

# La diversité des Coleoptera (Insecta) du Trias dans le nord-est de la France

**Francine PAPIER**

Université Louis Pasteur, EOST - Géologie,  
1 rue Blessig, F-67084 Strasbourg cedex (France)  
fpapier@mailserver.u-strasbg.fr

**André NEL**

Département Histoire de la Terre, USM 0203 et CNRS-Muséum UMR 5143,  
Muséum national d'Histoire naturelle, case postale 49,  
45 rue Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)  
anel@mnhn.fr

**Léa GRAUVOGEL-STAMM**

**Jean-Claude GALL**

Université Louis Pasteur, EOST - Géologie,  
1 rue Blessig, F-67084 Strasbourg cedex (France)

---

Papier F., Nel A., Grauvogel-Stamm L. & Gall J.-C. 2005. — La diversité des Coleoptera (Insecta) du Trias dans le nord-est de la France. *Geodiversitas* 27 (2) : 181-199.

## RÉSUMÉ

Dans la collection paléontologique Grauvogel et Gall (conservée à l'EOST, Strasbourg) du Grès à Voltzia (limite Trias inférieur/moyen) des Vosges du Nord (NE de la France) ce sont les Coleoptera qui montrent la plus grande diversité (32 espèces). De plus, ce sont vraisemblablement les plus anciens vrais Coleoptera connus. Malheureusement, la plupart ne sont représentés que par des élytres isolés fortement chitinisés et sans nervation visible, ce qui ne permet pas leur étude systématique et la détermination de leurs affinités. La systématique des Coleoptera actuels est fondée, en effet, sur des caractères morphologiques corporels et non sur les élytres. Nous proposons néanmoins un inventaire des différents types d'élytres présents dans le Grès à Voltzia, basé sur la typologie de leur forme et de leur ornementation, pour montrer l'importance de leur diversité. Les Coleoptera ont été signalés dans d'autres gisements triasiques datés pour la plupart du Trias supérieur (Kirghizistan, Afrique du Sud, États-Unis, Australie), mais là aussi, le plus souvent, ils ne sont représentés que par des élytres. Comme les caractères des élytres ne sont pas significatifs du point de vue systématique, la comparaison

**MOTS CLÉS**

Insecta,  
Coleoptera,  
Trias,  
Grès à Voltzia,  
Vosges,  
France,  
élytres,  
diversité.

des élytres des Coleoptera du Grès à Voltzia des Vosges avec ceux de ces autres gisements ne peut être que très superficielle. La classification de la plupart des Coleoptera triasiques dans les Archostemata, telle qu'elle a été proposée par Ponomarenko (1969) et qui est fondée le plus souvent sur des élytres isolés, est donc très incertaine, d'autant plus que celle-ci n'est étayée par aucune synapomorphie nette. Néanmoins, l'évaluation de la diversité des Coleoptera du Grès à Voltzia s'est avérée intéressante car elle montre qu'au début du Trias ils étaient déjà très diversifiés.

**ABSTRACT**

*The Coleoptera (Insecta) diversity from the Triassic of northeastern France.*

In the paleontomological collection Grauvogel and Gall (deposited at EOST, Strasbourg) from the Grès à Voltzia (boundary Lower/Middle Triassic) of the northern Vosges mountains (NE France) the Coleoptera are the most diversified insects (32 species). Moreover they are very likely the most ancient true Coleoptera that are known. Unfortunately most of them are represented by strongly sclerotized isolated elytra, without any visible venation, which therefore prevent any systematic study and determination of their affinities. Indeed, the Coleoptera systematics is based upon the body features and not upon the elytra. Nevertheless, we present an inventory of the Grès à Voltzia Coleoptera based on the shape and ornamentation of the elytra in order to show the importance of their diversity. Coleoptera have been reported from other Triassic outcrops most of which are Upper Triassic in age (Kirghizistan, South Africa, United States, Australia) but in which similarly they are mostly represented by elytra. Since the elytra features have no systematic value, the comparison of the elytra from the Grès à Voltzia of the Vosges with those from the other outcrops is only superficial. The classification of most of the Triassic Coleoptera in the Archostemata, as proposed by Ponomarenko (1969) and based only on isolated elytra, is therefore very uncertain, all the more since it is not supported by any clear synapomorphy. Nevertheless, the estimated diversity of the Coleoptera from the Grès à Voltzia is interesting since it shows that at the beginning of the Triassic, they were already very diversified.

**KEY WORDS**

Insecta,  
Coleoptera,  
Triassic,  
Grès à Voltzia,  
Vosges,  
France,  
elytra,  
diversity.

**INTRODUCTION**

La collection paléontomologique Grauvogel et Gall du Grès à Voltzia (limite Trias inférieur/moyen) des Vosges du Nord (NE France) est riche (5300 échantillons) et diversifiée (200 espèces) (Marchal-Papier 1998). De nombreux travaux ont déjà permis de reconnaître et d'étudier plusieurs ordres : les Blattodea (Papier *et al.* 1994, 1996a ; Papier & Grauvogel-Stamm 1995), les Odonata (Grauvogel & Laurentiaux 1952 ; Nel *et al.* 1996), les Mecoptera (Laurentiaux & Grauvogel *in* Laurentiaux 1953 ;

Papier *et al.* 1996b), les Orthoptera (Papier *et al.* 1997, 2000), les Diptera (Krzeminski *et al.* 1994 ; Krzeminski & Krzeminska 2003), les Hemiptera (Lefebvre *et al.* 1998) et les Ephemeroptera (Sinitshenkova *et al.* sous presse).

L'étude, à présent, des Coleoptera du Grès à Voltzia des Vosges met en évidence la diversité de cet ordre au début du Mésozoïque et montre que, déjà au Trias, ils ont joué un rôle important dans l'entomofaune. Aussi leur connaissance est très intéressante pour l'histoire de cet ordre.

Dans l'entomofaune actuelle, l'ordre des Coleoptera est en effet le plus important en nombre d'in-

dividus et le plus diversifié, avec 300 000 espèces environ, représentant 40 % de tous les insectes décrits (750 000) dans le monde (Wilson 1993). D'après Nel (2002), ces chiffres sont certainement très en dessous de la réalité. Les Coleoptera sont une incontestable « réussite » dans le règne animal et les raisons de ce succès sont liées à plusieurs facteurs. Les élytres et leur épaisse cuticule leur assurent une bonne protection ; de plus la variété des niches écologiques occupées et la diversité des sources de nourriture favorisent leur diversification. Ils ont colonisé le monde entier sauf l'Antarctique et le milieu marin.

## MATÉRIEL ET MÉTHODE

### LOCALISATIONS GÉOGRAPHIQUES ET STRATIGRAPHIQUES

Les échantillons de Coleoptera récoltés dans le Grès à Voltzia sont au nombre de 584. Ils proviennent de plusieurs carrières des Vosges du Nord, dans le nord-est de la France (pour la localisation de ces gisements voir Papier & Grauvogel-Stamm 1995 : fig. 2). La localité qui s'est révélée la plus riche en Coleoptera fossiles avec 83 % des échantillons est Gottenhouse (Bas-Rhin, France). D'autres localités ont également fourni des Coleoptera mais en nombre plus restreint : Adamswiller (1 %) et Bust (9,5 %) dans le Bas-Rhin ; Arzviller (4 %), Vilsberg (2 %), Oeting (0,3 %) et Hangviller (0,2 %) en Moselle. Ces insectes fossiles proviennent de la partie inférieure du Grès à Voltzia appelée Grès à meules, qui représente le sommet du Buntsandstein supérieur. Bien que, du point de vue lithologique, cette formation appartienne au Buntsandstein ou Trias inférieur de faciès germanique, elle est d'âge Anisien inférieur dans les Vosges et correspond à la base du Trias moyen dans la stratigraphie alpine (Durand & Jurain 1969 ; Gall 1971).

### PRÉSENTATION DU MATÉRIEL

Avec 584 échantillons, les Coleoptera représentent seulement 11 % de la collection paléontologique (5 300 échantillons) du Grès à Voltzia (limite Trias inférieur/Trias moyen) des Vosges

du Nord. Cet ordre n'y est pas le plus abondant, mais c'est celui qui montre la plus grande diversité avec 32 espèces. En effet, avec 41 %, les Blattodea sont de loin les insectes les plus nombreux dans la collection.

Les échantillons sont presque exclusivement représentés par des élytres isolés ; en effet, il n'y a que quatre échantillons de Coleoptera plus ou moins entiers. Du fait de leur forte chitinisation, les élytres se conservent et se fossilisent mieux que les autres éléments corporels. Mais cette forte chitinisation a entraîné un effacement de la nervation, ce qui élimine un caractère important pour l'étude systématique. Comme l'a fait remarquer Tillyard (1918), baser la systématique des Coleoptera fossiles uniquement sur l'ornementation des élytres, même si celle-ci est parfaite, relève de la spéculation car il est rare qu'un type d'ornementation soit l'apanage d'une seule famille. La classification des Coleoptera actuels est en effet fondée sur d'autres caractères, tels que la présence et la position de certaines sutures entre les sclérites et la structure des antennes, des mandibules, des coxae et des tarsi. Malheureusement, ces détails sont rarement préservés chez les Coleoptera fossiles, sauf chez ceux qui sont fossilisés dans l'ambre.

Le terme de « genera of convenience » donné par Tillyard (1918) permet néanmoins de regrouper un certain nombre d'élytres fossiles semblables par leur forme et leur sculpture. Ainsi, le genre *Ademosyne* Handlirsch, 1906 correspond à cette définition. Il regroupe les espèces dont les élytres montrent des sillons ponctués. Cependant, ce type d'ornementation se retrouve dans plusieurs familles comme les Hydrophilidae Latreille, 1802 et les Tenebrionidae Latreille, 1802 par exemple, ce qui démontre les limites de la systématique basée uniquement sur des élytres. En 1923, Dunstan précise aussi que les dimensions peuvent être utiles à l'identification.

### SYSTÉMATIQUE

Comme la quasi-totalité des Coleoptera du Grès à Voltzia sont représentés par des élytres

isolés et vu les observations faites quant à leur utilisation pour la systématique, il nous a paru impensable de les attribuer à des sous-ordres, familles ou genres précis. Pour essayer de distinguer les différentes espèces, une analyse morphométrique du contour de l'élytre basée sur les méthodes de Fourier (Schmittbuhl *et al.* 1998) a été testée mais sans résultat concluant ; en fait, là aussi les caractéristiques morphologiques, notamment la forme des élytres, sont insuffisantes. Mais nous avons tout de même trouvé intéressant d'évaluer leur diversité et avons donc proposé un inventaire basé sur une typologie des formes et de l'ornementation des élytres. L'estimation de la diversité spécifique des Coleoptera du Trias des Vosges est fondée sur l'hypothèse selon laquelle des élytres semblables correspondent probablement à une même espèce. Ainsi, bien que nous n'ayons pas cherché à leur attribuer un nom de genre, nous avons identifié 32 espèces réparties en trois groupes, selon l'ornementation des élytres. Nous avons donc distingué des espèces à élytres striés, réticulés et lisses.

Tous les échantillons décrits et figurés font partie de la collection Grauvogel et Gall et sont conservés à l'EOST (Strasbourg).

#### ABRÉVIATIONS

EOST École et Observatoire des Sciences de la Terre, Strasbourg ;  
L longueur ;  
l largeur.

#### LES DIFFÉRENTS ÉLYTRES DE COLEOPTERA DU GRÈS À VOLTZIA

##### *Espèces avec élytres à stries fines ou larges et ponctuées*

**Espèce 1 (Fig. 1A).** Élytre asymétrique avec bord interne presque rectiligne et bord externe légèrement arqué, s'incurvant plus fortement vers la base et l'apex ; base arrondie ; apex peu aigu ; disque portant 10 stries fines et nettes, parallèles, simples, droites, non fusionnées apicalement ; longueur comprise entre 4,5 et 8 mm.

Spécimens. — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 6875 (Fig. 1A) (L = 4,5 mm, l = 1,8 mm, L/l = 2,5) ; 7323/7324 ; 6893.

**Espèce 2 (Fig. 1B).** Élytre asymétrique avec bord interne presque rectiligne et bord externe présentant une saillie de 2 mm de long près de l'angle de l'épaule et se terminant obliquement vers l'apex ; angle basal interne légèrement obtus ; stries élytrales très fines, parallèles, droites.

Spécimen. — Arzviller (Moselle, France), 7006/7007 (Fig. 1B) (L = 4 mm, l = 2 mm, L/l = 2).

**Espèce 3 (Fig. 1C).** Élytre asymétrique avec bord interne presque rectiligne et bord externe avec une expansion latérale de 4 mm de long vers l'apex qui est relativement aigu ; huit à neuf stries fines, droites parallèles.

Spécimens. — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 7331/7332 (Fig. 1C) (L = 7 mm, l = 2,5 mm, L/l = 2,8) ; 6822/6823.

**Espèce 4 (Fig. 1D).** Élytre asymétrique avec bord interne presque rectiligne et bord externe légèrement mais régulièrement arqué dans la partie médiane, s'infléchissant obliquement vers l'apex qui est aigu ; huit stries, fines, droites et parallèles ; longueur comprise entre 4 et 7 mm. Ressemble à la forme 1, mis à part le nombre de stries (10).

Spécimens. — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 7172 (Fig. 1D) (L = 4 mm, l = 1,5 mm, L/l = 2,6) ; 7093 (L = 7 mm, l = 2 mm, L/l = 3,5).

**Espèce 5 (Fig. 1E, F).** Reste de Coleoptera (Fig. 1E) avec deux élytres asymétriques encore en connexion mais légèrement disjoints vers l'apex, avec bord interne presque rectiligne et bord externe faiblement mais régulièrement incurvé avec une forte courbure apicale ; base des élytres ayant des angles interne et externe légèrement obtus ; épipleure assez large ; apex aigu ; stries fines, droites et parallèles.

Spécimens. — Arzviller (Moselle, France), 6641/6642 (Fig. 1E) (L = 5 mm, l = 2 mm, L/l = 2,5). — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 6674/6675 (Fig. 1F). — Vilsberg (Moselle, France), 7552/7553.

**Espèce 6 (Fig. 2A).** Élytre légèrement asymétrique avec bord interne presque rectiligne et

bord externe régulièrement arqué ; apex très aigu ; stries fines, parallèles, courbées parallèlement au bord externe et convergeant à l'apex (l'échantillon 9343 montre 10 stries bien distinctes).

Spécimens. — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 6981/6982. — Saverne (Bas-Rhin, France), 9343 (Fig. 2A) (L = 4 mm, l = 2 mm, L/l = 2).

**Espèce 7 (Fig. 2B-D).** Élytre légèrement asymétrique avec bord interne rectiligne et bord externe régulièrement incurvé ; apex légèrement arrondi ; 9 à 10 stries fines, parallèles, convergeant vers l'apex.

Spécimens. — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 6772/6773 (Fig. 2C, D) (L = 10 mm, l = 3 mm, L/l = 3,3) ; 6919/6920 (Fig. 2B) (L = 9 mm, l = 3 mm, L/l = 5,3).

**Espèce 8 (Fig. 2E, F).** Élytre asymétrique de grande taille avec bord interne rectiligne et bord externe convexe ; apex aigu ; stries ponctuées.

Spécimen. — Bust (Bas-Rhin, France), 7025/7026 (Fig. 2E, F) (L = 13 mm, l = 3 mm, L/l = 4,3).

**Espèce 9 (Fig. 3A).** Reste de Coleoptera avec deux élytres asymétriques en connexion très légèrement disjoints dans la partie apicale, avec bord interne rectiligne et bord externe régulièrement incurvé ; apex assez aigu ; stries fines, surface de l'élytre finement chagrinée.

Spécimen. — Hangviller (Moselle, France), 6639/6640 (Fig. 3A) (L = 4 mm, l = 1 mm, L/l = 4).

**Espèce 10 (Fig. 3B-D).** Élytre asymétrique avec bord interne rectiligne et bord externe légèrement arqué, se terminant obliquement vers l'apex ; huit stries larges, sombres, plus ou moins continues, parfois d'aspect ponctué, fusionnées le plus souvent deux par deux à 0,8 mm du bord apical ; stries légèrement en éventail à la base de l'élytre puis convergentes vers l'apex. Il est à noter que sur les trois échantillons les deux stries externes apparaissent réduites de moitié.

Spécimens. — Arzwiller (Moselle, France), 6952/6953 (Fig. 3C) (L = 5-6 mm, l = 1,5 mm,

L/l = 4) ; 9344 (Fig. 3B). — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 6864. — Arzwiller (Moselle, France), 9345 (Fig. 3D) : reste incomplet de Coleoptera avec deux élytres encore en connexion, légèrement disjoints vers l'apex de 1,5 mm de large.

**Espèce 11 (Fig. 3E).** Élytre presque symétrique avec bords interne et externe régulièrement incurvés ; stries ponctuées ; apex arrondi.

Spécimen. — Arzwiller (Moselle, France), 6664/6665/6666/6667/6668 (Fig. 3E) (L > 5 mm – élytre incomplet –, l = 2,2 mm).

**Espèce 12 (Fig. 3F).** Élytre asymétrique avec bord interne rectiligne et bord externe arqué vers l'apex ; neuf stries.

Spécimen. — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 6801/6802 (Fig. 3F) (L = 7 mm, l = 2 mm, L/l = 3,5).

**Espèce 13 (Fig. 4A).** Élytre presque symétrique avec bords externe et interne régulièrement arqués ; apex pointu ; disque couvert d'un fin réseau avec 10 stries fines, convergentes dans la partie apicale. Cette forme est voisine de la forme 6 (Fig. 2A) mise à part l'absence d'un réseau bien défini chez la forme 13.

Spécimen. — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 6969/6970 (Fig. 4A) (L = 6 mm, l = 2 mm, L/l = 3).

#### *Espèces avec élytres réticulés*

**Espèce 14 (Fig. 4B).** Élytre asymétrique avec bord interne presque rectiligne et bord externe obliquant vers l'apex qui est arrondi ; disque finement réticulé sans stries apparentes.

Spécimens. — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 6673 (Fig. 4B) (L = 7 mm, l = 3 mm, L/l = 2,3) ; 6678/6679.

**Espèce 15 (Fig. 4C).** Élytre presque symétrique à base arrondie, bords interne et externe très légèrement incurvés ; surface de l'élytre couverte d'une réticulation formée de 11 à 12 files de larges mailles polygonales subcirculaires.

Spécimen. — Adamswiller (Bas-Rhin, France), 6690/6691 (Fig. 4C) (L = 4,5 mm, l = 2 mm, L/l = 3).

**Espèce 16 (Fig. 4D).** Élytre asymétrique avec bord interne rectiligne et bord externe fortement arqué vers l'apex ; surface couverte de gros points arrondis dont l'alignement est mal défini comparé à toutes les autres formes à élytres réticulés.

Spécimen. — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 6669/6670 (Fig. 4D) (L = 5 mm, l = 2 mm, L/l = 2,5).

**Espèce 17 (Fig. 4E).** Élytre presque symétrique avec bord interne presque rectiligne et bord externe infléchi dans la partie médiane ; apex pointu ; surface couverte d'une réticulation formée de larges mailles subcirculaires et en relief, entourées de cinq à six poils courts ; mailles en quinconce réparties en 10 files convergeant vers l'apex ; restes de taches de couleur sur 7364/7365. Spécimens. — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 6696/6697 ; 6707/6708 ; 6709/6710 ; 6711/6712 ; 6715/6716 ; 6723/6724 ; 6739/6740 ; 6742/6743 ; 7364/7365 (Fig. 4E) (L = de 5 à 8 mm, l = 2 mm, L/l = 3). — Adamswiller (Bas-Rhin, France), 7096.

**Espèce 18 (Fig. 4F).** Élytre asymétrique avec bord interne presque rectiligne et bord externe infléchi près de l'apex qui est pointu ; surface couverte d'une réticulation comparable à celle de la forme 17 (Fig. 4E) ; restes de couleur.

Spécimen. — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 6713/6714 (Fig. 4F) (L = 8,5 mm, l = 2 mm, L/l = 4,25).

**Espèce 19 (Fig. 5A).** Élytre légèrement asymétrique avec bord interne faiblement infléchi dans la partie médiane et bord externe régulièrement arqué ; apex pointu ; surface couverte d'une réticulation comparable à celle des formes 17 (Fig. 4E) et 18 (Fig. 4F) avec restes de poils bien visibles sur l'échantillon 6727 et restes de couleur sur 6758 et 6698.

Spécimens. — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 6758 (Fig. 5A) (L = 6 mm, l = 3 mm, L/l = 2) ; 6698/6699 ; 6741 ; 6725/6726/6727.

Remarque : Bien que les formes 17 (Fig. 4E), 18 (Fig. 4F) et 19 (Fig. 5A) présentent une réticula-

tion et des restes de coloration comparables, elles diffèrent par leur forme, ce qui nous a conduits à les séparer.

**Espèce 20 (Fig. 5B).** Élytre apparemment symétrique avec bord externe régulièrement arqué ; surface couverte d'une réticulation formée d'au moins 11 files de larges mailles dont la disposition est moins régulière que dans les formes 17, 18 et 19.

Spécimens. — Arzviller (Moselle, France), 6684/6685 (Fig. 5B) (L = 6 mm, l'élytre étant incomplet sa largeur ne peut être mesurée). — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 6682/6683.

**Espèce 21 (Fig. 5C).** Élytre symétrique avec bords interne et externe très faiblement arqués jusqu'à l'apex qui est pointu ; réseau polygonal à larges mailles réparties sur neuf files.

Spécimens. — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 6755/6756 (Fig. 5C) (L = 9 mm, l = 2,5 mm, L/l = 3,6) ; 6694/6695 ; 6717/6718 ; 6719/6720 ; 6728 ; 6736 ; 7362/7363.

#### *Espèces avec élytres lisses, sans ornementation*

**Espèce 22 (Fig. 5D).** Petit élytre asymétrique à surface lisse ; bords externe et interne légèrement arqués ; apex arrondi.

Spécimen. — Bust (Bas-Rhin, France), 9346 (Fig. 5D) (L = 3 mm ; l = 1 mm, L/l = 3).

**Espèce 23 (Fig. 5E).** Élytre asymétrique à bord interne rectiligne ; bord externe faiblement arqué se terminant obliquement vers l'apex ; surface lisse.

Spécimens. — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 7598 (Fig. 5E) (L = 5-6 mm, l = 2 mm, L/l = 2,5 à 3) ; 6649 ; 7430 ; 7313.

**Espèce 24 (Fig. 5F).** Élytre asymétrique à bord interne rectiligne et bord externe fortement incurvé vers l'apex ; apex orthogonal ; épipleure net ; surface lisse. L'espèce 24 est la plus abondante, avec 49 échantillons.

Spécimens. — Vilsberg (Moselle, France), 7445/7446 (Fig. 5F) (L = 6 mm, l = 2,5 mm, L/l = 2,4). — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 7543 ; 7252/7253 ; 7234.

**Espèce 25 (Fig. 6A).** Élytre asymétrique, étroit à bord interne rectiligne et bord externe incurvé vers l'apex pointu ; surface lisse.

Spécimens. — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 7379 et 7091 (Fig. 6A) (L = 7 mm, l = 2 mm, L/l = 3,5).

**Espèce 26 (Fig. 6B).** Élytre symétrique, long et étroit, à bords externe et interne très légèrement arqués ; base obliquant vers le bord interne ; surface lisse ; apex assez pointu.

Spécimens. — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 7577/7578 et 7178/7179 (Fig. 6B) (L = 6 mm, l = 1,5 mm, L/l = 4), plus huit autres spécimens.

**Espèce 27 (Fig. 6C).** Élytre légèrement asymétrique de grande taille à bord interne sub-rectiligne et bord externe régulièrement incurvé ; épaule assez nette, arrondie ; apex pointu ; surface lisse.

Spécimens. — Gottenhouse (Bas-Rhin, France), 7036/7037 ; 7055/7056 et 7064/7065 (Fig. 6C) (L = 10 mm, l = 3,5 mm, L/l = 2,8).

**Espèce 28 (Fig. 6D).** Élytre légèrement asymétrique de grande taille, à épipleure net et plus large à la base ; surface lisse ; apex arrondi.

Spécimen. — Bust (Bas-Rhin, France), 7048 (Fig. 6D) (L = 13 mm, l = 5 mm, L/l = 2,6).

**Espèce 29 (Fig. 6E).** Coléoptère entier mesurant 4 mm de long et ayant des élytres lisses de 2 mm de long et 1 mm de large avec bord externe légèrement arqué et bord interne rectiligne. Élytres apparemment plus courts que l'abdomen dont quelques segments abdominaux dépassent ; thorax plus large que haut et tête avec quelques fragments d'antennes moniliformes.

Spécimen. — Arzviller (Moselle, France), 6636/6637 (Fig. 6E).

**Espèce 30 (Fig. 6F).** Coléoptère entier de 8 mm de long, muni de deux élytres lisses de 6 mm de long et 2 mm de large et un thorax plus large que haut avec deux expansions latérales à l'avant.

Spécimen. — Oeting (Moselle, France), 6632/6633 (Fig. 6F).

**Espèce 31 (Fig. 7A).** Coléoptère de 10 mm de long, muni de deux élytres lisses de 6 mm de long et 2 mm de large dont la base présente une épaule marquée du côté externe ; thorax plus large que haut et de forme triangulaire ; mandibules conservées.

Spécimen. — Arzviller (Moselle, France), 6634/6635 (Fig. 7A).

**Espèce 32 (Fig. 7B).** Insecte complet mesurant 22 mm de long et apparemment dépourvu d'élytre ayant un thorax trapézoïdal aussi haut que large et une tête où les mandibules et des restes d'antennes sont conservés. Présence de quelques pattes terminées par deux griffes. D'après son allure générale ce coléoptère rappelle un Staphylinidae ; le plus ancien Staphylinidae est connu du Trias de Virginie (USA) (Fraser *et al.* 1996).

Spécimen. — Vilsberg (Moselle, France), 6618/6619 (Fig. 7B).

## DISCUSSION

Des Coleoptera triasiques ont été signalés sur tous les continents. Le court inventaire présenté ci-dessous donne un aperçu des principaux gisements. Il permet aussi de mettre en évidence l'intérêt des Coleoptera du Grès à Voltzia et de les situer par rapport aux autres Coleoptera triasiques connus. Une présentation succincte de la classification des Coleoptera permet d'entrevoir les limites de cette classification chez les fossiles, en particulier lorsque ceux-ci ne sont représentés que par des élytres.

### LES COLEOPTERA TRIASIQUES DANS LE MONDE

Plusieurs gisements triasiques, riches en insectes, autres que le Grès à Voltzia, ont livré des Coleoptera :

– au Kirghizistan, dans la Formation Madygen (Trias moyen/supérieur), huit familles regroupant 65 espèces ont été dénombrées parmi les 3 500 échantillons de Coleoptera (Ponomarenko 1995, 2002). Comme dans le Grès à Voltzia, les élytres isolés prédominent. Les familles identifiées les plus communes sont les Schizophoridae

Ponomarenko, 1968 (16 espèces), les Catiniidae Ponomarenko, 1968 et les Cupedidae Lacordaire, 1857 (29 espèces) qui sont attribuées aux Archostemata (Ponomarenko 1969) ;

– en Afrique du Sud, dans la Formation Molteno (Trias supérieur) les Coleoptera sont classés dans les Cupedidae et les Ademosynidae Ponomarenko, 1968 (Archostemata *sensu* Ponomarenko). Comme dans le Grès à Voltzia, ce sont les insectes les plus diversifiés, avec 30 genres et 161 espèces, dont beaucoup sont inédits (Anderson *et al.* 1998a, b) ;

– en Virginie (USA), dans la Formation Cow Branch (Trias supérieur) les Coleoptera sont attribués aux Schizophoridae, aux Cupedidae (Archostemata *sensu* Ponomarenko), aux Carabidae Latreille, 1802 (Adephaga) et aux Staphylinidae Latreille, 1802 (Polyphaga), mais toute la collection d'insectes fossiles ne comprend que 200 échantillons environ (Grimaldi *comm. pers.* 2002), ce qui est insuffisant pour évaluer la diversité avec objectivité ;

– en Australie, dans la Formation d'Ipswich (Trias supérieur) les Coleoptera (Dunstan 1923) sont représentés par des Taldycupedidae Rohdendorf, 1961, des Ademosynidae (Archostemata *sensu* Ponomarenko) et des familles rattachées aux Polyphaga. Ces dernières attributions sont très incertaines.

Il existe bien d'autres gisements triasiques qui ont livré des Coleoptera mais les échantillons y sont en général peu nombreux et le plus souvent mal conservés.

Comme le montre ce court inventaire des familles identifiées dans les principaux gisements triasiques riches en insectes, les Coleoptera sont pour la plupart classés dans les Archostemata *sensu* Ponomarenko (1969). Néanmoins, des Curculionioidea Latreille, 1802 (Polyphaga) ont également été reconnus dans le Trias moyen/supérieur de la Formation Madygen au Kirghizistan et dans le Trias supérieur de Kenderlyk au Kazakhstan (Zherikhin & Gratshev 1993). Cette découverte suggère que la plupart des grandes lignées modernes de Coleoptera existaient déjà à la limite du Trias moyen/supérieur, comme l'a indiqué Beutel (1997).

#### LA CLASSIFICATION DES COLEOPTERA

Les Coleoptera sont divisés en quatre sous-ordres : les Archostemata, les Adephaga, les Polyphaga et les Myxophaga :

– les Archostemata existent depuis le Permien et vivent encore de nos jours. C'est actuellement le plus petit des sous-ordres de Coleoptera. Leur apogée se situe au Permo-Trias, puis leur diversité décline au Jurassique et au Crétacé. Dans la faune actuelle les Archostemata sont des reliques connues par quelques genres, comme *Cupes* Fabricius, 1801 et *Omma* Newman, 1839, et classés dans la famille des Cupedidae. Ils sont xylophages et ont un aspect de Cerambycidae Latreille, 1802, mais à élytres réticulés ;

– les Polyphaga constituent le plus important des sous-ordres avec 85 % des espèces actuelles. Il existe depuis le Trias jusqu'à aujourd'hui ;

– les Adephaga qui sont connus du Trias à nos jours comprennent 11 familles, dont l'importante famille des Carabidae ;

– les Myxophaga constituent un petit sous-ordre uniquement actuel, représenté par une centaine d'espèces.

Les critères de distinction entre les différents sous-ordres sont basés sur de nombreux caractères morphologiques des larves et des imagos dont, entre autres, les sclérites cervicales, la suture notopleurale, les coxae postérieures, l'apex de l'aile et la cellule oblongulum de l'aile postérieure.

Les trois sous-ordres Polyphaga, Adephaga et Myxophaga sont considérés comme monophylétiques (Beutel 1999 ; Beutel & Haas 2000). En ce qui concerne les Archostemata actuels, leur monophylie est attestée par les caractères des larves (Beutel 1997 ; Beutel & Haas 2000), ce qui malheureusement ne peut être vérifié chez les Coleoptera fossiles attribués à ce sous-ordre. Néanmoins Ponomarenko (1969) a classé de nombreuses familles triasiques (Asiocoleidae Rohdendorf, 1961 ; Taldycupedidae ; Tricoleidae Ponomarenko, 1969) dans les Archostemata. Comme cette classification n'est basée sur aucune autapomorphie, Beutel (1997) les a intégrées dans les Pan-Coleoptera sur la base d'élytre avec épipleure. Compte tenu du petit nombre de caractères disponibles, une classifica-



tion plus précise est en effet impossible. L'inclusion dans les Archostemata de ces espèces triasiques, qui le plus souvent ne sont représentées que par des élytres, a fortement désorganisé la systématique de ce sous-ordre. Les attributions à des familles classées dans les Archostemata fondées uniquement sur des élytres réticulés demeurent donc très incertaines. Ainsi par exemple, l'espèce malgache actuelle *Cleropiestus oberthuri* Fairmaire, 1889 (Fig. 7C) qui appartient à la famille des Cleridae Klug, 1842, sous-ordre des Polyphaga, possède aussi des élytres à structure réticulée.

La monophylie des Archostemata fossiles *sensu* Ponomarenko (1969) n'est étayée par aucune synapomorphie claire. Pour Beutel (1997), il s'agit d'un groupe paraphylétique et les Archostemata *s.s.* ne comprendraient que les familles actuelles et cénozoïques des Micro-malthidae Barber, 1913 et des Cupedidae. La systématique des Archostemata *sensu* Ponomarenko (1969) mériterait donc d'être sérieusement révisée. Ainsi par exemple, les Ademosynidae, Schizophoridae et Catiniidae que Ponomarenko (1968, 1969, 2002) a aussi classées dans les Archostemata, ne peuvent être intégrées dans ce sous-ordre en raison du manque de caractères utilisables, notamment l'ignorance en ce qui concerne les larves. Pour Crowson (1975), les Schizophoridae auraient des affinités avec les Adepaga, les Ademosynidae avec les Polyphaga et les Catiniidae avec les Myxophaga mais là aussi, ces affinités ne reposent sur aucune synapomorphie. L'apparition de ces familles au Trias moyen et leurs caractères plésiomorphes indiquent qu'elles appartiennent probablement au groupe-souche Myxophaga + Polyphaga (Beutel 1997). Le caractère « élytres réticulés », apparemment typique des Archostemata actuels, représente une plésiomorphie des Pan-Coleoptera et en aucun cas ce caractère ne peut permettre l'attribution d'un Coleoptera permien ou triasique à un groupe-souche au sein de cet ordre. Toutes ces observations montrent que l'attribution sous-ordinale de nombreux taxons fossiles représentés uniquement par des élytres isolés est impossible. C'est la raison pour

laquelle nous n'avons pas proposé de classification plus précise pour les élytres du Grès à Voltzia des Vosges.

#### AFFINITÉS DES COLEOPTERA DU GRÈS À VOLTZIA

1) Les différents types d'élytres réticulés du Grès à Voltzia montrent des analogies avec ceux qui ont été décrits dans d'autres gisements triasiques, notamment ceux du Kirghizistan, d'Afrique du Sud et d'Australie (Dunstan 1923 ; Ponomarenko 1969, 1995, 2002 ; Anderson *et al.* 1998a, b). Cependant il est bien difficile de faire des comparaisons précises avec les formes décrites dans ces gisements car les caractères des élytres seuls sont insuffisants. Ces élytres ont été classés dans les Archostemata et selon les auteurs cités ci-dessus, ils ont été attribués à différentes familles, notamment les Cupedidae, les Taldycupedidae et les Tricoleidae Ponomarenko, 1969. D'après Ponomarenko (1969) les caractères de ces trois familles sont les suivants :

- la systématique des Cupedidae est basée sur la structure des coxae, du prothorax, des sternites, des mandibules et des antennes. Leurs élytres n'ont pas plus de cinq nervures ;
- les élytres des Taldycupedidae montrent soit plus de deux rangées de cellules à la base du champ cubital, soit une fusion entre les deux dernières nervures anales. D'après Ponomarenko (1969), les structures du corps ne sont connues que pour une espèce de cette famille. Cet auteur a également signalé que la systématique basée uniquement sur les élytres est artificielle ;
- les élytres des Tricoleidae ont trois nervures principales séparées par trois rangées de cellules. Les élytres réticulés du Grès à Voltzia ne montrent aucun de ces caractères ; de plus il n'y a aucun insecte entier dont les élytres sont réticulés. Cependant, l'espèce 15, à élytres réticulés, montre des ressemblances dans la réticulation avec *Moltenocupes townroni* Zeuner, 1961 de la Formation Molteno (Trias supérieur) en Afrique du Sud et *Mesothoris westraliensis* Riek, 1968 de Hill River (Trias supérieur) en Australie. Mais ces similitudes sont superficielles et ne permettent pas de rapprocher l'espèce du Grès à Voltzia de ces espèces.

2) Les différents types d'élytres lisses et sans ornementation du Grès à Voltzia ressemblent à ceux des espèces classées dans les familles des Schizophoridae et des Catiniidae que Ponomarenko (1968) a également regroupées dans les Archostemata. Mais comme pour les espèces à élytres réticulés, elles ne sont représentées que par des élytres isolés, ce qui empêche toute comparaison.

3) Les différents types d'élytres avec stries fines ou larges et ponctuées pourraient être rapprochés de ceux des Ademosynidae (Ponomarenko 1968), mais l'absence de Coleoptera complet ne permet pas de comparaison plus précise. De plus l'attribution des Ademosynidae aux Archostemata est très incertaine car la structure des ailes postérieures et celle des larves sont généralement inconnues chez les Coleoptera fossiles (Carpenter 1992).

#### LA PLACE DES COLEOPTERA DU GRÈS À VOLTZIA DANS L'HISTOIRE DE CET ORDRE

La mise en évidence de la grande diversité des élytres de Coleoptera dans le Grès à Voltzia des Vosges est importante pour l'histoire évolutive de cet ordre. Elle montre en effet que ces insectes étaient déjà très diversifiés à la limite Trias inférieur/Trias moyen. Le fait cependant de ne pas pouvoir les classer empêche de préciser si les grandes lignées modernes de Coleoptera existaient déjà à la limite du Trias inférieur/Trias moyen, ou si elles n'ont apparu qu'à la limite du Trias moyen/Trias supérieur, comme l'a suggéré Beutel (1997).

Les Coleoptera sont connus depuis le Permien. Mais c'est surtout à partir du Jurassique qu'ils sont fréquents dans tous les gisements à insectes. Les plus anciens ont été signalés dans le Permien inférieur d'Obora en Moravie, République tchèque (Kukalova 1969), des monts Oural, CEI (Ponomarenko 1969), de Rio Grande do Sul, Brésil (Pinto 1987). Cependant, d'après Beutel (1997) les Coleoptera du Permien de Tchèque et de l'Oural (Oborocoleidae Kukalova, 1969, Tshekardocoleidae Rohdendorf, 1944) ne seraient pas des vrais Coleoptera et appartiendraient aux Protocoleoptera, un groupe-frère des

Coleoptera. Quant aux Coleoptera du Permien supérieur, ils sont peu connus car les gisements de cet âge sont relativement rares. Ils ont été signalés principalement dans le Permien supérieur de Belmont en Australie (Tillyard 1924), en Sibérie (Ponomarenko 1969), en Chine (Lin 1982) et dans le Permo-Trias en Afrique du Sud (Haughton 1924). Néanmoins beaucoup de gisements à insectes du Permien sont dépourvus de Coleoptera. C'est le cas notamment des gisements du Permien inférieur d'Elmo, Kansas, USA (Beckemeyer 2002) et du Permien supérieur de Lodève, France (Gand *et al.* 1997). D'après Ponomarenko (1995), cet ordre est inconnu au Permien en Antarctique et en Amérique du Nord, suggérant qu'à cette époque les Coleoptera n'étaient pas encore répandus partout ou qu'ils étaient absents dans certains biotopes et/ou climats.

Jusqu'à présent, les seuls gisements post-permiens connus, où les Coleoptera sont diversifiés, étaient ceux du Trias supérieur d'Australie, d'Afrique du Sud et des USA et ceux de la limite Trias moyen/Trias supérieur du Kirghizistan. L'étude des Coleoptera du Trias des Vosges (France) montre à présent que le Grès à Voltzia qui est daté de l'Anisien (début du Trias moyen) est le plus ancien gisement triasique connu où les Coleoptera sont diversifiés.

#### CONCLUSION

L'étude des Coleoptera du Grès à Voltzia des Vosges du Nord (France), c'est-à-dire de la limite Trias inférieur/Trias moyen, a permis de mettre en évidence la grande diversité de cet ordre (au moins 32 espèces) au début du Mésozoïque. Ainsi, il y a 240 millions d'années, à l'instar des coléoptères actuels, ce groupe d'insectes était déjà celui qui montrait la plus grande diversité. Celle-ci reflète probablement la variété des niches écologiques disponibles.

Cette étude montre de plus que le Grès à Voltzia est la formation la plus ancienne connue ayant livré des Coleoptera diversifiés. En effet, les « Coleoptera » du Permien de Tchèque et de

l'Oural sont considérés aujourd'hui comme des Protocoleoptera, un groupe-frère des Coleoptera. Du point de vue systématique, les Coleoptera du Trias des Vosges n'ont malheureusement pas pu être classés dans les sous-ordres connus (Archostemata, Adepaga ou Polyphaga), en raison de leur état de conservation et du manque de caractères utilisables pour une classification valable. En effet, seuls les élytres sont préservés et baser la systématique uniquement sur des élytres isolés relève de l'utopie. C'est aussi la raison pour laquelle de nombreuses attributions systématiques seraient à réviser, en particulier au sein des Archostemata fossiles.

### Remerciements

Nous remercions Dr D. Grimaldi (American Museum of Natural History, New York) et Dr A. G. Ponomarenko (Académie des Sciences, Moscou) pour la relecture du manuscrit et leurs critiques constructives.

### RÉFÉRENCES

- ANDERSON J. M., ANDERSON H. M. & CRUICKSHANK A. R. I. 1998a. — Late Triassic ecosystems of the Molteno/Lower Elliot biome of Southern Africa. *Palaeontology* 41 (3): 387-421.
- ANDERSON J. M., KOHRING R. & SCHLÜTER T. 1998b. — Was insect biodiversity in the Triassic akin to Today? A case study from the Molteno Formation (South Africa). *Entomologia Generalis* 23 (1-2): 15-26.
- BECKEMEYER R. J. 2002. — A brief discussion of the insect fauna of the Elmo permian assemblage. <http://www.windsofkansas.com> (consulté en 2002).
- BEUTEL R. G. 1997. — Phylogenese und Evolution der Coleoptera (Insecta), insbesondere der Adepaga. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* (N.F.) 31: 1-164.
- BEUTEL R. G. 1999. — Phylogenetic analysis of Myxophaga (Coleoptera) with redescription of *Lepicerus horni* (Lepiceridae). *Zoologischer Anzeiger* 237: 291-308.
- BEUTEL R. G. & HAAS A. 2000. — Phylogenetic relationships of the suborders of Coleoptera (Insecta). *Cladistics* 16 (1): 103-141.
- CARPENTER F. M. 1992. — Superclass Hexapoda, in MOORE R. C. & KAESLER R. L. (eds), *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Volume 4. Moore & Kaesler, Boulder, Colorado; Lawrence, Kansas: 279-655.
- CROWSON R. A. 1975. — *The Evolutionary History of Coleoptera as Documented by Fossil and Comparative Evidence*. Atti del X Congresso Nazionale Italiano di Entomologia, Sassari: 47-90.
- DUNSTAN B. 1923. — Part. 1. Introduction and Coleoptera, in TILLYARD R. J. & DUNSTAN B. (eds), *Mesozoic insects of Queensland*. *Queensland Geological Survey* 273: 1-88.
- DURAND M. & JURAIN C. 1969. — Éléments paléontologiques nouveaux du Trias des Vosges méridionales. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences* 269 (D): 1047-1049.
- FRASER N. C., GRIMALDI D. A., OLSEN P. E. & AXSMITH B. 1996. — A Triassic Lagerstätte from eastern North America. *Nature* 380: 615-619.
- GALL J.-C. 1971. — Faunes et paysages du Grès à Voltzia du Nord des Vosges. Essai paléocologique sur le Buntsandstein supérieur. *Mémoires du Service de la Carte géologique d'Alsace-Lorraine* 34: 1-318.
- GAND G., LAPEYRIÉ J., GARRIC J., NEL A., SCHNEIDER J. & WALTER H. 1997. — Découverte d'arthropodes et de bivalves inédits dans le Permien continental (Lodévois, France). *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Terre et des Planètes* 325: 891-898.
- GRAUVOGEL L. & LAURENTIAUX D. 1952. — Un Protodonata du Trias des Vosges. *Annales de Paléontologie* 38: 121-129.
- HAUGHTON S. H. 1924. — The fauna and stratigraphy of the Stromberg series in South and Central Africa. *Annals of the South Africa Museum* 12: 323-497.
- KRZEMINSKI W. & KRZEMINSKA E. 2003. — Triassic Diptera: descriptions, revisions and phylogenetic relations. *Acta Zoologica Cracoviensia* 46: 153-184.
- KRZEMINSKI W., KRZEMINSKA E. & PAPIER F. 1994. — *Grauvogelia arzuilleriana* sp. n. the oldest Diptera species (Lower/Middle Triassic of France). *Acta Zoologica Cracoviensia* 37 (2): 95-99.
- KUKALOVA J. 1969. — On the systematic position of the supposed Permian beetles, Tshcardocoleidae, with a description of a new collection from Moravia. *Sbornik geologických ved, paleontologie* 11: 139-162.
- LAURENTIAUX D. 1953. — Classe des Insectes. III, in PIVETEAU J. (ed.), *Traité de paléontologie*. Masson & Cie, Paris: 397-527.
- LEFEBVRE F., NEL A., PAPIER F., GRAUVOGEL-STAMM L. & GALL J.-C. 1998. — The first Dunstaniidae from the Triassic of the Vosges (France) (Insecta, Hemiptera, Euhemiptera, Palaeontinoidea). *Palaeontology* 41 (6): 1195-1200.
- LIN Q. B. 1982. — [Insecta], in [*Paleontological Atlas of East China*. 3. Volume of Mesozoic and Cenozoic]. Geological Publishing House, Beijing: 148-155 (en chinois).
- MARCHAL-PAPIER F. 1998. — *Les insectes du Buntsandstein des Vosges (NE de la France)*.

- Biodiversité et contributions aux modalités de la crise biologique du Permo-Trias*. Thèse, Université Louis Pasteur, Strasbourg, France, 177 p., 30 pls.
- NEL A. 2002. — Les insectes : un succès de l'évolution. *Pour la Science* 293: 32-39.
- NEL A., PAPIER F., GRAUVOGEL-STAMM L. & GALL J.-C. 1996. — *Voltzialestes triasicus* gen. nov., le premier Odonata Protozygoptera du Trias inférieur des Vosges (France). *Paleontologia Lombarda* N.S. 5: 25-36.
- PAPIER F. & GRAUVOGEL-STAMM L. 1995. — Les Blattodea du Trias : le genre *Voltziablatta* n. gen. du Buntsandstein supérieur des Vosges (France). *Palaeontographica A* 235 (4-6): 141-162.
- PAPIER F., GRAUVOGEL-STAMM L. & NEL A. 1994. — *Subioblatta undulata* n. sp., une nouvelle Blatte (Subioblattidae Schneider) du Buntsandstein supérieur (Anisien) des Vosges (France). Morphologie, systématique et affinités. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatsheft* 5: 277-290.
- PAPIER F., GRAUVOGEL-STAMM L. & NEL A. 1996a. — Nouveaux Blattodea du Buntsandstein supérieur (Trias) des Vosges, France. *Paleontologia Lombarda* N.S. 5: 47-60.
- PAPIER F., NEL A. & GRAUVOGEL-STAMM L. 1996b. — Deux nouveaux insectes Mecopteroidea du Buntsandstein supérieur (Trias) des Vosges (France). *Paleontologia Lombarda* N.S. 5: 37-45.
- PAPIER F., NEL A., GRAUVOGEL-STAMM L. & GALL J.-C. 1997. — La plus ancienne sauterelle Tettigoniidae (Trias, NE France) : mimétisme ou exaptation ? *Paläontologische Zeitschrift* 71 (1-2): 71-77.
- PAPIER F., NEL A. & GRAUVOGEL-STAMM L. 2000. — Nouveaux Orthoptères (Ensifera, Insecta) du Trias des Vosges (France). *Acta Geologica Hispanica* 35 (1-2): 5-18.
- PINTO I. D. 1987. — Permian insects from Parana basin, South Brazil. 4. Coleoptera. *Pesquisas (Zoologie)* 19: 5-12.
- PONOMARENKO A. G. 1968. — Zhuki-arkhostematy yury Karatau (Coleoptera, Archostemata) [= Archostematan beetles from the Jurassic of Karatau (Coleoptera, Archostemata)], in ROHDENDORF B. B. (ed.), *Yurskie nasekomye karatau* [= *Jurassic Insects of Karatau (Coleoptera, Archostemata)*]. Akademiya Nauk SSSR Otdelenie Obshchej Biologii, Moscou: 118-138 (en russe).
- PONOMARENKO A. G. 1969. — [Historical development of the Coleoptera-Archostemata]. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademiyi Nauk SSSR* 125: 1-240 (en russe).
- PONOMARENKO A. G. 1995. — The geological history of beetles, in PAKALUK J. & SLIPINSKI S. A. (eds), *Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of R. A. Crowson*. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Varsovie: 164-176.
- PONOMARENKO A. G. 2002. — Superorder Scarabaeidea Laicharting, 1781. Order Coleoptera Linné, 1758. The Beetles, in RASNITSYN A. P. & QUICKE D. L. J. (eds), *History of Insects*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht; Boston; London: 164-176.
- RIEK E. F. 1968. — On the occurrence of fossil insects in the Mesozoic rocks of Western Australia. *Records of the Australian Museum* 27: 311-312.
- SCHMITTBUHL M., LE MINOR J. M., ALLENBACH B. & SCHAAF A. 1998. — Shape of the piriform aperture in *Gorilla gorilla*, *Pan troglodytes* and modern *Homo sapiens*: characterization and polymorphism analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 106: 297-310.
- SINITSHENKOVA N. D., MARCHAL-PAPIER F., GRAUVOGEL-STAMM L. & GALL J.-C. sous presse. — The Ephemeroidea (Insecta) from the Grès à Voltzia (early Middle Triassic) of the Vosges (NE France). *Paläontologische Zeitschrift*.
- TILLYARD R. J. 1918. — Permian and Triassic insects from New South Wales, in the collection of Mr. John Mitchell. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 42: 720-756.
- TILLYARD R. J. 1924. — Upper Permian Coleoptera and a new Order from the Belmont Beds, New South Wales. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 49: 429-435.
- WILSON E. O. 1993. — *La diversité de la vie*. Odile Jacob, Paris, 496 p.
- ZEUNER F. E. 1961. — A Triassic insect fauna from the Molteno Beds of South Africa, in STROUHAL H. & BEIER M. (eds), *11th Internationaler Kongress fuer Entomologie (Wien, 1960), Verhandlungen, v. 1 Vienna*: 304-306.
- ZHERIKHIN V. V. & GRATSHEV V. G. 1993. — Obrieniidae, fam. nov., the oldest Mesozoic weevils (Coleoptera, Curculionoidea). *Paleontological Journal* 27 (1A): 50-69.

Soumis le 11 février 2004 ;  
 accepté le 11 janvier 2005.

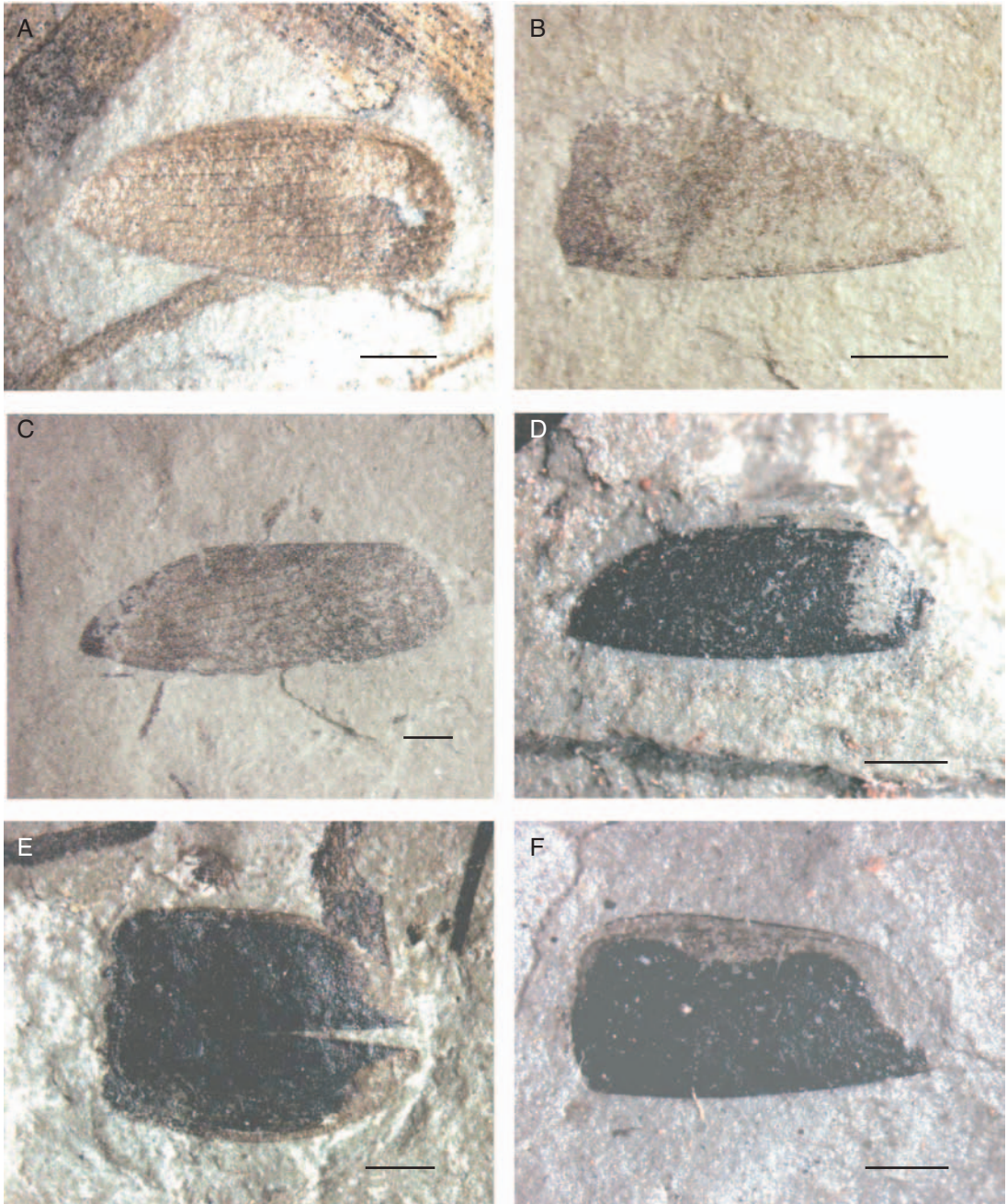


FIG. 1. — Élytres de Coleoptera du Grès à Voltzia (Trias inférieur/moyen) des Vosges (France) ; **A**, espèce 1, éch. n° 6875, Gottenhouse (Bas-Rhin) ; **B**, espèce 2, éch. n° 7006/7007, Arzviller (Moselle) ; **C**, espèce 3, éch. n° 7331/7332, Gottenhouse (Bas-Rhin) ; **D**, espèce 4, éch. n° 7172, Gottenhouse (Bas-Rhin) ; **E**, **F**, espèce 5 ; **E**, éch. n° 6641/6642, Arzviller (Moselle) ; **F**, éch. n° 6674/6675, Gottenhouse (Bas-Rhin). Échelles : 1 mm.

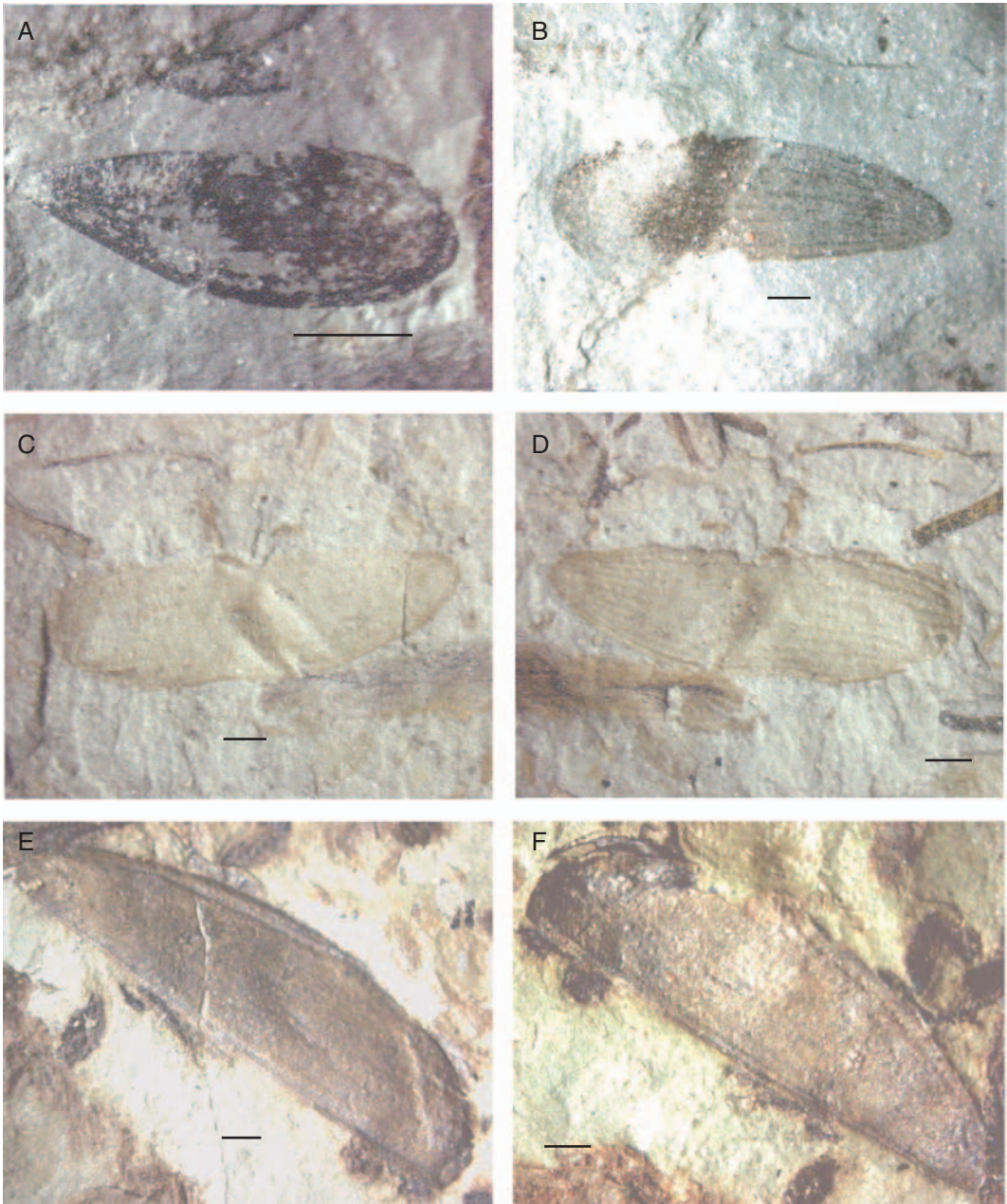


FIG. 2. — Élytres de Coleoptera du Grès à Voltzia (Trias inférieur/moyen) des Vosges (France) : **A**, espèce 6, éch. n° 9343, Saverne (Bas-Rhin) ; **B-D**, espèce 7 ; **B**, éch. n° 6919/6920, Gottenhouse (Bas-Rhin) ; **C, D**, éch. n° 6772/6773, Gottenhouse (Bas-Rhin), empreinte et contre-empreinte ; **E, F**, espèce 8, éch. n° 7025/7026, Bust (Bas-Rhin), empreinte et contre-empreinte. Échelles : 1 mm.

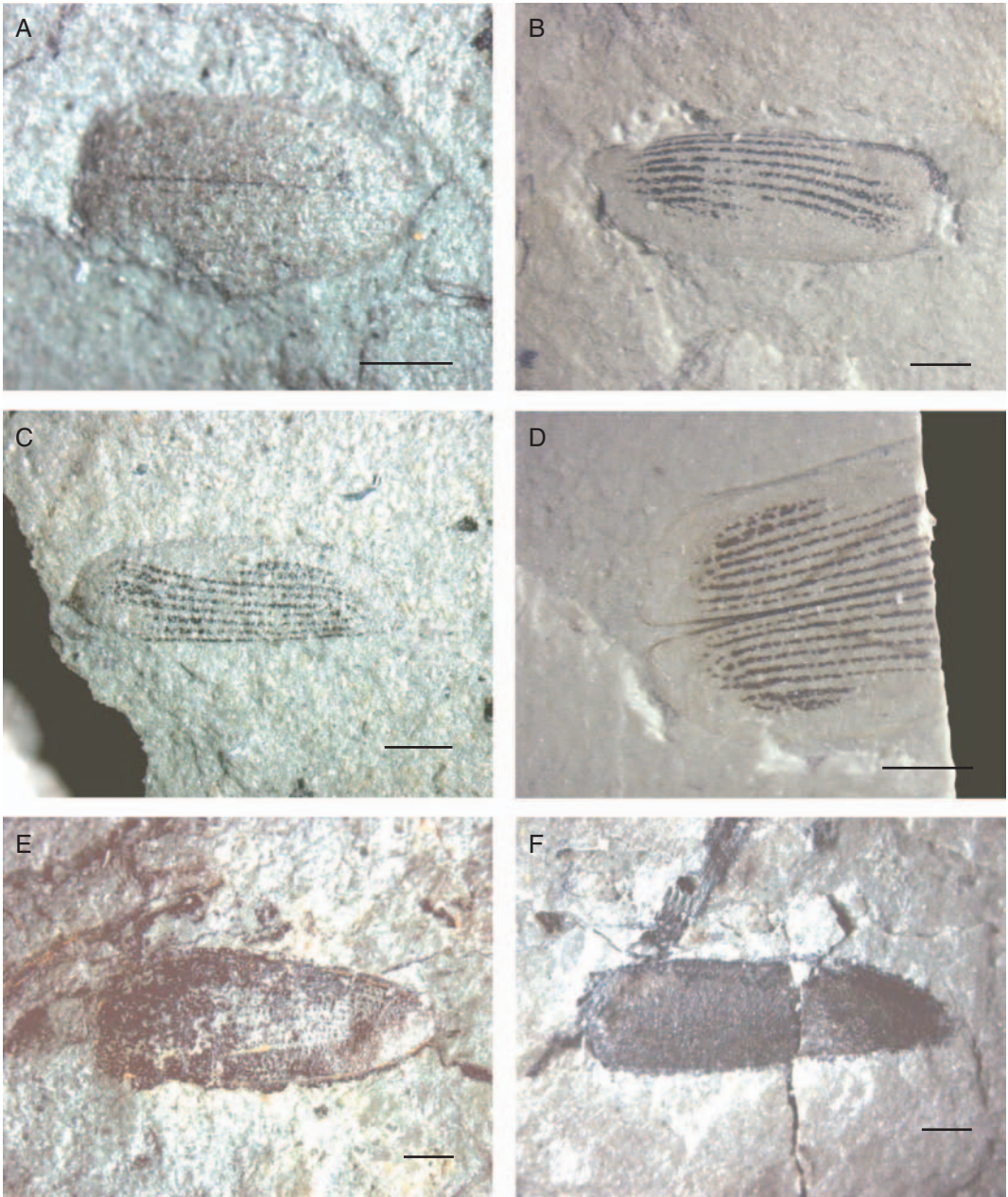


FIG. 3. — Élytres de Coleoptera du Grès à Voltzia (Trias inférieur/moyen) des Vosges (France) ; **A**, espèce 9, éch. n° 6639/6640, Hangviller (Moselle) ; **B-D**, espèce 10 ; **B**, éch. n° 9344, Arzviller (Moselle) ; **C**, éch. n° 6952/6953, Arzviller (Moselle) ; **D**, éch. n° 9345, Arzviller (Moselle) ; **E**, espèce 11, éch. n° 6664/6665/6666/6667/6668, Arzviller (Moselle) ; **F**, espèce 12, éch. n° 6801/6802, Gottenhouse (Bas-Rhin). Échelles : 1 mm.

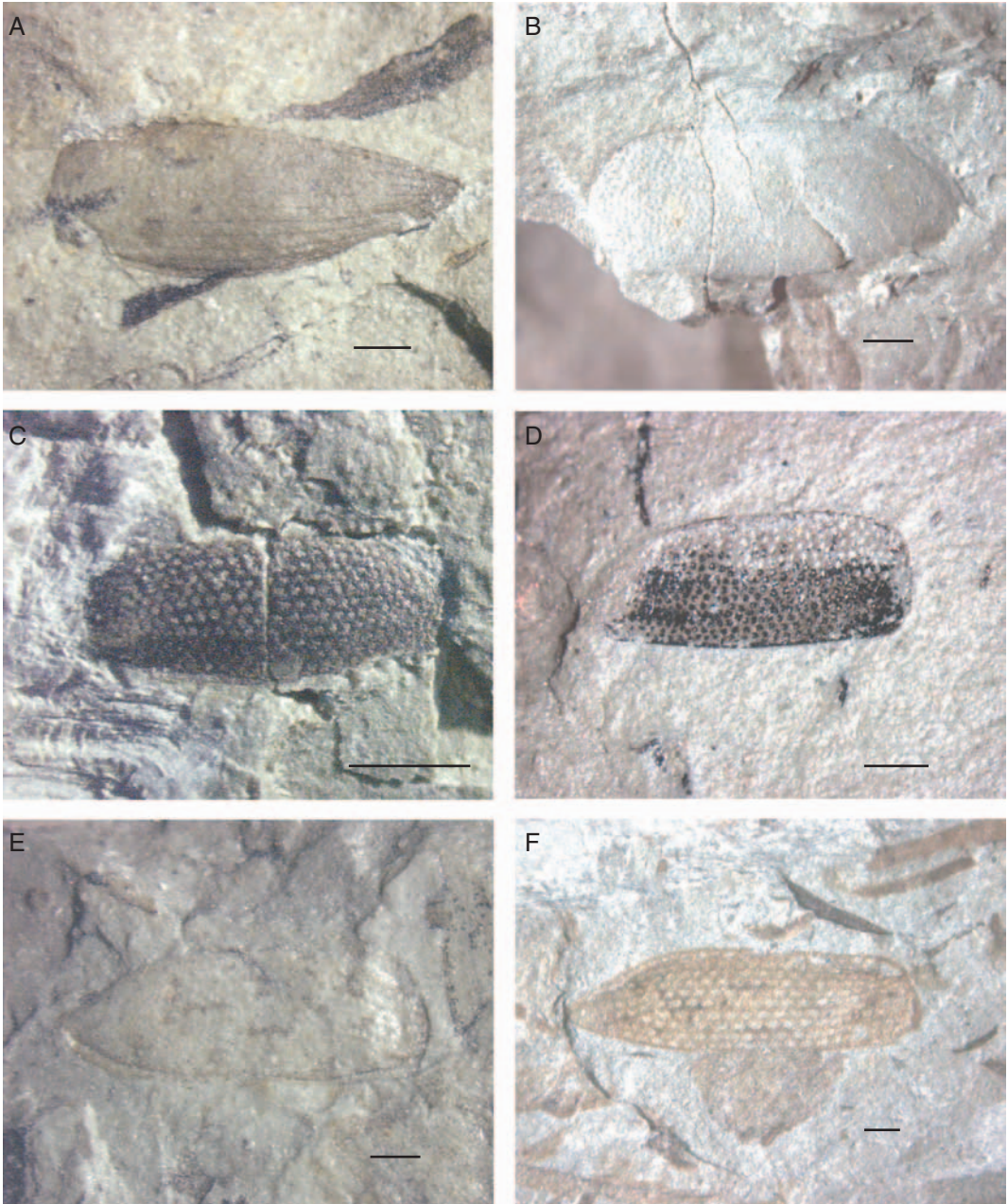


FIG. 4. — Élytres de Coleoptera du Grès à Voltzia (Trias inférieur/moyen) des Vosges (France) ; **A**, espèce 13, éch. n° 6969/6970, Gottenhouse (Bas-Rhin) ; **B**, espèce 14, éch. n° 6673, Gottenhouse (Bas-Rhin) ; **C**, espèce 15, éch. n° 6690/6691, Adamswiller (Bas-Rhin) ; **D**, espèce 16, éch. n° 6669/6670, Gottenhouse (Bas-Rhin) ; **E**, espèce 17, éch. n° 7364/7365, Gottenhouse (Bas-Rhin) ; **F**, espèce 18, éch. n° 6713/6714, Gottenhouse (Bas-Rhin). Échelles : 1 mm.



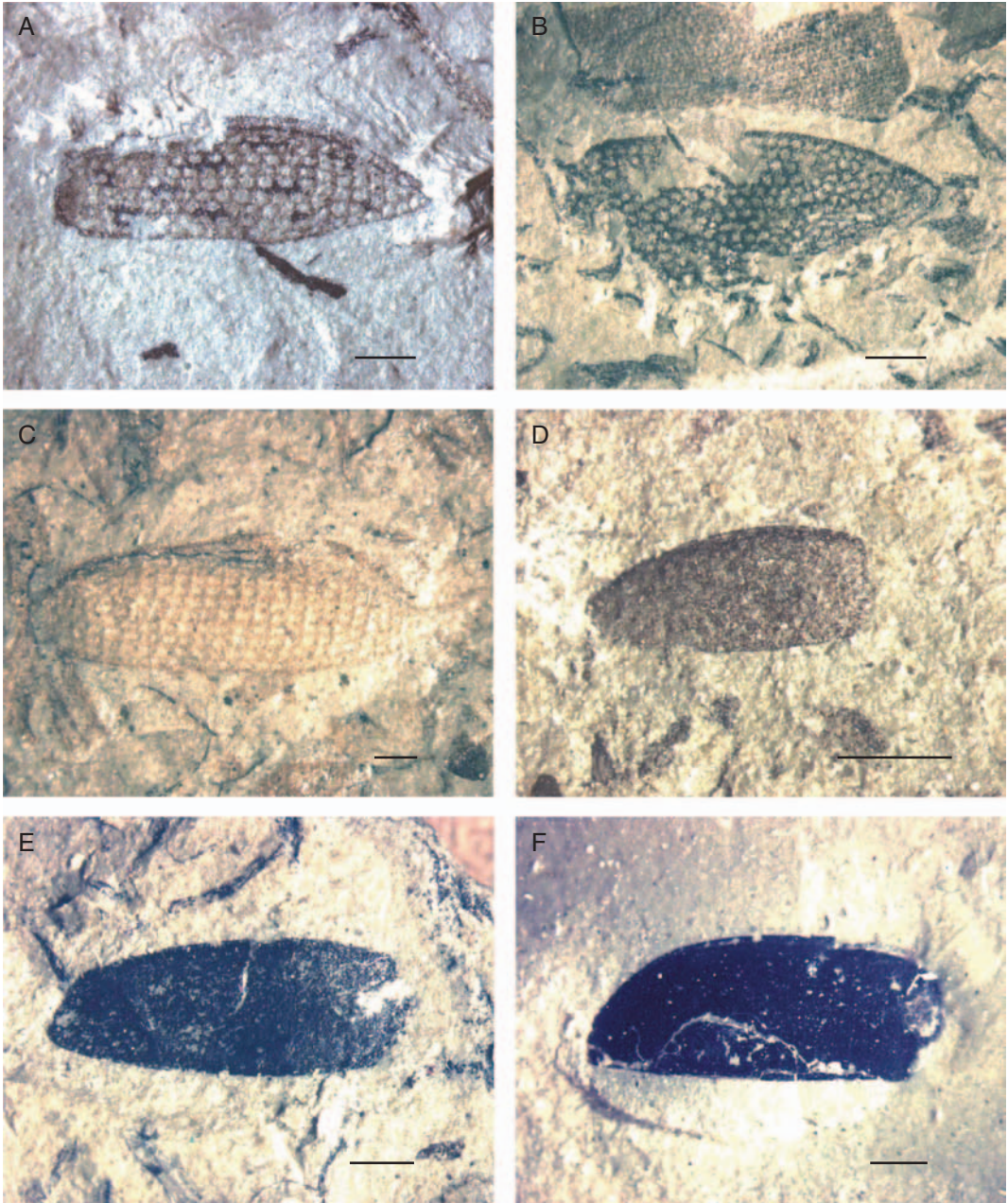


FIG. 5. — Élytres de Coleoptera du Grès à Voltzia (Trias inférieur/moyen) des Vosges (France) ; **A**, espèce 19, éch. n° 6758, Gottenhouse (Bas-Rhin) ; **B**, espèce 20, éch. n° 6684/6685, Arzviller (Moselle) ; **C**, espèce 21, éch. n° 6755/6756, Gottenhouse (Bas-Rhin) ; **D**, espèce 22, éch. n° 9346, Bust (Bas-Rhin) ; **E**, espèce 23, éch. n° 7598, Gottenhouse (Bas-Rhin) ; **F**, espèce 24, éch. n° 7445/7446, Vilsberg (Moselle). Échelles : 1 mm.



FIG. 6. — Élytres de Coleoptera du Grès à Voltzia (Trias inférieur/moyen) des Vosges (France) ; **A**, espèce 25, éch. n° 7091, Gottenhouse (Bas-Rhin) ; **B**, espèce 26, éch. n° 7178/7179, Gottenhouse (Bas-Rhin) ; **C**, espèce 27, éch. n° 7064/7065, Gottenhouse (Bas-Rhin) ; **D**, espèce 28, éch. n° 7048, Bust (Bas-Rhin) ; **E**, espèce 29, éch. n° 6636/6637, Arzwiller (Moselle) ; **F**, espèce 30, éch. n° 6632/6633, Oeting (Moselle). Échelles : 1 mm.

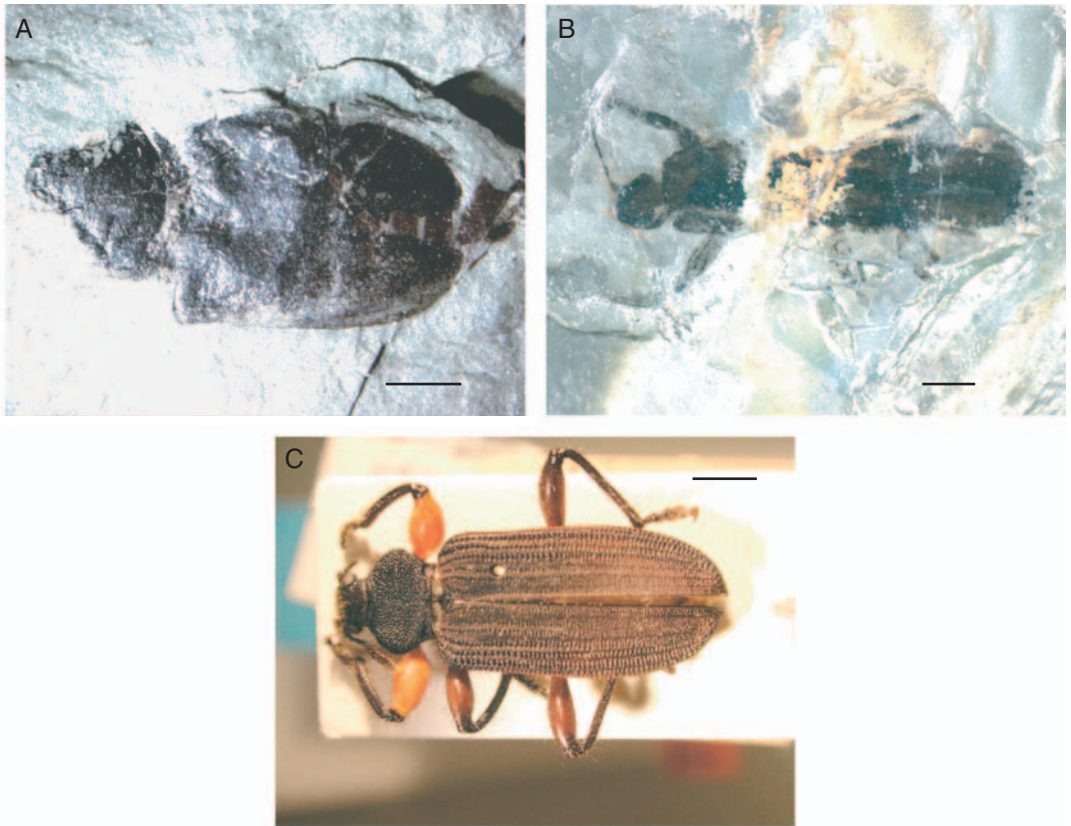


FIG. 7. — **A, B**, élytres de Coleoptera du Grès à Voltzia (Trias inférieur/moyen) des Vosges (France) ; **A**, espèce 31, éch. n° 6634/6635, Arzviller (Moselle) ; **B**, espèce 32, éch. n° 6618/6619, Vilsberg (Moselle) ; **C**, *Cleropiestus oberthuri* Fairmaire, 1889, Madagascar, Cleridae actuel. Échelles : A, C, 1 mm ; B, 3 mm.

