche de la côte, alimentée durant au moins une partie de son existence par des apports sédimentaires d'origine fluviale (9, 38). Les plantes de la flore fossile ont probablement été amenées par un fleuve se jetant dans la baie, avant d'être enfouies dans le sédiment boueux. L'association végétale indique un climat modérément chaud et humide (42). En revanche, les associations de spores et les foraminifères à coquille fine indiquent pour leur part un climat plutôt frais, impliquant que les plantes fossiles sont probablement issues d'une communauté de l'intérieur des terres plutôt que côtière (9).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Matériel

Les fossiles végétaux étudiés dans ce mémoire sont issus de la flore de Gelinden, décrite à la fin du XIX^e siècle par Gaston de Saporta et Antoine-Fortuné Marion (35, 36), et non révisés depuis (45). Ces spécimens étaient issus des collections privées du professeur Gustave Dewalque et du comte Georges de Looz. Les documents originaux ne précisent pas les circonstances de récolte, ni les niveaux dans lesquels ils ont été collectés.

Les fossiles de la flore de Gelinden sont dispersés dans les collections de plusieurs institutions, principalement l'Université de Liège (ULiège), l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (IRSNB), l'Université de Louvain (KULeuven), l'Université de Gand (UGent) et le Natural History Museum de Londres. Les spécimens présentés ici sont issus des deux premières collections (IRSNB et ULiège), pour un total de 683 spécimens végétaux observés. On y retrouve principalement des feuilles de Dicotylédones arborescentes (*Dryophyllum*, *Dewalquea*, *Quercus*, etc), ainsi que quelques graines et fragments d'axes végétatifs. Il faut également noter la présence d'une petite proportion de plantes marines, autochtones au lagon de sédimentation.

Les plantes de la flore ont subi durant leur processus de fossilisation une oxydation importante, qui a mené à la disparition des détails les plus fins de la morphologie foliaire et des ichnofossiles d'herbivores et de pathogènes. Ainsi, même les feuilles les mieux conservées qui sont observées dans cette étude ne présentent au mieux que des nervures du 4^e ordre, et seulement sur des aires relativement faibles (planches 1-5). De plus, la majorité des spécimens étudiés sont fragmentaires. Les extrémités sont souvent manquantes, allant parfois jusqu'à la majorité du limbe. Seule une dizaine de feuilles sont complètes sur toutes celles étudiées. Cet état de conservation « imparfait » (par comparaison aux autres sites étudiés pour des sujets similaires) a empêché les auteurs précédents d'identifier précisément de nombreux fragments. Les déterminations s'arrêtent au genre, à la famille, voire sont totalement absente (14).

En ce qui concerne les biais potentiels, il faut tout d'abord noter que, comme de nombreuses autres flores étudiées avant la mise en place de protocoles de collecte stricts, Gelinden présente pro-

bablement un biais de collecte relativement important. Les collecteurs de l'époque avaient souvent tendance à favoriser les fossiles les plus impressionnants (16), d'autant plus qu'une partie des spécimens ont été collectés par les ouvriers travaillant dans la carrière de marne active au 19^e siècle. Le second biais possible concerne l'identification des types de dégâts : la forte oxydation et les degrés de conservation variable ont pu faire disparaître certaines traces ou, au contraire, faire apparaître certains dégâts taphonomiques comme très similaires à certains types de dégâts pathogéniques présents ici, particulièrement certaines petites galles apparaissant en groupe, bien que les critères d'identification limitent ce risque.

Méthode

Les débris végétaux ont été observés une première fois à la loupe binoculaire afin de détecter la présence ou l'absence de dégâts entomologiques ou pathologiques. Puis une deuxième observation a été réalisée pour chaque fossile, afin de déterminer le nombre et les types de dégâts différents. Pour chaque dégât, le numéro de collection, la boîte dans laquelle se trouvait le spécimen, l'identification de Saporta et Marion (s'il était présent), le ou les types de dégâts présents et l'identification qui y est associée ont été notés. L'identification des types de dégâts a été réalisée à l'aide du « Guide to Insect (and Other) Damage Types », version 3.0 (21) et 4.3.1 (24), qui classent les dégâts en leur attribuant un matricule sous la forme DT (Damage type) suivi d'un numéro d'identification. Ces DT sont eux-mêmes rassemblés en groupes plus généraux selon leur nature, les « Functional Feeding Groups » (FFG). On y trouve tout d'abord les broutages par perforation, les broutages des marges, les broutages de surface et la squelettisation, qui sont rassemblés en un groupe plus large, l'alimentation externe. Les autres FFG sont l'alimentation par perçage et succion, les galles, les mines, les prédatons sur les graines, l'oviposition et les dégâts pathogéniques. Un DT a été associé à chaque type de dégât observé, et, en cas d'absence de correspondance pour un type, un nouveau DT a temporairement été créé.

Les dégâts qui nous intéressent dans cette étude sont ceux qui ont été causés pendant que les fragments étaient toujours sur la plante mère. Afin de les distinguer des pseudointeractions, produites par des organismes se déplaçant sur et sous le spécimen après dispersion (29), plusieurs critères sont recherchés : la présence d'une bordure de réaction indiquant une réaction des tissus vivants face à l'agression, une intrusion de la nervation, une stéréotypisation des traces d'un même type (1) ainsi qu'un développement suivant plus ou moins les structures foliaires majeures, princi-

palemment pour les galles et les mines (29, 30). Les fragments d'origine aquatique (*Posidonia* et *Zostera*) ont également été observés pour rechercher des traces partagées avec les fragments terrestres, et qui seraient donc d'origine post-dépôt. Ces fragments ne sont cependant pas inclus dans les analyses statistiques, qui ne concernent que la flore terrestre, et risquerait donc d'être faussées par leur inclusion.

Afin de limiter les dégâts associés à des taxons inconnus, ce qui risquerait de fausser les analyses, il a été décidé d'utiliser des noms morphotypiques plutôt que les noms taxonomiques attribués par Saporta et Marion. Cette approche a le double avantage de permettre de catégoriser une grande partie des spécimens inconnus et de ne pas utiliser les taxons potentiellement rendus obsolètes par les avancées de la phylogénie. Cette approche est pour cela utilisée dans de nombreuses autres études du même type (1, 7, 8, 16, 17, 44). Les différents morphotypes ont été définis en utilisant le « Manual of Leaf Architecture - Morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms » (2), également utilisé pour déterminer des morphotypes dans les autres études similaires (1, 8, 16, 44, 48, 49). Pour chaque morphotype, un holomorphotype a été sélectionné, en favorisant les spécimens présentant un limbe aussi entier que possible et une bonne conservation des structures foliaires, particulièrement les nervures d'ordre supérieur. Les morphotypes ont été nommés via un matricule en GL (pour Gelinden), et sont globalement basés, si possible, sur les taxons originaux décrits par Saporta et Marion, bien que certains spécimens soient classés dans un autre morphotaxon que celui correspondant à leur taxon originel.

Les spécimens ont été pris en photo avec un appareil Canon et traitées via Adobe Photoshop CC version 2015 et Adobe Illustrator CC version 2015. Les analyses statistiques ont été réalisées sur R, version 64 bit 3.6.3. La diversité des types de dégâts ainsi que leur abondance ont été analysées (37). Plus précisément, les proportions de spécimens endommagés ont été mesurées au sein de la flore globale, mais également pour chaque morphotype. Les valeurs pour chaque morphotype ont également été ajustées pour tenir compte de l'abondance du morphotype dans la flore, certains d'entre eux n'étant représentés que par quelques spécimens. L'abondance des types a également été mesurée en fonction des morphotypes foliaires concernés, pour rechercher de potentielles spécialisations, à l'échelle de l'espèce (fig. 1 a) ainsi qu'à l'échelle du genre (fig. 1 b). Des mesures de diversité alpha ont été réalisées pour comparer la communauté de Gelinden à celle de Menat.

RÉSULTATS

Morphotypes foliaires

La table 1 rassemble les résultats principaux en termes d'étude des morphologies foliaires. Un total de 31 morphotaxons ont été déterminés, dont 2 ne correspondent à aucun taxon identifié dans la flore. Les morphotypes GL-02 et GL-10 domine largement l'assemblage. Ils correspondent respectivement à *Dryophyllum dewalquei* et *Dewalquea gelindenensis*, avec respectivement 26,79 % et 25,11 % de la flore totale. La vaste majorité des taxons, et donc des morphotypes correspondants, appartiennent aux Dicotylédones, à l'exception de GL-17 (*Chamaecyparis belgica*, Coniferales) et GL-31 (peut-être *Zamites sp.*, Cycadales).

Type de dégâts

Au total, 41 types de dégâts ont été répertoriés au sein du matériel étudié. Selon la classification du guide utilisé pour identifier les types de dégâts (21, 24), la majorité des dégâts présents sont des galles, qui représentent 17 types sur 41, viennent ensuite les traces de pathogènes, de broutage par perforation et de broutage des marges (5 types chacun), les traces de piqûre par des appendices piqueurs suceurs (4 types chacun), les dégâts d'oviposition et les mines (2 types) et les broutages de surface (1 type).

Dans la partie suivante, nous allons détailler chaque type de dégât et en fournir une brève description. Chaque type est accompagné d'une illustration photographique de l'occurrence la mieux préservée. Dans les cas où cela a été possible, une interprétation des taxons herbivores à l'origine du dégâts accompagne la description. Un résumé des types de dégâts et des DT/FFG qui leurs sont associés est repris dans la table 2.

Type 1 (planche 6, 32) : 2 occurrences dans la flore, sur GL-03, et un spécimen non identifié. Il s'agit de galles circulaires en dépression, qui mesurent entre 1 et 2 millimètres de diamètre, avec un dôme central représentant plus ou moins un tiers à une moitié du diamètre total de la trace. Ce type n'a pas de correspondance nette dans le guide de Labandeira *et al.* (21, 24). Le matricule DT407 lui a donc temporairement été attribué. Les traces sont très nombreuses, et dispersées sur tout le limbe foliaire.

- ◆ Interprétation : ces traces sont très similaires à celles que l'on observe chez les galles

Table 1 : liste des différents morphotypes représentés dans la flore, accompagnés du ou des noms taxonomiques correspondants aux spécimens présentés, attribués par Saporta et Marion dans les publications originales (17). Pour chaque morphotype, le pourcentage de spécimens dans la flore est indiqué avec le nombre brut entre parenthèses, ainsi que la photographie de l'holomorphotype.

| Nom | Taxon correspondant | Proportion de la flore | Photographies |
|-------|--|------------------------|---------------|
| GL-01 | <i>Cocculus sp.</i> | 1,07 % | Planche 1, 1 |
| GL-02 | <i>Dryophyllum dewalquei</i> | 26,79 % | Planche 1, 2 |
| GL-03 | <i>Celastrphyllum benedenii</i> | 1,83 % | Planche 1, 3 |
| GL-04 | <i>Quercus diplodon</i> | 6,39 % | Planche 1, 4 |
| GL-05 | <i>Dryophyllum curticellense</i> | 8,37 % | Planche 1, 5 |
| GL-06 | <i>Cinnamomum sezannesne</i> | 0,76 % | Planche 2, 6 |
| GL-07 | <i>Comptonia sp.</i> | 0,15 % | Planche 2, 7 |
| GL-08 | <i>Dryophyllum laxinervae</i> | 2,13 % | Planche 2, 8 |
| GL-09 | <i>Daphnogene sp., Sterculia sp. et Zizyphus rematidens</i> | 1,22 % | Planche 2, 9 |
| GL-10 | <i>Dewalquea gelindenensis</i> | 25,11 % | Planche 2, 10 |
| GL-11 | <i>Celastrphyllum belgicum & Celastrophyl- lum reticulatum</i> | 0,46 % | Planche 2, 11 |
| GL-12 | <i>Aralia venulosa</i> | 1,67 % | Planche 3, 12 |
| GL-13 | <i>Dewalquea aquisgranensis</i> | 0,76 % | Planche 3, 13 |
| GL-14 | <i>Benitzia minima</i> | 0,3 % | Planche 3, 14 |
| GL-15 | <i>Aralia looziana</i> | 0,46 % | Planche 3, 15 |
| GL-16 | <i>Dillenia palaeocenica</i> | 0,46 % | Planche 3, 16 |
| GL-17 | <i>Chamaecyparis belgica</i> | 1,07 % | Planche 3, 17 |
| GL-18 | <i>Salix longinqua</i> | 0,61 % | Planche 3, 18 |
| GL-19 | <i>Viburnum vitifolium</i> | 0,46 % | Planche 4, 19 |
| GL-20 | <i>Laurus omalii</i> | 1,52 % | Planche 4, 20 |
| GL-21 | <i>Laurus heersiensis</i> | 0,3 % | Planche 4, 21 |
| GL-22 | <i>Quercus loozi</i> | 1,07 % | Planche 4, 22 |
| GL-23 | <i>Quercus odontophylla</i> | 0,76 % | Planche 4, 23 |
| GL-24 | <i>Quercus parceserrata</i> | 1,98 % | Planche 4, 24 |
| GL-25 | <i>Quercus palaeodrys</i> | 7,31 % | Planche 4, 25 |
| GL-26 | <i>Litsaea elatinervis</i> | 0,46 % | Planche 5, 26 |
| GL-27 | <i>Litsaea expansa</i> | 0,15 % | Planche 5, 27 |
| GL-28 | <i>Mac-Clintockia heersiensis</i> | 0,15 % | Planche 5, 28 |
| GL-29 | <i>Celastrphyllum crepini</i> | 0,46 % | Planche 5, 29 |
| GL-30 | Non identifié, possiblement Piperaceae | 0,3 % | Planche 5, 30 |
| GL-31 | Non identifié, peut-être <i>Zamites sp.</i> | 0,3 % | Planche 5, 31 |
| GL-U | Spécimens trop endommagés ou incertains | 4,87 % | |

discoïdes ou les cicatrices de galles des guêpes parasites de la tribu des Cynipini (25). Cependant, ce clade n'est avéré que depuis l'Oligocène dans le registre fossile, et est exclusivement associé aux Fagacées, depuis au moins le Miocène Moyen, avec une origine et une diversification actuellement assumée pendant l'Éocène (27). Leur présence à Gellinden est extrêmement improbable. Elle indique qu'il s'agit probablement d'un taxon différent, peut-être un autre membre de la famille des Cynipidae, issue elle du Crétacé, ayant développé des mines similaires (27).

Type 2 (planche 6, n° 33) : une seule occurrence dans la flore, sur un spécimen non identifié. Il s'agit d'une mine légèrement sinueuse, de largeur croissante, de 1 à 4 mm, démarrant depuis la nervure principale puis continuant vers la marge, avec une chambre terminale oblongue bien marquée (5 x 8 mm), qui est plus oxydée que le reste de la mine. Ce type est identifié comme DT65.

Type 3 (planche 6, n° 34) : 2 occurrences dans la flore, sur GL-02 et GL-10. Il s'agit de marques circulaires de succion, faisant 1 à 2 mm de diamètre, entourée d'une fine bordure de réaction nette, elle-même entourée d'un halo de tissus plus clairs. Ces traces sont toutes contingentes aux marges. Ce type est identifié comme DT290. Ces marques sont très similaires à celles laissées par les cochenilles femelles lorsqu'elles s'accrochent à leur plante hôte.

Type 4 (planche 6, n° 35) : 3 occurrences dans la flore, sur GL-01, GL-02 et GL-25. Il s'agit de broutage de surface, sous la forme d'une à plusieurs zones polylobées claires, d'approximativement 5 x 5 mm, à bordure de réaction sombre et bien marquée mais légèrement diffuse. La ou les traces sont placées à différents endroits du lobe, mais toujours proches d'une nervure majeure (primaire ou secondaire). Ce type est identifié comme DT30.

Type 5 (planche 6, n° 36) : 5 occurrences dans la flore, sur GL-05, GL-08, GL-10 et GL-12. Il s'agit de broutages des marges, profonds et longilignes (rapport longueur-largeur d'au moins 1,5/1), 3 à 6 mm de longueur, très fine bordure de réaction assombrie. Ils sont dirigés invariablement vers la nervure principale depuis la marge. Ce type est identifié comme DT15.

Type 6 (planche 6, n° 37) : 3 occurrences dans la flore, sur GL-04, GL-10 et GL-25. Il s'agit de broutages des marges, profonds et larges (rapport longueur-largeur de moins de 1,5/1), 7 à 15

mm de longueur, très fine bordure de réaction assombrie. Ils sont dirigés invariablement vers la nervure principale depuis la marge. Ce type est identifié comme DT340.

Type 7 (planche 6, n° 38) : 22 occurrences dans la flore, sur GL-01, GL-02, GL-04, GL-05, GL-10, GL-13 et GL-25. Il s'agit de dégâts pathogéniques, sous la forme de marques arrondies de petite taille (1 mm et moins), sans relief, plus sombres que le tissu environnant, rassemblées en cluster localisés, voir en amas multilobés faisant jusqu'à plusieurs centimètres. Ces traces ne présentent pas de localisation préférentielle sur le limbe foliaire. Ce type est identifié comme DT263.

Type 8 (planche 6, n° 39) : 10 occurrences dans la flore, sur GL-02, GL-10, GL-24 et GL-25. Il s'agit de dégâts pathogéniques, sous la forme de marques arrondies de petite taille (1 mm et moins), sans relief, plus sombres que le tissu environnant, rassemblées en cluster localisés (mais pas en amas) faisant jusqu'à plusieurs centimètres. Ces traces ne présentent pas de localisation préférentielle sur le limbe foliaire. Ce type est identifié comme DT388.

Type 9 (planche 6, n° 40) : 3 occurrences dans la flore, sur GL-02, GL-04 et GL-24. Il s'agit de larges galles circulaires, faisant 5 à 12 mm de diamètre, uniformément plus sombres que le tissu environnant, à bordure diffuse et mal définie. La nervation foliaire est toujours visible au sein de la galle. Les traces sont contingentes à la nervure principale et chevauchant une nervure secondaire. Ce type est identifié comme DT189.

Type 10 (planche 6, n° 41) : une occurrence dans la flore, sur GL-04. Il s'agit de broutage par perforation oblongue, 3 x 2 mm, présentant une fine bordure de réaction sombre et bien définie. Les traces sont situées très proches de la marge, orientées dans le sens de la nervation. Ce type est identifié comme DT64.

Type 11 (planche 6, n° 42) : 2 occurrences dans la flore, sur GL-03 et GL-10. Il s'agit de traces de perforation et de succion, suite de petites marques circulaires, faisant moins de 1 mm de diamètre, formant une file longiligne et régulière. Ces traces ne présentent pas de position privilégiée sur le limbe. Ce type est identifié comme DT138.

Type 12 (planche 6, n° 43) : 2 occurrences dans la flore, sur GL-10 et GL-30. Il s'agit d'un broutage des marges très profond et étendu, à bordure de réaction sombre, diffuse mais très margée, large de presque 1mm. La majorité du broutage est située dans la partie supérieure du limbe, et atteint la nervure primaire en plusieurs point, sans que cette dernière ne soit broutée. Ce type est identifié comme DT395.

Type 13 (planche 6, n° 44) : 2 occurrences dans la flore, sur GL-10 et sur un spécimen inconnu. Il s'agit d'une galle circulaire, qui mesure entre 4 et 6 mm de diamètre, et qui présente un relief irrégulier sur sa surface, ainsi que ce qui pourrait être une chambre centrale. La trace est adjacente à la nervure primaire. Ce type est identifié comme DT145.

Type 14 (planche 6, n° 45) : 13 occurrences dans la flore, sur GL-02, GL-05, GL-10 (en majorité) et GL-13. Il s'agit de broutages des marges plus ou moins profonds, de forme semi-circulaire et qui mesurent entre 3 et 10 mm de diamètre. Leur limite est irrégulière et leur bordure de réaction nette, fine et sombre. Ces traces ne présentent pas de position préférentielle le long de la marge, aucun broutage n'atteint la nervure centrale. Ce type est identifié comme DT12.

Type 15 (planche 6, n° 46) : 5 occurrences dans la flore, sur GL-02, GL-05, GL-12, GL-24, GL-25. Il s'agit de broutages des marges plus ou moins profonds, de forme semi-circulaire, qui mesurent entre 3 et 7 mm de diamètre. Leur limite est très irrégulière et sans bordure de réaction bien définie. Ces traces ne présentent pas de position préférentielle le long de la marge, aucun broutage n'atteint la nervure centrale. Ce type est identifié comme DT200.

Type 16 (planche 6, n° 47) : 2 occurrences dans la flore, sur GL-02. Il s'agit de traces de perforation et succion, sous la forme de zones ovoïdes localisées, à l'aspect écailleux oxydé et mesurant entre 7 et 10 mm de long. Les zones sont situées à cheval sur une nervure secondaire. Ce type est identifié comme DT165.

Type 17 (planche 7, n° 48) : 15 occurrences dans la flore, sur GL-02, GL-03, GL-04, GL-05, GL-10, GL-12, GL-29 et des spécimens inconnus. Il s'agit de galles circulaires en relief, à forme de plateau et faisant moins de 1 mm. Elles sont plus oxydées que le tissu environnant et ma-

majoritairement rassemblées en amas polylobés localisés, qui font jusqu'à plusieurs centimètres. Ces traces n'ont pas d'emplacement préférentiels sur la feuille. Ce type est identifié comme DT125.

Type 18 (planche 7, n° 49) : 13 occurrences dans la flore, sur GL-02, GL-05, GL-10, GL-25 et un spécimen inconnu. Il s'agit de galles circulaires en relief, à forme de dôme et faisant moins de 1 mm. Elles sont plus oxydées que le tissu environnant et sont majoritairement rassemblées en groupes localisés, mais pas en amas. Pas d'emplacement préférentiels sur la feuille. Ce type est identifié comme DT80.

Type 19 (planche 7, n° 50) : 10 occurrences dans la flore, sur GL-02, GL-04, GL-10, GL-19 et GL-25. Il s'agit d'amas de galles très oxydées, larges (jusqu'à plusieurs centimètres), de forme très irrégulière. Il n'y a pas de galles solitaires. Les amas sont très localisés, toujours disposés autour des nervures majeures, surtout la nervure primaire. Ce type est identifié comme DT354.

Type 20 (planche 7, n° 51) : 3 occurrences dans la flore, sur GL-10 uniquement. Il s'agit de galles circulaires sans relief, qui sont plus oxydées que le tissu environnant, à bordure de réaction sombre et diffuse mais très bien marquée. Ces galles sont rassemblées en groupes plus ou moins lâches et importants ; un seul de ces groupes est présent par limbe. Ce type n'a pas de correspondance nette dans le guide de Labandeira *et al.* (21, 24), si ce n'est une ressemblance superficielle avec DT382, le matricule DT408 lui a donc été attribué.

Type 21 (planche 7, n° 52) : 4 occurrences dans la flore, sur GL-02, GL-04 et GL-25. Il s'agit de dégâts d'origine pathogénique, apparaissant sous la forme d'une large zone mal délimitée, couverte de fins motifs arborescents et chaotiques, rappelant les nervures d'ordre supérieur. Cette trace correspondrait possiblement à la trace du filet fongique d'un champignon épiphyllé. Ce type n'a pas de correspondance nette dans le guide de Labandeira *et al.* (21, 24), si ce n'est une ressemblance superficielle avec DT334, le matricule DT409 lui a donc été attribué.

Type 22 (planche 7, n° 53) : une occurrence dans la flore, sur GL-03. Il s'agit de larges galles ovoïdes en dépression profonde, qui sont plus oxydées que le tissu environnant, et à bordure de réaction sombre et diffuse, mais bien marquée. Ces galles sont situées sur la nervure principale, proches les unes des autres. Ce type est identifié comme DT279.

Type 23 (planche 7, n° 54) : 6 occurrences dans la flore, sur GL-02, GL-04, GL-10 et GL-25. Il s'agit de broutages par perforations ovales, qui mesurent entre 3 et 5 mm de long, et ne présentent pas de bordure de réaction bien définie. Ces traces ne présentent pas d'emplacement préférentiel sur la plante. Les traces sont rassemblées en groupes de 2 à 6 perforations. Ce type est identifié comme DT02.

Type 24 (planche 7, n° 55) : une occurrence dans la flore, sur un spécimen non identifié, qui est possiblement un axe plutôt qu'une feuille. Il s'agit de larges galles en relief hémisphérique, faisant environ 7 mm de diamètre, et qui sont nettement séparées du tissu environnant. Les galles sont disposées en file sur toute la longueur du spécimen. Ce type est identifié comme DT87.

Type 25 (planche 7, n° 56) : 3 occurrences dans la flore, sur GL-02 et GL-10. Il s'agit de marques d'oviposition sous la forme d'une trace très allongée en relief, qui s'étend sur une partie plus ou moins importante de la nervure principale. Ce type est identifié comme DT216.

Type 26 (planche 7, n° 57) : 3 occurrences dans la flore, sur GL-06 et GL-12. Il s'agit de galles lancéolées, formées par un épaississement de la nervure principale. Elles sont très oxydées par rapport au tissu environnant. Leur taille est très variable, allant de 5 à environ 15 mm, leur rapport longueur/largeur est d'environ 4/1. Ce type est identifié comme DT335.

Type 27 (planche 7, n° 58) : une occurrence dans la flore, sur GL-02. Il s'agit d'une galle elliptique mesurant 3 mm de long par 1,5 mm de large, située sur la nervure principale sans réellement la déformer. Ce type est identifié comme DT241.

Type 28 (planche 7, n° 59) : une occurrence dans la flore, sur GL-12. Il s'agit d'une fine mine irrégulière et peu serpentine, dont la largeur est croissante, allant de moins de 0,5 mm à 1 mm, et qui est plus oxydée que le tissu environnant. La mine démarre d'un point proche de la nervure principale, remonte vers l'apex avant de couder, de traverser la nervure principale et de redescendre vers la base jusqu'à la chambre terminale, cordiforme (4 mm de long par 2 mm de large) et plus claire que le tissu environnant. Ce type est identifié comme DT41.

- ◆ **Interprétation** : cette mine est très probablement associée à des larves de Lépidoptères, et est plus précisément très similaire à ce que l'on observe chez les Microlépidoptères Nepticulidae et Gracillariidae (8).

Type 29 (planche 7, n° 60) : une occurrence dans la flore, sur GL-02. Il s'agit d'une galle large, faisant 4 à 5 mm de diamètre, en dépression, et qui apparaît directement adjacentes à la nervure principale. Les galles sont très localisées et situées au même niveau sur la nervure. Ce type est identifié comme DT254.

Type 30 (planche 7, n° 61) : 4 occurrences dans la flore, sur GL-05, GL-10 et GL-25. Il s'agit de marques d'oviposition sous la forme de petites traces circulaires claires (faisant moins de 1 mm). Ces traces sont organisées en structures ellipsoïdes irrégulières ou en files, de tailles variables. Ces groupes ne présentent pas d'emplacement préférentiel sur le limbe. Ce type est identifié comme DT245.

Type 31 (planche 7, n° 62) : 6 occurrences dans la flore, sur GL-08, GL-10, GL-24, GL-25 et GL-26. Il s'agit de galles circulaires très oxydées par rapport au tissu environnant, mesurant entre 2 et 3 mm de diamètre. Ces galles ne présentent pas d'emplacement préférentiel sur le limbe. Une à deux galles sont présentes par spécimen, et elles ne sont pas forcément adjacentes. Ce type est identifié comme DT188.

Type 32 (planche 7, n° 63) : 3 occurrences dans la flore, sur GL-10, GL-13 et GL-30. Il s'agit d'une galle circulaire, mesurant entre 3 et 5 mm de diamètre. Elle est de couleur proche du tissu environnant, et est entourée d'une bordure de réaction sombre et bien marquée, bien que diffuse, et assez large (jusqu'à 2 mm). Cette galle ne présente pas d'emplacement préférentiel sur la feuille. Ce type est identifié comme DT110.

Type 33 (planche 8, n° 64) : 3 occurrences dans la flore, sur GL-12 et GL-25. Il s'agit de broutages par perforations en larges zones, de taille et de forme variables. Ces perforations sont toujours situées dans le tissu séparant les nervures secondaires, et toujours adjacentes à la nervure primaire. Ce type est identifié comme DT78.

Type 34 (planche 8, n° 65) : 4 occurrences dans la flore, sur GL-08, GL-10, GL-22 et sur un spécimen inconnu. Il s'agit de galles circulaires à ovoïdes, en dépression et qui mesurent environ 2 mm de diamètre. Elles sont plus oxydées que le tissu environnant, et sont rassemblées en groupes localisés. Ces galles ne présentent pas d'emplacement préférentiel sur la feuille. Ce type est identifié comme DT303.

Type 35 (planche 8, n° 66) : 2 occurrences dans la flore, sur GL-01 et GL-25. Il s'agit de traces de perforation et succion sous la forme de multiples marques circulaires noires extrêmement petites (approximativement 0,1 mm de diamètre). Elles sont concentrées à la périphérie directe des nervures majeures. Ce type est identifié comme DT281.

Type 36 (planche 8, n° 67) : 5 occurrences dans la flore, sur GL-10 (en majorité) et GL-12 (une seule occurrence). Il s'agit de broutage par perforation circulaire très nette, qui mesure entre 3 et 5 mm de diamètre, à bordure irrégulière. Une seule trace est présente par spécimen, et est toujours située relativement proche de la nervure primaire. Ce type n'a pas de correspondance évidente dans le guide de Labandeira *et al.* (21, 24), si ce n'est une ressemblance légère avec DT04, mais la nature solitaire du dégât et l'irrégularité de la bordure le rendent suffisamment différent, le matricule DT410 lui a donc été attribué.

Type 37 (planche 8, n° 68) : 7 occurrences dans la flore, sur GL-02 (en majorité), GL-10 et GL-15. Il s'agit de galles sombres, de petite taille (entre 0,5 et 1mm de diamètre), nettement séparées les unes des autres et dispersées sur l'ensemble du limbe foliaire, elles ne sont jamais réellement localisées. Les galles se cantonnent au tissu internervural, bien que certaines soient adjacentes aux nervures majeures. Ce type est identifié comme DT32.

Type 38 (planche 8, n° 69) : 2 occurrences dans la flore, sur GL-02 et GL-10. Il s'agit de dégâts d'origine pathogénique, apparaissant sous la forme de zones plus ou moins rectangulaires claires, avec une bordure de réaction plus sombre, diffuse et peu marquée. Ces traces ne présentent pas de localisation préférentielle sur le limbe, les traces chevauchent les nervures primaires. Ce type est identifié comme DT334.

Type 39 (planche 8, n° 70) : 2 occurrences dans la flore, toujours sur GL-10. Il s'agit de broutages par perforations circulaires, mesurant environ 1 mm de diamètre. Ces perforations sont nettement délimitées et organisées en files plus ou moins régulières. Elles sont très localisées. Ce type est identifié comme DT06.

Type 40 (planche 8, n° 71) : une occurrence dans la flore, sur GL-19. Il s'agit d'une galle en relief, de forme irrégulière mais bien délimitée, très large (12 mm de long par 7 mm de large), et qui est très oxydée par rapport au tissu environnant. La galle est attachée à une nervure secondaire. Ce type est identifié comme DT289.

Type 41 (planche 8, n° 72) : une occurrence dans la flore, sur un spécimen inconnu. Il s'agit de dégâts pathogéniques, voire d'origine environnementale, apparaissant sous la forme de déformations très marquées du tissu foliaire, localisées proche de la marge. Ce type n'a pas de correspondance évidente dans le guide de Labandeira *et al.* (21, 24), si ce n'est une ressemblance très légère avec DT375, le matricule DT411 lui a donc été attribué.

Analyses statistiques

Au total, 167 spécimens de la flore terrestre présentent des dégâts, soit 25,54 %. Parmi ces spécimens endommagés, la vaste majorité (155) ne présentent qu'un seul type de dommages. Seules 12 feuilles présentent deux types de dommages. Aucune occurrence ne présente trois ou plus de trois types de dommages. Le ratio de spécimens endommagés varie beaucoup plus lorsqu'on s'intéresse aux morphotypes individuellement, avec des valeurs extrêmes allant de 0 à 100 %. Cela est principalement dû au fait que beaucoup de morphotypes ne sont représentés que par une poignée de spécimens, voire un seul, ce qui ne permet pas d'estimer précisément le taux d'herbivorie. Si l'on se limite aux morphotypes possédant au moins 3 spécimens, on observe que celui présentant la plus grande proportion de dégâts est GL-19, avec 66,6 % (2 spécimens endommagés sur 3), suivi de GL-12, avec 54,5 % (6 spécimens sur 11), de GL-24, avec 46,2 % (6 spécimens sur 13), et de GL-01, avec 42,9 % (3 spécimens sur 7). Les morphotypes GL-09, GL-11, GL-16, GL-17, GL-18, GL-20 et GL-23 ne présentent aucune occurrence de dégâts, bien que possédant tous 3 ou plus de 3 spécimens dans la flore. Tous les morphotypes présentant des dégâts correspondent à des taxons classés dans le groupe des Dicotylédones.

1Du point de vue de la spécificité (table 2), on observe que les types de dégâts 4, 5, 7, 8, 14, 15, 17, 18, 19, 23, 30, 31, 34 et 37 sont de toute évidence de nature généraliste, avec des occurrences nombreuses sur au moins 3 morphotypes différents n'appartenant pas au même genre ou à la même famille, l'indice de spécificité de 1 leur a été attribué, indiquant une très faible spécificité (21, 24). Les dégâts clairement spécifiques sont par contre beaucoup plus rares. Seuls les types 20 et 39 sont limités à un seul morphotype avec plus d'une seule occurrence, indiquant une véritable spécialisation, et donc un indice de 3. Les dégâts ne présentant qu'une seule occurrence ont également reçu un indice de spécificité de 3, car, bien qu'affirmer cela avec si peu d'échantillons soit incertain, la vaste majorité de ces dégâts sont des mines et des galles, généralement très spécifiques (47, 49).

Plusieurs types de dégâts apparaissent sur 2 morphotypes uniquement. Dans le cas où suffisamment d'occurrences se trouvent sur chaque morphotype, on peut supposer qu'il s'agit d'une trace généraliste, mais il y a des exceptions. L'un des deux morphotypes concernés peut en réalité être GL-U, le morphotype inconnu, indiquant un spécimen trop endommagé ou incomplet. Il ne peut donc être affirmé avec certitude qu'il s'agisse d'un cas généraliste, un indice *i* pour « incertain » lui a donc été donné. Ensuite, il est possible que les dégâts ne se retrouvent que sur des morphotypes correspondants à des taxons proches (même genre ou même famille), auquel cas on leur associe l'indice de 2, correspondant à une spécificité intermédiaire. Enfin, il est possible qu'un type de dégâts soit présent en vaste majorité sur un seul morphotype, mais présente une occurrence sur un autre, correspondant à un taxon plus ou moins éloigné. Le seul cas correspondant est le type 36, avec 4 occurrences sur GL-10 (*Dewalquea gelindenensis*) et une seule sur GL-12 (*Aralia venulosa*). Comme le dégât en question reste particulièrement stéréotypé, ce qui est généralement indicateur d'une certaine spécialisation, l'indice 2 lui a été attribué.

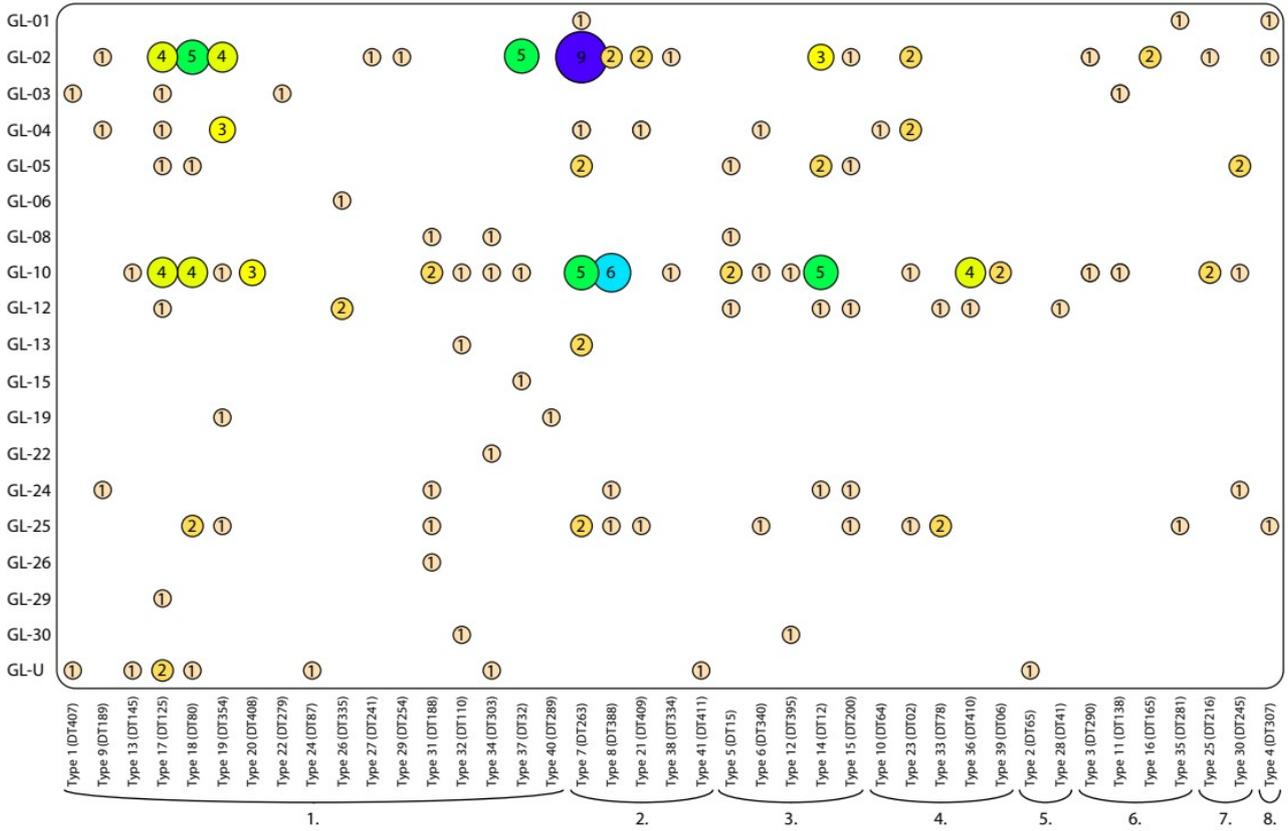


Fig. 1 a.

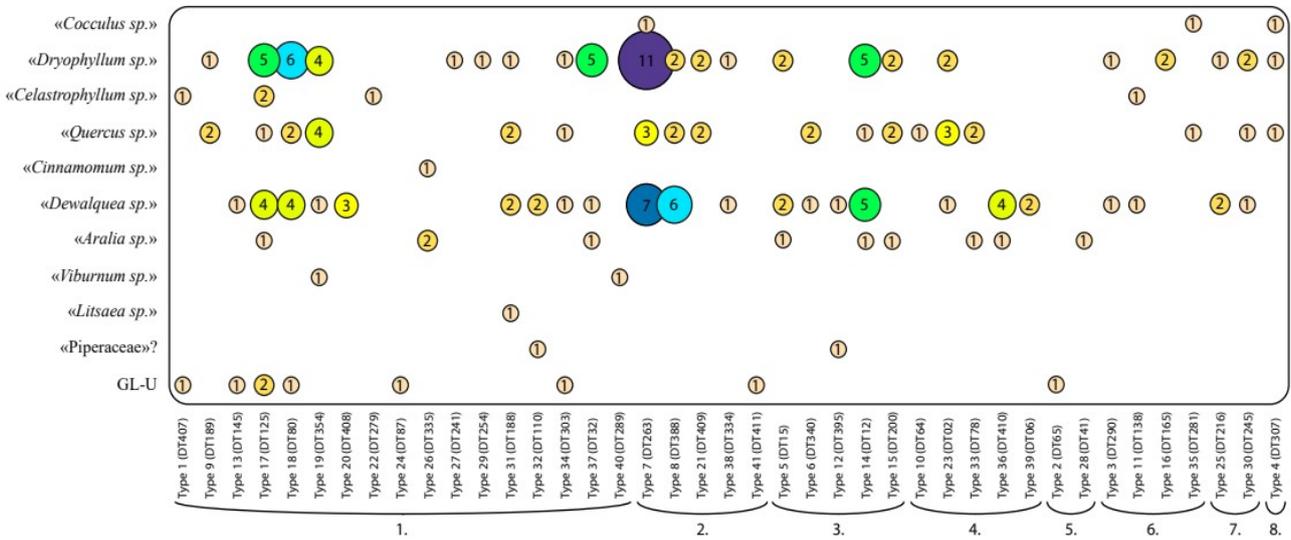


Fig. 1 b.

Figure 1 : abondances de chaque type de dégâts selon les morphotypes foliaires (a) et selon les genres définis par Saporta et Marion (35, 36) (b). 1. Galle ; 2. Pathogènes ; 3. Broutages des marges ; 4. Broutages par perforation ; 5. Mines ; 6. Perforation/succion ; 7. Dégâts d'oviposition ; 8. Broutages de surface

Table 2 : liste des types de dégâts, accompagnés des DT correspondants selon Labandeira *et al.* (21, 24), du FFG correspondant et de l'indice de spécificité. Pour les types plus spécialisés, le taxon ou le groupe hôte sont également indiqués entre parenthèse.

| Type | DT | Functional feeding groups | Spécificité |
|------|-----|---------------------------|--|
| 1 | 407 | Galle | i |
| 2 | 65 | Mine | 3 ? (inconnu) |
| 3 | 290 | Perforation et succion | 1 |
| 4 | 30 | Broutage de surface | 1 |
| 5 | 15 | Broutage des marges | 1 |
| 6 | 340 | Broutage des marges | 1 |
| 7 | 263 | Pathogène | 1 |
| 8 | 388 | Pathogène | 1 |
| 9 | 189 | Galle | 2 (Fagaceae) |
| 10 | 64 | Broutage par perforation | 3 (<i>Quercus dipلودon</i>) |
| 11 | 138 | Perforation et succion | 1 |
| 12 | 395 | Broutage des marges | 1 |
| 13 | 145 | Galle | i |
| 14 | 12 | Broutage des marges | 1 |
| 15 | 200 | Broutage des marges | 1 |
| 16 | 165 | Perforation et succion | 3 (<i>Dryophyllum dewalquei</i>) |
| 17 | 125 | Galle | 1 |
| 18 | 80 | Galle | 1 |
| 19 | 354 | Galle | 1 |
| 20 | 408 | Galle | 3 (<i>Dewalquea gelindenensis</i>) |
| 21 | 409 | Pathogène | 2 (Fagaceae) |
| 22 | 279 | Galle | 3 ? (<i>Celastrophyllum benedenii</i>) |
| 23 | 2 | Broutage par perforation | 1 |
| 24 | 87 | Galle | 3 (inconnu) |
| 25 | 216 | Oviposition | 1 |
| 26 | 335 | Galle | 1 |
| 27 | 241 | Galle | 3 (<i>Dryophyllum dewalquei</i>) |
| 28 | 41 | Mine | 3 (<i>Aralia venulosa</i>) |
| 29 | 254 | Galle | 3 (<i>Dryophyllum dewalquei</i>) |
| 30 | 245 | Oviposition | 1 |
| 31 | 188 | Galle | 1 |
| 32 | 110 | Galle | 1 |
| 33 | 78 | Broutage par perforation | 1 |
| 34 | 303 | Galle | 1 |
| 35 | 281 | Perforation et succion | 1 |
| 36 | 410 | Broutage par perforation | 2 |
| 37 | 32 | Galle | 1 |
| 38 | 334 | Pathogène | 1 |
| 39 | 6 | Broutage par perforation | 3 (<i>Dewalquea gelindenensis</i>) |
| 40 | 289 | Galle | 3 (<i>Viburnum vitifolium</i>) |
| 41 | 411 | Pathogène | 3 (inconnu) |

DISCUSSION

Les interactions plantes-insectes, bien qu'il s'agisse d'un champ d'étude relativement nouveau (22), ont déjà été le sujet de nombreuses études. Ces études ont été réalisées sur des flores situées partout dans le monde et remontant jusqu'au Dévonien Inférieur (22). Dans le cas du Paléocène cependant, les flores étudiées sont cantonnées au continent américain et dans une moindre mesure à l'Europe. On retrouve ainsi 11 sites étudiés en Amérique du Nord, les flores Paléocènes conservées y étant plus abondantes (48, 49), avec deux sites en Amérique du Sud (7, 8) et en Europe (44).

On peut comparer les interactions plantes-insectes de la flore de Gelinden à celles observées dans ces sites d'époque similaire. L'un des principaux sites du Paléocène en Europe, et le seul sur lequel une étude du même type a été conduite, est celui de Menat, en France. L'âge de cette localité a été souvent discuté. Cette dernière a d'abord été associée au Thanétien sur base de l'analyse géochimique d'intrusions basaltiques (45). Des estimations plus récentes, basées sur la biostratigraphie du primate *Plesiadapis insignis*, ainsi que de nouvelles analyses géochimiques, lui attribuent plutôt un âge Sélandien, aujourd'hui largement accepté (42).

Menat est caractérisé par un environnement de dépôt lacustre dans un maar (lac volcanique). Il est constitué par des schistes argileux finement laminés et riches en matière organique (45). Ces conditions ont permis une très bonne conservation des organismes, dont une flore très importante (42). Les interactions plantes/insectes y ont été étudiées par Wappler *et al.* (2009) (44).

La flore de Menat présente une diversité végétale très importante, avec 76 espèces de dicotylédones sur 792 spécimens observés, ce qui est supérieur à la majorité des localités contemporaines connues (44). À Gelinden, on observe seulement 31 morphotypes (34 espèces si l'on se reporte aux identifications de Saporta et Marion (35, 36)), et ce pour des échantillons de taille similaire, puisque 654 spécimens terrestres y ont été étudiés. Les interactions présentes à Menat montrent une diversité très proche de celle de Gelinden, avec 39 types différents enregistrés (44) contre 41. En termes de FFG, on y retrouve en majorité des broutages par perforation et des galles, avec 9 types chacun, suivis des broutages des marges, avec 7 types, des mines, avec 6 types, la squelettisation et les broutages de surface avec 3 types chacun et enfin 2 types de dégâts environne-

mentaux. Au total, les spécimens endommagés représentent 30 % de la flore de Menat (44) ce qui est proche de ce que l'on observe à Gelinden (25,54 % de spécimens endommagés). Les deux flores européennes présentent donc une richesse très similaire du point de vue des interactions.

Le genre *Dryophyllum* est présent dans les deux localités. Il représente la première espèce en termes d'abondance à Gelinden et la seconde après *Corylus* (absent à Gelinden) à Menat. Lorsque l'on restreint l'analyse à ce seul taxon, on observe des indices de diversité relativement similaires et même légèrement plus élevés à Gelinden. Il faut cependant noter que *Dryophyllum* y représente une plus grande proportion de la flore. Les nombres de types de dégâts pour 100 spécimens sont très similaires entre les deux flores (respectivement 10,62 pour Menat et 9,39 pour Gelinden).

En ce qui concerne la nature de la diversité observée dans les deux localités, en revanche, on observe une spécialisation moins importante pour les types de dégâts présents à Gelinden. Dans la plupart des études (4, 5, 7, 44, 48, 49), la diversité des mines est utilisée afin d'estimer le niveau de spécialisation des interactions dans une flore donnée. En effet, les mines sont probablement l'un des types de dégâts les plus complexes, et donc *a priori* l'un des plus spécifiques (6). Il s'agit donc un bon indicateur du niveau de spécialisation. La diversité et la quantité des mines est beaucoup plus importante à Menat, avec pas moins de 23 occurrences réparties entre 6 types (44). À Gelinden, nous ne rencontrons que 2 types de mines avec chacune une seule occurrence.

Un autre type de dégâts considéré comme plutôt spécifique, bien que morphologiquement moins différenciable, est celui des galles. Les galles sont un type de dégâts très complexe, issus de l'induction d'une croissance non contrôlée des tissus végétaux par un parasite. Les détails morphologiques des galles induites par différentes espèces sont souvent perdus dans le matériel conservé par compression (40), contrairement aux mines (6), qui leur sont donc préférées en tant qu'indicateur de spécialisation. Gelinden est beaucoup plus riche en matière de galles, avec un nombre de types différents pratiquement doublé par rapport à Menat. À Menat, les galles représentent 9 types sur les 39 enregistrés, pour un total de 22 occurrences. À Gelinden, on retrouve 18 types de galles sur les 41 types observés, pour un total de 76 occurrences.

Néanmoins, une grande partie de ces galles présentent une certaine ubiquité, avec plusieurs lignées végétales différentes affectées par certains types de galles, ce qui est étonnant, étant donné que les galles sont d'habitude de nature plutôt spécialisée. Bien que beaucoup de galles soient cau-

Table 3 : comparaison de l'abondance des 10 types de dégâts communs entre Menat et Gelinden. Les DT présentés ici correspondent, dans l'ordre, aux types 23, 14, 5, 4, 37, 28, 33, 32, 31 et 9 à Gelinden.

| Type de dégâts | FFG | Abondance à Menat | Abondance à Gelinden |
|----------------|--------------------------|-------------------|----------------------|
| DT-02 | Broutage par perforation | 66 | 6 |
| DT-12 | Broutage des marges | 74 | 13 |
| DT-15 | Broutage des marges | 12 | 5 |
| DT-30 | Broutage de surface | 2 | 3 |
| DT-32 | Galle | 6 | 7 |
| DT-41 | Mine | 10 | 1 |
| DT-78 | Broutage par perforation | 4 | 3 |
| DT-110 | Galle | 3 | 3 |
| DT-188 | Galle | 1 | 6 |
| DT-189 | Galle | 2 | 3 |

sées par des arthropodes, elles restent néanmoins le type de dégâts pour lequel les origines possibles sont les plus diverses. En effet, contrairement aux mines, qui traduisent presque exclusivement une activité entomologique, les galles peuvent être issues de divers autres groupes (13), tels les acariens, les nématodes, les bactéries, les virus ou les champignons (28). En particulier, ce dernier groupe présente des similitudes avec certains type de galles de la flore parmi les plus généralistes. Plus précisément, les types 17 (DT 125) et 19 (DT 354) présente des similitudes morphologiques avec ce que l'on observe dans des maladies fongiques comme les rouilles ou les taches foliaires, avec des traces larges et à l'aspect nécrosé (23). En l'absence de structure de fructification ou de spores, il est cependant difficile d'affirmer que ces traces sont bien d'origine fongique. Néanmoins, cette nature pourrait expliquer l'ubiquité de ces galles. En effet, des traces similaires peuvent être causées par des espèces différentes de champignons, voire par d'autres groupes comme les bactéries (23), sans que des différence morphologiques nettes apparaissent. Cet effet pourrait être d'autant plus marqué étant donné le niveau variable de conservation de ces interactions.

Les deux sites présentent environ 25 % des types de dégâts en commun dans leurs assemblages (table 3). Bien qu'il ne soit pas possible d'affirmer avec certitude que ces types soient issus des mêmes herbivores, cela dénote tout de même une certaine proximité écologique entre les sites, au moins, superficiellement. Cela rejoint les constatations déjà réalisées sur la botanique par Kvaček (2010), qui classe les deux flores dans la bioprovince de l'Atlantique Boréal, tout en leur assignant une unité floristique propre à chacune (14). Les reconstructions climatiques basées sur les morphologies foliaires indiquent un climat tempéré chaud à éléments subtropicaux similaire entre Menat et Gelinden, avec des températures moyennes annuelles très proches (42). Ces températures sont légèrement inférieures à Menat, à cause d'hivers plus rigoureux (42). Cette constatation pour-

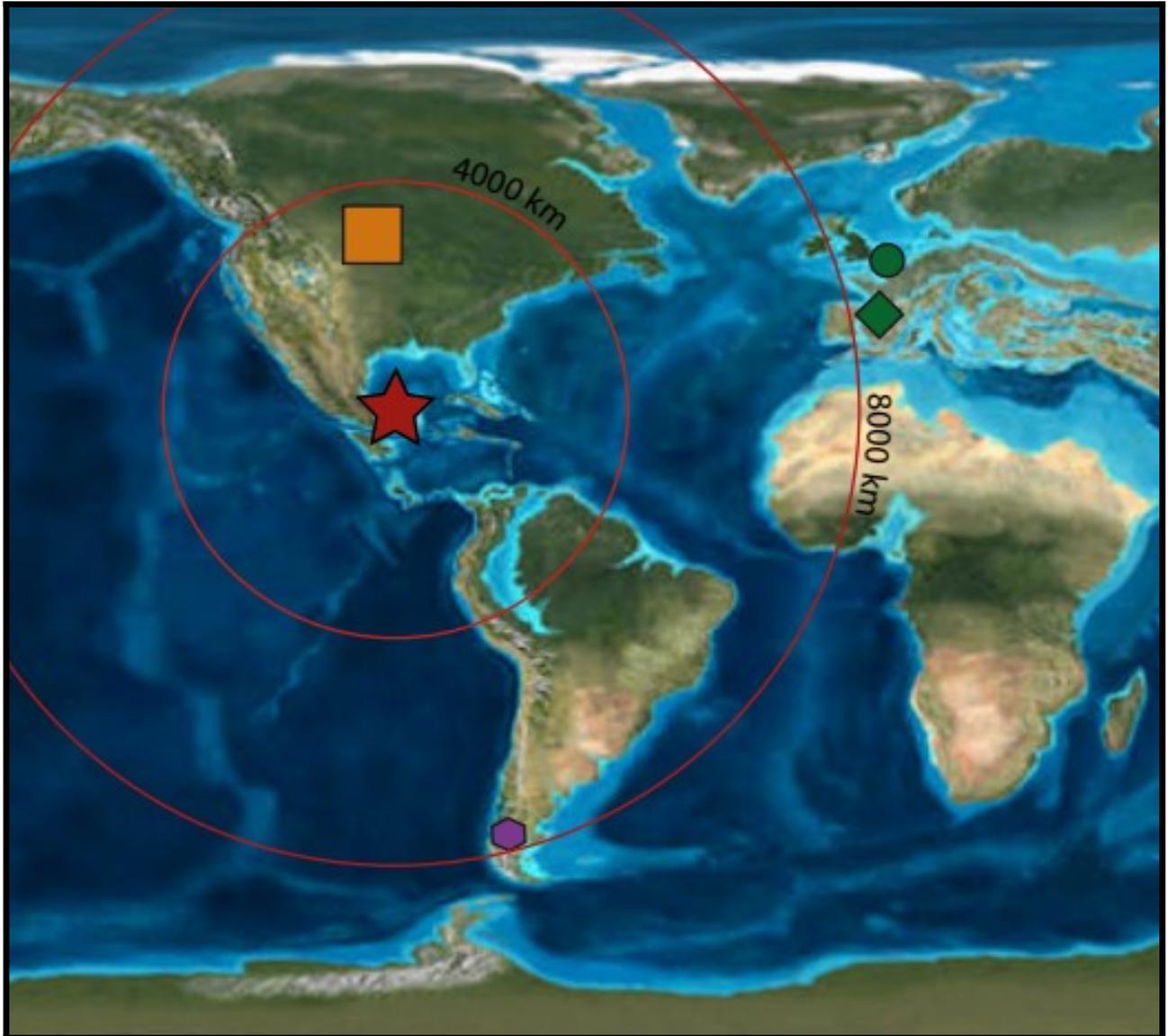


Figure 2 : localisation des différents sites comparés dans cette étude par rapport à l'impact de Chicxulub (étoile rouge). Rond vert, Gelinden ; losange vert, Menat ; hexagone violet, Salamanca et Peñas Coloradas ; carré orange, sites nord-américains (Pyramid Butt, Mexican Hat, Castle Rock, Kevin's Jerky, HAZ-MAT, *Persites Paradise*, 'Clarkforkian', Skeleton Coast, Lur'd Leaves, Daiye Spa et Hubble Bubble). Carte © Ron Blakey, NAU Geology.

rait expliquer l'abondance plus importante des mines et moins importante des galles par rapport à Gelinden, les mines semblant défavorisées et les galles favorisées par les climats plus chauds (47). Néanmoins, cette différence de température reste minime, et donc probablement insuffisante pour expliquer une telle disparité (42). Gelinden semble de plus avoir eu des précipitations annuelles moyennes plus faibles (42), ce qui pourrait également expliquer l'importance des galles, ces dernières étant corrélées avec un climat plus sec (47).

En Amérique du Nord, 11 sites Paléocène ont été étudiés du point de vue des interactions plantes/insectes (44, 48), ce qui tranche avec leurs équivalents européens (49). Il est impossible de tous les comparer en détail avec Gelinden, d'autant plus que la majorité d'entre eux sont assez pauvres. La vaste majorité des sites Paléocène américains montre en effet une diversité globalement inférieure à leurs équivalents européens, tant en ce qui concerne les plantes hôtes que les types de dégâts, jusqu'au Maximum Thermique Paléocène-Éocène (PETM), où l'on observe une certaine recrudescence dans la richesse des interactions (5, 49). Les seules exceptions à cette tendance sont les flores de Castle Rock, qui présente une diversité végétale très importante, surpassant même Menat, mais est très pauvre en interactions, et de Mexican Hat, qui présente à l'inverse une flore pauvre, mais une quantité et une diversité de dégâts beaucoup plus élevées que les autres localités outre-Atlantique (6, 44). Cette diversité reste cependant inférieure à celles des sites d'Europe, indiquant au moins un dérèglement des relations trophiques, à défaut d'une chute de diversité affectant à la fois hôtes et herbivores (6, 44)

Cette dépression dans la richesse des interactions du registre Paléocène américain marque une forte différence avec les flores locales du Crétacé, indiquant que l'extinction K-T a affecté de manière très marquée les relations plantes-insectes, avec une perte de diversité importante, et plus particulièrement une chute des dégâts les plus spécialisés (17). La diversité et les taux de spécialisation pré-extinction ne seront plus observés avant la limite Paléocène-Éocène (48), probablement grâce à des conditions favorables lors du maximum thermique séparant les deux périodes (47, 49).

Néanmoins, cette tendance est beaucoup moins marquée dans les autres parties du globe où de telles études ont été réalisées. En effet, comme indiqué précédemment, la diversité de Menat en matière de dégâts est supérieure à tous les sites Paléocène américains. Or, une constatation similaire a été observée pour les flores Paléocène des Formations de Salamanca et Peñas Coloradas (7, 8) en Patagonie, indiquant que la diversité supérieure n'est pas limitée à l'Europe. Ces flores sont plus précisément datées du Danien (respectivement 65,58-63,49 Ma pour Salamanca et 62,52-62,22 Ma pour Peñas Coloradas) (7), et précèdent donc Gelinden et Menat de quelques millions d'années. La diversité végétale y est très proche de Gelinden, avec 36 espèces identifiées (12). En ce qui concerne diversité, 55 DT différents ont été observés à Salamanca, pour 2221 spécimens végétaux, et 42 DT à Peñas Coloradas, dont 37 en communs avec Salamanca, pour 571 spécimens (7). Le FFG le plus représenté est celui des broutages par perforation (15 occurrences à Salamanca, 10 à Peñas Coloradas), suivis des galles (10 et 7 occurrences respectivement), des mines (9 et 6 occur-

rences), des squelettisations (7 et 8 occurrences), des broutages des marges (5 occurrences dans les deux cas), des broutages de surface (4 occurrences dans les deux cas), des perforations/succions (3 et une occurrences) et des dégâts d'oviposition (2 et une occurrences) (7). Seuls 9 de ces dégâts sont communs avec Gelinden, et ils sont majoritairement de nature généraliste, indiquant des communautés plus éloignées que celles de Menat.

Cette pauvreté des sites nord-américains par rapport au reste du monde pourrait s'expliquer par une plus grande proximité avec l'impact de l'astéroïde de Chicxulub (figure 2), l'une des causes majeures de l'extinction K-T (44). La diversité des dégâts de la flore de Gelinden semble renforcer cette hypothèse, en indiquant que Menat n'est pas un cas isolé en Europe, d'autant plus que les deux sites appartiennent à des unités floristiques différentes (14) et présentent des diversités de dégâts différentes. Des tendances similaires sont donc plus probablement imputables à un effet global. Bien que d'autres causes puissent également expliquer ces différences, telles que des taux de diversification plus élevés ou une richesse plus importante pré-extinction (12), la nature globalisée de cette tendance et la présence d'une différence de diversité relativement faible lors des comparaisons Crétacé Supérieur-Paléocène Inférieur dans les flores d'Argentine (7) tendent à soutenir l'hypothèse selon laquelle les interactions plantes-insectes ont été moins fortement affectées par l'extinction K-T dans les zones éloignées du point d'impact.

CONCLUSIONS

Dans cette étude, 682 spécimens de la flore de Gelinden représentant 31 morphotypes identifiables ont été observés, révélant une importante diversité de formes de dégâts. La diversité totale s'élève à 41 types distincts, répartis entre 8 FFG. Le groupe le plus représenté est celui des galles avec 18 occurrences, suivies des broutages des marges, des broutages par perforation et des pathogènes, avec 5 occurrences chacun, des marques de perforation/succion, avec 4 occurrences, des mines, avec deux occurrences et des broutages de surface, avec une seule occurrence. La majorité de ces dégâts semblent de nature généraliste.

Cette étude a permis de mettre en évidence une importante diversité d'interactions plantes-insectes dans la flore de Gelinden. Celle-ci peut être comparée à ce qui a été observé pour d'autres localités d'Europe, par exemple le site de Menat, en France. Cette conclusion vient renforcer des observations précédentes concernant l'évolution globale des relations plantes-insectes durant le Paléocène. Cela indique une régénération beaucoup plus rapide des interactions, et donc potentiellement des écosystèmes, dans les régions éloignées du point d'impact de Chicxulub. Afin de vérifier si cette tendance est bien généralisée aux flores européennes, il pourrait s'avérer intéressant d'étudier les interactions dans la flore de Sézanne, la troisième grande flore Paléocène du continent, appartenant à la même unité floristique que Menat. De plus, il serait intéressant de comparer les interactions dans ces flores avec celles des flores Éocène européennes, afin de vérifier quels effets le PETM a eu sur les relations plantes/insectes en Europe, particulièrement en comparaison avec la diversification rapide observée en Amérique du Nord lors de cet événement.

Remerciements

Je tiens à remercier tout particulièrement mon Promoteur et mon Co-Promoteur, les Professeurs Cyrille Prestianni et Alain Vanderpoorten, ainsi les autres personnes ayant accepté de relire les différentes itérations de mon mémoire, Léa de Brito, Virginie Raskin et mon père Jean-Marc Zambon, pour leur aide, leur suggestions et leurs corrections dans la rédaction de ce texte, tant sur le plan scientifique qu'orthographique. Je tiens également à remercier tous les gens grâce à qui j'ai pu réaliser ce travail toujours dans la bonne humeur, que ce soit les membres du Eddy lab et mes camarades mémorants, avec qui j'ai partagé d'excellents moments, ou mes amis et ma famille, qui m'ont montré un soutien indéfectible.

RÉFÉRENCES

1. Arens NC, Gleason JP. (2016). Insect folivory in an angiosperm-dominated flora from the mid-cretaceous of Utah, U.S.A. *Palaios*;31(3):71-80.
2. Ash A, Ellis B, Hickey L, Johnson K, Wilf P, Wing S. (1999). *Manual of Leaf Architecture - Morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms.*
3. Bonfante P, Genre A. (2008). Plants and arbuscular mycorrhizal fungi: an evolutionary-developmental perspective. *Trends in Plant Science*;13(9):492-8.
4. Currano ED, Wilf P, Wing SL, Labandeira CC, Lovelock EC, Royer DL. (2008). Sharply increased insect herbivory during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Proceedings of the National Academy of Sciences*;105(6):1960-4.
5. Currano ED, Labandeira CC, Wilf P. (2010). Fossil insect folivory tracks paleotemperature for six million years. *Ecological Monographs*;80(4):547-67.
6. Donovan MP, Wilf P, Labandeira CC, Johnson KR, Peppe DJ. (2014). Novel insect leaf-mining after the end-cretaceous extinction and the demise of cretaceous leaf miners, great plains, USA. *PLoS ONE*;9(7):p.e103542-e103542.
7. Donovan MP, Iglesias A, Wilf P, Labandeira CC, Cúneo NR. (2017). Rapid recovery of Patagonian plant–insect associations after the end-Cretaceous extinction. *Nat Ecol Evol*;1(1):0012.
8. Donovan MP, Iglesias A, Wilf P, Labandeira CC, Cúneo NR. (2018). Diverse Plant-Insect Associations from the Latest Cretaceous and Early Paleocene of Patagonia, Argentina. *Ameg.*;55(3):303-38.
9. Dreesen R, Gullentops F, Hooyberghs H, Moorkens T, Dupae E, De Leersnyder D. (1998). *De Mergels van Gelinden in Overbroek: geologische site van wereldbelang.* *Likona*;1:11-27.

10. Garrouste R, Clément G, Nel P, Engel MS, Grandcolas P, D’Haese C, et al. (2012). A complete insect from the Late Devonian period. *Nature*;488(7409):82-5.
11. Geyter GD, Man ED, Herman J, Jacobs P, Moorkens T, Steurbaut E, et al. (2006). Disused paleogene regional stages from Belgium: Montian, Heersian, Landenian, Paniselian, Bruxellian, Laekanian, Ledian, Wemmelian and Tongrian. *Geol Belg*;9(1-2):203-213
12. Iglesias A, Wilf P, Johnson KR, Zamuner AB, Cúneo NR, Matheos SD, et al. (2007). A Paleocene lowland macroflora from Patagonia reveals significantly greater richness than North American analogs. *Geology*;35(10):947-50.
13. Krassilov V. (2008). Mine and gall predation as top down regulation in the plant-insect systems from the Cretaceous of Negev, Israel. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*;261(3-4):261-9.
14. Kvaček Z. (2010). Forest flora and vegetation of the European early Palaeogene – a review. *Bulletin of geosciences*;85(1):63-76.
15. Labandeira CC. (1998). Early history of arthropod and vascular plant associations. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*;26:329-77.
16. Labandeira CC, Johnson KR, Wilf P. (2002). Impact of the terminal Cretaceous event on plant–insect associations. *PNAS*;99(4):2061-6.
17. Labandeira CC, Johnson KR, Lang P. (2002). Preliminary assessment of insect herbivory across the Cretaceous-Tertiary boundary: Major extinction and minimum rebound. *Special Paper of the Geological Society of America*;361:297-327.
18. Labandeira CC. (2005). Invasion of the continents: Cyanobacterial crusts to tree-inhabiting arthropods. *Trends in Ecology and Evolution*;20(5):253-62.

19. 1. Labandeira CC. (2006). The four phases of plant-arthropod associations in deep time. *Geologica Acta*;4(4):409-38.
20. Labandeira CC. (2007). Assessing the fossil record of plant-insect associations: Ichnodata versus body-fossil data. *SEPM Special Publications*;88:9-26.
21. Labandeira CC, Wilf P, Johnson KR, Marsh F. (2007). Guide to Insect (and Other) Damage Types.
22. Labandeira CC, Currano ED. (2013). The Fossil Record of Plant-Insect Dynamics. *Annu Rev Earth Planet Sci*;41(1):287-311.
23. Labandeira CC, Prevec R. (2014). Plant paleopathology and the roles of pathogens and insects. *International Journal of Paleopathology*;4:1-16.
24. Labandeira CC. Guide to Insect (and Other) Damage Types v4.3.1. Personal communication. March 30, 2021
25. Leckey EH, Smith DM. (2015). Host fidelity over geologic time: Restricted use of oaks by oak gallwasps. *Journal of Paleontology*;89(2):236-44.
26. Liu W-H, Dai X-H, Xu J-S. (2015). Influences of leaf-mining insects on their host plants: A review. *Collectanea Botanica*;34:e005
27. Liu Z, Engel MS, Grimaldi DA. (2007). Phylogeny and Geological History of the Cynipoid Wasps (Hymenoptera: Cynipoidea). *American Museum Novitates*;2007(3583):1-48.
28. McLoughlin S. (2011). New records of leaf galls and arthropod oviposition scars in Permian–Triassic Gondwanan gymnosperms. *Aust J Bot*;59(2):156-69.
29. Mikuláš R, Pek I. (1999). Trace fossils of animal-plant interactions and « pseudointeractions » from Maletín (Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic). *Ichnos*;6(4):219-28.

30. Mikuláš R, Fatka O, Szabad M. (2012). Paleoecologic Implications of Ichnofossils Associated with Slightly Skeletonized Body Fossils, Middle Cambrian of the Barrandian Area, Czech Republic. *Ichnos*;19(4):199-210.
31. Misof B, Liu S, Meusemann K, Peters RS, Donath A, Mayer C, et al. (2014). Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*;346(6210):763-7.
32. Moorkens TL. (1982). Foraminifera of the Montian stratotype and a subjacent strata in the « Mons well 1969 » with a review of the Belgian paleocene stratigraphy. Tome II. 002.
33. Neal JE. (1996). A summary of Paleogene sequence stratigraphy in northwest Europe and the North Sea. Geological Society, London, Special Publications;101(1):15-42.
34. Sanderson MJ, Thorne JL, Wikström N, Bremer K. (2004). Molecular evidence on plant divergence times. *American Journal of Botany*;91(10):1656-65.
35. Saporta G marquis de, Marion AF. (1873). Essai sur l'état de la végétation à l'époque des marnes heersiennes de Gelinden;112p.
36. Saporta G marquis de, Marion AF. (1878). Révision de la flore heersienne de Gelinden: d'après une collection appartenant au comte G. de Looz. Académie royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique;154p.
37. Schachat SR, Maccracken SA, Labandeira CC. (2020). Sampling fossil floras for the study of insect herbivory: how many leaves is enough? *Fossil Record*;23(1):15-32.
38. Schumacker-Lambry J. (1978). Palynologie du Landenien inférieur (Paleocene) à Gelinden-Overbroek, Belgique: relations entre les microfossiles et le sédiment. Liège: Université de Liège, laboratoire de paléobotanique et de paléopalynologie;157 p.
39. Sherwood-Pike M, Gray J. (1988). Fossil Leaf-Inhabiting Fungi from Northern Idaho and Their Ecological Significance. *Mycologia*;80(1):14-22.

40. Stone GN, van der Ham RWJM, Brewer JG. (2008). Fossil Oak Galls Preserve Ancient Multi-trophic Interactions. *Proceedings: Biological Sciences*;275(1648):2213-9.
41. Strullu-Derrien C, Selosse M-A, Kenrick P, Martin FM. (2018). The origin and evolution of mycorrhizal symbioses: from palaeomycology to phylogenomics. *New Phytologist*;220(4):1012-30.
42. Tanrattana M, Boura A, Jacques FMB, Villier L, Fournier F, Enguehard A, et al. (2020). Climatic evolution in Western Europe during the Cenozoic: insights from historical collections using leaf physiognomy. *geod*;42(11):151-74.
43. Vajda V. (2012). Fungi, a driving force in normalization of the terrestrial carbon cycle following the end-cretaceous extinction. *Earth and Life: Global Biodiversity, Extinction Intervals and Biogeographic Perturbations Through Time* ;811-7.
44. Wappler T, Currano ED, Wilf P, Rust J, Labandeira CC. (2009). No post-Cretaceous ecosystem depression in European forests? Rich insect-feeding damage on diverse middle Palaeocene plants, Menat, France. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*;276(1677):4271-7.
45. Wedmann S, Uhl D, Lehmann T, Garrouste R, Nel A, Gomez B, et al. (2018). The Konservat-Lagerstätte Menat (Paleocene; France) - an overview and new insights. *Geologica acta*;16(2):0189-213.
46. Wilf P, Labandeira CC. Response of plant-insect associations to paleocene-eocene warming. *Science*. 1999.
47. Wilf P, Labandeira CC, Johnson KR, Coley PD, Cutter AD. (2001). Insect herbivory, plant defense, and early Cenozoic climate change. *PNAS*;98(11):6221-6.
48. Wilf P, Labandeira CC, Johnson KR, Ellis B. (2006). Decoupled Plant and Insect Diversity After the End-Cretaceous Extinction. *Science*;313(5790):1112-5.
49. Wilf P. (2008). Insect-damaged fossil leaves record food web response to ancient climate change and extinction. *New Phytologist*;178(3):486-502.

PLANCHES

Planche 1

1. Morphotype GL-01, correspondant à *Cocculus sp.*. Échelle: 1 cm.
2. Morphotype GL-02, correspondant à *Dryophyllum dewalquei*. Échelle : 2 cm.
3. Morphotype GL-03, correspondant à *Celastrophyllum benedenii*. Échelle : 2 cm.
4. Morphotype GL-04, correspondant à *Quercus diplodon*. Échelle : 1 cm.
5. Morphotype GL-05, correspondant à *Dryophyllum curticellense*. Échelle : 2 cm.



Planche 2

6. Morphotype GL-06, correspondant à *Cinnamomum sezannense*. Échelle : 2 cm.
7. Morphotype GL-07, correspondant à *Comptonia sp.*. Échelle : 1 cm.
8. Morphotype GL-08, correspondant à *Dryophyllum laxinervae*. Échelle : 1 cm.
9. Morphotype GL-09, correspondant à *Daphnogene sp.*, *Sterculia sp.* et *Zizyphus rematidens*.
Échelle : 2 cm.
10. Morphotype GL-10, correspondant à *Dewalquea gelindenensis*. Échelle : 2 cm.
11. Morphotype GL-11, correspondant à *Celastrophyllum belgicum* et *Celastrophyllum reticulatum*. Échelle : 1 cm.



Planche 3

12. Morphotype GL-12, correspondant à *Aralia venulosa*. Échelle : 1 cm.
13. Morphotype GL-13, correspondant à *Dewalquea aquisgranensis*. Échelle : 2 cm.
14. Morphotype GL-14, correspondant à *Benitzia minima*. Échelle : 3 mm.
15. Morphotype GL-15, correspondant à *Aralia looziana*. Échelle : 2 cm.
16. Morphotype GL-16, correspondant à *Dillenia palaeocenica*. Échelle : 2 cm.
17. Morphotype GL-17, correspondant à *Chamaecyparis belgica*. Échelle : 5 mm.
18. Morphotype GL-18, correspondant à *Salix longinqua*. Échelle : 1 cm.



Planche 4

19. Morphotype GL-19, correspondant à *Viburnum vitifolium*. Échelle : 1 cm.
20. Morphotype GL-20, correspondant à *Laurus omalii*. Échelle : 1 cm.
21. Morphotype GL-21, correspondant à *Laurus heersiensis*. Échelle : 2 cm.
22. Morphotype GL-22, correspondant à *Quercus loozi*. Échelle : 2 cm.
23. Morphotype GL-23, correspondant à *Quercus odontophylla*. Échelle : 2 cm.
24. Morphotype GL-24, correspondant à *Quercus parceserrata*. Échelle : 2 cm.
25. Morphotype GL-25, correspondant à *Quercus palaeodrys*. Échelle : 2 cm.

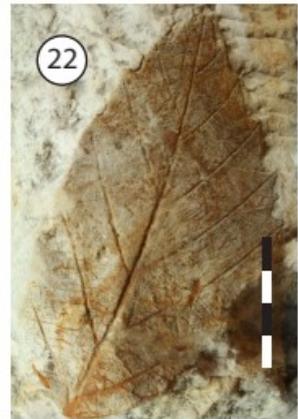


Planche 5

26. Morphotype GL-26, correspondant à *Litsaea elatinervis*. Échelle : 2 cm.

27. Morphotype GL-27, correspondant à *Litsaea expansa*. Échelle : 3 cm.

28. Morphotype GL-28, correspondant à *Mac-Clintockia heersiensis*. Échelle : 2 cm.

29. Morphotype GL-29, correspondant à *Celastrophyllum crepini*. Échelle : 2 cm.

30. Morphotype GL-30, non identifié, correspondant à une possible Piperaceae. Échelle : 1 cm.

31. Morphotype GL-31, non identifié, correspondant peut-être à *Zamites sp.* Échelle : 1 cm.



Planche 6

32. Type 1, galle, DT407. Échelle : 1 cm.
33. Type 2, mine, DT65. Échelle : 1 cm.
34. Type 3, perforation/succion, DT290. Échelle : 1 cm.
35. Type 4, broutage de surface, DT30. Échelle : 5 mm.
36. Type 5, broutage des marges, DT15. Échelle : 1 cm.
37. Type 6, broutage des marges, DT340. Échelle : 1 cm.
38. Type 7, pathogènes, DT263. Échelle : 1 cm.
39. Type 8, pathogène, DT388. Échelle : 1 cm.
40. Type 9, galle, DT189. Échelle : 5 mm.
41. Type 10, broutage par perforation, DT64. Échelle : 5 mm.
42. Type 11, perforation/succion, DT138. Échelle : 5 mm.
43. Type 12, broutage des marges, DT395. Échelle : 1 cm.
44. Type 13, galle, DT145. Échelle : 5 mm.
45. Type 14, broutage des marges, DT12. Échelle : 5 mm.
46. Type 15, broutage des marges, DT200. Échelle : 1 cm.
47. Type 16, perforation/succion, DT165. Échelle : 1 cm.



Planche 7

48. Type 17, galle, DT125. Échelle : 1 cm.
49. Type 18, galle, DT80. Échelle : 1 cm.
50. Type 19, galle, DT354. Échelle : 1 cm.
51. Type 20, galle, DT408. Échelle : 1 cm.
52. Type 21, pathogène, DT409. Échelle : 1 cm.
53. Type 22, galle, DT279. Échelle : 1 cm.
54. Type 23, broutage par perforation, DT02. Échelle : 1 cm.
55. Type 24, galle, DT87. Échelle : 1 cm.
56. Type 25, oviposition, DT216. Échelle : 1 cm.
57. Type 26, galle, DT335. Échelle : 5 mm.
58. Type 27, galle, DT241. Échelle : 5 mm.
59. Type 28, mine, DT41. Échelle : 1 cm.
60. Type 29, galle, DT254. Échelle : 5 mm.
61. Type 30, oviposition, DT245. Échelle : 5 mm.
62. Type 31, galle, DT188. Échelle : 1 cm.
63. Type 32, galle, DT110. Échelle : 1 cm.

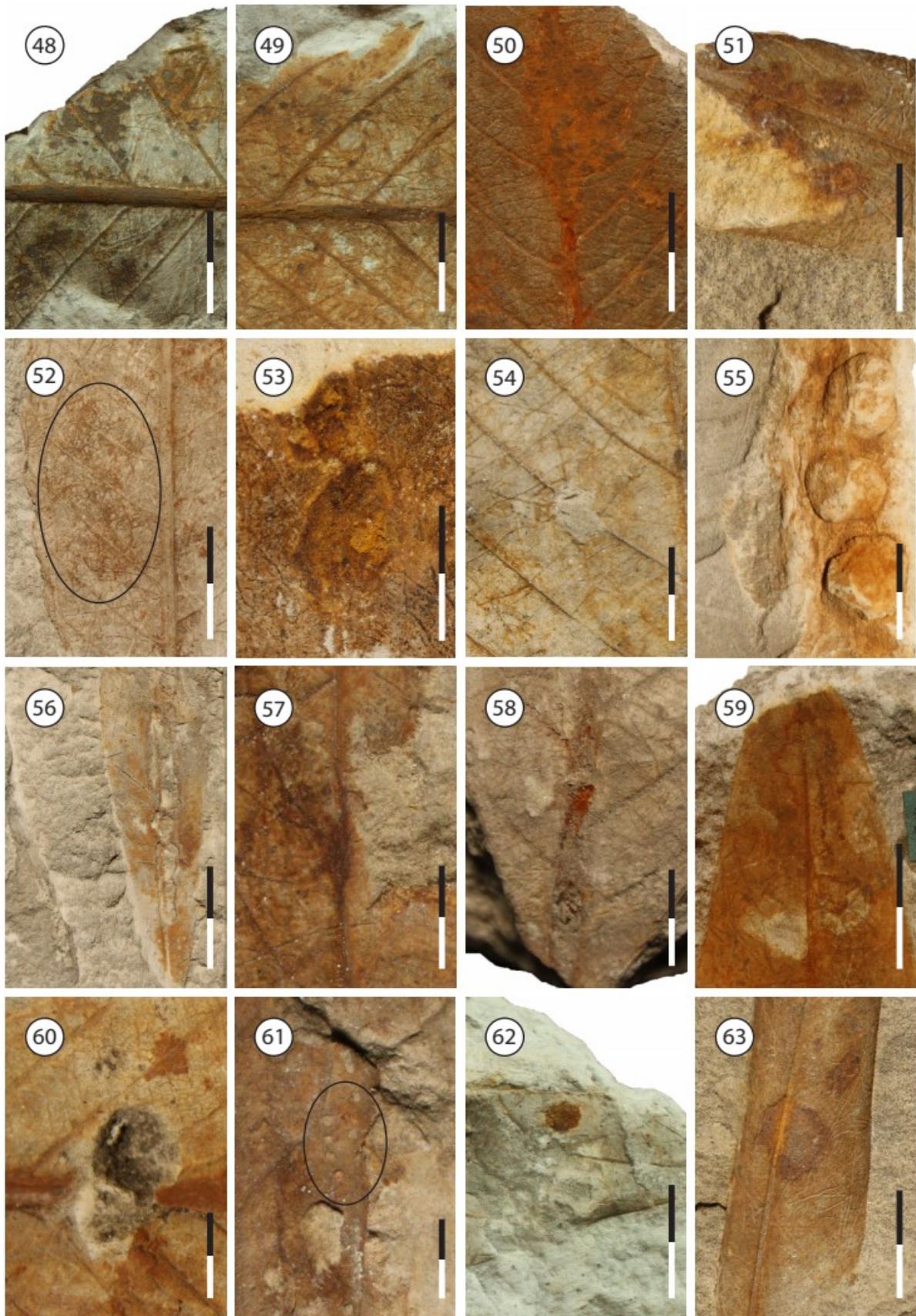


Planche 8

64. Type 33, broutage par perforation, DT78. Échelle : 1 cm.

65. Type 34, galle, DT303. Échelle : 1 cm.

66. Type 35, perforation/succion, DT281. Échelle : 5 mm.

67. Type 36, broutage par perforation, DT410. Échelle : 1 cm.

68. Type 37, galle, DT32. Échelle : 1 cm.

69. Type 38, pathogène, DT334. Échelle : 1 cm.

70. Type 39, Broutage par perforation DT06. Échelle : 1 cm.

71. Type 40, galle, DT289. Échelle : 1 cm.

72. Type 41, pathogène, DT411. Échelle : 1 cm.

