

# Découverte d'Arthropodes et de bivalves inédits dans le Permien continental (Lodévois, France)

## *Discovery of Arthropods and Bivalve shells in continental Permian deposits (Lodévois, France)*

Georges GAND<sup>1\*</sup>, Jean LAPEYRIE<sup>2</sup>, Jacques GARRIC<sup>3</sup>, André NEL<sup>4</sup>, Jörg SCHNEIDER<sup>5</sup> et Harald WALTER<sup>6</sup>

<sup>1</sup> UMR 5561 du CNRS, Université de Bourgogne, Centre des sciences de la Terre, 6, bd Gabriel, 21000 Dijon ;

<sup>2</sup> Corniche de Fontbonne, 34700 Lodève ;

<sup>3</sup> 16, rue des Azalées, 34070 Montpellier ;

<sup>4</sup> Laboratoire d'entomologie, Muséum national d'histoire naturelle, 45, rue Buffon, 75005 Paris, France ;

<sup>5</sup> Department of Geology, Institute of Geology, Technische Universität Bergakademie Freiberg, Bernhardt-von-Cotta Strasse, 2, D-09596 Freiberg, Allemagne ;

<sup>6</sup> Sächsisches Landesamt für Umwelt und Geologie, Bereich Boden und Geologie, Halsbrücker Strasse, 31 a, D-09599 Freiberg, Allemagne

### RÉSUMÉ

Des Triopsidés, Conchostracés, Insectes, Bivalves, pistes et terriers d'Arthropodes sont découverts dans le Groupe saxonnier considéré longtemps comme quasi azoïque. Ces fossiles sont pour la plupart inédits, au niveau de l'espèce, de la famille et de l'ordre. Chez les Insectes, de nouveaux taxons comblent des lacunes temporelles considérables, allant du Jurassique au Permien. Les informations recueillies vont permettre de rediscuter certaines phylogénies et de réapprécier l'impact de la crise fini-permienne sur cette classe. La répartition des Insectes et des Conchostracés suggère de donner un âge Koungourien à Tatarien (Léonardien à Capitanien) au « Saxonien ».

**Mots clés :** Permien, Insectes, Crustacés, Bivalves, Traces d'Invertébrés, Nouveaux taxons

### ABSTRACT

*Triopsids, Conchostracans, Insects, non-marine Bivalve shells, Arthropod tracks and burrows are reported for the first time in the Saxonian Group which was long thought to be unfossiliferous. Virtually none of these fossils have been described at the species, family or even order rank. Some new insect taxa fill time gaps between the Permian and the Jurassic. Future information about Insects promises to be a useful tool for testing certain phylogenetic assumptions and evaluating the true scale of the Permo-Triassic mass extinction for this class. Insects and Conchostracans indicate a Kun-gurian to Tatarian age (Leonardian to Capitanian) for the Saxonian facies.*

**Keywords:** Permian, Insects, Crustaceans, Bivalves, Invertebrate tracks, New taxa

### Abridged version (see p. 896)

## I. Introduction

Le Permien du bassin de Lodève (figure 1), est constitué de deux cycles sédimentaires qui ont été longtemps attribués

à l'Autunien et au Saxonien (Châteauneuf et Farjanel, 1989). Ces termes, alors considérés comme des étages, seront utilisés ici seulement comme des noms de Groupe. Ils ont été subdivisés en ensembles (Laversanne, 1976) et en formations (Odin, 1986).

---

Note présentée par Philippe Taquet

Note remise le 10 avril 1997, acceptée après révision le 10 septembre 1997

---

\* E-mail : umr5561@satie.u-bourgogne.fr ou georges.gand@wanadoo.fr

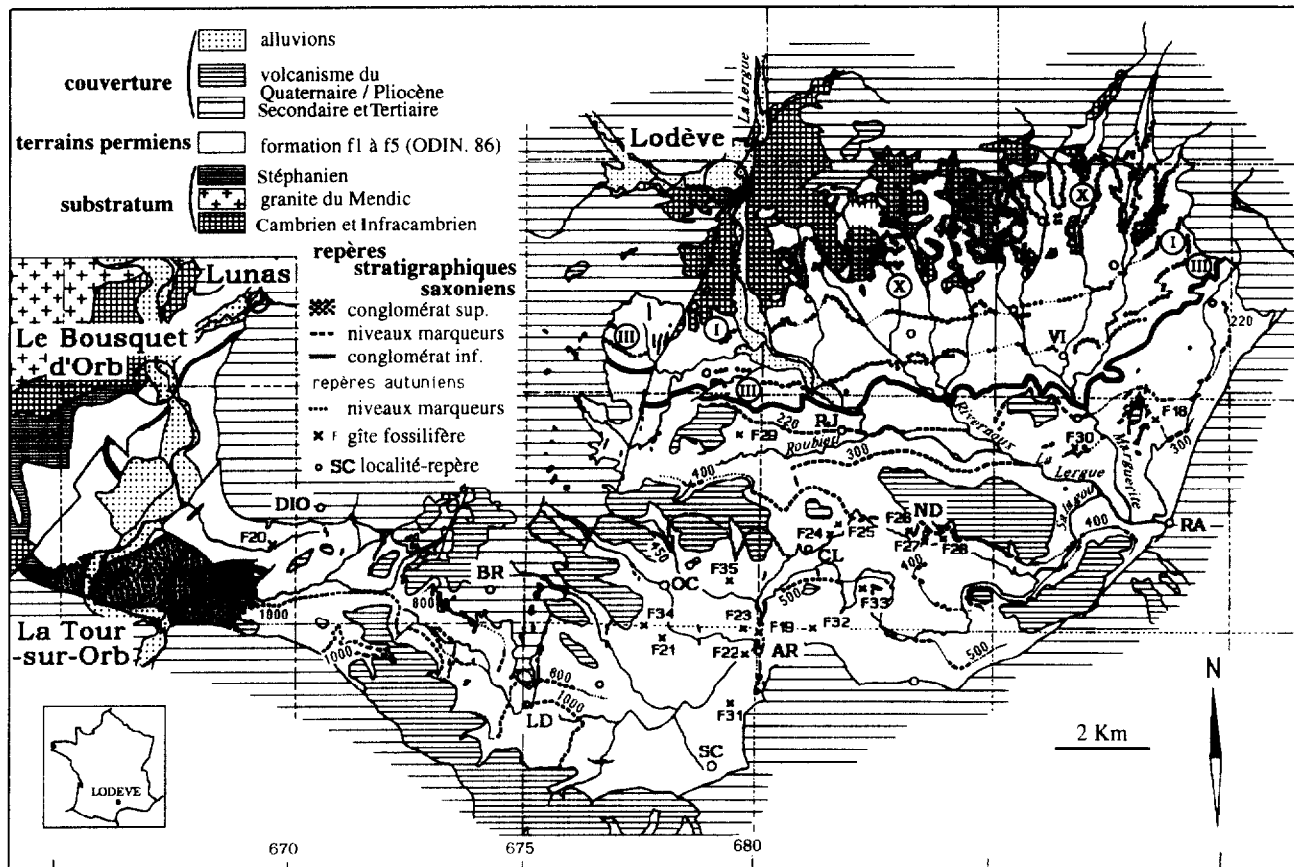


Figure 1. Localisation des gîtes F18 à F35 à Insectes et à Crustacés (Triopsidés et Conchostracés) dans les faciès saxoniens du bassin de Lodève (France) ; carte inédite de la Cogema (Compagnie générale d'exploitation des matières nucléaires) complétée par J. Garric. AR: Arièges; CL: Celles; LD: la Lieude; ND: Notre-Dame-des-Clans; OC: Octon; RA: Rabieux; RJ: Rabejac; SC: Salasc.

Location of Triopsid, Insect and Crustacean sites F20 to F35 in Saxonian facies of the Lodève basin (France). Unpublished map from Cogema (Compagnie générale d'exploitation des matières nucléaires) drawn by J. Garric. AR: Arièges; CL: Celles; LD: la Lieude; ND: Notre-Dame-des-Clans; OC: Octon; RA: Rabieux; RJ: Rabejac; SC: Salasc.

Dans l'Autunien (figure 2A), flore et faune furent récoltées en relative abondance, depuis le XVIII<sup>e</sup> siècle. Un bilan paléontologique précis en a été fait par Laversanne (1976) et par Gand (1994). Dans le Saxonien (figure 2B), en revanche, peu de gisements fossilifères furent découverts. À sa base, dans la formation de Rabejac, des pistes de Vertébrés tétrapodes, des traces d'Invertébrés, ainsi que quelques restes osseux et des plantes, furent trouvés dans une carrière (Doubinger et Heyler, 1975 ; Ellenberger, 1983a ; Gand, 1987, 1994 ; Heyler et Lessertisseur, 1963 ; Heyler, 1969). Dans le sommet de la formation du Salagou, près de la Lieude, une grande surface de 500 m<sup>2</sup>, à nombreuses traces de Vertébrés tétrapodes, fut mise à jour. Ellenberger (1983b) y reconnut des empreintes de Reptiles et d'Invertébrés.

Comme il y a environ 1 000 m de couches quasi azoïques, entre ces deux gisements (F13 et F17, figure 2C), on a cru longtemps que cette énorme lacune paléontologique était due à l'aridité qui a sévi durant une grande partie du Permien. En réalité, l'examen récent de l'importante collection Lapeyrie a montré qu'il fallait revoir cette hypothèse, ou tout au moins la nuancer. Celui-ci a en effet

recueilli avec sa famille, dans plusieurs niveaux réputés « azoïques » du Saxonien, et en grand nombre, des Crustacés (Triopsidés et Conchostracés), des Insectes, des Bivalves et des pistes d'Invertébrés. Ces nouveaux fossiles enrichissent de manière spectaculaire la faune de cette époque, qui était surtout représentée par des ichnites.

## II. Localisation et contenu des nouveaux gisements fossilifères

Ils sont notés F19 à F35 sur la figure 2, B, C et sont localisés dans la formation du Salagou. Ce sont des lentilles de quelques décimètres d'épaisseur, déci- à pluridécimétriques, correspondant à des rigoles ou à des mégarides en croissant, mises en place dans un environnement de playa ou de pédiplaine semi-aride.

### Les Triopsidés (figure 3, I, J, K)

Entre F29 et F20 (figure 2, B, C), ils sont représentés par des milliers de carapaces, morphologiquement semblables, auxquelles s'ajoutent des axes thoraco-abdominaux et,



plus rarement, des faces ventrales et dorsales du corps de l'animal muni de ses appendices (figure 3, J). Plusieurs spécimens ont permis d'identifier *Lepidurus* et *Triops*, ce dernier correspondant à une espèce très proche de *T. cancriformis* actuelle (Gand et al., à paraître). Ces Arthropodes ayant peu évolué depuis le Permien, ils constituent un bel exemple de lignée bradytélèque.

#### Les Conchostracés (figure 3A)

Ils sont généralement associés aux Triopsidés, mais avec une répartition verticale plus grande dans le Saxonien, de F29 à F17 (figure 2, B, C).

Dans l'état actuel de l'étude, il semble que les espèces venant des couches comprises entre Sallèles (F30) et Arièges (F19), soient plus évoluées que celles des formations allemandes du Rotliegend Supérieur I, sensu Schneider et al., 1995. Une forme lodévoise paraît issue directement de *Lioestheria andreevi*, présente dans la formation de Tambach et une seconde espèce est proche de *Pseudoestheria wilhelmsthalensis*, de la Formation de Eisenach (bassin de la Saale) et de *Palaolimnadiopsis brevis*, de la formation de Wellington aux États-Unis.

#### Les Bivalves (figure 3B)

Dans les environs de Dio (figure 1), des niveaux à lumaçelle contiennent de nombreuses petites coquilles de Bivalves dulçaquicoles ne dépassant pas un centimètre de longueur. Il s'agit d'Unionoïda du genre *Palaeonodonta*, appartenant à une nouvelle espèce, actuellement à l'étude (Eagar et al., à paraître).

### III. Les insectes

Les Insectes sont nombreux et variés. Leur importance phylogénétique et stratigraphique mérite qu'on s'y arrête quelque peu.

#### Inventaire (figure 3, C à H et L)

Les niveaux fossilifères sont répartis entre F30 et F20 (figure 2, B, C). Ils comprennent, au moins dix ordres, dont des Odonoptera, des Blattodea, des Orthoptera, des Hemiptera, des Protelytroptera, Ephemeroptera, Diaphanopteroidea et des Endopterygota de type Mecopterida (Kukalová-Peck, 1991). Il semble qu'il y ait aussi un Diptera, identifié jusqu'ici dans le Trias des Vosges (Krzesinski et al., 1994), qui serait le plus ancien représentant connu de cet ordre dans le Permien. Quatre autres Insectes, aux affinités incertaines, représentent des familles ou des ordres inédits.

Les Odonoptera sont surtout des Meganisoptera avec, comme nouveautés, une espèce de Typidae et une famille monospécifique. Deux Protozygoptera sont originaux, dont un Permolestidae : *Epilestes* sp. et un nouveau genre de Permepallagidae (Nel et al., à paraître).

Les Blattodea Phylloblattidae sont abondants. Nous avons reconnu cinq espèces de *Phyloblatta*, proches de

celles qui ont été observées dans le fossé de Boskovice (Moravie, République Tchèque) et dans le Kansas (Schneider, 1983). Dans ces mêmes niveaux, il y a aussi un représentant d'un ordre encore inconnu, qui semble être le groupe frère des Isoptera. Il s'agirait du plus ancien « jalon » de la lignée des Termites, qui a été récemment mentionnée par Hasiotis et Dubiel (1995) dans un gisement du Trias de l'Arizona.

Les Orthoptera sont représentés par une espèce inédite de Hagloidea, groupe qui n'est pas, actuellement, antérieur au Trias (Gorochoy, 1966). Les Hemiptera sont affirmés par une aile postérieure de Cercopoidea et par des Cicadomorpha Prosbolidae, ces derniers étant déjà présents dans le Permien supérieur de Russie et de Sibérie. Il en est de même pour les Protelytroptera, qui sont signalés pour la première fois en France. Les Endopterygota comprennent quatre espèces de Mecopterida.

#### Comparaisons avec les gisements permien et triasiques ; remarque sur la crise fini-permienne

L'entomofaune du Saxonien du bassin de Lodève a un cachet typique du Permien supérieur, notamment par l'existence des Odonoptera Typidae et Permolestidae. Mais actuellement, les Coleoptera, Raphidioptera, Megaloptera et Neuroptera n'ont pas encore été découverts dans les gisements français, alors qu'ils sont connus dans le Permien inférieur et moyen de Sibérie et des États-Unis. Il en est de même des Permanisoptera présents dans tous les sites connus du Permien supérieur. Il reste à déterminer si ces absences sont réelles, ou si elles sont liées à un paléoenvironnement défavorable ou aux conditions de fossilisation ; sans oublier les lacunes dans les prospections.

Dans le Trias, et en particulier dans celui des Vosges (France) (Nel et al., 1996), les Typidae sont absents. En revanche, les Coleoptera et les Diptera sont nombreux et variés, donc en expansion depuis le Permien supérieur. Mais c'est l'inverse pour les Meganisoptera qui n'y sont plus représentés que par un ou deux taxons. Les Odonoptera Triadophlebiomorpha, seulement connus dans le Trias, mais plus archaïques que les Protozygoptera, ont probablement aussi une origine permienne. Plus généralement, la comparaison des entomofaunes permienne et triasique suggère que l'évolution des Insectes a été peu ou pas affectée par la « crise fini-permienne ».

Cependant, dans l'état actuel des recherches, il est encore très difficile de connaître ce qui s'est passé à la limite Permo-Trias, car la plupart des groupes d'Insectes de ces périodes n'ont pas été étudiés phylogénétiquement. Il est d'ailleurs probable que beaucoup d'entre eux – comme les Prothoptera – soient paraphylétiques, ce qui les rend inutilisables pour connaître les effets de cette crise. Nous savons, en revanche, que cette dernière n'a pas eu de conséquence défavorable sur plusieurs lignées monophylétiques d'Odonoptera, telles que les Protozygoptera et les Triadophlebiomorpha.

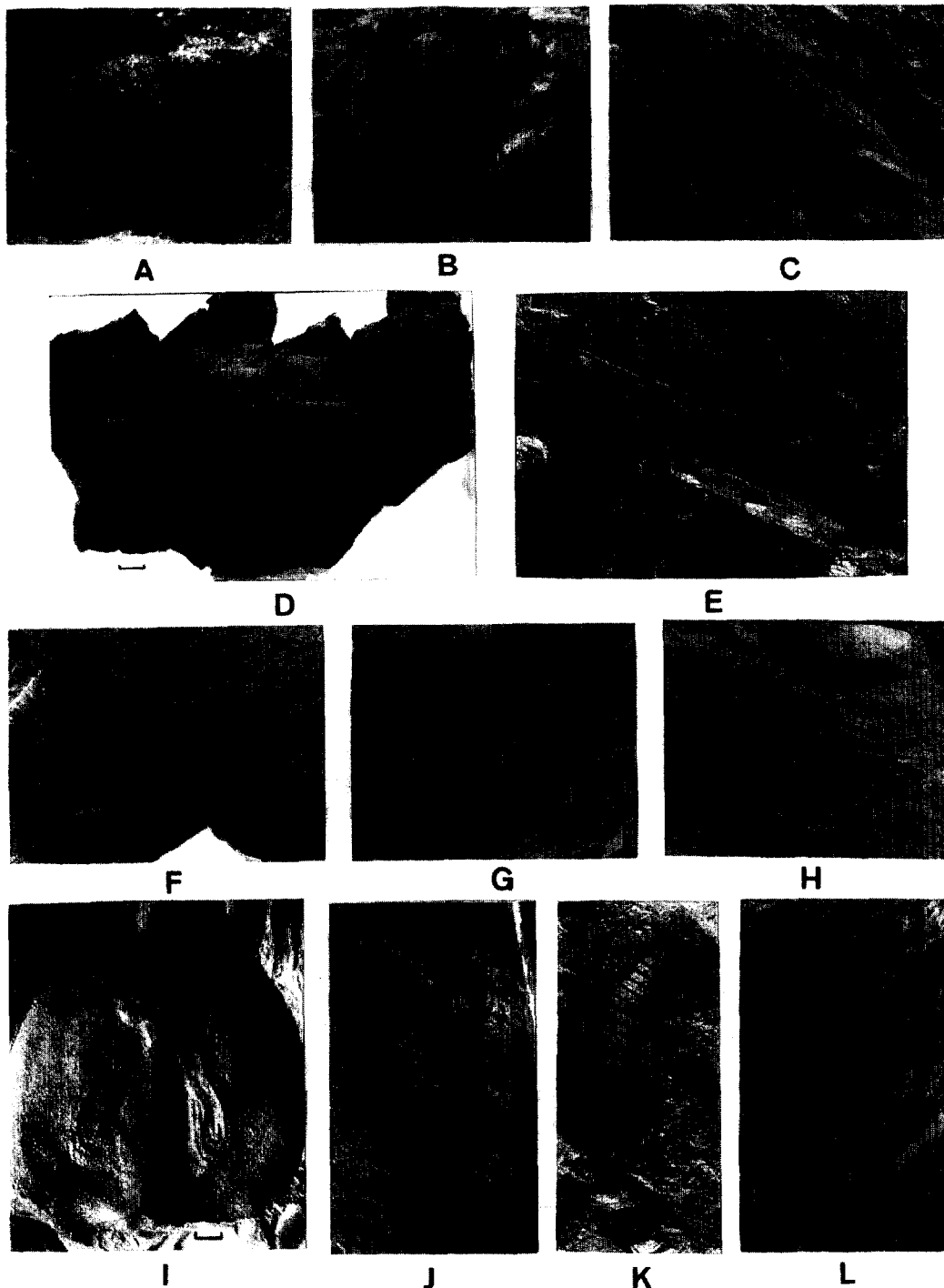


Figure 3. A. Conchostracé ; LdLAP 65, Arièges : F19 ; échelle : 1 mm. B. Bivalves, *Palaeonodonta* sp. ; LdLAP17, Dio : F20 ; échelle : 1,6 mm. C. *Phyloblatta* cf. *deserta* : Blattodea d'Arièges : F19 ; LdLAP32 ; échelle : 3,2 mm. D. Nouvelle famille de Meganisoptera ; LdLAP316, Canals : F23 ; échelle : 1 cm. E. Nouveau genre de Protozygoptera Permepallagidae ; LdLAP111, Bouisset : F31 ; échelle : 5,2 mm. F. *Epilestes* sp. : Protozygoptera Permolestidae ; LdLAP110, Canals : F23 ; échelle : 5 mm. G. Orthoptera ; LdLAP5A, Arièges : F19 ; échelle : 5,5 mm. H. *Phyloblatta* sp. : Blattodea d'Arièges : F19 ; LdLAP3, échelle : 5,6 mm. I. Carapace de Triopsidé ; LDLAP102, Bouisset : F31 ; échelle : 1 mm. J. Face ventrale de Triopsidé ; LdLAP23, Arièges : F19 ; échelle : 1 mm. K. Axe thoraco-abdominal de Triopsidé ; LdLAP1A, Arièges : F19 ; échelle : 1 mm. L. Odonoptera Typidae ; LdLAP33A, Arièges : F19 ; échelle : 1,4 cm.

A. Conchostracan, LdLAP65, Arièges: F19, scale bar: 1 mm. B. Bivalve shells, *Palaeonodonta* sp.; LdLAP17, Dio: F20; scale bar: 1.6 mm. C. *Phyloblatta* cf. *deserta*: Blattodea d'Arièges: F19, LdLAP32; scale bar: 3.2 mm. D. New family of Meganisoptera; LdLAP316, Canals: F23; scale bar: 1 cm. E. New type of Protozygoptera Permepallagidae; LdLAP111, Bouisset: F31; scale bar: 5.2 mm. F. *Epilestes* sp.: Protozygoptera Permolestidae; LdLAP110, canals: F23; scale bar: 5 mm. G. Orthoptera; LdLAP5A, Arièges: F19; scale bar: 5.5 mm. H. *Phyloblatta* sp.: Blattodea d'Arièges: F19; LdLAP3, scale bar: 5.6 mm. I. Carapax of Triopsids; LDLAP102, Bouisset: F31; scale bar: 1 mm. J. Triopsid ventral view; LdLAP23, Arièges: F19; scale bar: 1 mm. K. Thoraco-abdominal axis of Triopsid; LdLAP1A; Arièges: F19; scale bar: 1 mm. L. Odonoptera Typidae; LdLAP33A, Arièges: F19; scale bar: 1.4 cm.

## IV. Âges de la formation du Salagou

### Les Insectes

Les spécimens de *Phyloblatta* des Vignasses et d'Arièges (F34 et F19, figure 2, B, C) ont été rapprochés des espèces *P. compactiformis*, *P. praecurvata*, *P. cf. deserta* du Rotliegend supérieur I du fossé de Boskovic et de *P. compacta* du Léonardien du Kansas (Schneider, 1984, a et b). De cette manière, les couches comprises entre F34 et F19 (figure 2, B, C), pourraient être datées du Léonardien. L'existence à Arièges de *Phaneroneura* (Diaphanopteroidea Martinoviidae), Insectes abondants dans le Léonardien inférieur du Kansas et de l'Oklahoma, semble conforter cet âge ; celle des Typidae, proches à la fois de *Typus* du Léonardien et d'*Arctotypus* du Permien supérieur russe, semble indiquer que les niveaux d'Arièges ont un âge proche du Kazanien inférieur.

Les nouveaux taxons de Protozygoptera, dont *Epilestes* sp. et un nouveau genre (Nel et al., à paraître), trouvés dans les gisements des Canals (F23) et de Bouisset (F31) (figure 2, B, C), respectivement très proches de *Epilestes kargalensis* et de *Permevallage angustissima*, du Kazanien inférieur russe (Martynov, 1937), indiquent que c'est probablement le cas.

A partir des Insectes, on est donc amené à proposer un âge compris entre le Koungourien et le Kazanien inférieur pour une grande partie de la formation du Salagou (figure 2, B, C).

### Les Conchostracés

D'après les datations attribuées aux formations allemandes (Menning, 1994 ; Schneider et al., 1995) qui contiennent des espèces proches de celles du bassin de Lodève (cf. supra), les couches comprises entre Sallèles et Arièges pourraient être artinskiennes à koungouriennes voire sakmariennes supérieures à kazaniennes. La présence de *Supaia*, plante caractéristique du Léonardien inférieur (Read et Mamay, 1964), dans le gîte F13 de Rabejac (Doubinger et Heyler, 1975), conforte plutôt un âge Koungourien pour la base de la formation du Salagou, selon l'échelle globale de Davydov (1996).

Dans les couches de la Lieude (F17, figure 2, B, C), des Conchostracés à ornementation rencontrée seulement dans les formes du Mésozoïque suggèrent de leur attribuer un âge Tatarien (Capitanien).

## V. Conclusions

La collection Lapeyrie contient des Arthropodes et des Bivalves, parmi lesquels se trouvent plusieurs taxons inédits. C'est parmi les Insectes que les nouveautés sont les plus nombreuses, avec des genres et des espèces originaux se répartissant en trois familles, dont deux d'Odonatoptera et une inédite de Mecoptera.

Cette entomofaune, bien conservée, apporte des informations phylogénétiques importantes pour une période clef de l'évolution des Pterygota, pour laquelle les sites fossilifères sont particulièrement rares, puisqu'il y a moins de 15 gisements répertoriés dans le Permien supérieur. Les découvertes du Lodévois vont permettre aussi de mieux connaître cette évolution entre le Permien inférieur (sites d'Autun et de Buxières-les-Mines) et le Trias (sites des Vosges), au sein d'une zone géographique limitée. Elles devraient aussi contribuer à mieux mesurer quel a été l'impact de la crise fini-permienne sur la classe des Insectes.

Dans l'état actuel de nos recherches, il semble que celle-ci ait peu affecté l'évolution de ces Arthropodes. Mais il est trop tôt pour établir un bilan définitif, en raison du caractère fragmentaire des études phylogénétiques.

La répartition des Insectes et des Conchostracés suggère d'attribuer les âges Léonardien, Kazanien et Tatarien au Groupe saxonien. Il en résulte que la partie supérieure de la formation du Salagou date du Permien supérieur.

L'existence de Conchostracés associés aux Triopsidés confirme que la formation du Salagou s'est déposée dans un environnement peu profond, sous un climat de type aride. Ce qui n'a cependant pas empêché la vie de se pérenniser et de se diversifier, comme le prouvent ces nombreux et nouveaux fossiles.

---

## ABRIDGED VERSION

### 1. Introduction

The Permian series of the Lodève Basin is composed of two sedimentary cycles: the Autunian and the Saxonian (Château-neuf and Farjanel, 1989; Odin, 1986). Fossils from the first cycle have been known since the 18th century. Laversanne (1976) and Gand (1994) provide palaeontological reviews of these finds. As is commonly observed in continental Permian deposits, fossils are more frequent and abundant in the grey facies, while ichnites are more readily found in the red beds without body-fossils, especially in the Saxonian (figures 2B and 2C).

In actual fact, examination of Dr Lapeyrie's collection, which was assembled over some twenty years, shows that this is not the case as very many fossils were collected throughout the Saxonian from level F29 to level F20. These sites are small siltstone lenses located in the argillite portion of the binary sequences that are terminated by calcareous siltstone horizons with desiccation cracks. The vertical distribution of these sequences characterizes the Salagou Formation which was deposited in a playa environment (Odin, 1986).

## 2. Palaeontological content of new fossil sites

The lenses which are a few tens of centimeters thick and sometimes several meters long have yielded Arthropods from the bottom to the top of the Salagou Formation, and Bivalve shells although these are only found in the Dio area (figures 1 and 2).

### *Triopsids* (figures 3I–3K)

These are frequent and very abundant. *Lepidurus* and *Triops* have been identified; the latter genus corresponding to a species very similar to present-day *Triops cancriformis*. This indicates that these Arthropods have evolved little since Permian time and form a bradytelic lineage.

### *Conchostracans* (figure 3A)

They are usually associated with Triopsids but with greater vertical distribution in the Saxonian from F29 to F17.

At the current stage of investigations, it seems that the species contained in the strata between Sallèles (F30) and Arièges (F19) are somewhat more evolved than those of the German formations of the Upper Rotliegend I (*sensu* Schneider et al., 1995). One Lodève form seems to stem directly from *Lioestheria andreevi* found in the Tambach Formation while a second species is similar to *Pseudoestheria wilhelmsthalensis* of the Eisenach Formation (Saale Basin) and to *Palaeolimnadiopsis brevis* of the Wellington Formation in the USA.

### *Bivalvia* (figure 3B)

Near Dio (figure 1), lumachelle strata contain numerous non-marine Bivalve shells. They are Unionoida belonging to a new species of *Palaeanodonta*, studied at the present time.

### *Insects* (figures 3C–3H and 3L)

The fossil-bearing strata are distributed between F30 and F20 (figures 2B and 2C). At least ten orders of Insects are found, including Odonatoptera, Blattodea, Orthoptera, Hemiptera, Protelytroptera, Ephemeroptera, Diaphanopteridae and Endopterygota type Mecoptera (Kukalová-Peck, 1991). There may also be a Diptera. Four other Insects of uncertain type represent unknown families or orders.

The Odonatoptera are mainly Meganisoptera with a new species of Typidae and an original monospecific family. Two Protozygoptera including a Permolestidae, *Epilestes* sp., and a new genus of Permepallagidae are also currently described (Nel et al., in preparation).

Abundant Blattodea Phylloblattidae, among which five species of *Phyloblatta* are recognized, similar to those observed in the Boskovice Trough (Czech) and in Kansas (Schneider, 1983). The same strata also contain a representative of a yet unknown order which seems to be the sister group of Isoptera. This could be the earliest marker of the Termite lineage which was referred to recently by Hasiotis and Dubiel (1995) in Triassic deposits of Arizona.

Orthoptera are represented by an undocumented species of Hagloidea, a group which is not currently mentioned before the Triassic (Gorochov, 1966). Hemiptera occur in the shape of a rear wing of Cercopoidea and Cicadomorpha Prosbolidae, the latter being already known from the Late Permian of Russia and Siberia. The same is true of Protelytroptera which are reported for the first time in France.

The Endopterygota include four species of Mecoptera. Oddly enough, the Coleoptera, Raphidioptera, Megaloptera and Neuroptera have still not been found in Lodève basin sites whereas they exist in the Early and Middle Permian of Siberia and the USA. It remains to be proved whether their absence is real, and if so whether this is related to an unfavorable palaeoenvironment or to conditions of fossilization.

## 3. Age of the Salagou Formation

### *Insects*

*Phyloblatta* specimens from Vignasses and Arièges (F34 and F19, figures 2B and 2C), are similar to *Phyloblatta compactiformis*, *P. praecurvata*, *P. cf. deserta* from Upper Rotliegend I of the Boskovice furrow (Czech) and to *P. compacta* from Leonardian of Kansas (Schneider, 1984 a and b). From this, F34–F39 Insect levels could be dated as Leonardian. In addition, *Phaneroneura* (Diaphanopterodea Martinoviidae), coming also from Arièges and abundant in the Lower Leonardian of Kansas and Oklahoma, confirms this age.

Nevertheless, Typidae of Arièges, close to *Typus* of Leonardian and to *Arctotypus* from the Russian Late Permian, seems rather to indicate Lower Kazanian age for the Arièges level.

This conclusion is also inferred by new taxa of Protozygoptera, found in Canals (F23) and Bouisset (F31) sites (figures 2B and 2C), such *Epilestes* sp. and an original genus (Nel et al., in press), very similar to *Epilestes kargalensis* and *Permepallage angustissima* from the Russian Lower Kazanian.

The range of Insects suggests therefore, Leonardian–Lower Kazanian ages for the F30–F31 part of the Salagou Formation (figures 2B and 2C).

### *Conchostracans*

From the datings ascribed to the German formations (Mening, 1994; Schneider et al., 1995), with species close to those of the Lodève basin, strata between Sallèles and Arièges could be Artinskian to Kungurian or even Upper Sakmarian to Kazanian. The occurrence of *Supaia*, a characteristic plant of the Lower Leonardian (Read and Mamay, 1964) at the Rabejac site (Doubingier and Heyler, 1975) is further evidence of Kungurian age for the base of the Salagou Formation (= Sallèles levels). In the 'La Lieude' strata (F17, figures 2B and 2C), Conchostracans with ornamentation typical of Mesozoic forms suggest a Tatarian age (Capitanian to? Changhsingian).

## 4. Conclusions

The Lapeyrie collection includes Arthropods and Bivalve shells among which several are unreported taxa. The data are more numerous for Insects with many new forms which are distributed in three families, two of Odonatoptera, and one undocumented of Mecoptera.

This well-preserved entomofauna provides new and important phylogenetic information for a key period in the evolution of Pterygota, which should also make it possible to measure the impact of the mass extinction on the Insect class at the end of the Permian.

The distribution of Insects and Conchostracans suggests Leonardian–Capitanian or Kungurian–Tatarian ages for the Saxonian Group. It follows that the upper part of the Salagou Formation dates from the Late Permian.

**Remerciements :** Les auteurs remercient chaleureusement le Pr. Claude Babin, de l'Université Claude-Bernard (Lyon I) et le Dr. Michaël Eagar de l'Université de Manchester, pour leur précieuse contribution concernant les Bivalves.

## RÉFÉRENCES

- Carpenter F.M. 1992. Superclass Hexapoda, In: *Treatise on Invertebrate palaeontology*, Moore R.C. et Kaesler R.L. (eds), The Geological Society of America and the University of Kansas, Boulder, Colorado, (R), *Arthropoda* 4, 3/4, 655 p.
- Chateauneuf J.J. et Farjanel G. 1989. Synthèse géologique des bassins permien français. *Mém. B.R.G.M.*, 128, 288 p.
- Davydov V.I. 1996. Fusulinid biostratigraphy and the correlation of Moscovian-Guadalupian North American, Tethyan and Boreal (Russian Platform/Uralian) standards, *Permophiles*, 29, 49
- Doubinger J. et Heyler D. 1975. Nouveaux fossiles dans le Permien français, *Bull. Soc. géol. France*, 7, XVII, 6, 1176-1180
- Ellenberger P. 1983a. Sur la zonation ichnologique du Permien moyen (Saxonien) du bassin de Lodève (Hérault), *C. R. Acad. Sci. Paris*, 297, série II, 553-558
- Ellenberger P. 1983b. Sur la zonation ichnologique du Permien inférieur (Autunien) du bassin de Lodève (Hérault), *C. R. Acad. Sci. Paris*, 297, série II, 631-635
- Gand G. 1987. Les traces de Vertébrés tétrapodes du Permien français, paléontologie, stratigraphie, paléoenvironnements, *Thèse Sci.*, Univ. de Bourgogne, Édif. Centre des sciences de la Terre, Dijon, 341 p.
- Gand G., Garric J. et Lapeyrie J., à paraître. Biocénoses à Triopsidés (Crustacea, Branchiopoda) du Permien du bassin de Lodève (France), *Geobios*
- Gorochov A.V. 1996. Contribution to the systematics and elucidation of the evolution of the order Orthoptera, *Entomol. Rev.*, 75, 5, 156-162
- Hasiotis S.T. et Dubiel R.F. 1995. Termite (Insectera Isoptera) nest ichnofossils from the Upper Triassic Chinle Formation, Petrified Forest National Park, Arizona, *Ichnos*, 4, 119-130
- Heyler D. 1969. Vertébrés de l'Autunien de France, *Cah. Paléontol.*, CNRS, Paris, 255 p.
- Heyler D. et Lessertisseur J. 1963. Piste de tétrapodes permien dans la région de Lodève (Hérault), *Mém. Mus. His. Nat.*, série C, XI, 2, 100 p.
- Krzeminski W., Krzeminska A. et Papier F. 1994. *Grauvogelia arzevilleriana* sp. n., the oldest Diptera species (Lower/Middle Triassic of France), *Acta Zool. Cracoviensia*, 37, 95-99
- Kukalova-Peck J. 1991. Fossil history and the evolution of Hexapod structures, p. 141-179, In: *The Insects of Australia*. A textbook for students and research workers, 2<sup>e</sup> édit., Melbourne University Press, 1137 p.
- Laversanne J. 1976. Sédimentation et minéralisation du Permien de Lodève (Hérault), *Thèse 3<sup>e</sup> cycle*, Univ. Paris Sud, 300 p.
- Martynov A. 1937. Permian fossil insects from Kargala and their relationships, *Travaux de l'Institut de paléontologie de l'Académie des sciences de la Russie*, Moscow, 7, 8-92 (in Russian)
- Menning M. 1994. A numerical time scale for the Permian and Triassic Periods: an integrated time analysis, In: *The Permian of Northern Pangea*, Scholle P.A., Peryt T.M. et Ulmer-Scholle D.S. (eds), 1, 77-97
- Nel A., Gand G., Garric J. et Lapeyrie J., à paraître. The first Insecta Odonatoptera Protozygoptera from the Upper Permian of France, *Palaeontology*
- Nel A., Papier F., Stamm-Grauvogel L. et Gall J.-C. 1996. *Voltziolestes triasicus*, n. gen., n. sp., le premier Odonata Protozygoptera du Trias inférieur des Vosges (France), *Palaeontol. Lombarda*, 5, 25-36
- Nmla A., Cabanis B., Leroy S., Henriot O. et Mathis V. 1992. Découverte de nouveaux horizons tuffiques dans le Permien rouge supérieur du bassin de Lodève (Hérault, France). Essai de caractérisation du volcanisme, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 315, série II, 689-696
- Odin B. 1986. Les formations permien, Autunien supérieur à Thuringien, du « bassin » de Lodève (Hérault, France) : stratigraphie, minéralogie, paléoenvironnement, corrélations, *Thèse*, Univ. Aix-Marseille III, inédit, Faculté des sciences de Saint-Jérôme, Marseille, 375 p.
- Read C.B. et Mamay S.H. 1964. Upper Paleozoic floral zones and floral provinces of the United States, *Geol. Survey, Professional Paper*, 454, 1-35
- Schneider J. 1983. Die Blattodea (Insecta) des Paläozoikums, Teil 1: Systematik, Ökologie und Biostratigraphie, *Freib. Forsch.*, C 382, 106-145
- Schneider J. 1984a. Die Blattodea (Insecta) des Paläozoikums, Teil 2: Morphogenese des Flügelstrukturen und Phylogenie, *Freib. Forsch.*, C 391, 5-34
- Schneider J. 1984b. Zur Entomofauna des Jungpaläozoikums der Boskovicer Furche (CSSR), Teil 2 : Phylloblattinidae (Insecta, Blattodea), *Freib. Forsch.*, C 395, 19-37
- Schneider J., Rossler R. et Gaitzsch B.G. 1995. Times lines of the Late Variscan Volcanism. A holostratigraphic synthesis, *Zbl. Geol. Paläontol.*, 1, 5-6, 477-490
- Tasch P. 1969. Branchiopoda, In: *Treatise on Invertebrate palaeontology, part R, Arthropoda* 4, Moore R.C. (ed), Geological Society of America, University of Kansas, 4, 1, 128-185