

CARNETS NATURES



Carnetsnatures.fr

CARNETS NATURES

Carnets natures.fr

Les **Carnets natures** (ISSN 2427-6111 en ligne) sont destinés à constituer un vecteur rapide de diffusion d'articles traitant de sujets naturalistes, dans tous les domaines des sciences de la Nature : botanique, lichénologie, entomologie, géologie, paléontologie, minéralogie, histoire des sciences,... Ces travaux intéressent le territoire français.

Les **Carnets natures** n'accueillent que des travaux originaux, en français ou en anglais, excluant toute compilation ou revue bibliographique.

Une relecture par des pairs et le **Comité de lecture** permanent de la revue sont garants de la qualité des contenus qui répondent au standard des publications scientifiques de niveau international.

Les **Carnets natures** sont une édition de l'**ASNAT** (Amis des Sciences de la Nature) association dont le siège social est hébergé par le **Muséum d'Histoire naturelle de Gaillac** (Tarn, France).

Les articles sont disponibles en Open Access : Accès libre, gratuit, immédiat et permanent. Aucun frais n'est demandé aux auteurs ou à leurs institutions pour la soumission ou la publication de leur article. La consultation et le téléchargement des articles ne sont soumis à aucun enregistrement préalable obligatoire, à aucun frais d'abonnement, ni à aucune contribution financière.

Les articles sont déposés et sauvegardés sur la plate-forme d'archives ouvertes HAL (Hyper Articles en Ligne) sur laquelle ils peuvent être visualisés et téléchargés librement : <https://hal.archives-ouvertes.fr/search/index?q=Carnets+natures> Ces documents sont automatiquement versés sur la plate-forme d'archivage pérenne du **CINES** pour une sauvegarde à long terme.

Comité éditorial

Abdellatif Chemsseddhoa
Clother Coste
Laurent Cournault
André Laforge
Jacques Magontier
Claude Majesté-Menjoulas
Daniel Martin
Arthur Ménager
Pascal Polisset

Informations et soumission de manuscrits

Philippe Fauré
Email : contact@carnetsnatures.fr
<https://carnetsnatures.fr>

DOAJ

DIRECTORY OF
OPEN ACCESS
JOURNALS

La revue est certifiée dans le répertoire de revues en open access
Directory of open access journal (DOAJ).

Les articles et les actes nomenclatureaux sont enregistrés dans la base de données **ZooBank**.
<https://zoobank.org/6CED0C0F-D0EA-49D7-9C35-9CB592DCF35A>

Photo de couverture :

CARNETS NATURES

- Sylvain Grimaud.** Première mention de *Homotoma ficus* (Linnaeus, 1758) (Homoptera, Homotomidae) dans le département du Lot-et-Garonne et nouvelles mentions de l'espèce dans le Sud-Ouest de la France
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 1-6
- Christophe Savon.** Reproduction en 2024 de *Chroantha ornatula* (Herrich-Schäffer, 1842) (Hemiptera, Pentatomidae) au sein d'une sansouire du littoral narbonnais (Aude, France)
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 17-11
- Alain Martinez.** Les cirripèdes pédonculés, crustacés insolites des marnes néritiques de l'Éocène des Corbières (Aude, Sud de la France)
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 13-27
- Michel Bartoli.** Les raisons écologiques et historiques de l'extraordinaire richesse entomologique de la Grésigne
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 29-31
- Jean Bertrand et Clothier Coste.** *Eunotia renata* Lange-Bertalot 2011 (Bacillariophycée). Un taxon nouveau pour la flore diatomique française. Caractéristique de l'écologie et survivance des diatomées aérophiles. Exemple du bassin de l'Agout
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 33-43
- David Pierre Milesi-Gaches.** Floristic diversity of the Langeyri peninsula: a comprehensive inventory and the distribution of nootka lupine
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 45-53
- David Pierre Milesi-Gaches.** Floristic inventory of Vigur island: a comprehensive survey using opportunistic and systematic methods
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 55-62
- Alain Martinez.** Traces fossiles de Paleodictyon, dans un milieu marin peu profond au début de l'Éocène (est du Bassin de Carcassonne, Aude, France)
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 63-77
- Eric Buffetaut.** Furileusaurian osteological characters in *Genusaurus sisteronis* Accarie *et al.*, 1995, an abelisaurid dinosaur from the Albian (Lower Cretaceous) of south-eastern France
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 79-88
- Patrick Brunet-Lecomte, Angela Gaggi, Giuseppina Lombardi, Luca Convito, Luca Fabbriccini et Andrea Maria.** Comparaison entre les régimes alimentaires du busard Saint-Martin *Circus cyaneus* Linnaeus (1766) et du hibou moyen-duc *Asio otus* Linnaeus (1758) dans les Hauts-Plateaux de Colfiorito (Ombrie-Marches, Italie centrale)
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 89-100
- Christophe Savon, Daniel Pavon, Thomas Cuypers, Gaëtan Jouvinez et Franck Noël.** Sur la présence d'*Armadillidium album* Dollfus, 1887 (Isopoda, Armadillidiidae) le long du littoral méditerranéen de France métropolitaine
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 101-108



Ces articles sont protégés par les droits d'auteur, sans restriction, conformément au code de la propriété intellectuelle. Ils sont distribués sous la licence [Creative Commons Attribution 4.0 International CC-BY](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Première mention de *Homotoma ficus* (Linnaeus, 1758) (Homoptera, Homotomidae) dans le département du Lot-et-Garonne et nouvelles mentions de l'espèce dans le Sud-Ouest de la France

Sylvain Grimaud¹

Résumé

Homotoma ficus est un Homoptère Homotomidae inféodé au figuier. Cet insecte se répartit dans la partie méridionale du Paléarctique occidental. Ce présent document rapporte la première mention de l'espèce dans le département du Lot-et-Garonne (France) et nous montrons que sa répartition dans le Sud-Ouest de la France est plus large, à confirmer par de nouvelles prospections.

Mots-clés : Homoptera, Homotomidae, *Homotoma ficus*, Nouvelle-Aquitaine, Lot-et-Garonne, Gironde, Occitanie, Haute-Garonne.

Abstract

Homotoma ficus is a Homoptera Homotomidae dependent on the fig tree. This insect is distributed in the southern part of the Western Palearctic. This document reports the first mention of the species in the department of Lot-et-Garonne (France) and we show that its distribution in the South-West of France is wider, to be confirmed by new surveys.

Key words : Homoptera, Homotomidae, *Homotoma ficus*, Nouvelle-Aquitaine, Lot-et-Garonne, Gironde, Occitanie, Haute-Garonne.

1. Présentation de *Homotoma ficus* (Linnaeus, 1758)

1.1. Description

Les imagos de l'espèce sont très faciles à identifier, pour peu que la plante soit connue et que la photo soit d'une qualité suffisante pour en observer les caractères d'identification. Ils sont de couleur vert clair lorsqu'ils viennent de muer, et brunissent avec l'âge. Leurs antennes sont épaisses, courbées, densément couvertes de soies et possèdent deux segments terminaux brun foncé. Les ailes sont hyalines, avec quelques veines bordées de brun. La longueur du corps est comprise entre 3,25 à 3,8 mm (Jerinić-Prodanović, 2011).

Les larves présentent cinq stades de croissance. Durant les premiers, elles montrent un corps jaune, des yeux rouges et des pattes brunes, tandis qu'au dernier, les larves sont de couleur vert vif, avec des coussinets alaires blanchâtres. A l'aube de la nymphose, elles mesurent entre 2,48 et 2,51 mm (Jerinić-Prodanović, 2011).

1.2. Biologie

Homotoma ficus (Linnaeus, 1758) appartient à la famille des Homotomidae. Cette famille, inféodée aux Moraceae, comprend 80 espèces à travers le monde, ce qui fait d'elle la plus petite famille de la super-famille des Psylloidea (Hollis & Broomfield, 1989).

Homotoma ficus est communément appelé le Psylle du figuier, en raison de sa préférence pour le Ficus (*Ficus ficaria*). Il est univoltin, vole de mai à octobre, et passe l'hiver au stade œuf sur sa plante-hôte (Gencer *et al.*, 2007). Les œufs sont pondus seuls ou par paquets près des bourgeons des feuilles, voire à l'intérieur, et dans les crevasses de l'écorce (Jerinić-Prodanović, 2011 ; Fazekas *et al.*, 2022). Les larves sortantes se développent en cinq stades de croissance (Jerinić-Prodanović, 2011). En Turquie les adultes sont sédentaires (Gencer *et al.*, 2007), mais ils peuvent se déplacer. En Crimée, il a été rapporté par Loginova (1968), que les adultes restent 7 à 10 j après l'éclosion sur l'arbre avant de se déplacer vers d'autres arbres (conifères, chênes, marronnier d'Inde,

1. 28 Chemin de la Bourdette 31000 Toulouse., sg05.etude@gmail.com



aubépine et dattier). Ils reviennent ensuite sur le figuier en septembre, pour pondre leurs œufs.

1.3. Répartition

Bien qu'originaires des régions chaudes de l'ouest du Paléarctique (Burckhardt, 2011), *Homotoma ficus* a été relevé à plusieurs reprises en dehors de sa zone biologique.

L'espèce est l'unique représentant des Homotomidae en Europe. Son introduction en Angleterre a très tôt été identifiée (Hodkinson & White, 1979). D'autres pays européens ont depuis fait mention de sa présence, en particulier sur le pourtour méditerranéen où l'espèce est bien installée. Des noyaux d'observations sont rapportés en Autriche (Vienne), en Allemagne (rive droite du Rhin notamment à Geisenheim), en Belgique (Bruxelle), en Suisse (canton de Lugano), jusqu'en Hongrie (Fazekas *et al.*, 2022).

En France, l'espèce est distribuée d'une manière particulière (**Fig. 1**). Dans le sud, elle se cantonne surtout au littoral méditerranéen et remonte ponctuellement dans la vallée du Rhône. Au nord, elle est principalement répartie autour de la région parisienne. Ailleurs, les observations sont sporadiques et ne semblent pas suivre de schéma particulier.

Homotoma ficus est même mentionné outre Atlantique où il est classé parmi les espèces envahissantes pour la première fois en 1969 en Californie (Thomas & De León, 2011).

D'après les recherches bibliographiques, aucune pullulation menaçant la culture de la figue n'a été mentionnée dans ces régions.

2. Nouveautés dans la répartition française dans le sud-ouest de la France

La première observation de *Homotoma ficus* dans le quart sud-ouest de la France date de 2013 en Haute-Garonne (Balma, sources : INPN et GBif). Une deuxième observation est rapportée en 2023 de Gironde (Bordeaux, sources : INaturalist et GBif).

En Lot-et-Garonne, nous y avons découvert (Agen, 04/09/2024) un individu (**Fig. 2**) en rive droite de la Garonne sous les feuilles d'un unique plant de Fiquier (*Ficus ficaria*). Notons que les feuilles étaient également occupées par des larves de Cicadellidae, des Psocoptères et la Teigne du Fiquier (*Choreutis nemorana*). Cette découverte de *Homotoma ficus* en Lot-et-Garonne suggérait que la colonisation du quart sud-ouest par la vallée de la Garonne était amorcée. Nous

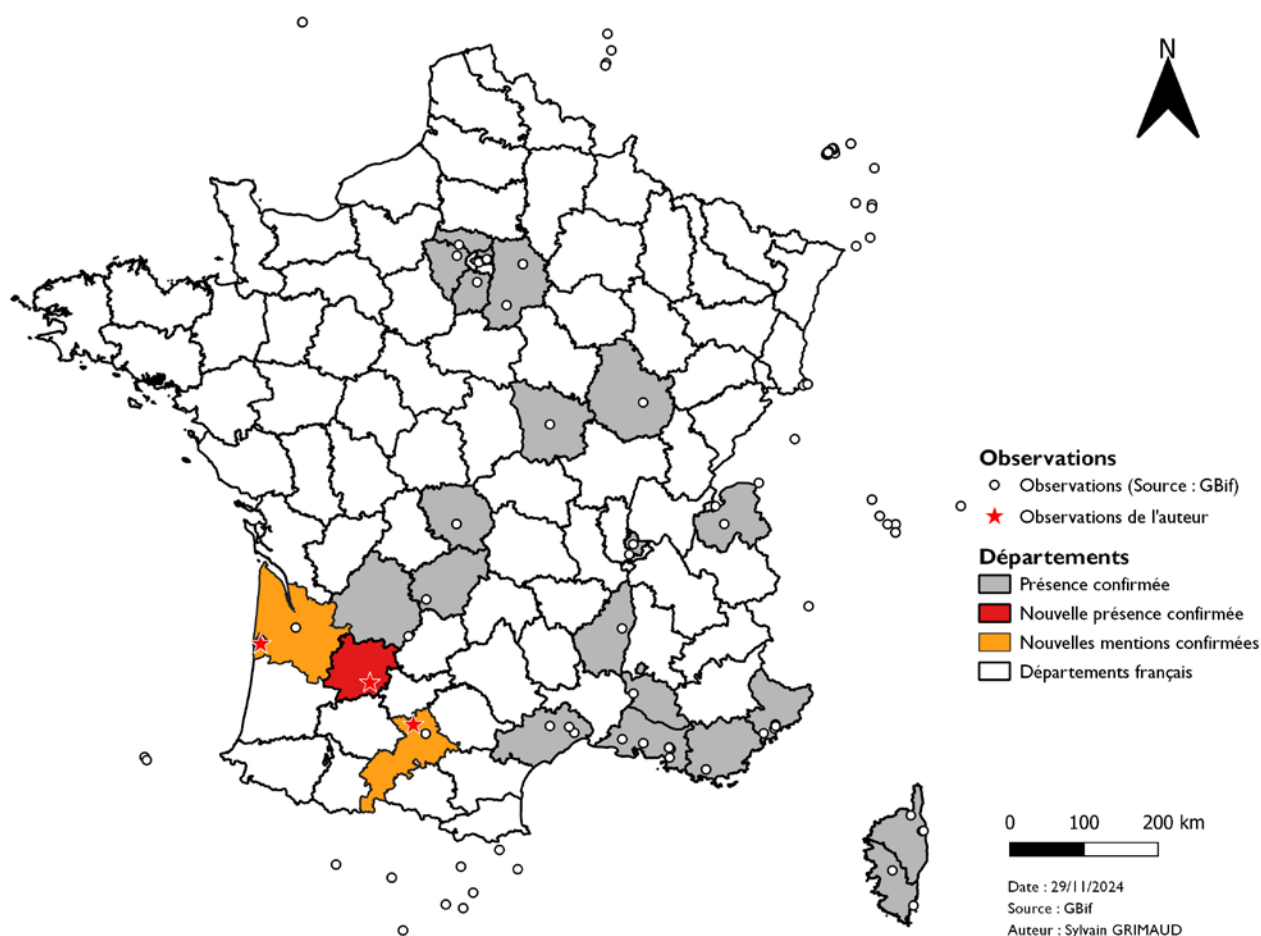


Fig. 1 - Répartition géographique de *Homotoma ficus* en France. État des connaissances au 29 novembre 2024.



Fig. 2 - Femelle adulte de *Homotoma ficus*, morphe vert (Lot-et-Garonne) (Crédit : Sylvain Grimaud)

avons rapidement confirmé cette hypothèse par la mise évidence de nouvelles stations de vie de l'espèce en Haute-Garonne, puis en Gironde.

- En Haute-Garonne (Merville, 21/09/2024), six individus étaient présents sur un figuier émergeant hors d'un jardin privé. Les feuilles étaient également colonisées par des imagos et des larves de Cicadellidae du genre *Edwardsiana*. Les imagos de *Homotoma ficus* étaient de deux morphes différents, certains étant verts, d'autres étant bruns.

- En Gironde (La Teste-de-Buch, 15/09/2024 et 28/09/2024), ce sont trois individus qui ont été observés sur deux figuiers plantés en bordure du site des « Prés salés ouest », milieu naturel remarquable. Plusieurs semaines plus tard, six individus étaient présents sur un figuier plus âgé, situé de l'autre côté du même site. A la période d'observation de ces derniers, en septembre, les individus étaient proches de la léthargie (**Fig. 3**).

3. Discussion

Les observations de *Homotoma ficus* rapportées ci-dessus résultent de prospections opportunistes. Rien ne prédestinait apparemment les figuiers inventoriés à être plus attractifs pour l'espèce que d'autres. Les arbres l'abritant étaient inscrits dans des paysages très différents, rarement entourés d'autres figuiers, et pourtant l'espèce y était installée. Tout porte ainsi à croire que *Homotoma ficus* est bien plus répandu que sa distribution actuelle ne le suggère.

A notre connaissance, la distance de déplacement des imagos n'a pas été étudiée mais il semblerait qu'ils soient capables de parcourir de longues distances. La présence d'un imago sur notre voiture à plus de 10 km de tout figuier laisse présager la capacité de l'espèce à se servir de nos moyens de transports pour se déplacer.

La temporalité des observations de *Homotoma ficus* a été graduelle et s'est échelonnée dans le sens d'écoulement de la Garonne, de l'est vers l'ouest : premières observations en Occitanie, hors littoral méditerranéen, souvent autour de Toulouse ; quelques années après, en Gironde, souvent autour de Bordeaux. Ce couloir de déplacement est de plus en plus emprunté par l'entomofaune selon un schéma qui se répète régulièrement. Par exemple, *Paromius gracilis*, un Hétéroptère Rhyparochromidae connu exclusivement du bassin méditerranéen jusqu'en 2016 où il a été découvert à Toulouse (Maurel, 2016), est observé plus tard dans le Lot-et-Garonne en 2022 (Ducamp, 2022), ensuite en Gironde (Pondaurat) en 2024 (observation personnelle, 2024). Il arrive que de nouvelles observations soient rapportées le long des côtes de la Charente-Maritime.

Nos observations ont fréquemment rapporté la présence d'imagos alors que, malgré une inspection minutieuse du revers des feuilles, aucune larve n'était observée. Ceci indique clairement que le développement de l'espèce est fidèle à celui décrit dans la bibliographie, c'est-à-dire une unique ponte en fin d'été et un développement larvaire qui n'excède pas la



Fig. 3 - Couple de *Homotoma ficus* proche de la léthargie (Gironde)(Crédit : Sylvain Grimaud)

fin du printemps. Il semble important de prospecter les nouvelles stations au printemps 2025 afin de vérifier la présence de larves issues de la génération observée en 2024.

Les premières observations, en fin d'été, montraient des individus d'un vert éclatant. Les dernières observations, au début de l'automne, ont révélé des individus d'une couleur brune (**Fig. 4**). Ce changement de couleur n'était dépendant, ni du lieu d'observation, ni du sexe.

Il semblerait que ce polyphénisme soit analogue à celui d'autres organismes, par exemple *Nezara viridula*, connus pour également se parer de couleurs foncées avant l'hiver (Seymour & Bowman, 1994). Pour cette dernière espèce, il semblerait qu'il existe un lien entre la température et la photopériode qui provoque l'entrée de l'insecte en diapause (Ali & Ewiess, 1977) et détermine probablement le changement de couleur. Il est fort probable que ce phénomène biologique soit également responsable du changement de couleur des téguments de *Homotoma ficus*.

Le figuier (*Ficus carica*) est un arbre méditerranéen qui s'est très largement répandu dans une grande partie de l'Europe. Cette espèce est autochtone sur le littoral méditerranéen et est l'hôte de plus de 150 espèces faunistiques et mycologiques d'après le site Plant Parasites of Europe. Ailleurs, elle bénéficie d'un engouement horticole, comme arbre d'ornement, mais aussi pour la culture de ses fruits. Le figuier est ainsi

devenu une ressource nutritive pour des oiseaux et des mammifères qui participent à sa dispersion sur de longues distances. Il ne peut y avoir d'autres explications au développement spontané de stations en dehors du bassin méditerranéen mais Wirth *et al.* (2020) estiment que sa naturalisation en Hongrie serait dépendante des activités humaines, combinées aux effets du changement climatique.

Cette surreprésentation du figuier est alors une aubaine pour *Homotoma ficus* qui bénéficie lui aussi d'hiver moins rigoureux du fait du changement climatique, ce qui explique son expansion vers le Nord du continent (Thomas Oswald, comm. pers.). Il est fort possible que des températures hivernales, en moyenne, de plus en plus douces, augmentent la probabilité que les œufs soient encore viables au printemps.

Cette constatation est aussi valable pour d'autres espèces d'insectes associées au figuier, qui font partie d'un même cortège. Il serait alors intéressant, à chaque observation de *Homotoma ficus*, d'inventorier les autres espèces d'insectes rencontrées et ainsi d'identifier d'éventuelles associations et interactions hors relations trophiques.

5. Conclusion

Malgré leur diversité et leur forte dépendance de certaines espèces végétales, les Psylloidea sont peu recherchés par les naturalistes et les entomologistes.



Fig. 4 - Mâle adulte de *Homotoma ficus*, morphe sombre (Gironde) (Crédit : Sylvain Grimaud)

A titre d'exemple, la plateforme INaturalist recense plus d'1,5 millions de données sur les insectes, et les Psylles ne représentent que 0,06 % de celles-ci (au 28/09/2024). Les Psylles sont très souvent d'une grande complexité d'identification et les spécialistes sont peu nombreux (un peu plus d'une centaine de vérificateurs contre plus de 10 000 pour les insectes).

De plus, rares sont les bases de données sur lesquelles peuvent se partager des observations de Psylles, et pourtant, la communauté scientifique peut aisément tirer profit de la curiosité des différents observateurs, surtout lorsque les espèces possèdent un habitus aussi caractéristique que celui de *Homotoma ficus*.

Remerciements : J'adresse mes plus sincères remerciements à Thomas Oswald pour ses qualités de validateur sur la plateforme INaturalist, ainsi qu'à Christophe Savon pour la relecture de l'article et ses conseils avisés.

Références

- Ali M. & Ewies M.A. (1977) - Photoperiodic and temperature effects on rate of development and diapause in the green stink bug, *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae). *J. Acta Phytopathologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 12(3/4): 337-347 (EG).
- Burckhardt D. (2011) - Fauna Europaea: Psylloidea. Fauna Europaea version 2.4, <http://www.faunaeur.org>.
- Ducamp P. (2022) - Premières observations de *Paromius gracilis* (Rambur, 1839) en Nouvelle-Aquitaine (Hemiptera, Heteroptera, Rhyparochromidae). *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 157, nouv. série 50 (2/3) : 9-11.
- Fazekas I., Kontschán J., & Ripka G. (2022) - The first occurrence of the family Homotomidae (Hemiptera: Psylloidea) and *Homotoma ficus* (Linnaeus, 1758) in Hungary. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 57, 2: 139-147. doi: 10.1556/038.2022.00158
- Gencer N.S. et al. (2007) - The colonization preference and population trends of larval fig psylla, *Homotoma ficus* L. (Hemiptera: Homotomidae). *Journal of Pest Science*, 80(1): 1-8.
- Hodkinson I.D. & White I.M. (1979) - Homoptera Psylloidea. Handbooks for the Identification of British Insects. Vol II, Part 5 (a). London: Royal Entomological Society. 98 p.
- Hollis D. & Broomfield P.S. (1989) - Ficus feeding psyllids (Homoptera), with special reference to the Homotomidae. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology Series* 58(2): 131-183. <http://biodiversitylibrary.org/page/4105572>

- Jerinić-Prodanović D. (2011) - The first finding of the fig psylla *Homotoma ficus* L (Hemiptera, Psylloidea, Homotomidae) in Serbia. *Pesticidi i Fitomedicina* 26: 205-212. <https://doi.org/10.2298/PIF1103205J>
- Loginova M.M. (1968) - Novye dannye po taunie biologii psillid (Psylloidea. Homoptera) Kavkaza. *Trudy vsesojuzn. ent. Obse.*, Moskva-Leningrad, 52: 275-328.
- Maurel J.-P. (2016) - *Paromius gracilis* (Rambur, 1839), une punaise nouvelle pour la région Midi-Pyrénées (Heteroptera : Lygaeidae). *Carnets natures*, 3 : 9-11.
- Seymour J.E. & Bowman G.J. (1994) - Russet coloration in *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae): an unreliable indicator of diapause. *Environmental Entomology*, 23, 860-863.
- Thomas D.B. & De León J.H. (2011) - Is the old world fig, *Ficus carica* L. (Moraceae), an alternative host for the Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri* (Kuwayama) (Homoptera: Psyllidae). *Florida Entomologist* 94(4): 1081-1083. doi: 10.1653/024.094.0455.
- Wirth T., Fazekas I., Schmidt C.S., & Csiky J. (2020) - Spreading to north naturalisation of *Ficus carica* (Moraceae) in Hungary. *Acta Botanica Hungarica*, 62(1-2): 187-201.



Soumis le 30 novembre 2024
Accepté le 14 janvier 2025
Publié en ligne (pdf) le x janvier 2025

Reproduction en 2024 de *Chroantha ornatula* (Herrich-Schäffer, 1842) (Hemiptera, Pentatomidae) au sein d'une sansouire du littoral narbonnais (Aude, France)

Christophe Savon¹

Résumé

La mise en évidence de la reproduction de l'hémiptère Pentatomidae *Chroantha ornatula*, en 2024, dans une sansouire du littoral du Narbonnais est décrite dans le présent article, laissant présager que l'espèce soit bien implantée en France, ouvrant de nouvelles perspectives de découvertes dans d'autres sites du littoral méditerranéen, et potentiellement du littoral atlantique.

Mots-clés : *Chroantha ornatula*, reproduction, sansouire, littoral, Narbonnais, Aude.

Abstract

This article describes the reproduction of the Pentatomidae hemiptera *Chroantha ornatula*, in 2024, in a sansouire of Narbonne coast. This observation suggests that the species is well established in France, opening new perspectives for discoveries in other sites on the Mediterranean coast, and potentially on the Atlantic coast.

Key words : *Chroantha ornatula*, reproduction, saltmarsh, coastline, Narbonnais, Aude.

1. Introduction

L'hémiptère *Chroantha ornatula* (Herrich-Schäffer, 1842) a été observé en France pour la première fois au cours de l'automne 2022 (le 17-X-2022, Villegusien-le-Lac, Haute-Marne, Dusoulier *et al.* (2023)). L'observation de l'espèce s'est répétée au cours de l'année 2023, toujours en automne, avec néanmoins cette fois-ci, une première observation estivale faite sur la commune de Gruissan (Aude) par Douglas Fouliard.

Ces observations ont donné lieu à une publication de Dusoulier *et al.* (2023), qui dresse un état des lieux des observations effectuées en France, avec une question qui en découle : « l'espèce est-elle en train de s'implanter en France métropolitaine ? ».

Cette même publication invitait les naturalistes à mener des prospections ciblées, dès le printemps 2024, dans les sansouires des secteurs méditerranéens d'Occitanie et de Provence-Alpes-Côte-d'Azur, afin d'espérer y mettre en évidence une reproduction de l'espèce.

Nous avons pu confirmer cette suspicion au cours de l'été 2024, par la mise en évidence de la reproduction de l'espèce dans un complexe de sansouire du littoral du Narbonnais, dans le département de l'Aude (région biogéographique « Littoral » selon Plassart *et al.* (2016)).

Chroantha ornatula est une espèce à large distribution méditerranéo-turanico-sindienne, avec en France, une dominance d'observations effectuées au sein de la région biogéographique méditerranéenne (Fig. 1).

2. Reproduction de *Chroantha ornatula* dans le Narbonnais au cours de l'année 2024

C'est à la fin du mois d'août 2024, que la prospection d'une sansouire située en rive droite de l'embouchure du fleuve Aude, permettait d'observer une population reproductrice de *Chroantha ornatula*. Une cinquantaine d'adultes, des larves de divers stades d'évolution, et enfin une ponte, ont pu être mises en évidence (Fig. 2).

L'espèce fait l'objet d'une description détaillée par Ribes & Pagola-Carte (2013) et Dusoulier *et al.* (2023).

1. 10 rue du Bari Long, 11400 Souilhe, chrissavon@hotmail.fr



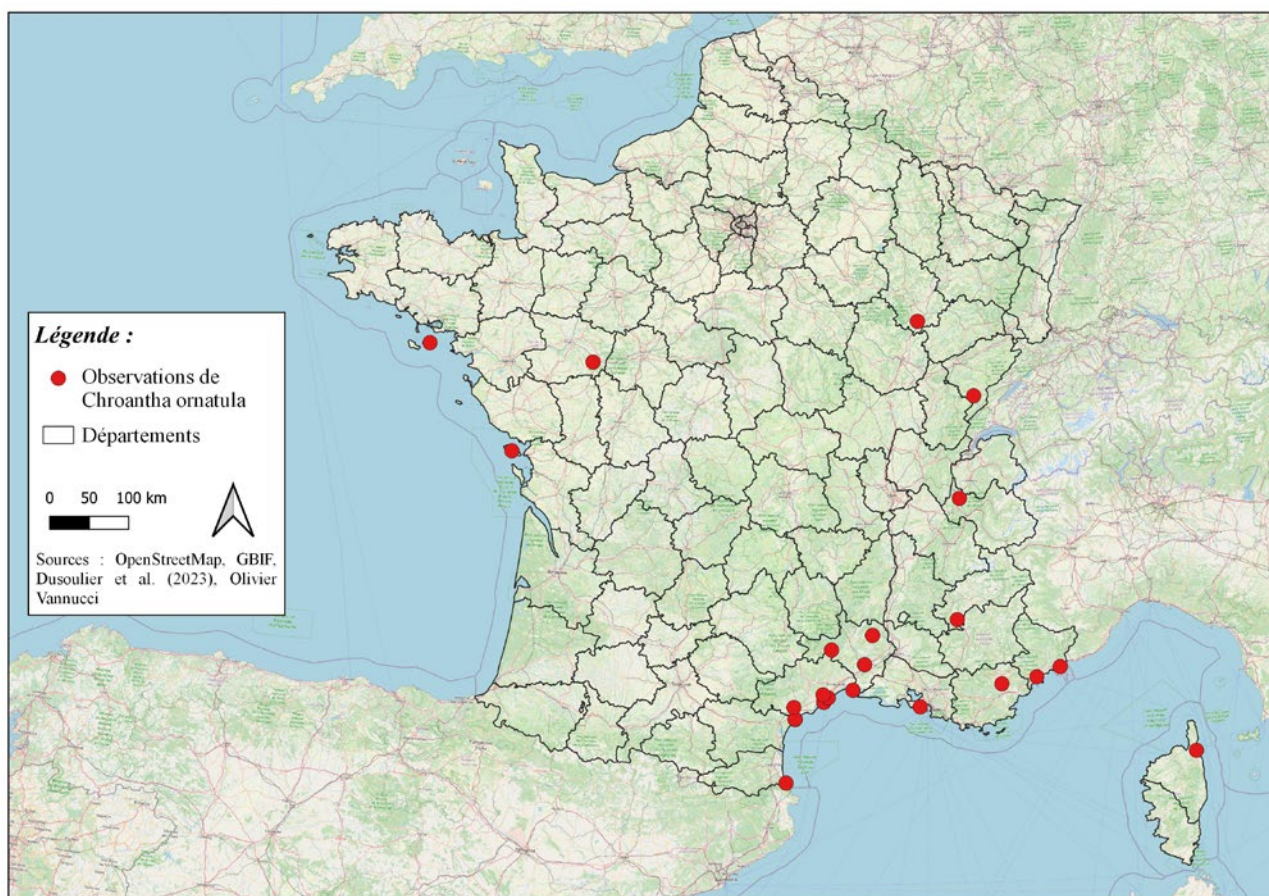


Fig. 1 - Carte de localisation des observations de *Choranta ornata* en France (Source : GBIF, Dusoulie *et al.* (2023)).

Il est repris ici quelques éléments descriptifs. Les imago de cette espèce sont de grande taille, d'une longueur comprise entre 11,0 mm et 13,5 mm, de couleur variable, vert à brun, reconnaissables notamment aux callus blancs à la fois au niveau du pronotum et des angles antéro-latéraux du scutellum, aux ponctuations blanches à jaunâtres au niveau des cories, à une tache calleuse au niveau des mésocories, et enfin à une membrane hyaline. Les juvéniles, de couleur sombre, se reconnaissent tout particulièrement aux callus blancs au niveau du pronotum et du scutellum.

C'est au niveau d'une végétation paucispécifique de Soude-bouc *Salsola tragus* L., 1756, que cette population a été découverte (**Fig. 3**).

Salsola tragus (synonyme : *Salsola kali* subsp. *tragus* (L.) Čelak., 1871) (**Fig. 4**) est une plante annuelle au port plus ou moins robuste, divariqué dès la base, aux feuilles linéaires, raides, étalées et mucronées. Les fleurs, solitaires ou groupées (2-3), sont dépassées par des bractéoles également épineuses, avec des tépales fructifères rigides, à ailes transversales pellucides (définition adaptée de Tison & de Foucault, 2014).

Il s'agit d'une espèce thermophile, principalement halophile, fréquentant notamment les habitats sableux et limoneux littoraux (Tison & de Foucault, 2014 ; Tison *et al.*, 2014). Elle habite aussi bien les dunes stabilisées

que les prés halophiles méditerranéens (sansouires). Elle présente également un caractère anthropophile en fréquentant des sites perturbés, terrains vagues et parfois jachères agricoles.

Choranta ornata est phytophage et polyphage, avec semble-t-il une préférence pour des espèces halophytes de Chenopodiaceae, Amaranthaceae et Zygophyllaceae, tout particulièrement des genres *Suaeda*, *Salsola*, *Arthrocnemum* et *Zygophyllum* (Ribes & Pagola, 2013 ; Dusoulie *et al.*, 2023).

Les observations faites en 2024 sur la commune de Fleury confirment donc l'intérêt des espèces du genre *Salsola*, aussi bien comme plante nourricière (adultes et larves), que comme support de ponte. A ce titre, précisons que l'espèce a été observée exclusivement sur *Salsola tragus*, malgré des prospections étendues dans les environs, au sein d'une mosaïque de broussailles suffrutescentes halophiles dominées par *Suaeda vera* Forssk. ex J.F.Gmel., 1776, en association avec *Arthrocaulon macrostachyum* (Moric.) Piirainen & G.Kadereit, 2017, *Suaeda splendens* (Pourr.) Gren. & Godr., 1855 ou encore *Halimione portulacoides* (L.) Aellen, 1938.

Quelques individus isolés ont été observés dans les environs, également sur *Salsola tragus*, aussi bien en contexte d'arrière-dune, que de sansouire.



Fig. 2 - Planche photographique illustrant divers stades de développement de *Chroantha ornatula* observés sur la commune de Fleury le 29-VIII-2024 : **1.** adulte ; **2.** larve stade V ; **3.** larves stade II ; **4.** oeufs (Ch. Savon).

3. Hypothèses sur le choix de la plante-hôte

Le choix de *Salsola tragus* n'est sans doute pas anodin. Cette espèce, épineuse, doit en effet servir d'abri contre d'éventuels prédateurs. A ce titre, plusieurs autres espèces de Pentatomidae, dont certaines sont très rares en France d'après Lupoli & Dusoulier (2015), comme par exemple *Sciocoris conspurcatus* Klug, 1845 et *Brachynema germarii* (Kolenati, 1846), ont été observées

sur cette même station, et là encore, exclusivement sur *Salsola tragus* (**Fig. 5**).

Ensuite, aux premiers abords, l'adulte semble développer un certain mimétisme avec la plante, avec une coloration générale verte, ornée de pigmentations jaunes, notamment au niveau des callosités du pronotum et des mésocories, et dont la forme générale apparaît circulaire, de même architecture que les tépales fructifères ailés de *Salsola tragus*.



Fig. 3 – Habitat au sein duquel s'est reproduit *Chroantha ornatula* au cours de l'année 2024 (Ch. Savon).

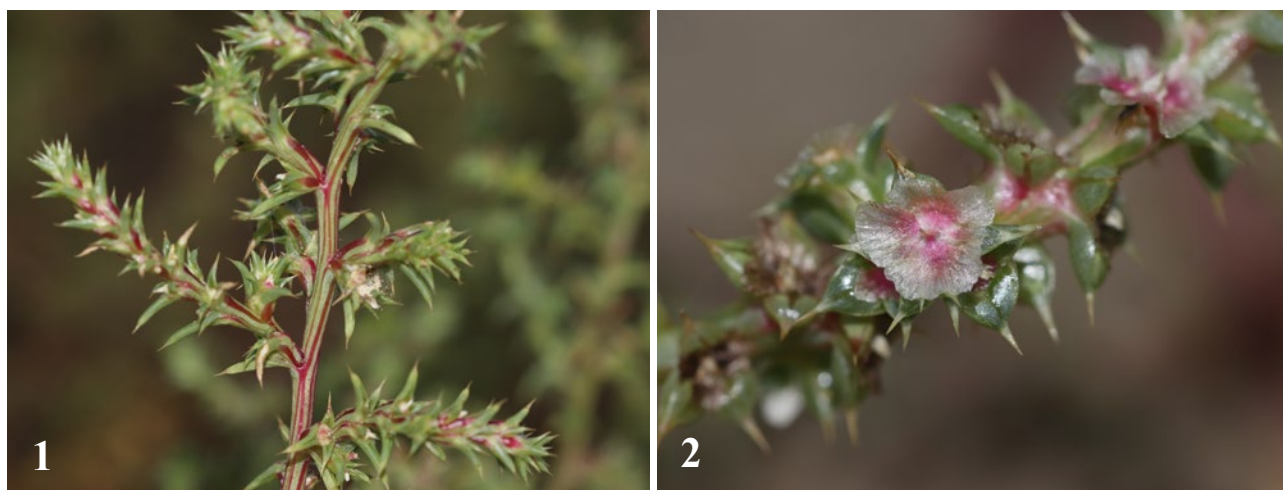


Fig. 4 – *Salsola tragus* : 1. habitus ; 2. tépales fructifères (Ch. Savon).

Ce mimétisme se retrouve au niveau larvaire, avec des individus de couleur sombre, et dont le pic d'émergence se situe à l'automne, ce dernier étant concomitant avec un ternissement de la coloration de *Salsola tragus* du fait de son annualité (**Fig. 6**).

4. Conclusion

Cette note relate la découverte d'une population reproductrice de *Chroantha ornatula* sur le littoral du département de l'Aude au cours de l'année 2024.

Cette découverte fait suite à une incitation de Dusoulie *et al.* (2023) à engager des recherches de l'espèce au printemps et en été, sur les littoraux d'Occitanie et de Provence-Alpes-Côte-d'Azur, afin d'y rechercher une population reproductrice. Avant cette découverte, l'espèce était en effet considérée comme occasionnelle en France.

Une ponte, plusieurs stades larvaires et plusieurs dizaines d'individus adultes ont été observés au sein d'une formation halophile dominée par *Salsola tragus*, sur la commune de Fleury dans le département de

l'Aude. Cette plante a servi à la fois de nourriture aux adultes et aux larves, et de support de ponte.

L'utilisation d'espèces du genre *Salsola* est bien documentée dans la bibliographie, mais cette note essaye d'expliquer le choix de cette plante, avec notamment :

- sa spinescence, qui doit prémunir les individus de la punaise d'éventuels prédateurs ;
- sa coloration générale verte, se rapprochant de celle de *Chroantha ornatula*, avec des pigmentations jaunes et une ornementation qui peut rappeler les tépales fructifères ailés de la plante ;
- son annualité, avec une coloration ternie en automne, semblable à celle des larves de *Chroantha ornatula*.

Il conviendra les années à venir de confirmer l'implantation de l'espèce en France, en la recherchant en d'autres localités du littoral méditerranéen, de façon également à améliorer nos connaissances sur son écologie.

Sa recherche peut également être étendue au littoral atlantique et tout particulièrement sur l'espèce de *Salsola* vicariante, et d'habitus proche de *Salsola tragus*, qu'est



Fig. 5 - Deux espèces de Pentatomidae très rares en France, compagnes de *Chroantha ornatula* dans une sansouire de Fleury : 1. *Sciocoris conspurcatus* ; 2. *Brachynema germarii* (Ch. Savon).



Fig. 6 – 1. Aspect de la sansouire en période automnale (le 19-X-2024) ; 2. mimétisme larvaire de *Chroantha ornatula* avec *Salsola tragus* à cette même date (Ch. Savon).

Salsola kali L., 1753. *Chroantha ornatula* a notamment été observée pour la première fois en Bretagne en automne 2024 par Olivier Vannucci.

Son hivernage, notamment au sein des habitats anthropiques, est également à étudier, car son implantation durable en France pourrait en dépendre.

Remerciements : Mes remerciements sont adressés à M. Sylvain Grimaud. Merci également à Arthur Ménager pour sa relecture et pour ses commentaires qui ont permis d'améliorer le manuscrit.

Références

Dusoulier F., Grimaud S. & Romet N. (2023) - *Chroantha ornatula* (Herrich-Schäffer, 1842) est-elle en train de s'implanter en France métropolitaine ? (Hemiptera Pentatomidae). *L'Entomologiste*, 79, 6 : 401-408.

Lupoli R. & Dusoulier F. (2015) - *Les punaises Pentatomoidea de France*. Fontenay-sous-Bois, Éditions Ancyrosoma. 429 p.

Plassart C., Barreau D. & Andrieu F. (2016) - *Atlas de la flore patrimoniale de l'Aude*. Biotope Editions, 432 p.

Ribes J. & Pagola-Cardé S. (2013) - *Hémiptères Pentatomoidea Euro-Méditerranéens. Volume 2 : Systématique : deuxième partie sous-famille Pentatominae (suite et fin)*. Paris, Fédération française des sociétés de sciences naturelles. 423 p.

Tison J.-M. & de Foucault B. (2014) - *Flora Gallica : Flore de France*. Biotope, Mèze, xx + 1196 p.

Tison J.-M., Jauzein Ph. & Michaud H. (2014) - *Flore de la France méditerranéenne continentale*. Naturalia publications, Turriers. 2078 p.

DOAJ
DIRECTORY OF
OPEN ACCESS
JOURNALS



Soumis le 7 janvier 2025
Accepté le 2 février 2025
Publié en ligne (pdf) le 10 février 2025

Les cirripèdes pédonculés, crustacés insolites des marnes néritiques de l'Éocène des Corbières (Aude, Sud de la France)

Alain Martinez¹

Résumé

La présence de cirripèdes pédonculés fossiles, crustacés marins vivant fixés sur plusieurs types de supports, flottant ou fixes, est décrite dans l'Éocène inférieur des Corbières (Aude). Les genres et espèce *Arcoscalpellum quadratum* (Dixon, 1850) et *Euscalpellum* sp., provenant de quatre gisements des marnes silteuses de l'Ilerdien moyen, sont ici discutées et figurées.

Mots clés : crustacés, cirripèdes, *Arcoscalpellum*, *Euscalpellum*, Éocène, Ilerdien, Yprésien, Corbières, Aude.

Pedunculated cirripedes, unusual crustaceans from the Eocene neritic marls of the Corbières (Aude, South of France)

Abstract

The presence of fossil pedunculated cirripedes, marine crustaceans living attached to several types of support, floating or fixed, has been described in the Lower Eocene of the Corbières (Aude). The genus and species *Arcoscalpellum quadratum* (Dixon, 1850) and *Euscalpellum* sp., from four deposits in the silty marls of the Middle Ilerdian, are discussed and illustrated here.

Keywords : crustacean, cirripedes, *Arcoscalpellum*, *Euscalpellum*, Eocene, Ilerdian, Ypresian, Corbières, Aude.

1. Introduction

Les balanes et les cirripèdes pédonculés, organismes sessiles, sont des crustacés au même titre que les crabes et les crevettes. Ils sont exclusivement marins et on les rencontre à toutes les profondeurs. Hormis à leur état larvaire, ils vivent fixés sur des supports inertes, les rochers et les coquilles, les objets flottants comme les coques de bateaux, les bois flottés et les organismes vivants fixes comme les algues, les éponges, ou mobiles comme les mollusques, les crabes, les tortues, les baleines. Ce sont des épibiontes et dans leur grande majorité, ils ne sont pas qualifiés de parasites (**Fig. 1**).

On distingue deux grands ensembles de formes : les Cirripèdes pédonculés fixés par un pédoncule charnu, apparus pendant le Crétacé (**Fig. 1a**), et les balanes, dépourvues de pédoncule, qui encroûtent directement leur support et sont plus récentes car apparues à

l'Éocène moyen, devenant au cours du Cénozoïque le type dominant (**Fig. 1b**).

À l'Éocène, les cirripèdes pédonculés n'ont été signalés en France que dans le Lutétien du Bassin Parisien (Bertrand, 1891) et de la Loire Atlantique (Gale *et al.*, 2022), et sont mentionnés dans le Cuisien inférieur des Sables d'Aizy (comm. pers. Arnaud Leroy). Il y a peu d'indications de leur présence à l'Yprésien, si ce n'est en Angleterre, dans le *London Clay* (Darwin, 1851b, Gale, 2015b, Withers, 1953), au Danemark (Carriol & Schneider, 2016) et en Tunisie (Collins *et al.*, 1999). Ils sont présents dans le Bartonien de Roumanie et le Priabonien de l'Île de Wight au Royaume-Uni (Gale *et al.*, 2022), dans le Lutétien de Turin (Withers, 1953) et connus comme étant abondants en Amérique du Nord, dans l'Éocène des états de l'Alabama, de la Louisiane, du Mississippi et de la Caroline du Nord et du Sud (Withers, 1951, Zullo & Baum, 1979, Zullo, 1982,

1. ACAP Musée de Cruzy - 8 chemin de Saint Estève, 11200 Lézignan-Corbières.
alainmart7@gmail.com



Cheetham, 1963, Dockey, 1980, Weisbord, 1980). Ils sont également mentionnés à Cuba (Weisbord, 1980).

Dans les Corbières, ils ont été prélevés dans les gisements de marnes à crinoïdes du Coucou (Camplong d'Aude) et de Réqui-Malacoste (Val de Dagne-Montlaur) où ils sont fréquents, alors qu'ils sont rares dans les autres dépôts marins relativement profonds de l'Ilerdien moyen (Yprésien inférieur).

Après une étude confrontée aux avis d'Andy Gale, professeur de géologie à l'école des sciences de la terre et de l'environnement de l'Université de Portsmouth (Royaume-Uni) et spécialiste des cirripèdes, deux genres sont identifiées et figurées dans ce document, l'un représenté par l'espèce *Arcoscalpellum quadratum* (Dixon, 1850), et le deuxième *Euscalpellum* sp., conservé en nomenclature ouverte par manque de documentation.

2. Cadre paléogéographique et géodynamique

Nous rappelons ici brièvement le contexte géodynamique et stratigraphique précédemment développé (Martinez, 2022, Martinez, 2024 à paraître). Au début de l'Ère Cénozoïque, les premières manifestations de la surrection des Pyrénées sont à l'origine de la création, dans la partie orientale de l'avant-pays de la chaîne, d'une dépression de direction est-ouest, dont le remplissage sédimentaire s'échelonne, dans sa partie orientale, du Paléocène à l'Éocène.

Sous les effets conjugués d'une forte élévation du niveau des mers et d'une élévation générale rapide des températures reconnues au niveau mondial (*Paleocene-Eocene Thermal Maximum*) (Mc Inerney & Wing, 2011), cette dépression, le Bassin de Carcassonne, est envahie



Fig. 1. - a. Cirripèdes pédonculés Anatifes (*Lepas anatifera*) de Thaïlande, Photo. Tom Page, Aurevilly, D.P. - **b.** Cirripèdes dépourvus de pédoncule, balanes de Méditerranée.

à l'Éocène, étage Yprésien, par un bras de mer d'origine atlantique en forme de golfe. Cette transgression ne dépasse pas à l'est, les méridiens de Narbonne et de Béziers (Plaziat 1981, 1984, Plaziat & Perrin 1992).

La transgression marine y est maximale durant la partie moyenne de l'Ilerdien, étage défini dans les Pyrénées (Hottinger & Schaub, 1960). 500 m de sédiments marno-gréseux se déposent dans son axe pendant cette période, sous un climat de type subtropical et dont la profondeur est évaluée à une centaine de mètres au droit de la Montagne d'Alaric. Le comblement de ce bassin se traduit, à la fin de l'Ilerdien moyen, par le dépôt de quelques mètres de grès littoraux, bien visibles actuellement autour de la montagne de l'Alaric. La durée de l'incursion marine a été d'environ 2 Ma dans les Corbières, alors que la durée totale de l'Ilerdien est d'environ 3 Ma au sud de la chaîne des Pyrénées (Pujalte *et al.* 2009a, b). L'émersion est totale à l'Ilerdien supérieur qui est représenté par la « Molasse de Carcassonne » dont les dépôts détritiques continentaux, limono-gréseux et conglomératiques, sont nourris par le soulèvement et l'érosion débutante de la partie orientale des Pyrénées et la subsidence au niveau du bassin (**Fig. 2, 3**).

3. Cadres géologique et chronostratigraphique

Dans les Corbières septentrionales, les Cirripèdes pédonculés décrits dans ce travail ont été récoltés dans les marnes argileuses connues sous le nom de « Marnes bleues des Corbières ». Cette formation, d'une centaine de mètre d'épaisseur, déposée dans l'axe subsident du Bassin de Carcassonne, affleure assez largement sur les deux flancs de l'anticlinal de l'Alaric, entre les méridiens de Foncouverte, à l'est, et de Monze, à l'ouest, où elle est souvent dégagée en badlands (**Fig. 4**). Les quatre gisements ayant livré des pièces de cirripèdes pédonculés sont :

- Réqui, sur la commune de Val de Dagne-Montlaur, correspondant au pied de la plateforme calcaire du Minervois à l'ouest de la montagne d'Alaric, avec son récif de *Solenomeris* (foraminifères), au pied du talus qui limitait la plateforme (Plaziat & Perrin, 1992). Le gisement a livré le plus important matériel en nombre et en variétés, en plusieurs points de récolte, avec une forte concentration sur le secteur Réqui-Malacoste, le plus oriental ;

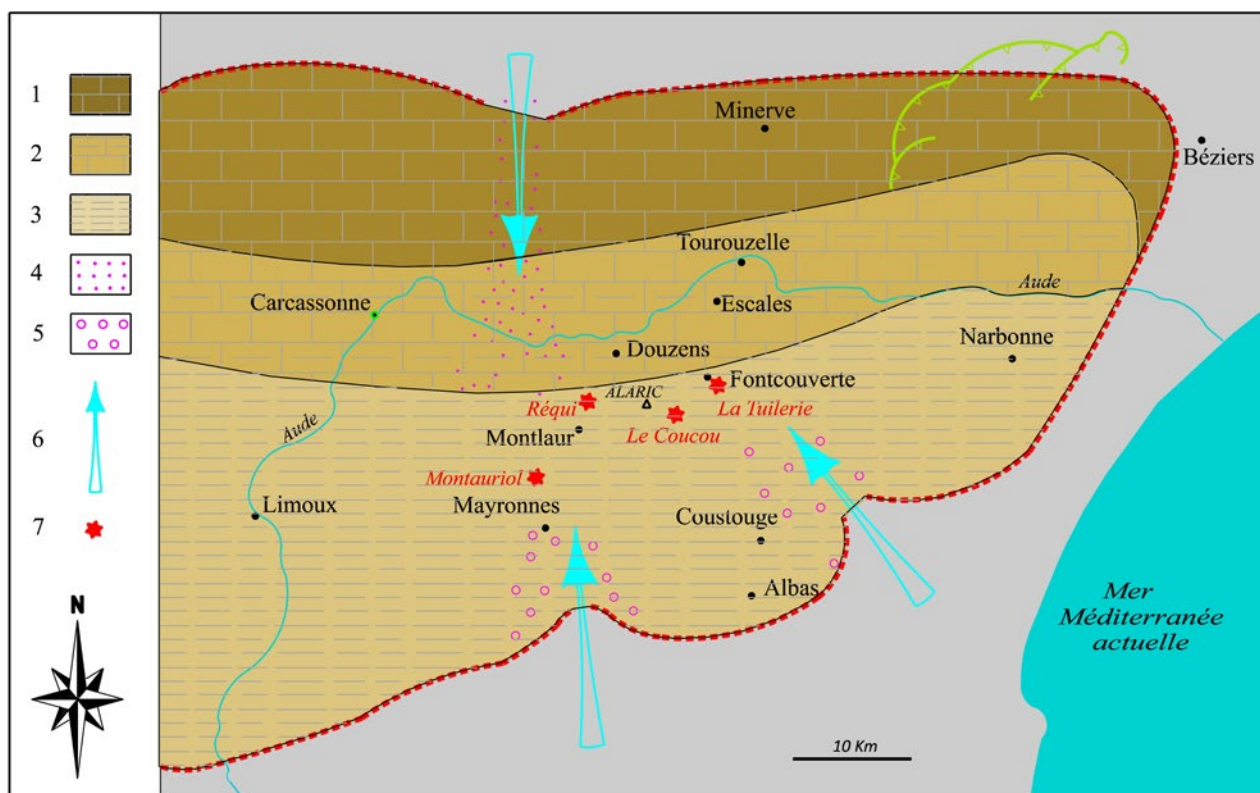


Fig. 2 - Carte paléogéographique simplifiée du Golfe du Languedoc avant la fin de l'Ilerdien moyen, d'après Plaziat, 1981, 1984. 1. Plateforme calcaire. 2. Séries marneuses, partiellement calcaires. 3. Marnes infra/circa-littorales, séries calcaires et gréseuses au sud et à l'ouest. 4. Décharge des sables et galets d'origine septentrionale (Montagne Noire). 5. Sables et galets d'origine pyrénéenne. 6. Principaux axes deltaïques. 7. Sites à cirripèdes pédonculés.

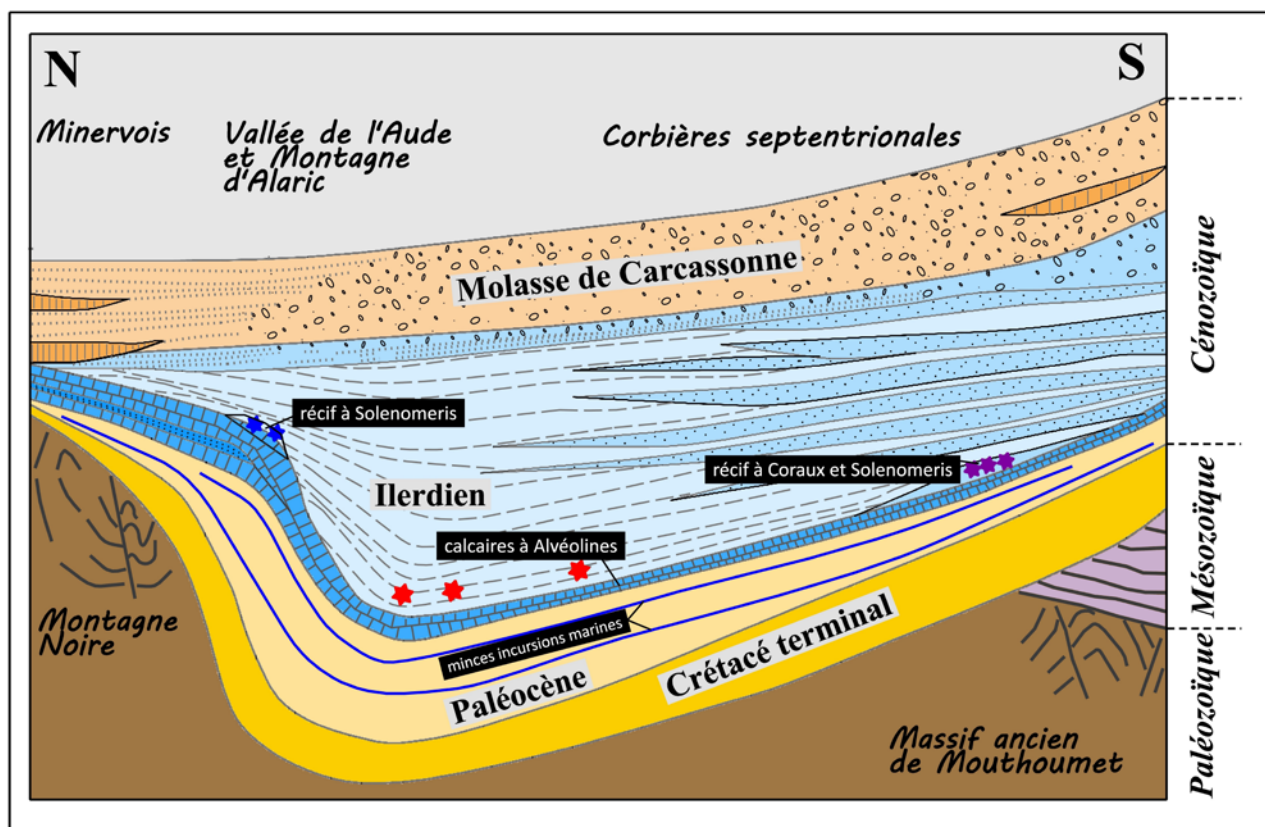


Fig. 3 - Coupe schématique S-N du comblement du sillon creusé pour l'essentiel à l'Ilerdien, entre les reliefs des Paléo-Pyrénées orientales émergés peu avant la fin du Crétacé et le Massif Central bien plus stable. Les étoiles rouges situent les sites à cirripèdes. D'après J.-C. Plaziat, 1984.

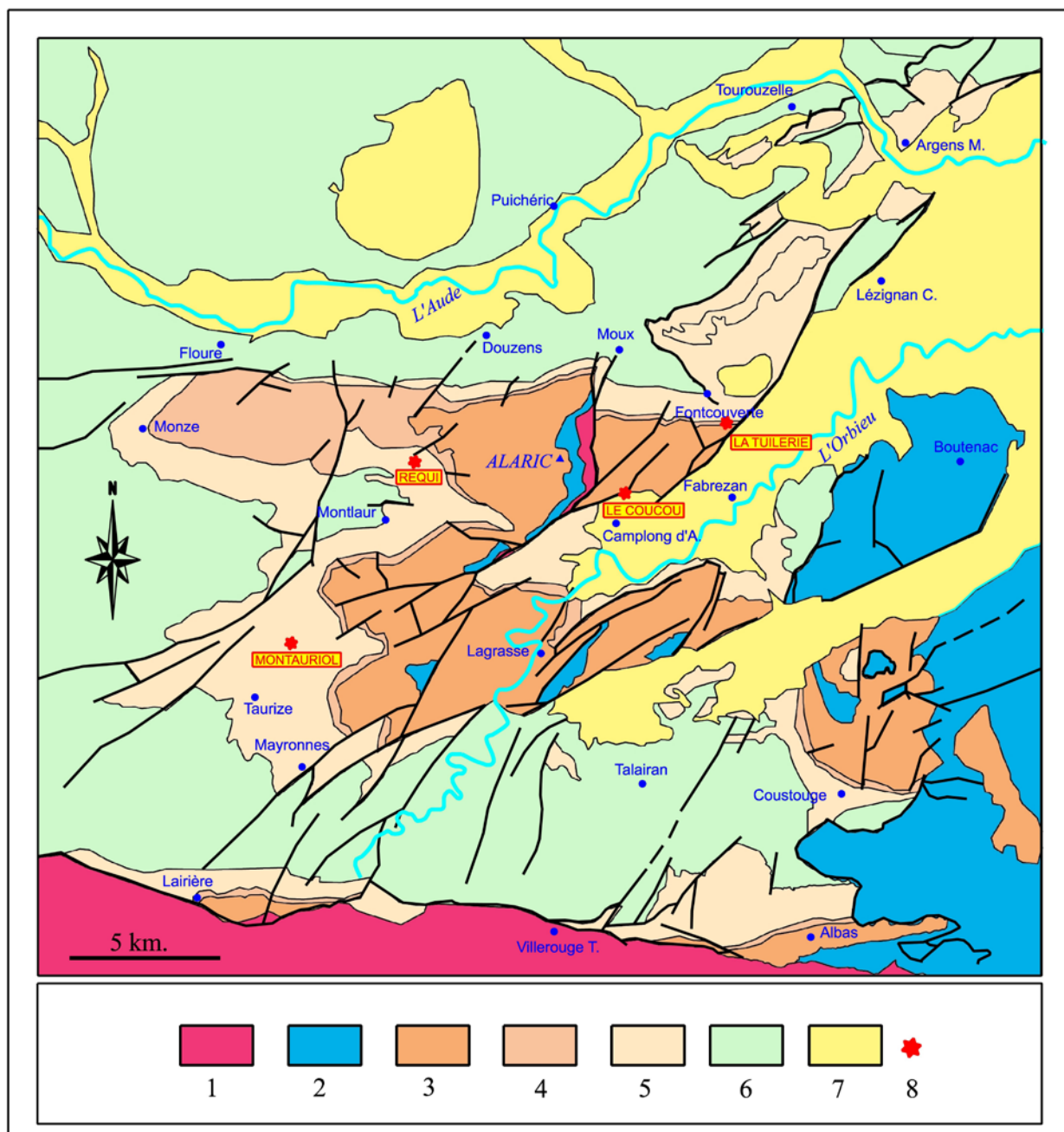


Fig. 4 - Carte géologique simplifiée des Corbières septentrionales d'après la cartographie du BRGM. **1.** Paléozoïque. **2.** Mésozoïque marin et continental. **3.** Paléocène continental. **4.** Éocène marin. Dépôts à dominante carbonatée de l'Ilerdien inférieur. **5.** Éocène marin. Dépôts de l'Ilerdien moyen marno-gréseux, plus marneux sur les deux tiers nord du domaine. **6.** Éocène continental. Molasse de Carcassonne, débutant dans l'Ilerdien supérieur et attribuée principalement au Cuisien et au Lutétien. **7.** Miocène et Quaternaire. **8.** Sites à cirripèdes pédonculés.

- le Coucou (Camplong d'Aude) situé sur le versant sud de la Montagne d'Alaric, a livré un important matériel de qualité, concentré sur quelques mètres carrés dans la partie basse des marnes ;
- la Tuilerie (Fontcouverte), en bordure de la plaine alluviale a livré peu de pièces mais a cependant fourni un capitulum partiel.
- Montauriol (Serviès), également situé dans l'Ilerdien moyen, excentré et plus proche des rivages méridionaux du golfe ilerdien, alimentés en sable de façon permanente est certainement un peu plus récent que les trois autres (**Fig. 2**). Peu de pièces y ont été trouvées.

Il est admis que la plus grande partie de ces marnes bleues inférieures et moyennes appartiennent à l'Ilerdien moyen (Ellenberger *et al.*, 1987). La transgression ilerdienne du Languedoc débute dans la biozone à nanoplancton NP9. Yanns *et al.* (2014) et Pirkenseer *et al.* (2013) ont montré qu'au sud de Pradelles-en-Val (Val de Dagne), les marnes bleues appartiennent en totalité à la biozone à gros foraminifères benthiques SBZ8 et à la partie supérieure de la biozone NP11. Le passage aux biozones SBZ9 et NP12 pouvant se situer dans les marnes silteuses supérieures. On en déduit que les gisements à cirripèdes pédonculés des marnes

bleues inférieures, qui sont toujours postérieurs aux bioconstructions à *Solenomeris*, couronnant les calcaires de la plateforme du Minervois, doivent correspondre à la biozone NP10 et à la partie inférieure de la biozone NP11.

4. Contexte paléoécologique

Ces sites ont en commun d'être situés dans l'axe subsident du bassin de Carcassonne du début de l'Ilerdien moyen, à sédimentation essentiellement argileuse. Une faune variée de crinoïdes a été décrite récemment (Roux *et al.*, 2021), accompagnée de nombreux bryozoaires, de restes de poissons (surtout des dents), de brachiopodes, d'ossicules d'astérides (Breton & Vizcaïno, 1997), de tests et radioles d'échinides divers et de rostrés de céphalopodes coléoïdes (Martinez 1999, 2002). Ces dépôts renferment peu de bivalves et de gastéropodes et leur environnement ne correspond pas aux profondeurs convenant aux nummulites (**Fig. 2, 3**).

Concernant la bathymétrie du faciès où ces fossiles sont dispersés, on peut se référer à l'étude des crinoïdes associés qui montre que la profondeur au milieu du bassin doit être estimée à moins de 150 m (Roux & Plaziat, 1978 ; Roux *et al.*, 2021). Actuellement les *Arcoscalpellum* vivent principalement dans des

eaux profondes et au Crétacé et au Paléogène, la plus grande diversité se rencontrait dans les zones bathyales et abyssales, notons toutefois qu'au Campanien, nous savons qu'une espèce a proliféré à des profondeurs de 20 à 30 m (Gale & Sørensen 2015). L'espèce *Arcoscalpellum quadratum* se trouve par ailleurs abondamment dans les sables marins peu profonds du *London Clay* (Yprésien supérieur), déposé sous 10 à 20 m d'eau. Dans les gisements de l'Oligocène et ultérieurement, ils semblent provenir d'eaux plus profondes (Gale, 2015b).

Cependant, sur le site du Coucou, les cirripèdes pédonculés ont été récoltés dans une bande étroite située dans la partie inférieure caractérisée par la présence d'un grand nombre de tubes de bivalves xylophages du genre *Teredo*, connu pour son mode de vie grégaire au cœur de bois flottants. On trouve également de petites huîtres, pour la plupart du genre *Gryphaeostrea* qui vivaient attachés à divers substrats, y compris des branches et des racines, probablement sur des débris de bois échoués de fonds circalittoraux. Il paraît donc tout à fait probable que ces crustacés vivaient fixés sur des bois, flottants en partie immergés ou posés au fond de l'eau. (**Fig. 5**).

À Réqui-Malacoste, les restes de cirripèdes pédonculés sont accumulés en relativement grand nombre, mais beaucoup de plaques sont brisées, érodées et encroûtées, évoquant un déplacement.

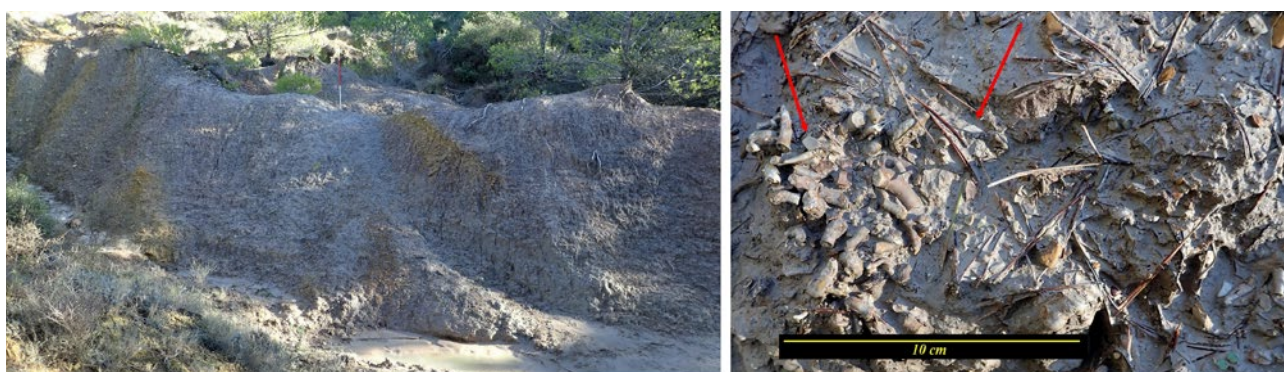


Fig. 5 - Secteur à cirripèdes pédonculés. Gisement de Coucou (Camplong-d'Aude).

5. Matériel et méthode

Dans les Corbières, on trouve généralement des plaques et des carènes dispersées dans les marnes et exceptionnellement un capitulum partiel. Le matériel étudié provient de récoltes à vue complétées par le lavage et le tamisage de plusieurs centaines de kilos de sédiments. Tous les fossiles ont été seulement soumis à un nettoyage à l'eau pure à l'aide d'une petite brosse souple et les macro-photos ont été réalisées avec appareil photo fixé sur un support.

Pour les Scalpellidae nous utilisons la terminologie proposée par Buckeridge & Mills (2022) (**Fig. 6a**). La **Fig. 6b** présente la terminologie originale de Darwin (1851b) qui correspond à un Cirripède fossile de la famille des Calanticidae, incluant le genre *Euscalpellum*.

6. Les Cirripèdes pédonculés

Dans les Corbières, deux ordres de Cirripèdes pédonculés sont représentés, les Scalpellomorpha, qui sont les plus communs, et les Calanticomorpha.

- Les **Scalpellomorpha** comprennent la famille des Scalpellidae, comptant environ 250 espèces actuelles, qui sont classées dans huit sous-familles et 29 genres dont le genre actuel et fossile *Arcoscalpellum*, Hoek, 1907. On le trouve actuellement de 40 à 5250 m de profondeur (Cheetham, 1963, Shalaeva & Boxhall, 2014). Il n'a pas un comportement grégaire et est signalé à partir du Crétacé supérieur (Zullo, 1990). Les Scalpellomorpha ont un corps (capitulum) de forme ovale comprimé latéralement et un pédoncule flexible qui

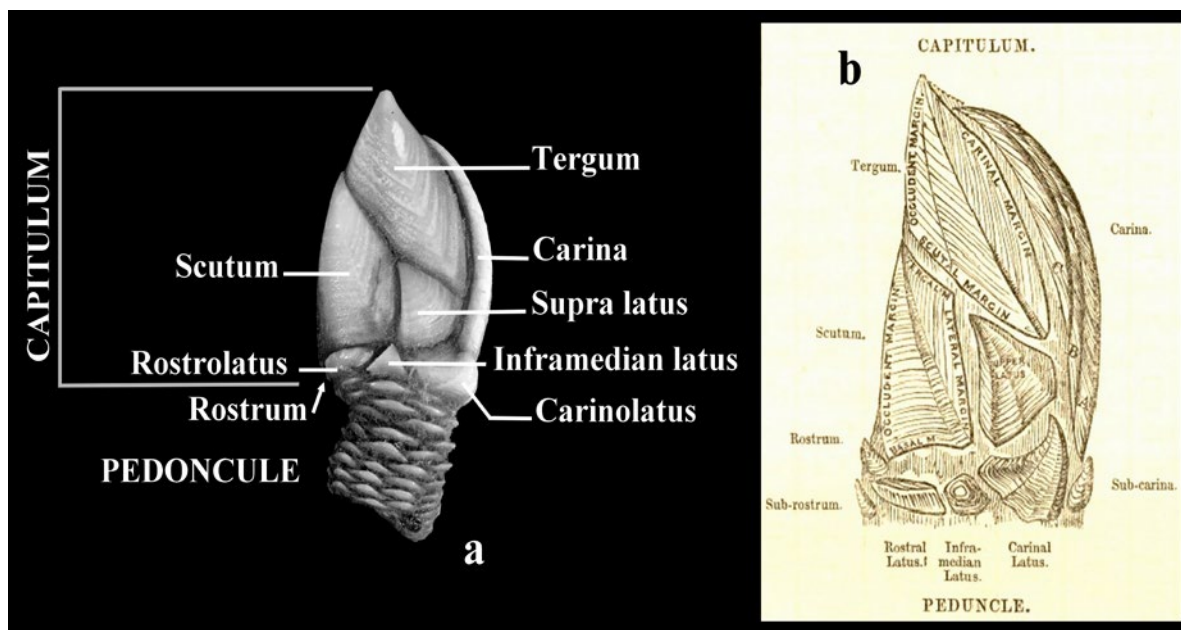


Fig. 6 - a. Terminologie simplifiée d'un Scalpellidae, d'après Buckeridge et Mills (d'après photo de Baptiste François, Muséum national d'Histoire naturelle, 2020) ; **b.** Nomenclature des pièces calcifiées d'un Cirripedia fossile selon Darwin (1851b), correspondant à un Calanticidae.

porte des colonnes de petites plaques alternées (**Fig. 6a**). Le capitulum possède au maximum 14 plaques, *scutum*, *tergum*, *supra latus* (côté supérieur), *inframedian latus* (côté médian inférieur), *rostrolatus* et *carinolatus* appariés, plus un rostre (*rostrum*) et une carène (*carina*) non appariés. La croissance de la plupart des plaques capitulaires a lieu graduellement à partir de l'apex par l'ajout de feuilletts successifs de calcite à l'intérieur, qui progressivement élargit la marge de la plaque. Dans le cas de la carène, du tergum et du rostre, la minéralisation se fait le long de la plaque d'origine (Gale, 2015b).

La première figuration de l'espèce *Arcoscalpellum quadratum* est très certainement celle de Dixon (1850), espèce qu'il nomme *Xiphidium quadratum*.

Darwin, après avoir passé huit années à étudier les spécimens rapportés, entre autres, par l'expédition du *Beagle* effectuée de décembre 1831 à octobre 1836,

a publié de 1851 à 1855 quatre monographies sur les cirripèdes vivants et fossiles et a décrit et figuré l'espèce fossile *Scalpellum quadratum* (Dixon, 1850)(Darwin, 1851b) (**Fig. 7**).

- Les **Calanticomorpha** peuvent avoir de nombreuses plaques latérales dont le nombre est très variable (Jones & Hosie, 2009). La famille des Calanticidae comprend 12 genres, dont *Euscalpellum* présent dès le début de l'Éocène, qui se trouve à des profondeurs variant de 80 à 2000 m (Cheetham, 1963) mais n'excédant pas 200 m pour des espèces de l'Éocène du sud-est des Etats Unis (Zullo, 1984).

Les Calanticomorpha possèdent les mêmes plaques que les Scalpellomorpha, un rostre et une carène, mais peuvent comporter une sous-carène (*subcarina*), un sous-rostre (*subrostrum*) et des plaques latérales inférieures en nombre variable (**Fig. 6b**).

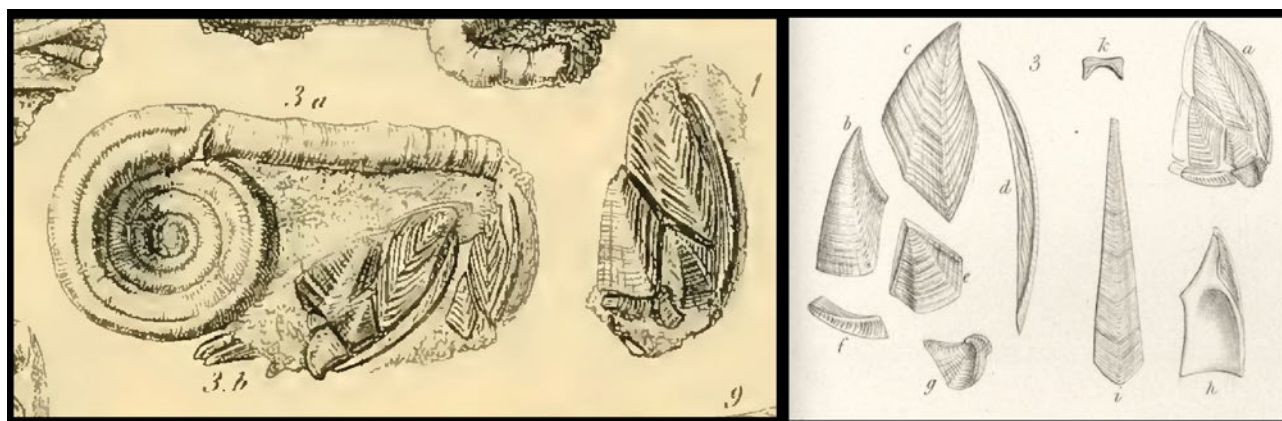


Fig. 7 - Figurations de l'espèce *Arcoscalpellum quadratum*. Dessin de gauche, Dixon (1850, *Xiphidium quadratum*, Tab. XIV, fig. 3b et 4). Dessin de droite Darwin (1851b), *Scalpellum quadratum*, Tab. I, fig. 3.

7. Systématique

Genre: *Arcoscalpellum* Hoek, 1907

Il est difficile de déterminer précisément les cirripèdes récoltés, du fait qu'à part quelques capitulum partiels, toutes les plaques et carènes sont dispersées dans le sédiment.

Toutefois, bien qu'il n'existe que peu de bonnes figurations, nous pouvons affirmer la présence de l'espèce *Arcoscalpellum quadratum* et d'un *Euscalpellum* sp., dans les Corbières.

Sous-classe : Cirripedia Burmeister, 1834

Infra-classe : Thoracica Darwin, 1854

Ordre supérieur : Thoracicalcareia Gale, 2015a

Ordre : Scalpellomorpha

Buckeridge et Newman, 2006

Super-famille : Scalpelloidea Chan, Dreyer, Gale, Glenner, Ewers-Saucedo, Perez-Losada, Kolbasov, Crandall et Hoeg, 2021

Famille : Scalpellidae Pilsbry, 1907 amendée in Chan et Hoeg, 2015

Sous-famille : Scalpellinae Pilsbry, 1907

Diagnosis (Gale, 2015a): *Scalpellines in which a large upper latus surface is present on the carinolatus; umbo strongly incurved, carinal margin present; lateral surface of carinolatus inturned onto interior of plate, peduncular margin concave.*

Diagnose (Gale, 2015a) : Scalpellidés dans lesquelles une grande surface du supra latus est présente sur le carinolatus ; umbo fortement incurvé, bord de la carène présent ; face latérale du carinolatus replié sur l'intérieur de la plaque, marge pédonculaire concave.

Espèce type : *Scalpellum velutinum* Hoek, 1883 (= *Scalpellum michelottianum* Seguenza, 1876).

Présence inédite dans le Bassin Parisien : Arnaud Leroy nous a présenté quelques très rares plaques et carènes qu'il a récolté après tri au tamis d'un grand volume de sédiment dans un gisement du Cuisien inférieur (Yprésien supérieur) des sables d'Aizy. Ces pièces étant inédites, il nous a autorisé à les présenter sommairement dans cette étude. Ces éléments sont associés à un dépôt

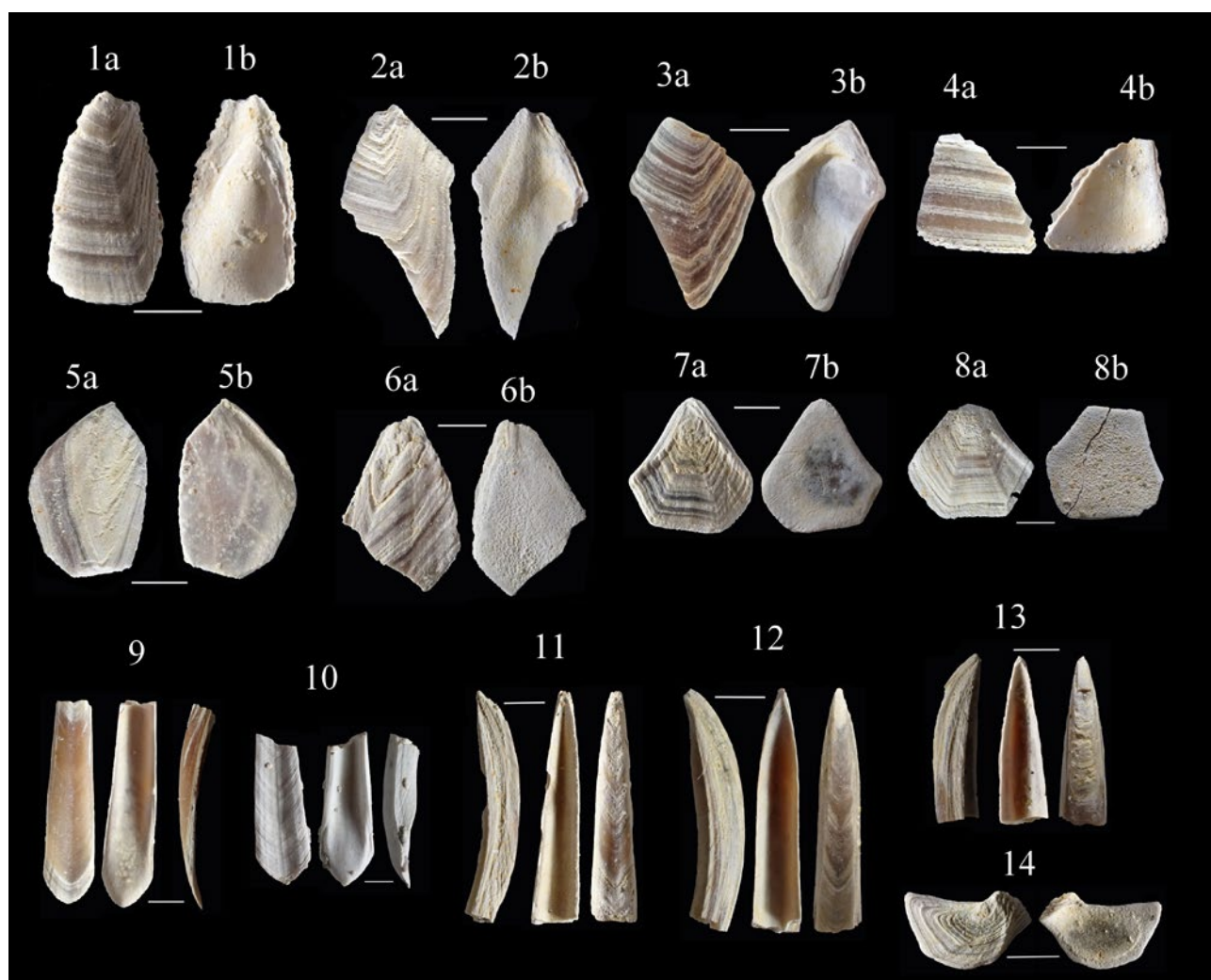


Fig 8 - *Arcoscalpellum* sp. Cuisien inférieur (Yprésien supérieur) des Sables d'Aizy, Bassin Parisien **1-4.** Scuta, a : vues externes, b : vues internes. **5-6.** Terga, a : vues externes, b : vues internes. **7-8.** Supra latus, a : vues externes, b : vues internes. **9-13.** Carènes ; ***Scalpellum* sp.** **14.** Carinolatus, a : vue externe, b : vue interne. Cuisien inférieur des Sables d'Aizy (Bassin Parisien). Barres d'échelle 2 mm. Le matériel est déposé au Muséum de Toulouse.

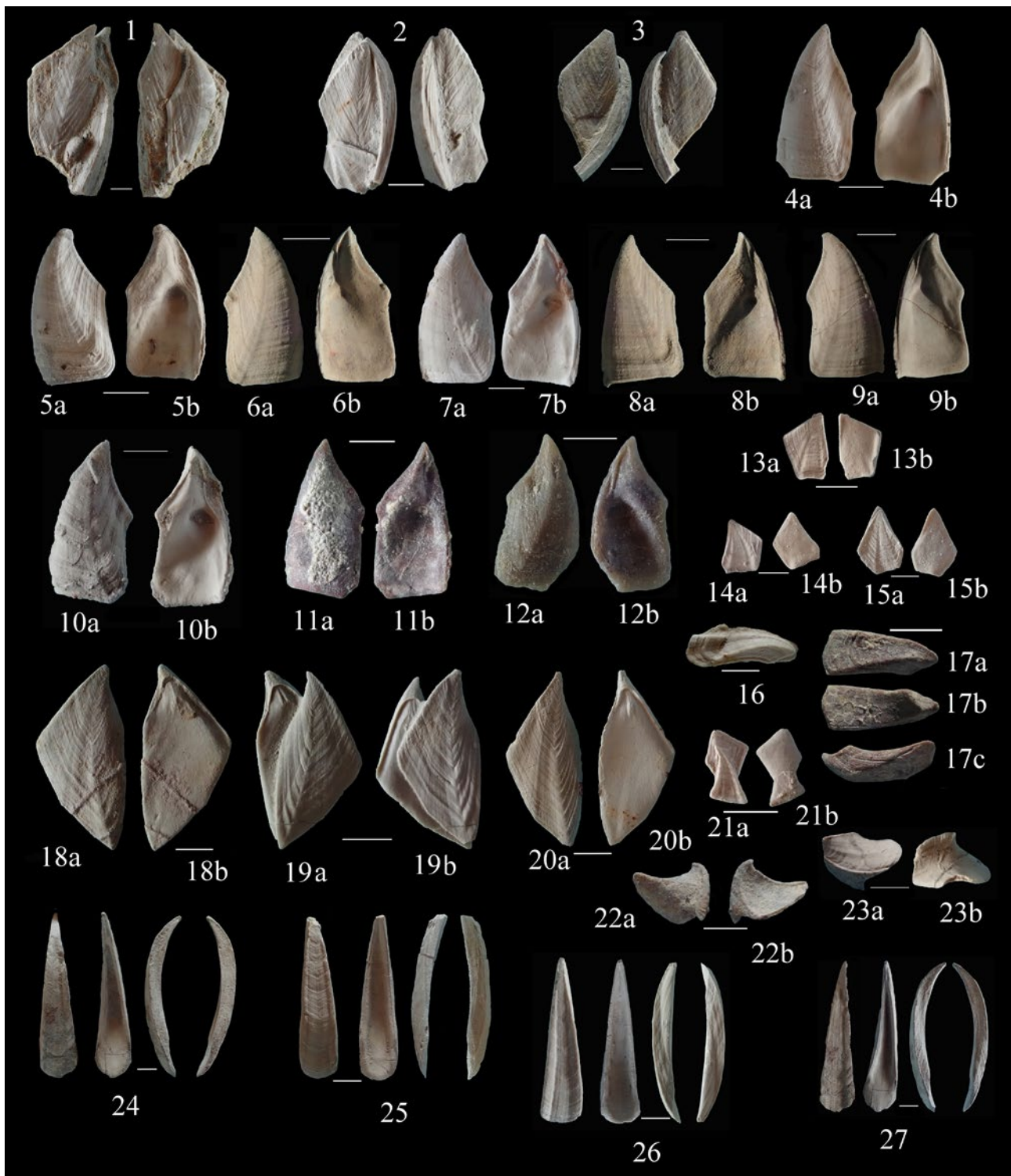


Fig 9 - *Arcoscalpellum quadratum* (Dixon 1850). 1. Capitulum partiel, Le Coucou. 2. Capitulum partiel, La Tuilerie. 3. Capitulum partiel, Montauriol 4-10. Scuta, Le Coucou, a : vues externes, b : vues internes. 11-12. Scuta, Réqui est, a : vues externes, b : vues internes. 13-15. Supra latus, Le Coucou, a : vues externes, b : vues internes. 16. Rostrolatus, Le Coucou. 17. Rostrolatus, Le Coucou, a : vue externe, b : vue interne, c : vue latérale. 18-20. Terga, Le Coucou, a : vues externes, b : vues internes. 21. Inframedian latus, Le Coucou, a : vue externe, b : vue interne. 22-23. Carinolatus, Le Coucou, a : vues externes, b : vues internes. 24-27. Carènes, Le Coucou. Barres d'échelle 2mm.

sableux très calibré composé de Nummulites, Alvéolines et petits mollusques centimétriques (*Bittium*, *Natica*, *Phasianella*, *Turritella* pour les gastéropodes et *Corbula*, *Meretrix* et *Pseudomiltha* pour les bivalves) sans aucune

usure de transport, faisant penser à une accumulation en mode calme. Comme souvent, ces mollusques sont à rapprocher d'un faciès d'herbier, en eau peu profonde, comme décrit dans Leroy (2018) (Fig. 8).

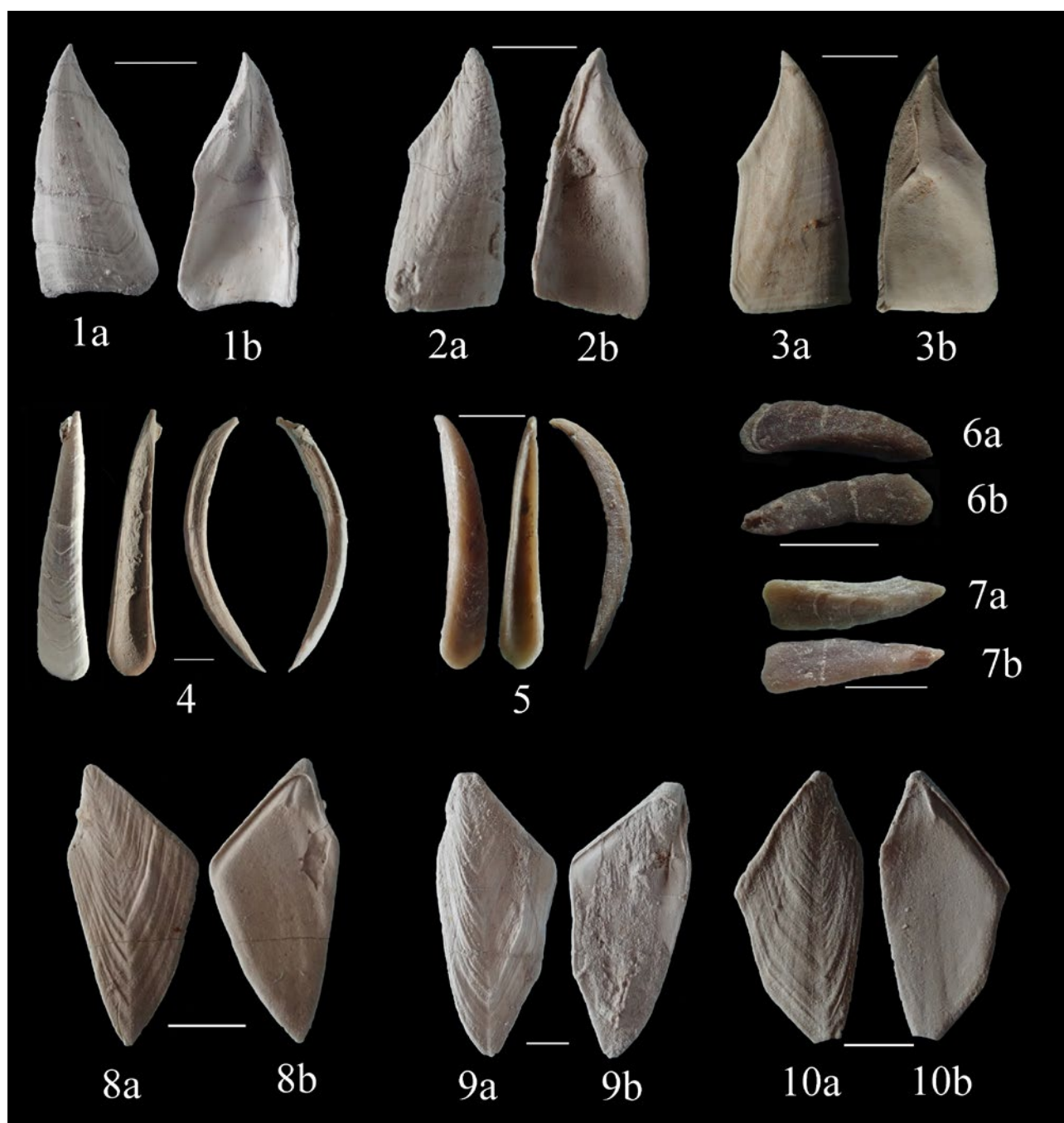


Fig 10 - *Arcoscalpellum quadratum* (Dixon 1850). 1-3. Scuta, Le Coucou, a : vues externes, b : vues internes. 4-5. Carènes, Réqui est. 6-7. Rostrolatus, Réqui est, a : vues externes, b : vues internes. 8-10. Terga, Le Coucou, a : vues externes, b : vues internes. Barres d'échelle 2mm.

***Arcoscalpellum quadratum* (Dixon, 1850)**
(Fig. 9, 10)

Diagnosis (in Withers, 1953) : An *Arcoscalpellum* with carina rather narrow tectum flat, the sides (parietes and intraparietes) forming a thin wall on each side of the valve, and standing either at right angles to the tectum, or slightly splayed outwards. Scutum not produced downwards towards the rostral angle. Tergum with the upper part bowed towards the carinal side. Upper latus fivesided, as wide as high, with the umbo a little removed from the apex. Carinal latus with the upper carinal end produced and curved towards the carina, and to the

angle thus formed, a curved ridge extends from the umbo.

Diagnose (dans Withers, 1953) : Un *Arcoscalpellum* à carène plutôt étroite, tectum plat, les parois latérales externes et internes formant une fine couche de chaque côté de la valve, et se tenant soit perpendiculairement à la partie supérieure, soit légèrement évasés vers l'extérieur. Scutum non développé vers le bas vers l'angle rostral. Tergum avec la partie supérieure courbée vers le côté carinal. Supra latus à cinq côtés, aussi large que haut, avec l'umbo un peu éloigné de l'apex. Carinolatus avec l'extrémité carinale supérieure développée et incurvée

vers la carène, et à l'angle ainsi formé, une crête incurvée s'étend de l'umbo.

Caractères spécifiques (Dixon, 1850) : Valve dorsale (Scutum) à côtés plats, à section quadrangulaire, écailles sur la carène étroites, en pointe.

Remarques : Concernant les scuta, il est difficile de les différencier morphologiquement et de faire des comparaisons, car il existe peu de figurations de cette espèce. Toutefois, nous avons mesuré 32 scuta que nous attribuons à *A. quadratum* et obtenu un rapport entre la hauteur et la largeur compris entre 2.2 et 2.4, pour 2.5 concernant 2 scuta du *London Clay*. Par contre, pour 3 plaques récoltées au gisement du Coucou ce rapport est de 2.8 (**Fig. 10.1-3**).

Malgré un grand nombre de carènes récoltées, qui n'ont pas les parois latérales très développées, nous ne pouvons définir de façon certaine plusieurs morphotypes si ce n'est concernant 2 carènes de Réqui (**Fig. 10.4-5**) qui sont plus allongées. C'est le cas également pour 3 rostratus (**Fig. 10.6-7**).

Sur les quatre figurations des tergums d'*Arcoscalpellum quadratum* consultables (Darwin, 1851b, Withers, 1953 et Gale, 2015b), un segment supérieur est concave et l'opposé est convexe, ce qui n'est pas le cas pour un faible nombre de tergum où les 2 segments sont assez rectilignes (**Fig. 10.8-10**). Ils sont proches de l'espèce *A. conradi* du Thanétien du New Jersey (États-Unis), figurée par Zullo (1990) et *A. sp.* du Bartonien de Navarre (Espagne), figuré par Astibia *et al.* (2016). Mais vu le faible nombre de pièces concernées et le peu d'éléments de comparaison, il n'y a pas lieu de différencier tous ces éléments spécifiquement.

Ordre : Calanticomorpha
Chan, Dreyer, Gale, Glenner,

Ewers-Saucedo, Perez-Losada, Kolbasov, Crandall
et Hoeg, 2021

Remarque : Suite aux analyses moléculaires, les Calanticidae ne sont plus classés dans l'ordre des Scalpellomorpha (Chan *et al.*, 2021)

Famille : Calanticidae Zevina, 1978
Genre : Euscalpellum Hoek, 1907

Espèce type : *Scalpellum rostratum* Darwin, 1851a

Diagnosis (in Cheetham, 1963) : *Scalpellidae having 12 (?) to 16 valves, usually 15, all with apical or subapical umbones except the carina, which may have apical or submedian umbo ; one pair of upper latera; two (?) or three pairs of lower latera; a well developed rostrum; usually a subcarina; and sometimes a subrostrum. Carina smooth or keeled, intraparietes well developed.*

Diagnose (dans Cheetham, 1963) : Calanticidae ayant de 12 à 16 plaques, généralement 15, toutes avec des

protubérances apicales ou subapicales sauf pour la carène, qui peut avoir une saillie centrale apicale ou sous-médiane ; une paire de supra latera ; deux ou trois paires d'infra latera ; un rostre bien développé ; généralement une sous-carène ; et parfois un sous-rostre. Carène lisse ou carénée, parois latérales intérieures bien développées.

Euscalpellum sp.

Fig. 11 et 12

Malgré le peu de publications spécifiques, leur ancienneté et la médiocre qualité des figurations, nous pouvons rapporter des tergums, des carènes, des rostrs et de nombreux scuta à ce genre.

Comparaisons : les scuta sont comparables à celles de l'espèce *E. vomer* (Bertrand, 1891) figurées par Withers (1953, plate XXI).

Quelques carènes où les parois latérales sont très développées, sont proches de celles de l'espèce actuelle *Scalpellum stearnsi*, de l'espèce *Scalpellum carentanensis*, du Plio-Pléistocène du Cotentin, figurée par Carriol (2013) et de *Scalpellum sp.* du Bartonien de Roumanie (Gale *et al.*, 2022).

Toutefois, l'espèce actuelle *Euscalpellum rostratum* possède une carène comparable (Chan *et al.*, 2021), de même que l'espèce *Euscalpellum vomer* du Lutétien du Bassin de Paris, citée et figurée par Withers (1951, 1953) et que Bertrand (1891) avait nommé *Scalpellum vomer*. Ces carènes des Corbières pourraient appartenir à une espèce différente d'*Euscalpellum* (com. pers. Gale, 2024) (**Fig. 12.2, 3, 5**).

Les sous-carènes de ce genre sont assez variables, les plaques figurées pourraient être des sous-carènes d'un *Euscalpellum*, ou d'autres plaques inférieures (**Fig. 12.12-18**) et certaines des rostrs (**Fig. 12. 10-11**).

6. Conclusion

Des cirripèdes pédonculés sont pour la première fois signalés dans l'Ilerdien moyen des Corbières (Yprésien inférieur). Deux genres et une espèce ont pu être identifiés, *Arcoscalpellum quadratum* (Dixon, 1850) et *Euscalpellum sp.*, mais des comparaisons plus poussées permettraient très certainement d'identifier d'autres taxa.

D'après les indices recueillis dans le gisement du Coucou, où les plaques et les carènes sont relativement abondantes et peu dispersées, on peut avancer l'hypothèse que les cirripèdes pédonculés vivaient fixés sur des bois flottants ou immergés, reposant par près de 100 m de profondeur, sur un fond vaseux excluant rochers et galets roulés. Ces restes de bois sont bien attestés puisque colonisés par des tarets du genre *Teredo* et s'y fixaient également de petites huîtres. La faune associée est rare et est composée de serpules, de brachiopodes (*Leymerieithyris*, *Terebratulina*),



Fig. 11. *Euscalpellum* sp. - 1-2. Scuta, Le Coucou, a : vues externes, b : vues internes. **3-6.** Scuta, Réqui est, a : vues externes, b : vues internes. **7-9.** Terga, Réqui est, a : vues externes, b : vues internes. **10-16.** Supra latus, Réqui est, a : vues externes, b : vues internes. Barre d'échelle 2mm.

de crinoïdes, d'échinides, d'astérides, de bryozoaires (dont *Lunulites*), auxquels s'ajoutent des restes de la faune nectique ichthyologique (dents de requins, de raies, otolithes).

Remerciements : Un grand merci à Jean-Claude Plaziat pour son implication dans la rédaction de ce document et pour les nombreux échanges sur le sujet et les corrections proposées tout au long de l'étude. À Andy S. Gale de l'école des sciences de la terre et de l'environnement de l'Université de Portsmouth (Royaume-Uni) pour son aide qui a été particulièrement précieuse pour la détermination des taxa. À Arnaud Leroy pour le prêt de son matériel du Cuisien des Sables d'Aizy, son analyse paléoenvironnementale et l'autorisation de le

publier, à Daniel Vizcaïno pour le prêt de son matériel des Corbières et la relecture attentive du manuscrit et à Philippe Fauré pour les corrections et les suggestions de modifications de plan et de rédaction.

Références

Astibia H., Payros A., Ortiz S., Elorza J., Alvarez-Pérez G., Badiola A., Bardet N., Berreteaga A., Bitner M.A., Calzada S., Corral J.C., Diaz-Martinez I., Merle D., Pacaud J.-M., Pereda-Suberbiola X., Pisera A., Rodriguez-Tovas F.J. & Tosquella J. (2016) - Fossil associations from the middle and upper Eocene strata of the Pamplona Basin and surrounding areas (Navarre, western Pyrenees). *Journal of Iberian Geology*, 42 (1) : 7-28.

- Bertrand L. (1891) - Note sur trois espèces du genre *Scalpellum* du calcaire grossier des environs de Paris. *Bulletin de la Société Géologique de France*, Tome XIX, n°10 : 693-698, pl. XIII.
- Breton G. & Vizcaïno D. (1997) - Astérides de l'Ilerdien Moyen des Corbières : Systématique, relations paléobiogéographiques et évolutives. *Bulletin de la Société d'études Scientifiques de l'Aude*, XCVII : 11-28.
- Buckeridge J.S. & Newman W.A. (2006) - A revision of the Iblidae and the pedunculate barnacles (Crustacea: Cirripedia: Thoracica), including new ordinal, familial and generic taxa, and 2 new species from New Zealand and Tasmanian waters. *Zootaxa* 1136 : 1-38.
- Buckeridge J.S. & Mills S. (2022) - Beloved Barnacles, a guide to the barnacles of New Zealand. *NIXA*, version 1.0. 32 p.
- Burmeister, H. (1834) - Beiträge zur Naturgeschichte der Rankenfüsser (Cirripedia). [Contributions to the Natural History of Barnacles (Cirripedia)]. *G.Reimer*, Berlin. 60 p.
- Carriol R.P. (2013) - Two new species of scalpelliform barnacle (Cirripedia, Thoracica) from the Plio-Pleistocene of Cotentin, northwest France. *Zootaxa*, 3641 (1): 21-30.
- Carriol R.P. & Schneider S. (2016) - New species of cirripedes (Calanticidae, Scalpellidae and Archaeobalanidae) from the mid Burdigalian (Miocene) of the North Alpine Foreland Basin. *Annales de Paléontologie*, 102: 41-50.
- Chan B.K.K. & Høeg J.T. (2015) - Diversity of lifestyles, sexual systems and larval development pattern in sessile crustaceans. *Oxford University Press*: 14-34.
- Chan B.K.K., Dreyer N., Gale A.S., Glenner H., Ewers-Saucedo C., Perez-Losada M, Kolbasov G.A., Crandall K.A. & Høeg J.T. (2021) - The evolutionary diversity of barnacles, with an updated classification of fossil and living forms. *Zoological Journal of the Linnean Society*, XX: 1-58.
- Cheetham A.H. (1963) - Gooseneck Barnacles in the gulf coast tertiary. *Journal of Paleontology*, 37, 2: 393-400.
- Collins J.S.H., Moody R.T.J. & Sandman R.I. (1999) - A new crab and cirripede (Crustacea, Decapoda: Cirripedia) from the Upper Ypresian of central Tunisia. *Bulletin Mizunami Fossil Museum*, 26: 121-127.
- Darwin C. (1851a) - A monograph on the sub-class Cirripedia, with figures of all the species. The Lepadidae, or pedunculated cirripedes. *The Royal Society*, London. 400 p.
- Darwin C. (1851b) - A monograph on the Fossil Lepadidae, or pedunculated cirripedes of Great Britain. *Palaeontographical Society*, London. 88 p.
- Darwin C (1854) - A Monograph on the Sub-Class Cirripedia. The Balanidae and Verrucidae. Ray Society, London. 684 p.
- Dixon F. (1850) - The geology and fossils of the Tertiary and Cretaceous formations of Sussex, London. *Longman, Brown, Green and Longmans*. 422 p., pl. I-XXXIX.
- Dockery D.T. (1980) - The invertebrate Macropaleontology of the Clarke County, Mississippi, Area. *Mississippi department of natural resources, bureau of geology*, Bulletin 122, Jackson, Mississippi. 387 p., 82 pl.
- Ellenberger F., Freytet P., Plaziat J.-C., Bessière G., Viallard P., Berger G.-M. & Marchal J.-P. (1987) - Notice explicative de la feuille 1060 Capendu 1/500000. *Editions du BRGM*. 88 p.
- Gale A.S. (2015a) - Origin and phylogeny of the thoracican cirripede family Stramentidae. *Journal of Systematic Palaeontology*, 14: 653-702.
- Gale A.S. (2015b) - Phylogeny of deep-sea cirripede family Scalpellidae (Crustacea, Thoracica) based on shell capitular plate morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 176: 266-304.
- Gale AS & Sørensen AM. (2015) - Cirripedia from the Campanian rocky shore at Ivö Klack, Sweden. *Cretaceous Research* 54 :212-242.
- Gale A.S., Tracey S. & Trif N. (2022) - Cirripedes (Crustacea, Thoracica) from the Eocene (Lutetian-Bartonian) of the United Kingdom, France and Romania. *Cainozoic Research*, 22(1): 81-99.
- Hoek P.P.C. (1883) -Report on the Cirripedia. Report on scientific results from the exploratory voyages of the Challenger. *Zoology*, 8 (25): 1-169.
- Hoek P.P.C. (1907) - The Cirripedia of the Siboga Expedition, A. Cirripedia Pedunculata. *Siboga-Expeditie*, 18 (31A): 1-127.vv.
- Hottinger L. & Schaub H. (1960) - Zur Stufeneinteilung des Palaeocaens und des Eocaens. Einführung der Stufen -Ilerdien und Biarritz. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 53, 1: 453-479.
- Jones D. & Hosie A.M. (2009) - A new species of *Calantica* from Western Australian waters (Thoracica: Scalpellomorpha : Calanticidae). *Records of the Western Australian Museum*, 25 : 239-246.
- Leroy A. (2018) - *Clavogyra ledeei* gen. et sp. nov. (Mollusca, Neogastropoda, Turbinellidae) de l'Yprésien du Bassin de Paris. *Carnets de Voyage Paléontologiques dans la Bassin Anglo Parisien*, 4 : 135-147.
- Martinez A. (1999) - Coléoïdes de l'Éocène des Corbières. *Association Culturelle, Archéologique et Culturelle du musée de Cruzy*. 21p.
- Martinez A. (2002) - Echinodermes de l'Éocène des Corbières. *Association Culturelle, Archéologique et Culturelle du musée de Cruzy*. 16 p.

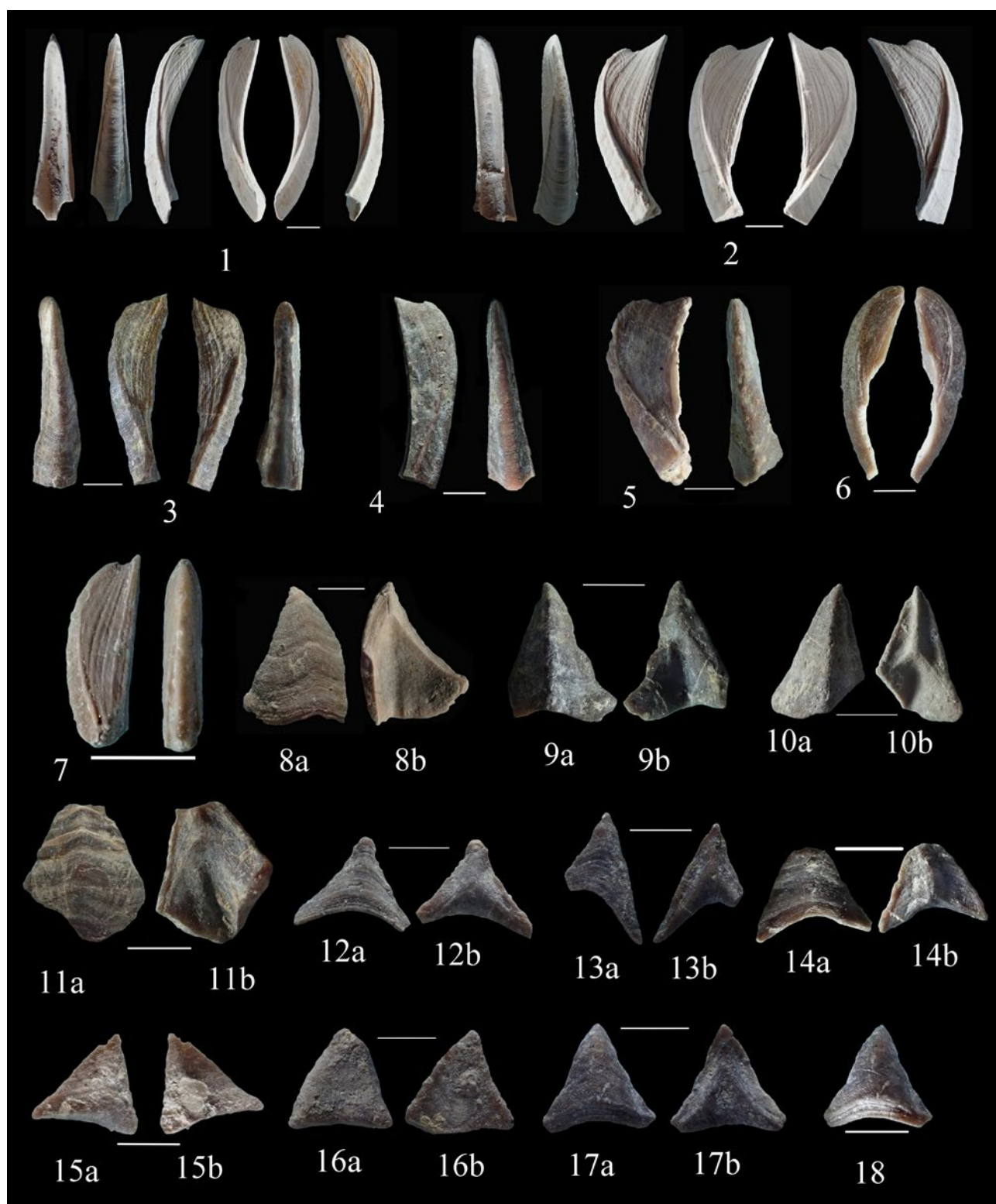


Fig. 12. *Euscalpellum* sp. - 1-2. Carènes, Le Coucou. 3-6. Carènes, Réqui est. 7. Carène, Montauriol. 8-9. Rostres, Réqui est, a : vues externes, b : vues internes. 10-11. Possible rostrs, Réqui est, a : vues externes, b : vues internes. 12-18. Possibles sous-carènes ou autres plaques inférieures, Réqui est, a : vues externes, b : vues internes Barre d'échelle 2 mm.

Martinez A. (2022) - Pistes d'oiseaux et autres traces fossiles de l'Éocène des Corbières. Ichnologie d'un rivage dans les grès du sommet de l'Ilerdien (Yprésien), communes de Moux et Fontcouverte (Aude). *Bulletin de la Société d'études scientifiques de l'Aude*, CXXII : 5-30.

Martinez A. (2024 à paraître) - Les séismites de l'Éocène des Corbières septentrionales et du sud du Minervois (Aude, France). Des déformations synsédimentaires induites par des séismes majeurs associés à la tectonique pyrénéenne, il y a environ 55 millions d'années.

- Bulletin de la Société d'études scientifiques de l'Aude*, CXXIV.
- Mc Inerney F.A. & Wing S.L. (2011) - The Paleocene-Eocene Thermal Maximum: a perturbation of carbon cycle, climate and biosphere with implications for the future. *Annual Review of Earth and Planetary Science*, 39: 489-516.
- Pilsbry H.A. (1907) - The Barnacles (Cirripedia) contained in the collections of The United States National Museum. *Smithsonian institution, bulletin* 60. 122 p., pl. I-XI.
- Pirkenseer C.M., Steurbaut E., Abels H.A., King C. & Speijer R.P. (2013) - An expanded lower Eocene shelf sequence from the eastern Aquitaine Basin, SW France: biostratigraphy, biofacies, and stable carbon and oxygen isotopes. *Newsletters on Stratigraphy*, 46 (3): 339-361.
- Plaziat J.-C. (1981) - Late Cretaceous to Late Eocene palaeogeographic evolution of southwest Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 36 (3-4) : 263-320.
- Plaziat J.-C. (1984) - Le domaine pyrénéen de la fin du Crétacé à la fin de l'Éocène. Stratigraphie, paléoenvironnements et évolution paléogéographique. Thèse inédite, Université Paris-Sud. 1362 p.
- Plaziat J.-C. & Perrin C. (1992) - Multikilometer-sized builds by foraminifera (*Solenomeris*) from the early Eocene of the Pyrenean domain (S. France, N. Spain). Palaeoecologic relations with coral reefs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 96 (3-4): 195-231.
- Pujalte V., Baceta J.I., Schmitz B., Orue-Etxebarria X., Payros A., Bernaola G., Apellaniz E., Caballero F., Robador A., Serra-Kiel J. & Tosquella J. (2009a) - Redefinition of the Ilerdian stage (early Eocene). *Geologica Acta*, 7 (1-2): 177-194.
- Pujalte V., Schmitz B., Baceta J.I., Orue-Etxebarria X., Bernaola G., Dinarès-Turell J., Payros A., Apellaniz E. & Caballero F. (2009b) - Correlation of the Thanetian-Ilerdian turnover of larger foraminifera and Paleocene-Eocene thermal maximum: confirming evidence from the Campo area (Pyrenees, Spain). *Geologica Acta*, 7 (1-2): 161-175.
- Roux M., Martinez A. & Vizcaíno D. (2021) - A diverse crinoid fauna (Echinodermata, Crinoidea) from the Lower Eocene of the Gulf of Languedoc (Corbières, Aude, southern France). *Zootaxa*, 4963 (2) : 201-242.
- Roux M. & Plaziat J.-C. (1978) - Inventaire des Crinoïdes et interprétation paléobathymétrique de gisements du Paléogène pyrénéen franco-espagnol. *Bulletin de la Société Géologique de France*, (7), XX, 3 : 299-308.
- Seguenza, G. (1873-1876) - Ricerche paleontologiche intorno ai Cirripedi terziarii della provincia di Messina. Con appendice intorno ai Cirripedi viventi nel Mediterraneo, e sui fossili terziarii dell'Italia meridionale. Parte 1. Balanidi e Verrucidi; Parte 2. Terza famiglia, Lepadidi. *Atti dell'Accademia pontaniana*, 10: 265-481.
- Shalaeva K. & Boxshall G. (2014) - An illustrated catalogue of the scalpellid barnacles (Crustacea: Cirripedia: Scalpellidae) collected during the HMS "Challenger" expedition and deposited in the Natural

- History Museum, London, *Zootaxa*, *Magnolia Press*, Auckland, New Zealand 3804 (1): 1-63.
- Weisbord N.E. (1980) - Fossil Lepadomorph, Brachylepadomorph and Verrucomorph Barnacles (Cirripedia) of the Americas. *Bulletins of American Paleontology, Paleontological Research Institution, Ithaca*, New York, volume 78: 113-212.
- Withers T.H. (1951) - Cretaceous and Eocene peduncles of the Cirripede *Euscalpellum*. *Bulletin of the British Museum, Geology*, London, 1, 5: 147-170.
- Withers T.H. (1953) - British Museum (Natural History). Catalogue of the fossil Cirripedia in the Department of Geology Vol. III, Tertiary. *Dorking: Bartholomew Press*. 396 p., pl. 1-64.
- Yans J., Marandat B., Masure E., Serra-Kiel J., Schnyder J., Storme J.Y., Marivaux L., Adnet S., Vianey-Liaud M. & Tabuce R. (2014) - Refined bio- (benthic foraminifera, dinoflagellate cysts) and chemostratigraphy ($\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$) of the earliest Eocene at Albas-Le Clot (Corbières, France): implications for mammalian biochronology in southern Europe. *Newsletters on Stratigraphy*, 47 (3): 331-353.
- Zevina G.B. (1978) - A new classification of the Scalpellidae Pilsbry (Cirripedia, Thoracica), 2. Subfamilies Arcoscalpellinae and Meroscalpellinae. *Zoologicheskii Zhurnal*, 57: 1343-1352 (en Russe).
- Zullo V.A. & Baum G.R. (1979) - Paleogene Barnacles from the Coastal Plain of North Carolina (Cirripedia, Thoracica). *Southeastern Geology, Duke University, Durham, North Carolina*, 20, 4: 229-246, pl.1-4.
- Zullo V.A.) (1982) - *Arcoscalpellum* Hoek and *Solidobalanus* Hoek (Cirripedia, Thoracica) from the Paleogene of Pacific County, Washington, with a description of a new species of *Arcoscalpellum*. *Contribution in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 336: 1-9.
- Zullo V.A. (1984) - Cirriped assemblage zones of the Eocene Clairbornian and Jacksonian stages, Southeastern Atlantic and coastal plains. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 47: 167-193.
- Zullo V.A. (1990) - Supplementary description and phylogenetic significance of *Arcoscalpellum conradi* (Gabb) (Cirripedia : Scalpellidae) from the Paleocene Vincentown Formation of New Jersey. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 103 : 663-673.



Soumis le 3 février 2025
Accepté le 21 février 2024
Publié en ligne (pdf) le 5 mars 2024

Les raisons écologiques et historiques de l'extraordinaire richesse entomologique de la Grésigne

Michel Bartoli¹

Résumé

La grande richesse entomologique de la forêt domaniale de la Grésigne (Tarn) s'explique par son écologie xérique. L'originalité et la continuité de sa faune de saproxylophages sont les conséquences de pratiques sylvicoles ayant duré des siècles. Elles sont, pour ce cas, particulièrement bien documentées dans les archives des Eaux et Forêts.

Mots-clés : Grésigne, saproxylophages, bois mort, histoire.

Abstract

The great entomological wealth of the Grésigne state forest (Tarn) can be explained by its xeric ecology. The originality and continuity of its saproxylophagous fauna are the result of centuries of silvicultural practices. In this case, they are particularly well documented in the Eaux et Forêts archives.

Key words : Grésigne, history, forest, coppice.

1. Introduction

Pourtant relativement petite (3500 ha), la forêt domaniale de la Grésigne (Tarn) recèle actuellement plus de 2480 espèces connues de coléoptères (Rabil, 1992, Ducasse & Brustel, 2008). La plus grande partie d'entre elles est inféodée aux bois morts de diverses tailles et positions dans l'écosystème ou aux dendromicrohabitats créés par divers types de blessures.

Pour que se soient installées puis aient subsisté des populations aussi variées d'insectes saproxyliques, il faut que les conditions de croissance de la chênaie qui constitue l'essentiel de la forêt soient assez contraignantes pour qu'elle produise naturellement beaucoup de bois mort, et que l'exploitation de ce produit très recherché par l'homme au long des siècles ne soit pas une surexploitation. Voire que ses pratiques de récolte en favorisent la création.

Ce sont ces raisons écologiques et historiques qui nous ont intéressé et ont été en partie mise en évidence lors de recherches sur l'histoire du bois mort dans les forêts françaises (Bartoli & Geny, 2005) et sur la Grésigne à la Renaissance (Bartoli, 2019).

2. De la géologie aux stations forestières

En 1668 déjà, le commissaire pour les Eaux et Forêts, Louis de Froidour décrivait fort bien les sols de la Grésigne dont « *le fonds en est fort ingrat, plein de pierres, de grès et de roches de couleur rougeâtre ; le terrain est une espèce de sable luisant de couleur de rouille ou de briques et de tuiles recuites et battues en forme de ciment* ».

Chimiquement pauvres, souvent peu épais au-dessus de leur compact matériau parental, ces sables ont une faible réserve en eau. Siliceux, ils ont fourni la matière première de l'industrie de la verrerie qui a rendu la forêt célèbre sur ce plan.

En 1924, Deffontaines fournissait une juste définition de la forêt : « *un massif de pierre solide et une vaste réserve de bois* »¹.

¹. Arch. dép. Haute-Garonne, 8 B 43 pour les citations de ce paragraphe.



Fig. 1 - Les houppiers de très nombreux chênes de Grésigne montrent de sérieux signes de dépérissement et sont une importante source de bois mort, favorable à une forte diversité d'insectes saproxylophages (Photo : M. Bartoli)

3. Une fabrique de bois mort

Les stations sèches et assez sèches représentent 78 % de la surface totale de la forêt (**Tab. 1**) :

Désignation	% S
Pauvre à très pauvre, sèche	-
Assez pauvre à assez riche, sèche	7
Calcaïque à calcaire, sèche à très sèche	1
Pauvre à très pauvre, assez sèche	12
Assez pauvre à assez riche, assez sèche	54
Calcaïque à calcaire, assez sèche	1
Pauvre à très pauvre, assez sèche	3
Assez pauvre à assez riche, assez fraîche	9
Assez pauvre à assez riche, assez fraîche à fraîche, de sol argileux	10
Assez pauvre à assez riche, fraîche, de fond de vallon	3
Assez pauvre à assez riche, assez humide, de dépression de vallon	-

Tab. 1 - Les types de stations forestières de la Grésigne (ONF, 2004).

C'est la raison pour laquelle « *la forêt de Grésigne a toujours eu une proportion relativement importante d'arbres dépérissants* » (Ducasse & Brustel, 2008). Les arbres fournissent alors le produit tant recherché par les usagers du Moyen Âge au XIX^e siècle : le bois mort, « *indispensable source d'énergie facile à récolter quand il est « gisant » à terre et à fort rendement énergétique*

puisque'une grande partie de l'eau que contient un bois vif s'en est évaporée » (Bartoli & Geny, 2006).

La fabrication de bois mort en Grésigne a deux origines : celle, naturelle, liée aux rudes conditions édaphiques de la forêt à laquelle s'ajoute un climat assez contraignant, et celle liée aux conditions des coupes anarchiques pour, pourquoi pas ? disposer d'encore plus de cette ressource en faisant mourir des tiges. Ces deux origines de bois mort ont été très bien perçues en octobre 1665, par « François Dargassies et Antoine Canitros » qui ont été frappés par l'importance des dépérissements des chênes (**Fig. 2**) :

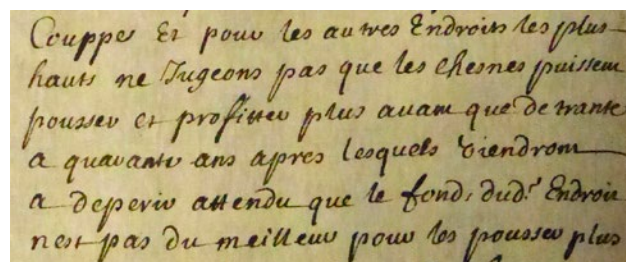


Fig. 2 - « [coupes] et pour les autres endroits les plus hauts, ne jugeons pas que les chênes puissent pousser et profiter plus avant que de trente à quarante ans, après lesquels viendront à dépérir, attendu que le fond dudit endroit n'est pas du meilleur pour les pousser plus ».

Les dépérissements n'ont pas attendu l'ère industrielle pour se manifester. Les experts de 1665 sont surpris par les chênes « *coupés à trois, quatre et cinq pans sur terre, y ayant trouvés encore diverses pièces et branches sur les lieux* ». Un an plus tard, Froidour (1668) était sidéré par ce qui était laissé sur le parterre des coupes : ce bois « *s'il était amassé et ménagé, il y*

aurait de quoi chauffer pendant deux années la ville de Toulouse » (Froidour, *op. cit.*).

Ce qui signifie que les niveaux des deux origines de bois mort étaient telles que son utilisation par les habitants des communautés ne suffisait pas à l'enlever de la Grésigne ! Il est facile de comprendre que les saproxylophages disposaient alors d'une ressource considérable et de types différents adaptés à chacun.

4. Une forte demande humaine en bois mort

Et pourtant, le nombre d'usagers ramasseurs de bois mort était très élevé. L'inventaire précis et sûr en a été réalisé en 1542 lors de la réformation de la forêt de la Grésigne menée par Jean Bardon sur ordre de François 1^{er} (Bartoli, 2019) (**Tab. 2**) :

communauté	feux
Puycelsi*	500
Castelnau-de-Montmiral**	450
Vieux*	60
Le Verdier*	288
Penne**	300
total	1598

Tab. 2 - Nombre de feux en 1542 dans les communautés usagères. *chiffre fourni à Bardon / **chiffre estimé (Source : Arch. dép. Haute-Garonne, Table de marbre, reg. 118).

Si l'on avance l'hypothèse – raisonnable – que dans chaque « feu » (une famille) chaque jour, une personne allait chercher du bois mort en Grésigne, la forêt a grouillé durant des siècles de saproxylo-usagers. Nous pensons même que c'est l'existence des droits d'usage accordés par les propriétaires de la forêt (les seigneurs de Penne avant l'achat de la forêt par le roi en 1281 et 1282) et la production de bois mort qui explique la relative importance de la population grésignole quand le bois était une ressource absolument indispensable.

5. Des sylvicultures traumatisantes

Blessés lors de chaque coupe – environ tous les 25 ans – les taillis ont fourni durant des siècles des portes d'entrée aux champignons pourridiés, aux insectes

déposant leurs pontes sur ces traumatismes. Le traitement en taillis a perduré bien au-delà du milieu du XIX^e siècle et ses cicatrices y sont toujours présentes. Aujourd'hui, les blessures faites aux arbres sont liées aux moyens mécanisés de récolte des arbres... L'entomofaune en profite aussi.

6. Conclusion

Essentiellement liée au bois mort, la richesse de l'entomofaune de la Grésigne s'explique beaucoup par la xéricité des sols. Plus encore par l'histoire de la gestion des peuplements qui a accru cette ressource, sans aucune période d'assec et l'ayant même fortement augmentée durant des siècles.

Références

- Bartoli M. & Geny B. (2005) - Il était une fois... le bois mort dans les forêts françaises. *Revue forestière française*, 5 : 443-455.
- Bartoli M. (2019). 1542. *Un commissaire de François 1^{er} en forêt de Grésigne*. Société des Sciences, Arts & Belles-Lettres du Tarn. 94 p.
- Brustel H. (2004) - *Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises. Perspectives pour la conservation du patrimoine naturel*. Les Dossiers forestiers, ONF, n° 13. 297 p.
- Deffontaines P. (1924) - « La Grésigne » *Annales de Géographie*, 33, 185 : 430-442.
- Ducasse J.-J. & Brustel H. (2008) - « Ah, cette Grésigne ! » : de Rabil à Natura 2000. *Revue forestière française*, LX, 3 : 345-362.
- Froidour Louis de (1668) - *Instruction pour les ventes des bois du Roy*. Toulouse, Bosc. Partie 1 : p. VIII-165, partie 2 : 1-295.
- Office national des Forêts (2004) - Aménagement de la forêt domaniale de Grésigne (2004-2021). ONF, 114 p.
- Rabil, J. (1992) - Ah ! cette Grésigne ! Catalogue des coléoptères de la forêt de la Grésigne (Tarn). *Nouvelles Archives du Museum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 29-30. 174 p.
https://www.persee.fr/doc/mhnl_y_0373-6636_1991_num_29_1_1100

Eunotia renata Lange-Bertalot 2011 (Bacillariophycée)

Un taxon nouveau pour la flore diatomique française

Caractéristique de l'écologie et survivance des diatomées aérophiles

Exemple du bassin de l'Agout

Jean BERTRAND¹ et Clothier COSTE²

Résumé

Eunotia renata (Lange-Bertalot) est une diatomée rarissime en Europe, connue seulement des régions arctiques, à l'exception d'une récolte non publiée en Allemagne du sud-est. Nous décrivons sa première découverte en France, près de Castres (Tarn) en bordure de la rivière Agout dans des petits amas de mousses plus ou moins desséchées d'*Isothecium myosuroides* (Bryophytes). Ce fait déjà surprenant le fut encore plus par la présence de diatomées vivantes en quantité variables en fonction des lieux de récoltes. Cette espèce, accompagnée de plusieurs taxons connus comme aérophiles, est probablement aérophile elle-même par sa présence dans la mousse. Conjointement, une méthode nouvelle de fixation et de coloration persistante est testée afin de constituer une collection durable et d'étudier la survivance des cellules dans les récoltes parmi les cohortes accompagnatrices de cette diatomée. Une étude écologique locale est engagée permettant de mieux situer cette nouvelle diatomée.

Mots clés : Bacillariophyceae, *Eunotia renata*, diatomée aérophile, survivance, coloration.

Abstract

Eunotia renata (Lange-Bertalot) is an extremely rare diatom in Europe, known only from Arctic regions, with the exception of an unpublished collection from southeast Germany. We describe its first discovery in France, near Castres (Tarn) on the banks of the Agout river, in small clusters of more or less dried-out mosses of *Isothecium myosuroides* (Bryophytes). This already surprising fact was made even more so by the presence of living diatoms in varying quantities, depending on where they were collected. This species, along with a number of taxa known to be aerophilic, is probably aerophilic itself by virtue of its presence in moss. At the same time, a new method of fixation and persistent staining is being tested in order to build up a lasting collection and to study the survival of cells in harvests among the accompanying cohorts of this diatom. A local ecological study is underway to better situate this new diatom.

Mots clés : Bacillariophyceae, *Eunotia renata*, aerophilic diatom, survivance, coloration.

1. Introduction

Eunotia renata appartient au cortège des espèces de diatomées récemment apparues dans les eaux françaises. Elle fut découverte et dénommée par Lange-Bertalot et décrite dans le volume 6 des « Diatoms of Europe » en 2011. Extrêmement rare, elle n'était jusqu'alors connue que des régions arctiques et d'Allemagne, mais seulement à l'état de frustules mortes. Notre surprise fut

de la découvrir vivante, sur des bryophytes le long de la rivière Agout près de Castres (France).

Considérée comme une relique nous n'avions aucune idée de l'écologie de cette diatomée, puisque la préparation classique pour l'observation des frustules consistait à dissoudre toute la matière vivante afin de permettre la définition maximale nécessaire pour la taxonomie. Seules les cohortes accompagnatrices donnaient un aperçu général de l'écologie de cette

1. 42 rue de Malvoisine, 45800, St Jean-de-Braye. j.r.bertrand@orange.fr

2. 26 rue de Venise, 81100, Castres. cloter@wanadoo.fr



diatomée, comme le suggère Lange-Bertalot, qui la classait comme aérophile probable.

Profitant de cette heureuse découverte nous avons eu l'opportunité d'étudier l'écologie régionale de cette nouvelle diatomée et de comprendre l'évolution de la vie de ces cellules dans ce contexte. Il nous fallait alors réinventer les moyens de suivre cette évolution par des nouvelles méthodes de fixation, de coloration et de préparation en vue d'une conservation définitives destinées aux collections de référence, permettant l'observation à des grossissements optiques maximum.

2. Matériel et Méthodes

2.1. Une méthode nouvelle de coloration

Une méthode de coloration persistante pour des préparations définitives de diatomées montées au Naphrax, devait être trouvée, afin de distinguer, à de forts grossissements, les diatomées vivantes des diatomées mortes (ces dernières n'ayant plus de chloroplastes).

Historique

Pour rappel, la méthode de référence pour les comparaisons des espèces est celle reconnue depuis les publications originelles de Müller (1893) et de Lauterborn (1896), entre autres auteurs, qui décrivaient entièrement les cellules vivantes. En 1902, Mereschowsky, après une étude approfondie des organites, en particulier des chloroplastes et des pyrénoides, de 500 espèces

environ de diatomées vivantes, conclu à l'impossibilité de réaliser une classification réaliste des diatomées et se concentra sur l'examen des frustules pour en établir une taxonomie objective. La plupart des diatomistes se rangèrent à son avis. Mais il fallut bien constater que l'observation optimale permettant la définition précise nécessaire à la taxonomie des diatomées, entraîne la destruction complète de la matière vivante à l'intérieur des frustules. Toutefois Cox (1981) tentait à nouveau, sur le genre *Navicula*, de déterminer les espèces à l'aide de diatomées vivantes. Mais sa classification ne s'avéra valable que dans 67 % des cas pour les genres et seulement 15 % pour les espèces (Bertrand 1995). Les inclusions internes ne sont jamais prises en compte dans la méthode actuelle, car ces informations sont du domaine histochimique.

Une nouvelle coloration

La mise au point d'une nouvelle coloration a été établie en comparant systématiquement un certain nombre d'essais avec la méthode classique (Bertrand *et al.* 2016).

Un premier essai a été effectué sur des diatomées vivantes sur les filaments d'algue *Cladophora* dans le déversoir « La Patache » Combleux (45800) pour confirmer la possibilité de coloration diversifiée, puis dans 6 autres essais avec divers produits chimiques, toujours en comparaison avec la méthode classique.

La méthode définitive suivante adoptée est celle-ci :

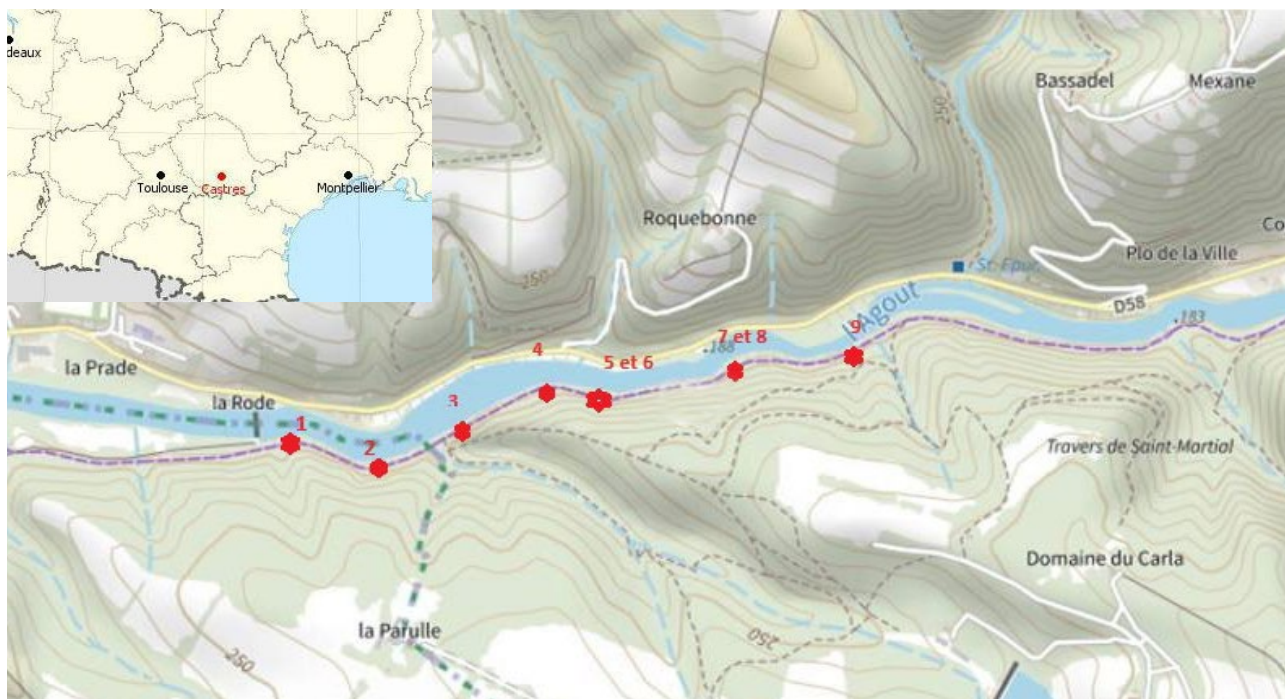


Fig. 1 - Localisation de Castres (Tarn) et de la vallée de l'Agout en Occitanie et carte IGN de la section à l'est de Castres, montrant les 9 points de récoltes distribués sur 3 km environ sur le chemin dit « des Fontaines » le long de la rive de l'Agout, affluent du Tarn. Les barres obliques sur le cours d'eau sont des barrages de retenue d'eau avec déversoirs qui pulvérisent l'eau dans l'atmosphère.

Extraction des diatomées des mousses ; sonication dans l'eau de la récolte pendant 20 à 30 minutes ; agitation brutale pendant 5 minutes dans le même récipient; filtrage pour éliminer les plus grosses matières végétales ou organique ; sédimentation des dépôts ou centrifugation ; fixation au liquide de Semichon (Séguy 1951) - Alcool à 70°-90 %, Formol 7%, Acide acétique 3% -pendant 2 heures ; 3 lavages ; coloration à l'éosine à 2 % pendant 1 heure ; 3 lavages. Après concentration, dépôt de 4 gouttes sur lamelle puis dessiccation complète lente à faible température. Montage au Naphrax.

Seuls sont colorés en rose foncé les chloroplastes des diatomées et organites identiques d'autres organismes présents dans la préparation tels que : Rotifères, Amibiens, Rhizopodes, Desmidiées, pollens, spores de champignons, etc... d'où la difficulté des observations avec un objectif X100 à immersion, mais indispensable pour la détermination des diatomées. L'examen direct du culot et son montage en préparation permet de détecter les diatomées adhérentes aux feuilles de mousses.

Il est également possible de filtrer le culot brut pour obtenir une préparation plus claire. Cependant ce filtrage risque d'éliminer un certain nombre de diatomées de grandes dimensions ou celles adhérentes par leur mucus sur les feuilles de mousses.

2.2. Récoltes

Le choix des diatomées aérophiles (Van Dam *et al.*

1994) est justifié par le fait qu'elles peuvent vivre un certain temps hors de l'eau sans affectation des processus vitaux.

La nouvelle méthode a été appliquée sur la totalité des préparations de 2024 en comptant systématiquement environ 1000 frustules pour obtenir si possible la totalité des espèces de diatomées présentes et éviter dans la mesure du possible, les biais induits par le comptage restreint de 400 frustules habituellement utilisé pour la qualification de l'eau des rivières (Prygiel & Coste, 2000). Les lames de références sont inscrites dans la collection J. Bertrand sous les n° 230 221.01 à 230 221.17 et 240 604.01 à 240 604.09.

Les 9 récoltes de l'année 2024 ont été faites en suivant le cours de la rivière l'Agout de l'aval vers l'amont. (**Fig. 1**) sur 1500 m environ dans des intervalles approximativement égaux en fonction de la présence des thalles de lichens *Cladonia* exclusivement, servant de repaire vivant sur le socle de mousse.

Avant de procéder aux calculs de corrélation (Pearson) nous avons normalisé les peuplements diatomiques qui suivent tous une loi hyperbolique (confirmée par le grand écart entre la moyenne et la médiane) par $NL = (n+1) \times \text{Log}2$, où « n » correspond au nombre d'individus par espèce, $NL = \log$ de n. Les indices de Shannon (Shannon & Weaver, 1949) ont été calculés également avec Log2, les effectifs par espèce ont aussi été log-transformés. Les analyses statistiques AFC (analyse factorielle des

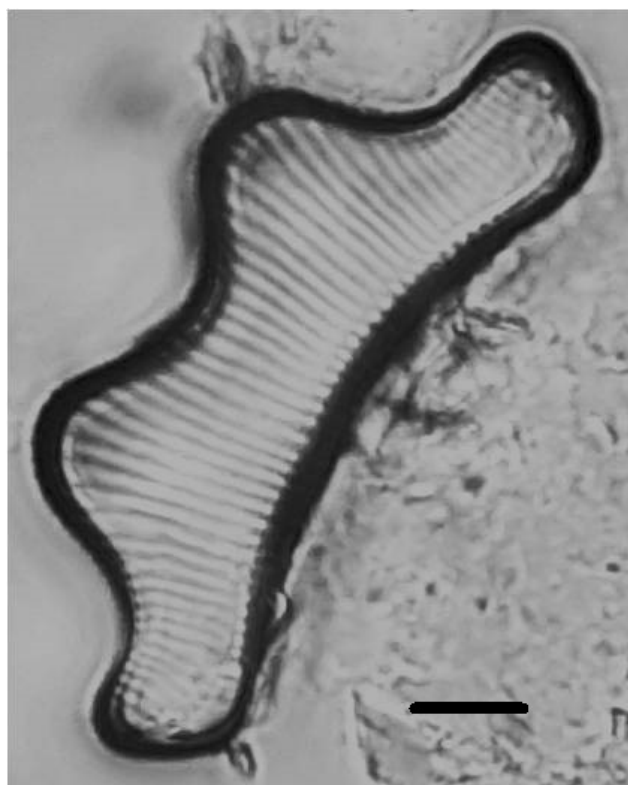


Fig. 2 - Frustules d'*Eunotia renata*, préparation classique destinée à la taxonomie (échelle 5µm).



Fig. 3 - Vue connective d'une frustule (échelle 5 μ m).

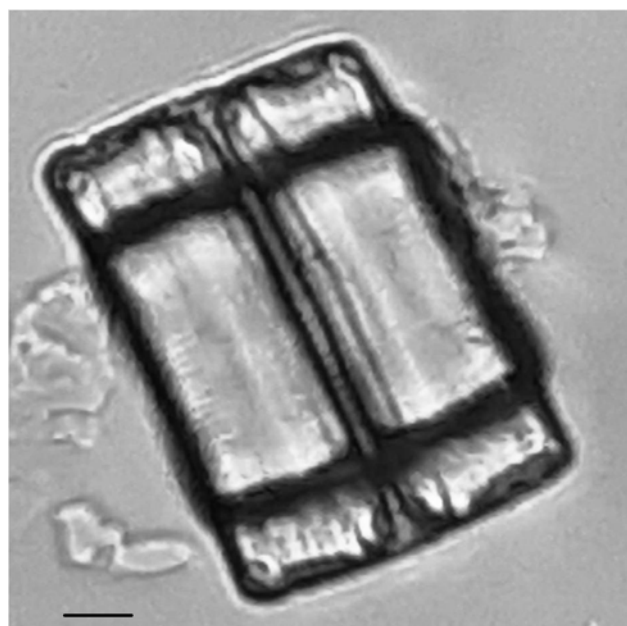


Fig. 4 - Deux frustules accolées en vue connective de *Eunotia renata* (échelle 5 μ m).

correspondances) ont été conduites à l'aide du logiciel ADE4 (Doledec & Chessel, 1994 ; Thioulouse *et al.* 1997). Les courbes de richesse ont été analysées et étudiées d'après les travaux de Canard & Poinso (2004). Les genres et espèces des diatomées ont été déterminés d'après, Krammer (2002), Lange-Bertalot (2001, 2011), ainsi que la littérature régionale la plus récente telle que: Peeters & Ector (2017a, b et 2018).

Les photos ont été réalisées à l'aide de caméra Olympus 50 EP 50 avec transfert de données HDMI, WLAN, fixée sur Microscope Olympus muni d'objectif X100 immersion (ouverture. 1,43).

2.3 Observations et résultats

Dans une première approche, les mousses *Isoetecium myosuroides* ont été récoltées sur le sol dans différents sites de la banlieue de Castres (Tarn) afin d'approfondir les données concernant les diatomées spécifiques de ces lieux. Parmi celles-ci (**Tab.1**), nous avons découvert la diatomée *Eunotia renata*, espèce rarissime (**Fig. 2-5**), nouvelle pour la France, d'abondance 14 % dans l'unique récolte sur mousses, détectée grâce à la présence discrète et extrêmement imbriquée d'un lichen *Cladonia* (préparation 230 221.14).

3. Description d'*Eunotia renata*

Sur les 9125 cellules comptées, nous n'avons trouvé que 6.1 % de *E. renata* soit 557 qui ont pu être mesurés ; les dimensions des longueurs et largeurs des frustules des formes françaises (moy L : 32.81 μ m ; moy. l :

13.67 μ m) sont comparées avec les descriptions données par H. Lange-Bertalot (2011) : 35 à 40 μ m pour la longueur et 12 à 14 μ m pour la largeur. Quant au nombre de stries, nous obtenons une moyenne de 11.31 par 10 μ m comptées au niveau de la partie creuse médiane des frustules pour 10 à 12 données par Lange-Bertalot.

Par ailleurs l'épaisseur (mesure de la vue connective, **Fig. 4**) varie de façon importante, de 9 à 19 μ m, et montre très souvent un accouplement de deux diatomées identiques, de même épaisseur (**Fig. 5**). À l'état vivant les chloroplastes bruns-dorés, de formes granulaires sont dispersés d'une manière aléatoire dans la cellule. Compte tenu de sa forme géométrique particulière, *E. renata* se présente généralement sur les faces connectives, sous la forme d'un rectangle traversé par deux bandes opaques qui sont la projection des deux bosses visibles en vue valvaire (**Fig. 4**).

4. Écologie – Distribution régionale

Nous avons effectué 9 récoltes de *Cladonia* sur leur socle de mousses dans le même site, échelonnées le long de la rivière l'Agout (**Fig. 1**) pour confirmer ou infirmer la présence de cette nouvelle diatomée et identifier le cortège d'espèces qui l'accompagne.

Les genres et espèces des diatomées ont été déterminés d'après Krammer (2002), Lange-Bertalot (2001, 2011), ainsi que la littérature régionale la plus récente telle que Peeters & Ector (2017a, b et 2018). Les photos ont été réalisées selon le protocole décrit plus haut.

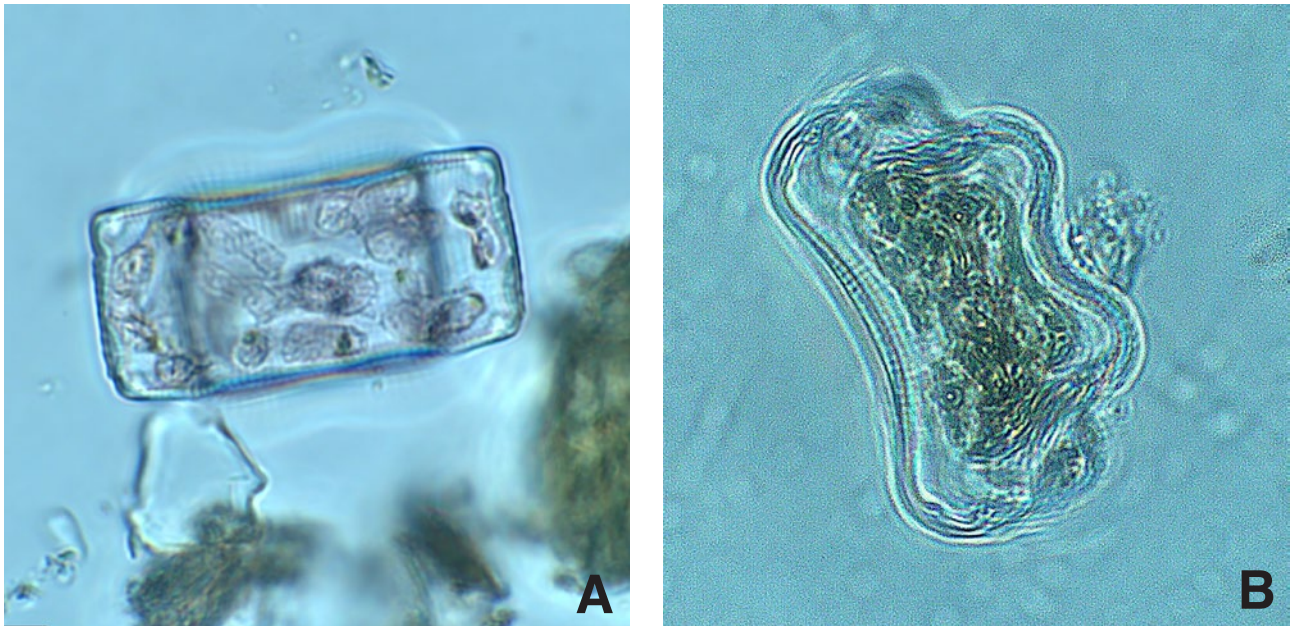


Fig. 5 - *Eunotia renata* vivantes, **A** : en vue connective. **B** : oblique-valvaire, sans coloration ; on observe clairement les grains de chloroplastes disséminés dans la diatomée (échelle 5 μ m).

Dans notre analyse, nous avons ajouté l'unique récolte du même site de 2023, qui renfermait cette diatomée, aux neuf nouvelles récoltes de 2024 (**Tab. 1**). Toutefois la récolte n° 8 qui ne comportait aucune diatomée a été supprimée de l'analyse.

Dans ces neuf récoltes de mousses, il a été découvert 40 espèces de diatomées, pour 9120 spécimens (moy. 1013/récolte).

10 espèces seulement représentent 95.4% de l'abondance des diatomées (moy. 15.2, écart type. 3.9 / récolte) en comparaison avec les études précédentes sur les diatomées bryophiles (moy. 62 à 73) et les fleuves (moy. 37) (Bertrand *et al.* 2004). Les deux diatomées les plus abondantes, présentes dans les 9 récoltes, sont *Humidophila contenta* et *Pinnularia borealis* qui, avec *Eunotia renata*, représentent 75.6 % du total des diatomées. Quant à *Eunotia renata*, espèce décrite ci-dessus, elle ne représente que 6.9 % de l'abondance (moy. 69, max 191, min 3).

La caractéristique de ces neuf récoltes est une courbe de richesse logarithmique confirmant la vivacité des colonisations sur les mousses pour quelques espèces seulement. Le nombre d'espèces répertoriées est relativement constant, 15.5 en moyenne par récoltes. Il varie de 23 pour la station 4, à 11 pour les stations 2 et 6.

Les 10 espèces les plus abondantes sont, par ordre d'abondance (**Tab. 2**) :

- *Humidophila contenta* représente 53 % de l'abondance totale avec 4827 frustules (moy. 536). Elle est la plus fréquente et la plus constante dans tous les points de récolte.

- *Pinnularia borealis* ne représente plus que 16 % de l'abondance, malgré les 1444 frustules avec une distribution plus variable dans les 9 récoltes (moy. 160 frustules, maximum 286, et minimum de 44).

- *Eunotia renata* n'apparaît qu'avec 625 frustules représentant seulement 6.9 % de l'abondance (moy. 69, max 191, min 3). Toutefois, elle se retrouve présente dans toutes les récoltes avec une abondance inégale.

- *Eunotia paludosa* n'est présente qu'en 6 endroits, en abondance anarchique, avec 374 frustules (4.1%), particulièrement dans la station 1 avec 179 frustules.

- *Angusticopula dikei* avec 358 frustules (3.9 %) n'est surtout présente que dans la station 4 avec 305 frustules. C'est une espèce aérophile rarement rencontrée, souvent présente avec les deux autres espèces.

- *Orthoseira dendroterres* également aérophiles, peuple souvent les mousses murales humides ou les bords des ruisseaux, ce qui est le cas ici. Elle est présente en masse dans la station 3 avec 253 frustules sur les 343 comptées.

- *Orthoseira roseana*, aérophile, affectionne les mêmes milieux. Elle est également présente en masse à la station 3 avec 192 frustules pour un total de 310. L'espèce semble mieux répartie puisqu'elle n'est absente que dans la station 9.

- *Hantzschia amphioxys* arrive en dernière position avec 118 frustules (1.29 %) pour une moyenne de 13 et un minimum de 2.

- *Orthoseira roseana* f. *spiralis* est présente également en quantité notable.

- *Luticola mutica*, également aérophile, est surtout remarquée dans la station 7 avec 154 frustules sur un total de 215.

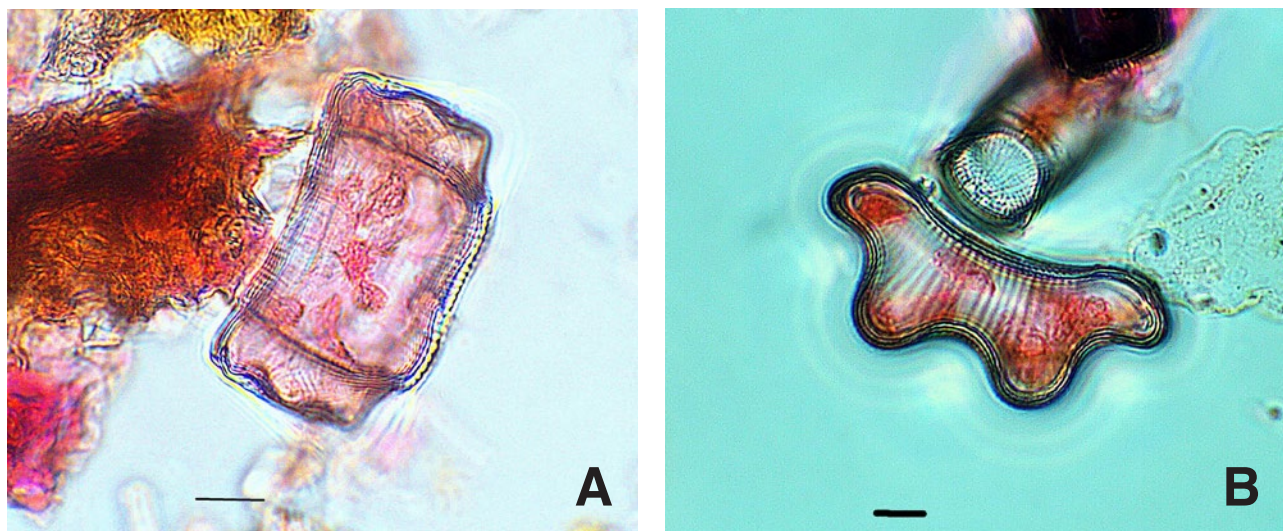


Fig. 6 - *Eunotia renata*, fixée chimiquement, coloré à l'éosine et incluses dans le Naphrax. On retrouve distinctement les grains de chloroplastes conservés dans la vue connective (A) et dans le vue valvaire (B) (échelle 5 µm).

34 autres espèces ont une abondance inférieure à 1%. Ce sont des espèces relativement communes probablement transférée par le vent sur les lichens.

Évaluation des diatomées « vivantes »

Concernant les diatomées dites « vivantes », c'est à dire avec des chloroplastes entiers ou parcellaires en voie de léthalité, les résultats sont sans appel. Il s'agit des seules espèces dites aérophiles, toutefois présentes en nombre extrêmement réduit.

La **Fig. 5** représente *Eunotia renata* vivante montrant les chloroplastes granulaires disséminés dans la diatomée. Sur la **Fig. 6**, *E. renata* est colorée par la méthode sus-indiquée, montrant son efficacité.

Par ailleurs nous rappelons que les **10** espèces décrites plus haut représentent 95 % des abondances de cette série de récoltes. Le **Tab. 2** montre sans ambiguïté, la très faible abondance des diatomées « vivantes » quel que soit l'espèce. Toutefois une analyse précise et comparative espèce, par espèce, entre les formes « mortes » et les « vivantes », permet de mieux quantifier la réalité du phénomène. Par exemple, *Humidophila contenta*, de loin la plus abondante, pour une fréquence de diatomées vivantes de 10 %, n'obtient qu'un coefficient de corrélation faible ($p > 0.01$ cor. 0.767) ; *Pinnularia borealis*, pourtant 3 fois moins abondante, montre une fréquence de 16.5 % de formes vivantes, avec une corrélation forte ($p < 0.001$ cor. 0.860) ; *Orthoseira roseana*, avec une fréquence exceptionnelle de 45 % de formes vivantes, présente un coefficient de corrélation faible ($p > 0.01$ cor. 0.593) ; *Orthoseira dendroteres* avec une fréquence de 36 % de formes vivantes et un coefficient de corrélation faible ($p > 0.1$ cor. 0.319). *Eunotia renata* espèce nouvelle pour la France décrite plus haut, présente 21.5 % de formes

vivantes et un coefficient de corrélation faible ($p > 0.1$ cor. 0.124). Dans ce faible panel trois autres espèces sont incluses, *Hantzschia amphioxys*, *Luticola mutica* et *Angusticopula dickiei*, de très faible abondance et absentes de plusieurs points de récolte ne sont donc pas prises en compte. Les **Fig. 7A-E** représentent quelques diatomées du **Tab. 2** confirmant les possibilités de cette méthode.

Conclusion

Eunotia renata est une espèce nouvelle pour la France. Elle est apparue pour la première fois dans des Bryophytes, muscidés terrestres, sur un chemin ombragé le long de la rivière l'Agout, affluent du Tarn. Signalée par H. Lange-Bertalot dès 2011 comme inconnue dans la zone holarctique, elle vient s'ajouter aux espèces récemment répertoriées. Cependant, la présence de quelques cellules vivantes parmi un grand nombre de cellules mortes attirera particulièrement notre attention, puisse qu'il s'agit d'un lieu humide seulement, déterminant ainsi la possibilité que cette espèce soit aérophile. Ceci confirmée par la présence d'autres espèces aérophiles, comme *Pinnularia borealis*, *Luticola mutica* et *Humidophila contenta*, *Orthoseira roseana* en grand nombre. L'impossibilité de différencier les formes vivantes des mortes à l'aide des modes de préparations classiques, a conduit à développer une méthode de préparation par coloration différenciée, permettant de mettre en évidence les chloroplastes, seuls éléments permanents de la cellule. De plus, cette nouvelle méthode permet, en incluant les objets dans le Naphrax, d'obtenir des préparations définitives utilisables avec de fort grossissement, sur le long terme, pour déterminations, collections et référence. Dans cette recherche des diatomées pérennes considérées comme vivantes ou

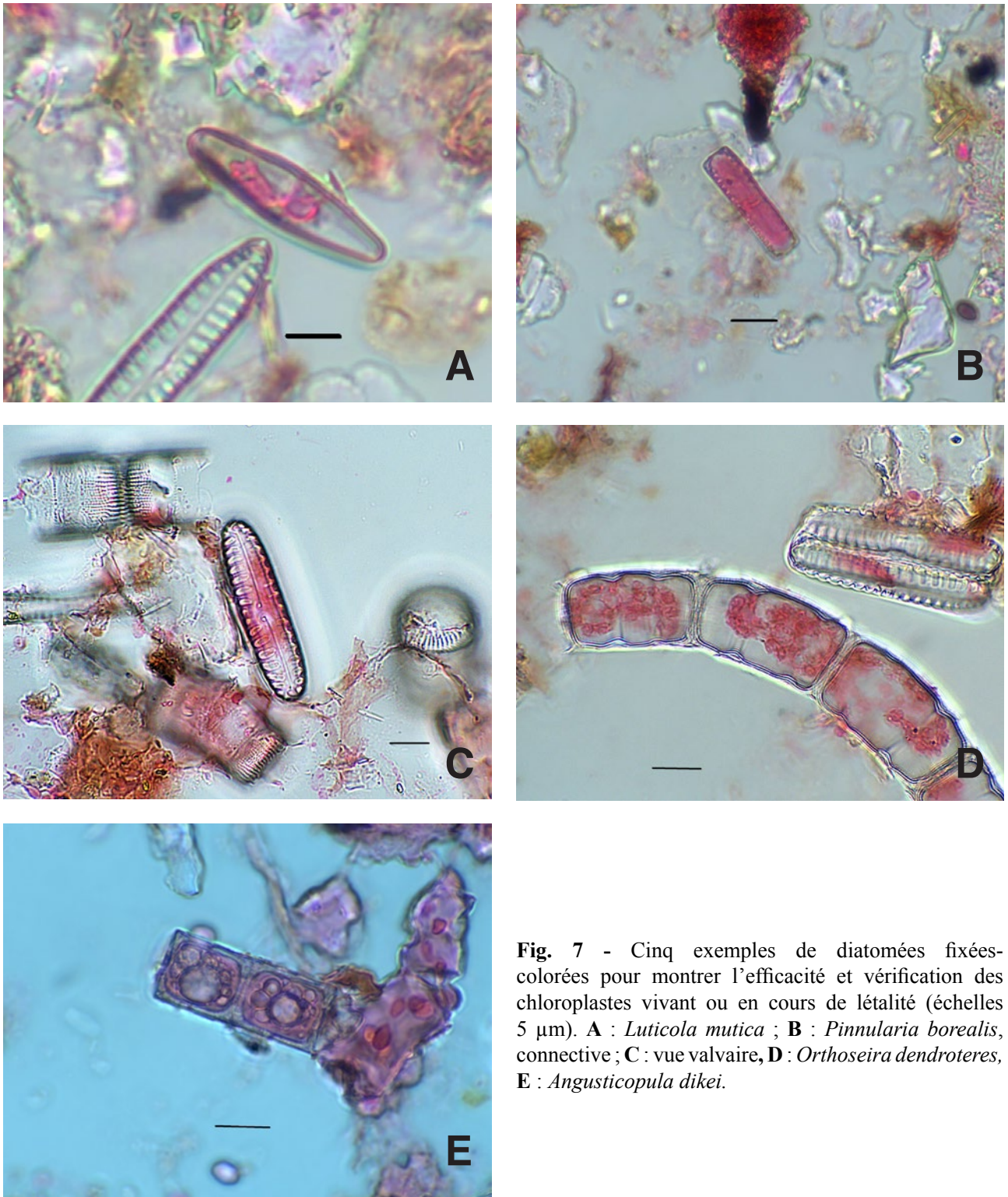


Fig. 7 - Cinq exemples de diatomées fixées-colorées pour montrer l'efficacité et vérification des chloroplastes vivant ou en cours de létalité (échelles 5 µm). **A** : *Luticola mutica* ; **B** : *Pinnularia borealis*, connective ; **C** : vue valvaire, **D** : *Orthoseira dendroteres*, **E** : *Angusticopula dikei*.

en état de létalité, nous avons bien conscience que la faiblesse de notre échantillon soit un biais que nous ne puissions éviter. Ce « sondage » nous laisse insatisfait car nous ne connaissons pas l'origine de ces gisements. Il nous semble donc essentiel que la recherche de la « source » doive se poursuivre nous permettant de décrire avec plus de précision le cycle de vie de cette diatomée ainsi que l'écologie régionale comme l'avait

fait Bertrand & Coste (1994) pour la diatomée *Cymbella triangulum*. Ainsi la recherche devrait se poursuivre en testant l'apport des courants aériens et il est également plausible d'imaginer que nous trouverons *Eunotia renata* dans le cours de l'Agout. La recherche dans les Bryophytes tels que les mousses terrestres diverses devrait en premier nous permettre également d'orienter nos prospections.

Remerciements : Nous remercions particulièrement le Dr H. Lange-Bertalot pour la confirmation de la nouvelle espèce en France et le Dr O. Monier pour la révision taxonomique des espèces récoltées.

Références

- Bertrand J. & Coste M. (1994) - *Cymbella triangulum* (Ehrenberg) Cleve (Bacillariophyceae). Un taxon nouveau pour la flore européenne, caractéristiques morphologiques et écologique ; *Cryptogamie, Algologie*. 15 (2) : 147-158.
- Bertrand, J. (1995) - Contribution à l'étude taxonomique des diatomées. Reconnaissance du vivant. *Vie et Milieu*, 45 (3/4), 283-293.
- Bertrand, J., Renon J.-P., Monnier O., Ector & L. (2004) - Relation « diatomées épiphytes-bryophytes » dans les tourbières du mont Lozère (France). *Vie et Milieu*, V2, 54 (2-3) : 59-70.
- Bertrand J., Coste C., Le Cohu R., Renon, J.-P., & Ector L. (2016) - Étude préliminaire sur la présence de diatomées sur les lichens. *Botany Letters* 163(2) : 93-113.
- Canard A. & Poinot D. (2004) - La répartition spatiale des individus et des peuplements par la méthode des quadrats. *Rapport, Université de Rennes*. 28 p.
- Cox E.J. (1981) - The use of chloroplasts and other features of living in the taxonomy of naviculoid diatoms. In Ross (Ed) Proc. 6th Diatom Symp. Budapest, sept. 80-0. Koeltz pub. Koenigstein: 115-133.
- Doledec S. & Chessel D. (1994) - Co-inertia analysis: an alternative method for studying species–environment relationships. *Freshwater Biology*, 31: 277-294. doi:10.1111/j.1365-2427.1994.tb01741.x
- Krammer K. (2002) - Diatoms of Europe, *Cymbella*, Edited by Horst Lange-Bertalot. 3. 584 p.
- Lange-Bertalot H. (2001) - Diatoms of European Inland Waters and comparable Habitats. *Naviculas sensu stricto*, 10 genera separated from *Navicula sensu lato*, *Frustulia*. Edited by Horst Lange-Bertalot, 2. 526 p.
- Lange-Bertalot H, Malgorzata B. & Witkowski A. (2011) – *Eunotia* and some related genera, Diatoms of Europe, Edited by Horst Lange-Bertalot. 7. 747 p.
- Lauterborn R. (1896) - Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der diatomeen Engelmann, Leipzig, 165 p.
- Mereschkowsky C. (1902-1903) - Les types de l'endochrome chez les diatomées. *Scripta Botanica* 21: 1-194
- Muller O. (1889-1909) - Die Ortsbewegung der Bacillariaceen betreffend I-VII. *Ber Deutsch bot. Ges.* 11 : 571-576 (1893) ; 12 : 136-143 (1894) ; 54-64 (1896) ; 14 : 112-128 (1896) ; 15 : 70-86 (1897) ; 26 : 676-685 (1908) ; 27 : 27-43 (1909).
- Peeters V. & Ector L. (2017a) - Atlas des diatomées des cours d'eau du territoire bourguignon, Centriques, Araphidées ; *Direction régionale de l'Environnement et de l'Aménagement et du logement Bourgogne-Franche-Comté*, 1. 309 p.
- Peeters V. & Ector L. (2017b) - Atlas des diatomées des cours d'eau du territoire bourguignon, Naviculacées ; *Direction régionale de l'Environnement et de l'Aménagement et du logement Bourgogne-Franche-Comté*, 3. 323 p.
- Peeters V. & Ector L. (2018) - Atlas des diatomées des cours d'eau du territoire bourguignon, Monoraphidées, Brachyraphidées, *Direction régionale de l'Environnement et de l'Aménagement et du logement Bourgogne-Franche-Comté*, 2. 271 p.
- Prygiel J. & Coste M. (2000) - Guide méthodologique pour la mise en œuvre de l'Indice Biologique Diatomées NF T 90-354. *Cemagref, Agence de l'Eau* : 134 p. + 89 pl. + cd-rom TAX'IBD français/anglais.
- Séguy E. (1951) - Le microscope : Emploi et applications. *Paul Lechevalier* Vol. I et II, 12 pl. couleurs, 90 planches, photo. 1200 figures.
- Shannon C.E. & Weaver W. (1949) - The mathematical theory of communication. *Urbana and Chicago. The Mathematical Gazette*, 34 (310): 312-313.
- Thioulouse J., Chessel D., Doledec S. & Olivier J.-M. (1997) - ADE-4 a multivariate analyse and graphical display software. *Stat compus*, 7 (1) : 75-83.
- Van Dam H., Mertens A. & Sinkeldam J. (1994) - A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 28 (1): 117-133. doi:10.1007/BF023342

Annexe. Tab. 1 – Tableau général de la récolte de 2023 (première colonne, n° de récolte 230221,14) et de 9 récoltes de 2024. La récolte 2023 ayant été traitée par la méthode classique (suppression de la matière vivante). Les récoltes de 2024 ont été traitées en vue d’obtenir la possibilité de comptabiliser les diatomées encore vivantes. Les valeurs sont en pourcentage de l’abondance des espèces.

Abondance	1019	994	1004	1013	1004	1021	1010	1014	1018
Nb. espèces	19	15	11	12	21	15	11	14	16
Genres-espèces Diatomées - n° de récolte	230221,14	240604,01	240604,02	240604,03	240604,04	240604,05	240604,06	240604,07	240604,09
<i>Achnanthes coarctata</i> (Brébisson ex W.Smith) Grunow 1880								8,38	
<i>Adlafia bryophila</i> (J.B.Petersen) Lange-Bertalot 1998								0,2	
<i>Adlafia minuscula</i> (Grunow) Lange-Bertalot 1999									0,6
<i>Angusticopula dickiei</i> (Thwaites) Houk, Klee & H.Tanaka 2017	0,88	1,21			1,59	0,39	30,2	0,89	1,2
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen 1979		0,2	0,2						
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg 1838	0,1								
<i>Craticula subminuscula</i> (Manguin) C.E.Wetzel & Ector 2015									0,59
<i>Encyonema minutum</i> (Hilse) D.G.Mann 1990									0,1
<i>Encyonema silesiacum</i> Bleisch in Rabenhorst		0,1							
<i>Eunotia denticulata</i> (Brébisson ex Kützing) Rabenhorst 1864						0,1			
<i>Eunotia diodon</i> Ehrenberg 1837		2,41			0,1		0,89		
<i>Eunotia glacialis</i> Meister 1912	2,94	1,71			1,01	0,4			
<i>Eunotia intermedia</i> (Krasske ex Hustedt) Nörpel & Lange-Bertalot 1993			4,19	1,68	0,4	0,1	0,59	0,2	
<i>Eunotia minor</i> (Kützing) Grunow 1881				1,97	0,7				
<i>Eunotia paludosa</i> Grünow 1862	9,42	18,01			6,57	2,45		0,2	0,59
<i>Eunotia renata</i> Lange-Bertalot 2011	14,23		13,05	6,52	0,7	1,37	5,45	0,3	18,76
<i>Eunotia rhomboidea</i> Hustedt 1950									0,59
<i>Eunotia silvahercynia</i> Nörpel, Van Sull & Lange-Bertalot 1991	1,01								
<i>Fallacia insociabilis</i> (Krasske) D.G.Mann 1990	0,2								
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières 1830		1,01			0,2				
<i>Fragilaria famelica</i> (Kützing) Lange-Bertalot 1980			0,2						

<i>Gomphonema angustum</i> Agardh 1831	0,1								
<i>Gomphonemopsis exigua</i> (Kützing) Medlin 1986	0,39								
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) Grunow 1880	2,36	0,6	1,1	1,78	0,2	2,74	0,3	1,68	0,88
<i>Humidophila contenta</i> (Grunow) Lowe, Kociolek, Johansen, Van de Vijver, Lange-Bertalot & Kopalová 2014	60,35	36,72	51,8	36,82	67,13	59,94	46,53	48,72	69,25
<i>Humidophila gallica</i> (W.Smith) Lowe, Kociolek, Q.You, Q.Wang & Stepanek 2017	0,2					0,2		0,59	0,59
<i>Luticola goeppertiana</i> (Bleisch) D.G.Mann ex Rarick, S.Wu, S.S.Lee & Edlund 2017		0,2		1,68					1,08
<i>Luticola mutica</i> (Kützing) D.G.Mann 1990	2,14	0,7	0,4		0,4	1,57	0,5	15,19	1,6
<i>Navicula capitatoradiata</i> H.Germain ex Gasse 1986					0,4				
<i>Navicula cuspidata</i> (Kützing) Kützing 1844	0,1								
<i>Nitzschia dissipata</i> (Kützing) Rabenhorst 1860				0,2	0,7				
<i>Nitzschia linearis</i> (Agardh) W. Smith 1856					0,2				
<i>Nitzschia palea</i> (Kützing) W. Smith 1856	0,2		0,2		0,8				
<i>Orthoseira dendroteres</i> (Ehrenberg) Crawford		2,82		24,98	1,79	0,98	1,39	1,08	0,88
<i>Orthoseira roeseana</i> (Rabenhorst) O'Meara	0,29	3,92	0,6	18,95	1,29	1,08	0,89	3,65	
<i>Orthoseira roseana spiralis</i> (Rabenhorst) O'Meara	0,2		0,2	0,89	0,1		0,1		0,2
<i>Pinnularia borealis</i> Ehrenberg 1843	5,01	28,19	28,24	4,34	15,24	28,01	13,17	17,95	2,6
<i>Pinnularia subcapitata</i> W. Gregory 1856	0,48	0,4				0,39		0,99	
<i>Placoneis hambergii</i> (Hustedt) K.Bruder 2007				0,2	0,1	0,2			
<i>Planothidium lanceolatum</i> (Brébisson ex Kützing) Lange-Bertalot 1999									0,2
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (C.Agardh) Lange-Bertalot 1980					0,2				

Genres -Espèces Lichens	<i>Cladonia pyxidata</i>	<i>Cladonia pyxidata</i>	Vivantes %	<i>Cladonia pyxidata</i>	Vivantes %	<i>Cladonia pyxidata</i>	Vivantes %	<i>Cladonia pyxidata</i>	Vivantes %	<i>Cladonia pyxidata</i>	Vivantes %	<i>Cladonia pyxidata</i>	Vivantes %	<i>Cladonia pyxidata</i>	Vivantes %	<i>Cladonia pyxidata</i>	Vivantes %
Abond.	943	934		996		963		957		1007		1000		911		975	
	Log.	Log.		Log.		Log.		Log.		Log.		Log.		Log.		Log.	
Nb. Esp.	7	9		7		7		10		10		9		10		8	
CODE	230 221,14	240 604,01		240 604,02		240 604,03		240 604,04		240 604,05		240 604,06		240 604,07		240 604,09	
DCON	615	365	2,19	519	6,55	373	2,68	674	32,79	612	2,15	470	11,49	494	2,83	705	20
PBOR	51	285	14,39	283	6,71	44	22,73	153	32,03	286	14,34	133	16,54	182	11,38	27	15,38
EREN	145	13	30,77	131	9,32	66	12,2	7	28,57	14	28,57	55	25,45	3		191	
HAMP	24	6		11		18	2,22	2		28	7,14	3		17	17,65	9	17,65
ORSE	3	39	46,15	6		192	36,98	13	61,54	11	54,55	9		37	32,43		32,43
LMUT	9	7		4				4		16	25	5		154		16	16,88
ODEN		28				253	21,41	18	44,44	10		14		11	63,64	9	63,64
EPAL	96	179	24,58					66	33,33	25				2		6	
MDIK		12						16	56,25	4		305	38,36	9		12	
EINT				42		17		4		1		6		2			

CODE	
DCON	<i>Diadsmis contenta</i>
PBOR	<i>Pinnularia borealis</i>
EREN	<i>Eunotia renata</i>
HAMP	<i>Hantzschia amphioxys</i>
ORSE	<i>Orthoseira roeseana</i>
LMUT	<i>Luticola mutica</i>
ODEN	<i>Orthoseira dendroteres</i>
EPAL	<i>Eunotia paludosa</i>
MDIK	<i>Melosira dickei</i>
EINT	<i>Eunotia intermedia</i>

Tab. 2 - Tableau des seules espèces de diatomées considérées comme aérophiles contenues dans les récoltes de 2024. Les valeurs indiquées sont le nombre d'unités dénombrées dans chaque récolte : en noir, nombre total de cellules comptées ; en rouge les diatomées vivantes ou en cours de létalité. La colonne 230 221,14 contient la récolte les diatomées traitées par la méthode classique soit la suppression complète de la matière vivante. Les abondances sont exprimées en valeur absolue afin d'éviter les biais dus au calcul de pourcentage.

Floristic diversity of the Langeyri peninsula: a comprehensive inventory and the distribution of nootka lupine

David Pierre Milesi-Gaches¹

Abstract

This study provides a comprehensive floristic inventory of the Langeyri peninsula in Súðavík, in the Westfjords of Iceland, documenting 97 plant species across 34 families within a 110,400 m² area. The survey, conducted from August 12th to 19th, 2023, aimed to characterise the plant communities supporting local bird populations, including key nesting species such as Arctic terns and common eiders. Special attention was given to mapping the distribution of the invasive Nootka lupine *Lupinus nootkatensis*, which poses a potential threat to native vegetation and bird habitats. The findings highlight the rich biodiversity of the peninsula and the presence of diverse ecological niches, while also pointing to the need for ongoing monitoring of invasive species. Recommendations for future management focus on preventing further spread of lupine and minimising human impact on sensitive habitats.

Keywords: Botany, floristic inventory, Iceland, coastal vegetation, bird habitat, invasive species, *Lupinus nootkatensis*

Résumé

Cette étude fournit un inventaire floristique complet de la péninsule de Langeyri à Súðavík, dans les Westfjords d'Islande, documentant 97 espèces végétales réparties en 34 familles sur une superficie de 111 400 m². L'inventaire, mené du 12 au 19 août 2023, visait à caractériser les communautés végétales soutenant l'avifaune locale, incluant des espèces clés telles que les sternes arctiques et les eiders à duvet. Une attention particulière a été portée à la cartographie de la répartition du lupin d'Alaska *Lupinus nootkatensis*, qui constitue une menace potentielle pour la végétation indigène et les habitats des oiseaux. Les résultats mettent en évidence la richesse de la biodiversité de la péninsule et la présence de niches écologiques variées, tout en soulignant la nécessité d'un suivi continu des espèces invasives. Les recommandations pour la gestion future portent sur la prévention de l'expansion du lupin et la réduction de l'impact humain sur les habitats sensibles.

Mots-clés : Botanique, Inventaire floristique, Islande, végétation côtière, habitat des oiseaux, espèces invasives, *Lupinus nootkatensis*.

1. Introduction

Flora plays a fundamental role in the functioning of ecosystems, providing the foundation upon which a multitude of species rely. Plant communities contribute to habitat structure, soil stability, and nutrient cycling, which in turn support both biodiversity and ecosystem services (Ayyam *et al.* 2019). In coastal environments, vegetation is especially critical, serving as a buffer against erosion, regulating microclimates, and providing essential nesting, foraging, and sheltering opportunities for a variety of species (Graells *et al.* 2022). When it comes to bird conservation, the relationship between flora and avifauna becomes particularly important. The

diversity and health of plant communities affect the availability of nesting sites and the abundance of food resources, particularly for migratory and ground-nesting birds. Vegetation cover directly correlates with species richness, providing essential protection from predators and suitable conditions for breeding (Graells *et al.* 2022). In coastal habitats, such as the Langeyri peninsula (Island) native vegetation is instrumental in sustaining bird populations, ensuring that habitats remain suitable for bird species (Ayyam *et al.* 2019; Graells *et al.* 2022).

Located in the north-western part of the Westfjords of Iceland (**Fig. 1**), Langeyri lies within a landscape shaped by Miocene to Lower Pliocene basaltic formations and

1. University of South Bohemia, Czech Republic, Department of Zoology, 420 Súðavík, Iceland: milesi.david@gmail.com



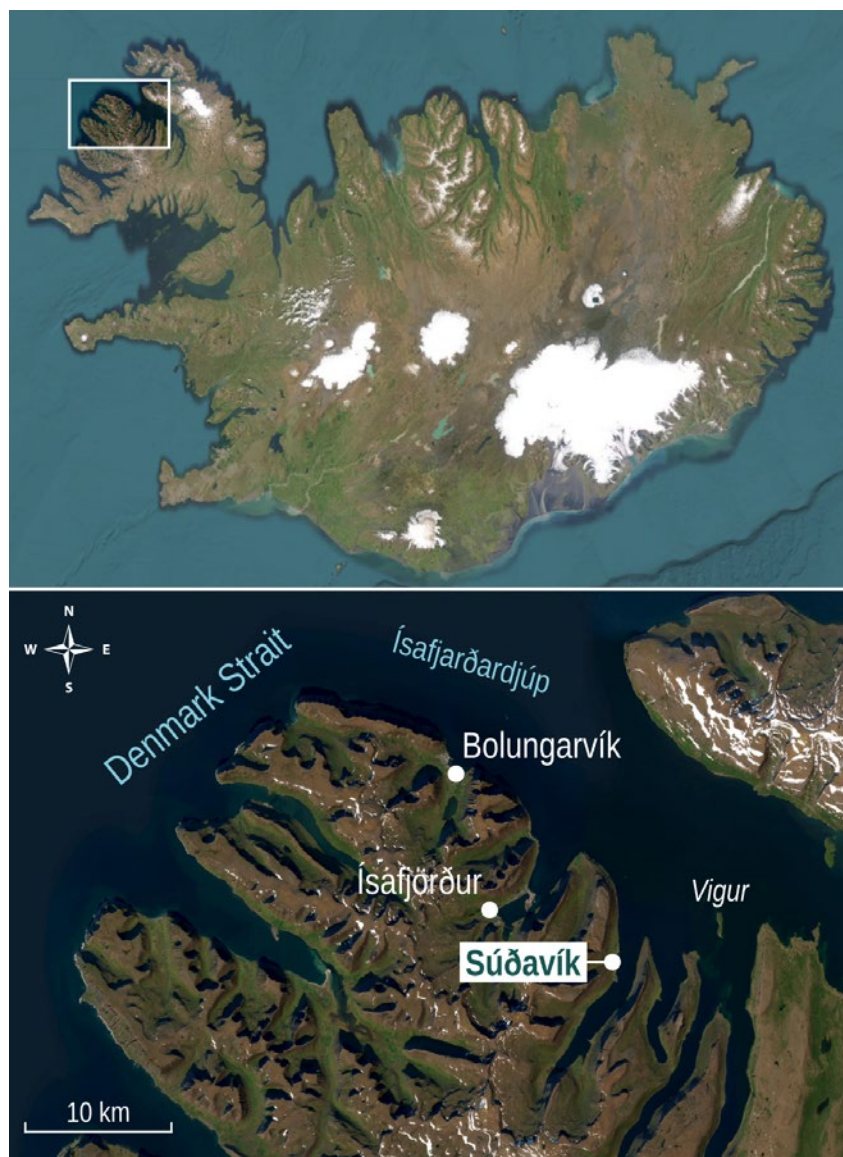


Fig. 1 - Location of the Langeyri peninsula in Súðavík, Westfjords, Iceland.

glacial modelling (Ellero *et al.* 2023). This geodiverse setting, marked by lava flows, sedimentary interbeds, and prominent coastal landforms, offers a mosaic of ecological conditions that influence vegetation patterns.

This geological setting is further influenced by climate. The region is characterised by a subpolar oceanic climate, relatively mild given its high latitude, yet marked by frequent precipitation and strong winds. In 2007, mean annual temperatures for areas below 400 m in Iceland ranged from -2 to $+9$ °C, with July as the warmest month and January the coldest. In recent decades, the Westfjords have undergone significant climatic shifts: the 2001–2020 period was notably warmer than 1961–1990, particularly during winter, and annual precipitation has increased since 1991 (Bannan *et al.* 2022).

Coastal ecosystems of Iceland are shaped by a combination of subarctic climate, volcanic substrates, and strong marine influences. Vegetation is generally low and patchy, shaped by wind exposure, poor soils,

and short growing seasons. In many coastal habitats, seabirds play a central ecological role: their nesting activity enriches the soil with nutrients, influencing plant composition and supporting local biodiversity. These bird-mediated processes also contribute to key ecosystem services, including cultural values and nature-based tourism. The Langeyri peninsula presents a unique case study where both flora and avifauna coexist in a dynamic interplay. Despite ongoing human activities, the area remains an important breeding and nesting ground for various migratory bird species, such as Arctic terns *Sterna paradisaea*, black-headed gull *Chroicocephalus ridibundus*, or common eider *Somateria mollissima*. Understanding the composition and distribution of the peninsula's plant life is crucial for appreciating the ecological balance that supports these bird populations, as well as for identifying potential shifts in Iceland's fauna that changes in plant cover may cause (Jónsson *et al.* 2006). Icelandic ecosystems exhibit heightened vulnerability to the introduction of novel species, such

as the Nootka lupin (*Lupinus nootkatensis*) into the pre-existing biological communities, particularly when such introduced species possess invasive characteristics (Arnalds 2015).

The Nootka lupin is a nitrogen-fixing species that was initially introduced to Iceland with the goal of facilitating the revegetation of nutrient-poor, eroded soils. While it proved cost-effective and successful in promoting vegetation in the short term, its long-term ecological impact is more problematic. This species has been shown to hinder the natural succession of native plant communities, ultimately affecting broader ecosystem restoration efforts. Icelandic ecosystems are particularly vulnerable to the introduction of non-native species, especially when those species exhibit invasive traits like lupin (Arnalds 2015). Despite various eradication efforts, controlling the spread of lupin has met with only limited success (Benediktsson 2015), and its impact on indigenous biodiversity remains a pressing conservation issue (Arnalds 2015).

In this study, I conducted a comprehensive flora inventory of the Langeyri peninsula through direct observation and fieldwork, documenting the plant species that contribute to the ecological structure of this coastal habitat. Special attention was given to the invasive Nootka lupin, which poses a significant threat to the local flora (Benediktsson 2015 ; Arnalds 2015). This invasive species alters habitat conditions, potentially diminishing the suitability of nesting grounds for bird species that depend on native vegetation (Jónsson *et al.* 2006). By examining both the current plant composition and the potential impact of invasive species, this

inventory provides key insights into the conservation needs of the Langeyri peninsula's ecosystem.

2. Material and methods

2.1. Study area

Súðavík, located within the Álfafjörður fjord in the Westfjords of Iceland (**Fig. 1**), is a village with a strong fishing tradition, situated approximately 20 kilometres from Ísafjörður. It serves as a key transit route to Hólmavík and Reykjavík, with both ecological and tourism interests at its core. Notable attractions include the Arctic Fox Centre (Melrakkasetur Íslands 2023) and sea angling opportunities provided by Iceland Sea Angling (2023). Among its natural highlights are the Valagil ravine (Visit Westfjords 2023) and the Langeyri peninsula, a region that, despite its commercial activity, is significant for bird breeding and nesting.

The Langeyri peninsula features several facilities, such as storage areas and boats associated with the local Iceland Sea Angling company, as well as the base of the local rescue team. Recent developments have underlined Langeyri's importance within Súðavík's growth. Though human activities occupy 39,600 square metres, representing 26% of the peninsula's 150,000-square-metre total area, the majority of the land remains in a natural state, with only a modest pathway interrupting its landscape (**Fig. 2**).

Ecologically, the Langeyri peninsula is diverse, encompassing rocky shores, barren coastal fields, a cultivated area, shrublands, and a freshwater pond. This distinct environment attracts numerous migratory



Fig. 2 - Landscape of Langeyri. A ditch is visible in the foreground, with the path and pond in the middle ground. The buildings are in the background.



Fig 3 - Representation of the sampled area for the plant inventory of the Langeyri peninsula, in Súðavík, Iceland (Basemap: Loftmyndir ehf).

bird species that choose the area for nesting. These species include for example the Arctic tern, black-headed gull, common eider, but also common redshank *Tringa totanus*, or Eurasian oystercatcher *Haematopus ostralegus* (Milesi-Gaches 2024).

2.2. Data collection

Between the 12th and 19th of August 2023, the region delineated in **Fig. 3** underwent a systematic botanical survey. Plant species were identified primarily with the help of the field guide *Flowering Plants and Ferns of Iceland* (Kristinsson 2010). For challenging identification cases, the application Flora Incognita was employed as an auxiliary tool (Mäder *et al.* 2021). Species names and taxonomic classifications were standardised according to the *Annotated Checklist of Vascular Plants of Iceland* (Wąsowicz 2020), which provides the accepted nomenclature and authorship for the Icelandic flora.

Photographic documentation of plant species was undertaken, with special emphasis on capturing various stages of their life cycle, when possible. This was done to facilitate post-fieldwork identification and potential corrections. The gathered data were subsequently cross-referenced and adjusted in line with the *Annotated Checklist of Vascular Plants of Iceland* (Wąsowicz 2020).

GPS coordinates for individual plants and clusters of Nootka lupine *Lupinus nootkatensis* were documented using the application GPS Point (Grečnár 2023). The presence of Nootka lupine was noted both within the surveyed region and in adjacent areas upon observation.

3. Results

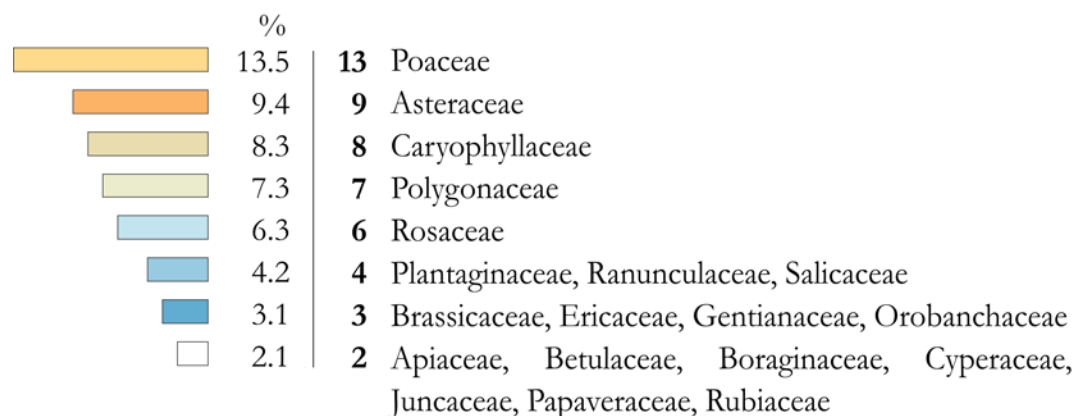
In a comprehensive survey conducted on the Langeyri peninsula from August 12th to 19th, 2023, a total of 97 plant species spanning 34 distinct families were identified (**Fig. 4**). The *Poaceae* family stands out, accounting for 13.5% of the overall species richness with 13 unique species. Furthermore, 15 of the families are represented by a single species each.

The inventory of the plant species in Langeyri allows a better characterisation of the represented habitats. The western part of the peninsula (from the road to the pond) is dominated by rich heathlands and common associated plant species, such as *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Calluna vulgaris* or willow species (*Salix spp.*) (Arnalds 2015). The northwestern part of the peninsula is more characterised by shrublands with a clear dominance of *Betula pubescens*. The presence of *Solanum tuberosum* can be explained by the presence of a small garden close to the path, within the Arctic tern colony (**Fig. 5**).

Papaver somniferum (opium poppy) was identified in the survey at the beginning of the path, in the immediate vicinity of the commercial buildings. This constitutes an unexpected finding for the Langeyri peninsula. This species is typically cultivated for ornamental or medicinal purposes and is not native to Iceland. Its presence in the area suggests a possible introduction through human activity, such as garden escape or accidental seeding. Although only one individual was observed (**Fig. 6**), its occurrence in this natural environment stands out due to its association with cultivated landscapes rather than wild habitats.

Plants in Langeyri, Súðavík

97 Species 34 Families



Single species:

Amaranthaceae, Campanulaceae, Equisetaceae, Fabaceae, Geraniaceae, Hypnaceae, Lamiaceae, Lentibulariaceae, Lycopodiaceae, Onagraceae, Orchidaceae, Plumbaginaceae, Polytrichaceae, Solanaceae, Violaceae.

Fig. 4 - Number of species and plant families identified in Langeyri, Súðavík, along with the percentage contribution of each family to the total inventory.

Nookta lupine

Lupine was predominantly located on the north of the peninsula, near the boundary of the bird nesting area (**Fig. 7**, area 1). This patch is especially likely to affect the nesting habitat of Arctic terns, and to a lesser extent, the habitat of Common redshanks *Tringa totanus*. Single plants were also discovered near the road (**Fig. 7**, area 4) and the dirt road (Figure 7, area 3). Area 2 in **Fig. 7** is of particular concern as it is directly adjacent to or within the bird habitat.

Potential threats

In addition to the presence of lupine as a potential environmental hazard, multiple other threats were identified through fieldwork and concurrent studies in the same geographic region. The Act No. 64/1994 on the protection, conservation and hunting of birds and wild mammals allows the collection of Arctic terns' eggs until the 15th of June. In 2023, individuals were observed collecting eggs, thus traversing habitats out of the existing pathways. Although access via the dirt road is officially restricted during the breeding season commencing on the 10th of April, to the 7th of July, individuals who appear to be unaware of these regulations frequently venture onto the peninsula. Moreover, annual observations in early September indicate that berry collection activities are common, suggesting another potential source of human impact on the local flora.

4. Discussion

The discovery of 97 plant species within a relatively small natural area of 110,400 m² on the Langeyri peninsula, in Súðavík, highlights the biodiversity present in this subarctic coastal environment. The average of 8.8 species per hectare is notable, especially considering the challenging conditions of the Westfjords, where harsh weather and limited growing seasons pose significant constraints on plant life. This species richness points to the adaptability of the flora and the existence of diverse ecological niches that support a variety of plant communities. While no national benchmark exists for vascular plant density in Iceland, long-term monitoring on Surtsey, a recently formed volcanic island offers an imperfect, yet useful, point of comparison. There, species richness per hectare ranged from 4.8 to 10.4 between 1996 and 2015, depending on habitat development and seabird influence (Magnússon *et al.* 2022). The values observed at Langeyri thus fall within this documented range, suggesting that the site's floristic diversity is consistent with natural patterns found in Icelandic coastal ecosystems. This site was also selected for its importance as a seabird nesting area, and long-term studies on Surtsey suggest that seabird colonies can significantly shape plant communities through nutrient enrichment. Although no direct measurements were made at Langeyri, a decline in seabird presence could plausibly alter soil conditions and, consequently, affect vascular plant diversity over time.

List of species

Amaranthaceae (1)

Atriplex prostrata

Apiaceae (2)

Angelica archangelica

Angelica sylvestris

Asteraceae (9)

Achillea millefolium

Erigeron uniflorus

Lepidotheca suaveolens

Pilosella spp.

Scorzoneroides autumnalis

Senecio vulgaris

Taraxacum spp.

Tripleurospermum maritimum

Tussilago farfara

Betulaceae (2)

Betula nana

Betula pubescens

Boraginaceae (2)

Mertensia maritima

Myosotis spp.

Brassicaceae (3)

Cakile maritima

Capsella bursa-pastoris

Cardamine pratensis

Campanulaceae (1)

Campanula glomerata

Caryophyllaceae (8)

Cerastium fontanum

Honckenya peploides

Sagina nodosa

Silene acaulis

Silene dioica

Silene latifolia

Stellaria graminea

Viscaria alpina

Cyperaceae (2)

Carex nigra

Eriophorum angustifolium

Equisetaceae (1)

Equisetum arvense

Ericaceae (3)

Calluna vulgaris

Empetrum nigrum

Vaccinium uliginosum

Fabaceae (1)

Lupinus nootkatensis

Gentianaceae (3)

Gentiana nivalis

Gentianella amarella

Gentianella campestris

Geraniaceae (1)

Geranium pratense

Hypnaceae (1)

Hypnum cupressiforme

Juncaceae (2)

Luzula multiflora

Luzula spicata

Lamiaceae (1)

Thymus praecox

Lentibulariaceae (1)

Pinguicula vulgaris

Lycopodiaceae (1)

Selaginella selaginoides

Onagraceae (1)

Chamerion angustifolium

Orchidaceae (1)

Platanthera hyperborea

Orobanchaceae (3)

Bartsia alpina

Euphrasia sp.

Rhinanthus minor

Papaveraceae (2)

Papaver radicum

Papaver somniferum

Plantaginaceae (4)

Hippuris vulgaris

Plantago maritima

Veronica chamaedrys

Veronica scutellata

Plumbaginaceae (1)

Armeria maritima

Poaceae (13)

Agrostis capillaris

Agrostis stolonifera

Alchemilla alpina

Avenella flexuosa

Dactylis glomerata

Deschampsia cespitosa

Elymus repens

Festuca rubra

Festuca vivipara

Leymus arenarius

Molinia caerulea

Nardus stricta

Phleum pratense

Polygonaceae (7)

Bistorta vivipara

Oxyria digyna

Polygonum aviculare

Rumex acetosa

Rumex acetosella

Rumex crispus

Rumex obtusifolius

Polytrichaceae (1)

Polytrichum spp.

Ranunculaceae (4)

Ranunculus acris
Ranunculus repens
Ranunculus reptans
Thalictrum alpinum

Rosaceae (6)

Alchemilla alpina
Alchemilla vulgaris
Comarum palustre
Dryas octopetala
Geum rivale
Potentilla anserina

Rubiaceae (2)

Galium saxatile
Galium verum

Salicaceae (4)

Salix glauca
Salix lanata
Salix phylicifolia
Salix viminalis

Solanaceae (1)

Solanum tuberosum

Violaceae (1)

Viola tricolor



Fig. 5 - Birds do not nest directly within the potato patch, but they use the enclosure as a roosting area.



Fig. 6 - **A:** Photograph of *Papaver somniferum* flower ; **B:** Close-up of the distinctive leaves of *Papaver somniferum*.



Fig. 7 - Areas where Nootka lupine *Lupinus nootkatensis* was found (Basemap: Loftmyndir ehf).

While looking into details, the survey results align with the expected vegetation types for the area, given the elevation and landscape features of the Langeyri peninsula (Arnalds 2015). For example, the western portion, dominated by heathlands, supports species typical of lowland habitats, while the northwestern shrublands are characterised by a dominance of *Betula pubescens*. These variations in habitat types provide critical resources for nesting and foraging bird species, reinforcing the importance of maintaining diverse vegetation for avifauna conservation.

The diversity of plant species observed on the Langeyri peninsula reflects the presence of several distinct plant communities. The heathlands in the western part, dominated by *Betula nana*, *Empetrum nigrum*, *Calluna vulgaris*, and *Vaccinium uliginosum*, are characteristic of acidophilous dwarf shrub communities within the class *Loiseleurio-Vaccinietea*. Shrublands with *Betula pubescens* in the northwestern sector suggest transition zones toward *Betulo-Salicetum* formations. Pioneer species such as *Leymus arenarius*, *Honckenya peploides*, and *Mertensia maritima* near the coastline indicate the presence of halophilic dune communities that can be related to the *Juncetea maritimi* class. The floristic assemblages observed thus correspond to a mosaic of coastal vegetation types structured along gradients of salinity, substrate stability, and seabird activity.

The presence of *Papaver somniferum* on the Langeyri peninsula is notable, as it is typically associated with cultivation rather than wild habitats. Its appearance near commercial buildings suggests a human-mediated introduction, either through garden escape or accidental seeding. While only a single individual was observed, the occurrence of this non-native species raises questions

about potential impacts on local plant communities. Although *Papaver somniferum* is unlikely to become invasive, its presence underscores the influence of human activity on the peninsula's flora, highlighting the need for ongoing monitoring of introduced species.

Another significant concern identified in this study is the distribution of *Lupinus nootkatensis* (Nootka lupine), which poses a more substantial threat to the local ecosystem. On the Langeyri peninsula, lupine was found primarily near the northern boundary of the bird nesting area, where it poses a threat to species such as Arctic terns and common redshanks. Its presence near key habitats could degrade the quality of nesting grounds by outcompeting native vegetation that these bird species depend on (Jónsson *et al.* 2006).

The scattered distribution of lupine, with isolated plants found near roads and dirt tracks, suggests that human activities may contribute to its spread. Seed dispersal may be facilitated by vehicles, footwear, or other equipment, highlighting the need for preventive measures to control further expansion. This reinforces the importance of ongoing monitoring to detect early signs of lupine spread, allowing for timely intervention to protect the ecological integrity of the peninsula.

In addition to the threat posed by invasive species, human activities such as egg collection and berry picking present further risks to the local flora. Although regulations restrict access during the breeding season, observations indicate that visitors may still inadvertently damage plant communities by venturing off designated pathways. Such activities not only disturb bird nesting areas but also contribute to the trampling of vegetation, potentially hindering the growth of sensitive species.

Overall, the findings of this inventory highlight

the need for a comprehensive management strategy that addresses both invasive species control and the regulation of human activities on the Langeyri peninsula, particularly in the context of climate change in the region (Bannan *et al.* 2022). Efforts to prevent the spread of Nootka lupine should be prioritised, alongside raising awareness about the ecological importance of the area and promoting responsible behaviour among visitors. By integrating invasive species management with habitat conservation, the ecological balance of this biodiverse peninsula can be preserved, ensuring that it continues to support a rich diversity of plant and bird species.

References

- Arnalds O. (2015). Vegetation and Ecosystems, in: Arnalds, O. (Ed.), *The Soils of Iceland*, World Soils Book Series. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 35-46. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9621-7_4
- Ayyam V., Palanivel S. & Chandrakasan S. (2019). Coastal Floral Diversity and Its Significance, in: Ayyam, V., Palanivel, S., Chandrakasan, S. (Eds.), *Coastal Ecosystems of the Tropics - Adaptive Management*. Springer, Singapore, pp. 73–89. https://doi.org/10.1007/978-981-13-8926-9_4
- Bannan D., Ólafsdóttir R. & Hennig B.D. (2022). Local Perspectives on Climate Change, Its Impact and Adaptation: A Case Study from the Westfjords Region of Iceland. *Climate* 10, 169. <https://doi.org/10.3390/cli10110169>
- Benediktsson K. (2015). Floral hazards: nootka lupin in Iceland and the complex politics of invasive life. *Geografiska Annaler: Series B, Human Geography* 97, 139–154. <https://doi.org/10.1111/geob.12070>
- Ellero A., Oddsson B. & Ottria G. (2023). Geology and geodiversity of the Fölarfötur peninsula (Westfjords, Iceland). *Journal of Maps* 19, 2227203. <https://doi.org/10.1080/17445647.2023.2227203>
- Graells G., Celis-Diez J.L., Corcoran D. & Gelcich, S. (2022). Bird Communities in Coastal Areas. Effects of Anthropogenic Influences and Distance From the Coast. *Front. Ecol. Evol.* 10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.807280>
- Grečnár J. (2023). GPS Point. <https://gpspoint.app/> (Accessed 26.11.2024).
- Iceland Sea Angling (2024). Iceland Sea Angling Boat Fishing in the Westfjords. URL <https://icelandseaangling.is/> (accessed 9.26.23).
- Jónsson J.Á., Sigurðsson B.D. & Halldórsson G. (2006). Changes in bird life, surface fauna and ground vegetation following afforestation by black cottonwood (*Populus trichocarpa* Torr. & Gray).
- Kristinsson H. (2010). Flowering Plants and Ferns of Iceland, 3rd edition. ed. Mál og menning, Reykjavík.
- Mäder P., Boho D., Rzanny M., Seeland M., Wittich H.C., Deggelmann A., & Wäldchen J. (2021). The Flora Incognita app – Interactive plant species identification. *Methods in Ecology and Evolution* 12:1335-1342. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13611>
- Magnússon S.H., Wasowicz P. & Magnússon B. (2022). Vascular plant colonisation, distribution and vegetation development on Surtsey during 1965–2015. *Surtsey research* 15. <https://doi.org/10.33112/10.33112/surtsey.15.1>
- Melrakkasetur Íslands (2024). Melrakkasetur Íslands – Melrakkasetur Íslands – Arctic Fox Centre. URL <https://www.melrakki.is/> (accessed 9.26.23).
- Milesi-Gaches D.P. (2024). Illustrated list of bird-life in Súðavík, Iceland. University of South Bohemia.
- Visit Westfjords (2024). Valagil. Visit Westfjords. URL <https://www.westfjords.is/en/place/valagil> (accessed 9.26.23).
- Wasowicz P., (2020). Annotated checklist of vascular plants of Iceland. *Fjölrit Náttúrufræðistofnunar* : 1-193. <https://doi.org/10.33112/1027-832X.57>

DOAJ

DIRECTORY OF
OPEN ACCESS
JOURNALS



Soumis le 27 avril 2025
 Accepté le 15 mai 2025
 Publié en ligne (pdf) le 21 mai 2025

Floristic inventory of Vigur island: a comprehensive survey using opportunistic and systematic methods

David Pierre Milesi-Gaches¹

Abstract

This study presents a comprehensive floristic inventory of Vigur Island, building upon previous botanical work through the establishment of a herbarium. A total of 63 species, representing 19 plant families, were documented using a combination of systematic transects and opportunistic surveys during various field activities. The findings underscore the value of flexible fieldwork approaches in maximising species detection while minimising disturbance to sensitive wildlife habitats. The absence of invasive *Lupinus nootkatensis* and the unexpected discovery of certain species highlight the need for ongoing monitoring to assess the dynamics of native and introduced flora.

Keywords: Island flora, floristic inventory, Iceland, coastal vegetation, bird habitat, invasive species

Résumé

Cette étude présente un inventaire floristique complet de l'île de Vigur, s'appuyant sur des travaux botaniques antérieurs, notamment grâce à la création d'un herbier. Au total, 63 espèces appartenant à 19 familles de plantes ont été recensées à l'aide d'une combinaison de transects systématiques et d'inventaires opportunistes lors de diverses activités de terrain. Les résultats soulignent l'intérêt d'approches de terrain flexibles pour maximiser la détection des espèces tout en minimisant les perturbations des habitats fauniques sensibles. L'absence de l'espèce invasive *Lupinus nootkatensis* et la découverte inattendue de certaines espèces mettent en évidence la nécessité d'un suivi continu pour évaluer la dynamique de la flore indigène et introduite.

Mots-clés : Flore d'Islande, Inventaire floristique, Islande, végétation côtière, habitat des oiseaux, espèces invasives.

1. Introduction

Plant communities play a central role in ecosystem dynamics, forming the basis for a wide range of ecological functions. They contribute to habitat formation, support soil integrity, and facilitate nutrient cycling, all of which are essential for maintaining biodiversity and ecosystem resilience (Ayyam *et al.* 2019). In coastal regions, vegetation serves additional roles by mitigating erosion, moderating local microclimates, and offering vital resources such as nesting sites, foraging grounds, and cover for many species (Graells *et al.* 2022).

The interdependence between plant life and bird populations is especially pronounced in the context of avian conservation. The composition and health of plant communities significantly influence the availability of nesting habitats and the abundance of food sources, which are critical for both migratory and ground-nesting

birds. A strong correlation exists between vegetation density and species richness, as dense plant cover offers crucial protection from predators and creates favourable breeding conditions (Graells *et al.* 2022). In coastal settings like Vigur Island, preserving native plant species is fundamental to sustaining bird populations and maintaining the ecological balance that underpins these habitats (Ayyam *et al.* 2019; Graells *et al.* 2022).

Located in the fjord Ísafjarðardjúp, Vigur Island (0.6 km²) stands as a verdant gem in the Westfjords of Iceland (**Fig. 1**). The region lies on Miocene to Lower Pliocene basalt shaped by volcanic and glacial processes (Ellero *et al.* 2023). Its geological structure, combined with strong maritime influence, affects soil properties and vegetation distribution.

The Westfjords experience a subpolar oceanic climate, combining high wind exposure and frequent precipitation with comparatively mild conditions for

1. University of South Bohemia, Czech Republic, Department of Zoology, 420 Súdávík, Iceland: milesi.david@gmail.com



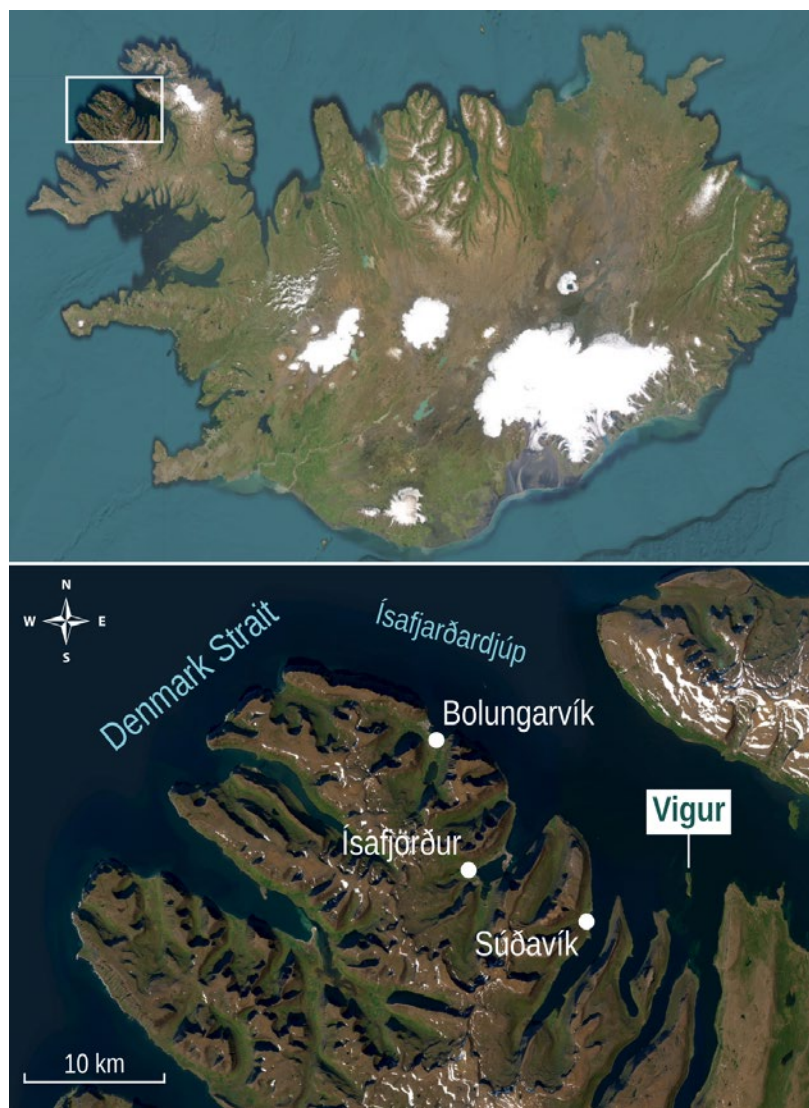


Fig. 1 - Location of Vigur Island, Westfjords, Iceland.

such northern latitudes. In lowland areas below 400 m, average temperatures reported in 2007 ranged between -2°C and $+9^{\circ}\text{C}$, with July typically the warmest month and January the coldest. Over the past few decades, this region has seen a clear warming trend, especially in winter, along with a marked rise in annual precipitation since the early 1990s (Bannan *et al.* 2022).

Iceland's coastal ecosystems reflect the interaction of a cold oceanic climate, basaltic geology, and strong maritime exposure. Plant communities are typically sparse and composed of hardy species adapted to poor soils, wind, and short summers. Seabirds contribute significantly to the functioning of these environments by transporting marine nutrients to land through their nesting activity, which alters soil properties and affects vegetation patterns. These processes support biodiversity and provide ecosystem services, notably in relation to cultural heritage and birdwatching tourism. Locations like Vigur island exemplify these coupled land-sea systems, where ecological dynamics are strongly influenced by seasonal events such as seabird breeding.

Known for almost a millennium, Vigur has witnessed a myriad of changes, from being a bustling sheep and cow farm until the early 2000s to its current status as eiderdown farm and a renowned tourist destination. However, the island's rich botanical diversity remains relatively unexplored. Renowned for its birdlife, Vigur also boasts a diverse array of flora that contributes to its unique ecosystem (Ayyam *et al.* 2019), supporting its famed bird populations (Graells *et al.* 2022), such as the Atlantic Puffin *Fratercula arctica*, Arctic terns *Sterna paradisaea* and the Common Eider *Somateria mollissima* (Hansen 2019 ; Milesi-Gaches & Lhéreau 2022).

Vigur's flora is an integral part of its maritime heritage. The island's vegetation not only provides sustenance and shelter to its wildlife but also plays a pivotal role in maintaining the island's ecological balance (Ayyam *et al.* 2019). The longstanding tradition of eiderdown farming, supported by approximately 5,000 breeding pairs (Vigur Island 2021), is intricately linked to the island's flora, which offers nesting grounds and habitats.

With increasing numbers of visitors from around the world and global challenges such as climate change

(Bannan *et al.* 2022), concerns are growing about the potential impacts on the island's sensitive flora. Consequently, it becomes imperative to understand and conserve its botanical treasures, ensuring they thrive amidst human interactions.

In 2022, a volunteers initiated the development of a herbarium (Julia Mast & Sally Herzig, unpublished), providing a preliminary foundation for documenting the island's flora. This current study expands on that initial effort to compile a comprehensive inventory of Vigur Island's plant species. During the 2023 fieldwork, volunteers contributed further by identifying additional species, which were then added to the herbarium. It is important to note that while these herbarium contributions complement the flora inventory, they represent a separate endeavour from the present research.

2. Methods

The floristic inventory utilised three distinct methodologies. The primary data collection occurred during fieldwork conducted by Julia Mast and Sally Herzig between June and August 2022. For this phase, the island was systematically divided into eight plots, each measuring 100 m by 200 m. Within these plots, four sampling coordinates were randomly selected, and a central coordinate was designated as the fifth sampling

point, resulting in a total of 40 sampling points across the island. At each coordinate, a 1x1 m quadrat was placed, where two observers recorded the plant species present and estimated the proportional coverage of each species.

In 2023, plant species were also identified opportunistically during various activities, such as eiderdown collection, bird population monitoring, and shoreline clean-up. This was followed by a thorough reassessment of the previous identifications through a tertiary sampling phase in July and August.

The sampling plan was designed with consideration for avian impacts on the habitat. Although my paper on bird influence on habitat classification (Milesi-Gaches 2024) had not yet been published at the time of the fieldwork, the knowledge from that research was already available and informed the delineation of habitats during the flora survey. Likewise, some habitats were divided according to different exposure they present. For example, the middle part of the island being shaped as a hill, the top and both east and west sides of this area were investigated (**Fig. 3**). For this phase, sampling involved three randomly placed quadrats (**Fig. 2**) within each habitat type, as defined in **Fig. 3**, for a total of 42 quadrats. More challenging areas, such as caves and cliffs, were assessed using transects, with three to four team members covering 20-30 m wide sections. Additionally, transitions between habitat types were



Fig. 2 - Example of a quadrat used in each defined habitat.



Fig. 3 - Map of Vigur Island showing sampling locations based on habitat classification. The sampling design incorporates areas influenced by significant bird colonies, including Arctic terns and Atlantic puffins.

systematically examined in predetermined segments to identify additional plant species, as illustrated in **Fig. 3**. Plant species identification was primarily guided by the field manual *Flowering Plants and Ferns of Iceland* (Kristinsson 2010). In cases where identification was more difficult, the Flora Incognita mobile application was used as a supplementary resource (Mäder *et al.* 2021). Plant taxa were identified and named following Wąsowicz (2020), whose checklist serves as the current taxonomic reference for vascular plants in Iceland, including author citations and accepted species names.

3. Results

A total of 63 species, distributed across 19 plant families, were identified (**Fig. 4**). The *Poaceae* family was the most prominent, with 15 species recorded on the island, comprising 23.8% of the documented flora. This corresponds to an average density of 1,5 species per hectare across the 41 ha surveyed area.

The 47 plant species included in the herbarium at the start of the inventory were confirmed through various activities conducted on the island, such as eider down collection, bird censuses, and routine maintenance. An additional eight species were recorded exclusively during transects and segments while moving between areas: *Achillea millefolium*, *Aquilegia vulgaris*, *Cochlearia anglica*, *Dianthus hyssopifolius*, *Erigeron borealis*, *Gentianella aurea*, *Honckenya peploides*, and *Solidago virgaurea*. Only one species, *Rheum rhabarbarum*, is cultivated on purpose for the commercial activities on the island and serves as habitat for nesting Black guillemots *Cephus grylle*. Notably, two species — *Dianthus hyssopifolius* and *Solidago virgaurea*— were unexpected discoveries, both discovered during transecting in the western part of the island (**Fig. 5**).

The three caves, which constituted distinct habitats, revealed the presence of only three species: *Cochlearia officinalis*, *Cystopteris fragilis*, and *Stellaria media* (**Fig. 6**).

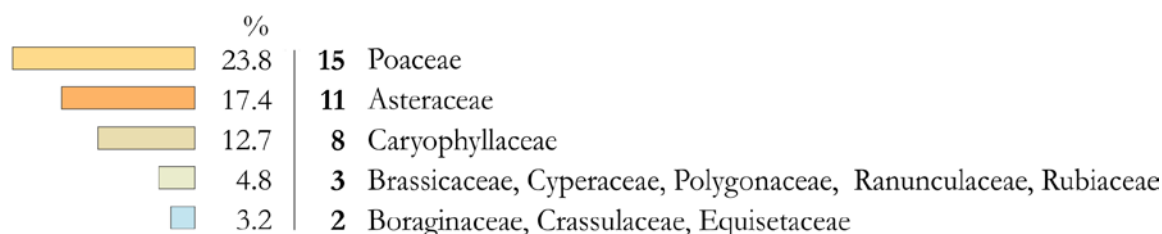
4. Discussion

This study aimed to compile a comprehensive inventory of the plant species present on Vigur Island, expanding upon earlier work conducted in 2022 through the establishment of a herbarium (Julia Mast & Sally Herzig, unpublished). The herbarium provides a valuable resource for the long-term conservation and study of local plant species. However, it has limitations, as not all species can be added, particularly those identified based on a single specimen, such as *Dianthus hyssopifolius*.

The floristic survey on Vigur Island recorded 63 vascular plant species over an area of 41 ha, yielding an average of 1.5 species per hectare. While comprehensive benchmarks for plant density in Iceland are lacking, long-term data from Surtsey, a recently formed volcanic island, provide a useful reference. On Surtsey,

Plants in Vigur Island

63 Species 19 Families



Single species:

Amaranthaceae, Cystopteridaceae, Fabaceae, Gentianaceae, Geraniaceae, Juncaceae, Lamiaceae, Rosaceae.

Fig. 4 - Number of species and plant families identified on Vigur Island, along with the percentage contribution of each family to the total inventory.

species richness ranged from 4.8 to 10.4 species per hectare between 1996 and 2015, depending on habitat development and seabird presence (Magnússon *et al.* 2022). The values observed on Vigur are low, suggesting the influence of seabirds on flora remains low in the context of Vigur.

Vigur was selected for its role as seabird nesting areas, and long-term observations from Surtsey have demonstrated that seabird presence can significantly influence plant colonisation through nutrient enrichment. Although such processes were not directly measured in Vigur, it is plausible that a decline in seabird populations could affect soil conditions and, in turn, vascular plant diversity.

The floristic composition recorded on Vigur Island reveals a range of plant communities shaped by topography and maritime exposure. The presence of *Leymus arenarius*, *Honckenya peploides*, and *Cakile maritima* along the coasts indicates pioneer dune and beach communities linked to the *Juncetea maritimi* class. Upland and interior zones, hosting species such as *Thymus praecox*, *Festuca vivipara*, *Alchemilla alpina*, and *Taraxacum spp.*, correspond to mesic grassland and subarctic meadow types, loosely associated with *Elyno-Seslerietea* or *Calluno-Ulicetea*. The identification of *Galium normanii*, *Gentianella aurea*, and *Carex bigelowii* also points to the presence of species-rich transitional habitats. Although precise phytosociological classification would require plot-based analysis, these patterns suggest a heterogeneous but ecologically coherent set of vegetation types shaped by seabird presence, exposure, and soil conditions.

The present inventory highlights the significance of conducting extended fieldwork sessions for effective species identification. While opportunistic identification

during other activities, such as eider down collection or bird censuses, should not be considered a primary method, it does offer complementary benefits. Such activities, even though they require researchers' attention on other tasks, still present opportunities to record additional species while moving between fieldwork locations. This approach is especially pertinent on Vigur Island, where any human movement has the potential to disturb wildlife (Milesi-Gaches 2024). Additionally, the use of transects or quadrats is not necessary in all areas. For instance, areas with nesting birds, such as cliffs, can be visually scanned or quickly surveyed, rather than using quadrats. This approach reduces the time spent near sensitive bird habitats while still ensuring accurate and reliable vegetation identification, thereby minimising disturbances to wildlife and aligning with conservation priorities.

The inventory also underscores the island's susceptibility to non-native species, exacerbated by ongoing tourism, human activities, visitors to Vigur throughout its history, and the presence of migratory birds. The detection of two unexpected species, *Dianthus hyssopifolius* and *Solidago virgaurea*, may indicate human-mediated introductions or shifts in species distributions. These findings could serve as a starting point for connecting the island's ecological history with historical human activity. For example, on the newly formed island of Surtsey (1963), studies have estimated the proportion of plants introduced by birds (75%), ocean currents (11%), and airborne dispersal (14%) (Fridriksson 2000). By contrast, Vigur's long history of human activity and natural colonisation suggests that humans have likely played a significant role in species introductions. Therefore, further research into the relative contributions of anthropogenic transport compared to



Fig. 5 - A: *Dianthus hyssopifolius*; **B:** *Solidago virgaurea*. Both species were found on the west coast of Vigur island.

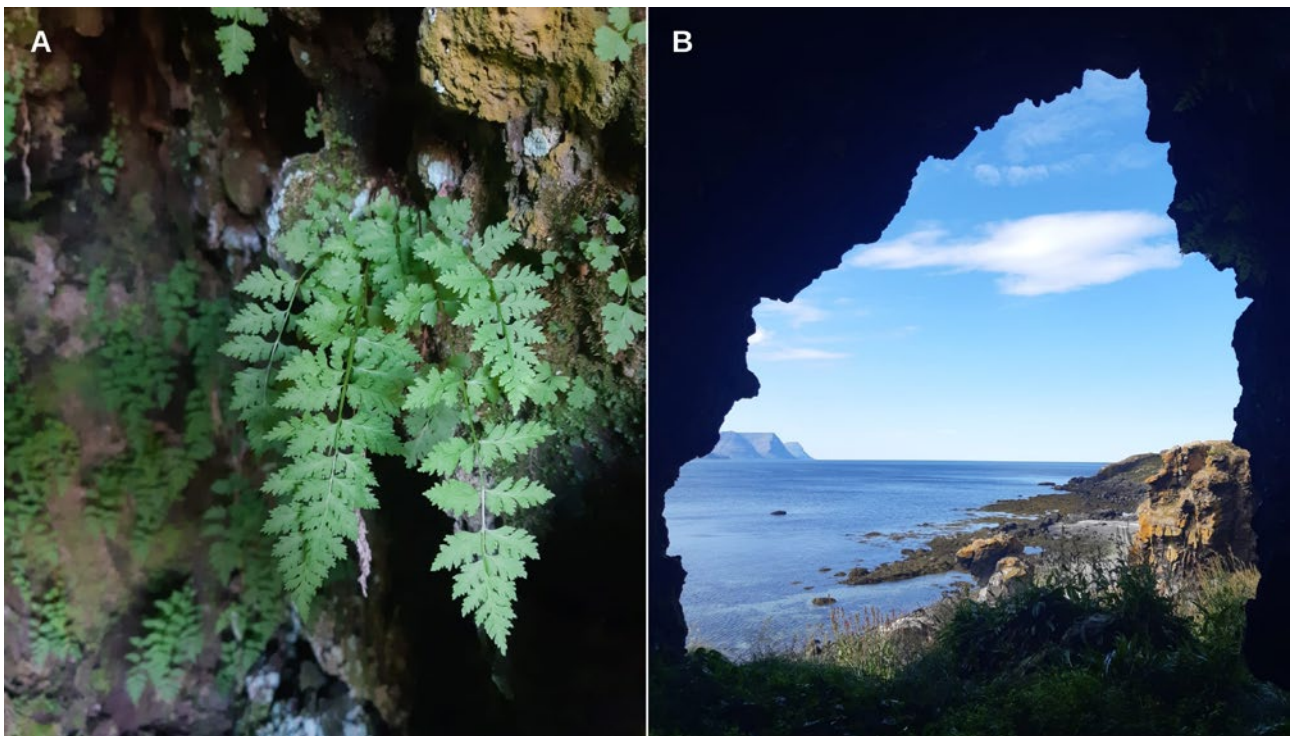


Fig. 6 - A: The brittle bladder-fern (*Cystopteris fragilis*) was found in all caves; **B :** View from inside a cave, with the entrance facing northwest.

natural vectors on Vigur would be particularly valuable.

An important observation from this study is the absence of the Nootka lupine (*Lupinus nootkatensis*). Icelandic ecosystems are particularly sensitive to new species introductions, especially when these species exhibit invasive traits (Arnalds 2015). *Lupinus nootkatensis* has been shown to disrupt the natural succession of native plant communities, complicating ecosystem restoration efforts. Despite numerous eradication initiatives, controlling the spread of this lupine remains challenging (Benediktsson 2015), and its impact on native biodiversity continues to be a significant conservation concern (Arnalds 2015). Consequently,

ongoing monitoring of plant species on Vigur Island is essential, not only for documenting biodiversity but also as a preventive measure to detect and manage potential threats to local ecosystems and bird habitats (Jónsson *et al.* 2006).

Acknowledgement :

I would like to thank Adrien Caron, Sophie Puchelle, and Clément Savin for their extensive participation in the fieldwork, as well as Pawel Wasowicz for his valuable advice. I also express my gratitude to the owners of Vigur, whose support and hospitality made this work possible.

List of species

Amaranthaceae (1)

Atriplex sp.

Asteraceae (10)

Centaurea montana

Erigeron borealis

Hieracium alpinum

Hieracium elegantiforme

Hieracium thaetolepium

Scorzoneroideis autumnalis

Solidago virgaurea

Taraxacum officinale

Taraxacum spp.

Tripleurospermum maritimum

Boraginaceae (5)

Cakile maritima subsp. *Islandia arctica*

Cardamine hirsuta

Cardamine pratensis

Mertensia maritima

Myosotis spp.

Caryophyllaceae (8)

Cerastium alpinum

Cerastium fontanum

Cerastium nigrescens

Cochlearia anglica

Cochlearia officinalis

Dianthus hyssopifolius

Honckenya peploides

Stellaria media

Crassulaceae (2)

Rhodiola rosea

Sedum acre

Cyperaceae (3)

Carex atrata

Carex bigelowii

Carex saxatilis

Cystopteridaceae (1)

Cystopteris fragilis

Equisetaceae (2)

Equisetum arvense

Equisetum pratense

Fabaceae (1)

Trifolium repens

Gentianaceae (1)

Gentianella aurea

Geraniaceae (1)

Geranium sylvaticum

Juncaceae (1)

Luzula sudetica

Lamaceae (1)

Thymus praecox subsp. *Arcticu*

Poaceae (15)

Agrostis capillaris

Agrostis stolonifera

Alchemilla alpina

Alopecurus geniculatus

Alopecurus pratensis

Festuca richardsonii

Festuca rubra

Festuca vivipara

Holcus lanatus

Leymus arenarius

Phleum alpinum

Phleum pratense

Poa alpina

Poa annua

Poa pratensis

Polygonaceae (3)

Bistorta vivipara

Rumex acetosa

Rheum rhabarbarum

Ranunculaceae (3)

Aquilegia vulgaris

Ranunculus acris

Ranunculus repens

Rosaceae (1)

Argentina anserina

Rubiaceae (3)

Galium boreale

Galium normanii

Galium verum

References

Arnalds O. (2015). Vegetation and Ecosystems, in: Arnalds, O. (Ed.), *The Soils of Iceland*, World Soils Book Series. Springer Netherlands, Dordrecht: 35-46. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9621-7_4

Ayyam V., Palanivel S. & Chandrakasan S. (2019). Coastal Floral Diversity and Its Significance, in: Ayyam, V., Palanivel, S., Chandrakasan, S. (Eds.), *Coastal Ecosystems of the Tropics - Adaptive Management*. Springer, Singapore: 73-89. https://doi.org/10.1007/978-981-13-8926-9_4

Bannan D., Ólafsdóttir R., & Hennig B.D. (2022). Local Perspectives on Climate Change, Its Impact and Adaptation: A Case Study from the Westfjords Region of Iceland. *Climate* 10, 169. <https://doi.org/10.3390/cli10110169>

Benediktsson K. (2015). Floral hazards: nootka lupin in Iceland and the complex politics of invasive life. *Geografiska Annaler: Series B, Human Geography* 97: 139-154. <https://doi.org/10.1111/geob.12070>

Ellero A., Oddsson B. & Ottria G. (2023). Geology and geodiversity of the Fofafótur peninsula (Westfjords,

- Iceland). *Journal of Maps* 19, 2227203. <https://doi.org/10.1080/17445647.2023.2227203>
- Fridriksson S. (2000). Vascular plants on Surtsey, Iceland, 1991-1998. *Surtsey Research*: 21–28
- Graells G., Celis-Diez J.L., Corcoran D. & Gelcich S. (2022). Bird Communities in Coastal Areas. Effects of Anthropogenic Influences and Distance From the Coast. *Front. Ecol. Evol.* 10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.807280>
- Hansen E.S. (2019). Stofnvöktun lunda 2017-2019. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.31538.76481>
- Jónsson J.Á., Sigurðsson B.D. & Halldórsson G., (2006). Changes in bird life, surface fauna and ground vegetation following afforestation by black cottonwood (*Populus trichocarpa* Torr. & Gray).
- Kristinsson H. (2010). Flowering Plants and Ferns of Iceland, 3rd edition. ed. Mál og menning, Reykjavik.
- Mäder P., Boho D., Rzanny M., Seeland M., Wittich H.C., Deggelmann A. & Wäldchen J. (2021). The Flora Incognita app – Interactive plant species identification. *Methods in Ecology and Evolution* 12: 1335-1342. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13611>
- Magnússon S.H., Wasowicz P. & Magnússon B. (2022). Vascular plant colonisation, distribution and vegetation development on Surtsey during 1965–2015. *Surtsey research* 15. <https://doi.org/10.33112/10.33112/surtsey.15.1>
- Milesi-Gaches D. & Lhéreau A. (2022). Census of breeding seabirds in Vigur Island, Westfjords, Iceland in 2021. *Bird Census News* 35: 10-20.
- Milesi-Gaches D.P. (2024). Feathered diplomacy: when birds become main factors of research design and geography on Vigur Island. *Rivista Italiana di Ornitologia* 94. <https://doi.org/10.4081/rio.2024.715>
- Náttúrufræðistofnun Íslands (2021). Vigur. Náttúrufræðistofnun Íslands. URL <https://www.ni.is/greinar/vigur> (accessed 10.21.21).
- Wasowicz P. (2020). Annotated checklist of vascular plants of Iceland. *Fjölrit Náttúrufræðistofnunar*: 1-193. <https://doi.org/10.33112/1027-832X.57>



Soumis le 27 avril 2025
Accepté le 15 mai 2025
Publié en ligne (pdf) le 21 mai 2025

Traces fossiles de *Paleodictyon*, dans un milieu marin peu profond au début de l'Éocène (est du Bassin de Carcassonne, Aude, France)

Alain Martinez¹

Résumé

Au début de l'Éocène, quasiment dans l'axe du bassin marin de Carcassonne, un étrange organisme est à l'origine de maillages de galeries disposées en motifs hexagonaux sur le sédiment de la zone subtidale (néritique). Ces traces fossiles sont attribuées à l'ichnogenre *Paleodictyon*, dont trois taxa ont été identifiés dans les Corbières, *Paleodictyon minimum*, *Paleodictyon latum* et *Paleodictyon strozzii*. D'autres traces associées sont des terriers et des galeries généralement horizontales, dont *Planolites*, *Ophiomorpha* et *Spongiomorpha*. Bien que l'ichnoespèce *Paleodictyon nodosum* s'observe actuellement sous tous les océans à de très grandes profondeurs, l'organisme traceur demeure inconnu.

Mots clés : Paléochronologie, *Paleodictyon*, *Planolites*, *Ophiomorpha*, *Spongiomorpha* Éocène, Ilerdien, Yprésien, Minervois, Aude.

Fossil tracks of an enigmatic invertebrate on the Languedoc shoreline from the early Eocene (east of the Détroit de Carcassonne, Aude, France).

Abstract

At the beginning of the Eocene, almost in the axis of the Carcassonne marine basin, a strange organism created a network of galleries arranged in hexagonal patterns in the sediment of the subtidal (neritic) zone. These fossil traces are attributed to the ichnogenus *Paleodictyon*, of which three taxa have been identified in the Corbières, *Paleodictyon minimum*, *Paleodictyon latum* and *Paleodictyon strozzii*. Other associated traces are burrows and generally horizontal galleries, including *Planolites*, *Ophiomorpha* and *Spongiomorpha*. Although the ichnospecies *Paleodictyon nodosum* is currently found under all oceans at very great depths, the tracer organism remains unknown.

Keywords : Paleoichnology, *Paleodictyon*, *Planolites*, *Ophiomorpha*, *Spongiomorpha* Eocene, Ilerdian, Yprésien, Minervois, Aude.

1. Introduction

Ce document s'inscrit dans une étude paléochronologique plus générale des dépôts de l'Éocène (Ilerdien moyen) de l'Aude et du sud du Minervois. Les méthodes appliquées à l'ichnologie et le cadre stratigraphique et paléogéographique du Bassin de Carcassonne, à l'Ilerdien, ont déjà été évoqués avec l'étude de l'ichnoespèce *Protovirgularia dichotoma* provenant de sites voisins (Martinez 2024). Nous y renvoyons le lecteur.

L'ichnogenre *Paleodictyon* est une bien étrange trace fossilisée formant un maillage au motif hexagonal (en

nids d'abeille), à plat, en relief, qui s'étend en général à la base de bancs sur une surface de quelques centimètres carré. Il a fait l'objet de nombreuses études et il semble qu'il ait été figuré pour la première fois par Léonard de Vinci au début du XVI^{ème} siècle (Baucon 2010), bien avant sa première description par Meneghini (1850, puis 1851), qui est aussi basée sur un fossile du Miocène d'Italie (**Fig. 1.1**). Cet auteur l'a d'abord attribué à une algue verte par analogie avec le thalle formé de mailles hexagonales du genre *hydrodictyon* Roth 1797. Nous verrons que l'organisme à l'origine de ces traces reste encore à ce jour inconnu.

Paleodictyon est reconnu sur tous les continents (Kushlin 1982), depuis le Cambrien et l'Ordovicien, où il

1. ACAP Musée de Cruzy - 8 chemin de Saint Estève, 11200 Lézignan-Corbières.
alainmart7@gmail.com



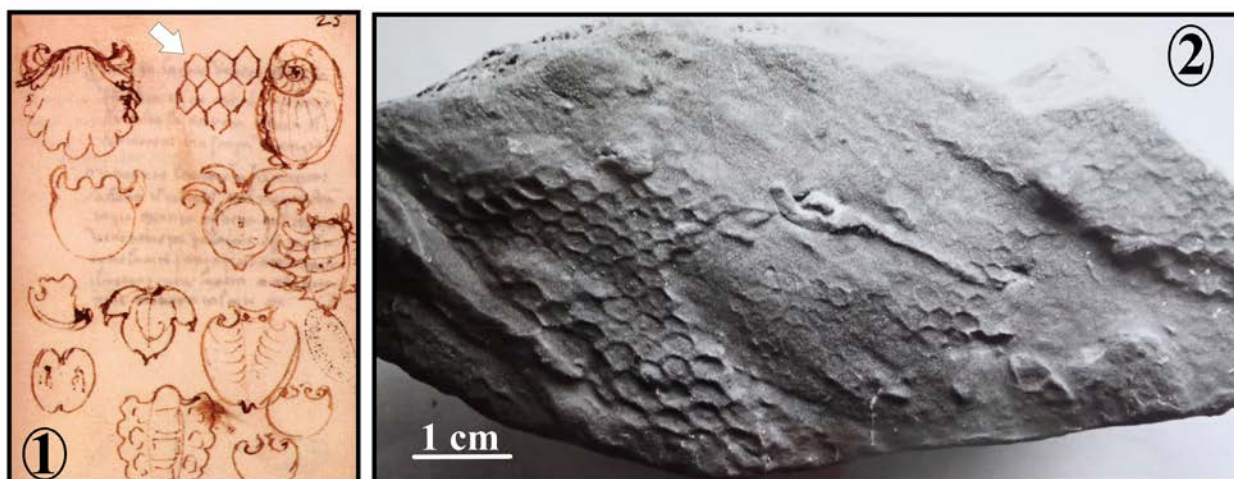


Fig. 1 - 1. Figuration de Léonard de Vinci du début de XVIème siècle. **2.** *Paleodictyon strozzii* Meneghini 1850, récolté dans les Corbières et photographié par J.-C. Plaziat en 1979.

participe au faciès dit à *Nereites*, au Trias, au Jurassique, jusqu'au Miocène et des traces similaires, attribuées à *Paleodictyon nodosum* Seilacher 1977, sont également observées dans les mers actuelles.

À l'Éocène, sa présence n'avait été que rarement signalée (sud de l'Argentine, Vénézuéla, Taïwan, Iran, Roumanie, Autriche, Espagne), en particulier dans le sud de la France où un seul ichnofossile de *Paleodictyon* a été trouvé dans les Corbières (Aude) en 1979, sur un bloc isolé, près de 3 km au nord-ouest du village de Coustouge. Cet échantillon semble bien appartenir à l'ensemble argilo-détritique de la fin de l'Ilerdien moyen (Yprésien inférieur) (Plaziat 1984) (**Fig. 1.2**).

Les traces qui justifient cette contribution ont été identifiées immédiatement au nord-est du cours de l'Aude dans les couches ilerdiennes d'Argens-Minervois (Aude), où elles sont présentes à la base d'un banc de grès intercalé dans le faciès des marnes grises précédant les grès littoraux dans lesquels nous avons déjà étudié les pistes d'oiseaux et les autres traces de vie littorales (Martinez 2022, 2024).

2. Contexte géologique et paléoenvironnemental

Rappelons qu'au début de l'Éocène, à l'Yprésien inférieur, sous les effets conjugués d'une forte et rapide élévation générale des températures reconnue au niveau mondial et des premières manifestations des déformations tectoniques qui ont soulevé la partie orientale des Pyrénées, une mer subtropicale d'origine atlantique a envahi le bassin Nord-pyrénéen depuis le Golfe de Gascogne jusqu'aux environs de Narbonne et Béziers (Plaziat 1981, 1984) (**Fig. 2**). Durant la transgression marine, les dépôts fins ont dominé et c'est une épaisseur de plus de 500 m de sédiments vaseux marins qui se sont déposés dans l'axe du sillon. A la fin de l'Ilerdien moyen, avec le comblement du bassin

de Carcassonne, cette puissante série de marnes grises s'intercale de nombreux bancs de grès, en particulier en bordure du bassin, où l'on observe un dépôt littoral formé d'une alternance de marne et de bancs de grès de faible épaisseur. Ici, ces marnes ne contiennent aucun macrofossile, mais seulement de rares et très petits foraminifères, tandis que le grès comporte de rares Bryozoaires (Martinez, 2024). C'est sur ces bancs que les traces fossiles de *Paleodictyon* que nous examinons ici ont été repérées.

Ces traces, bien caractérisées par leur réseau hexagonal, ont été identifiées dans quatre sites, tous situés à la limite sud du Minervois, à un peu plus d'un kilomètre au nord du village d'Argens-Minervois (**Fig. 3 et 4**). Ces quatre affleurements, respectivement situés au Mourrel Blanc (1 et 2), à Pech Laurié (3) et aux Aiguilles (4), sont disposés sur une emprise de 150 m, pour les 3 premiers et, situé à plus de 500 m vers l'ouest pour le 4ème.

La couche de grès à *Paleodictyon* est parfaitement située et remise dans son contexte sur le log stratigraphique relevé au niveau de l'affleurement 4, complété pour sa partie supérieure, par des relevés complémentaires au niveau de l'affleurement 3 (**Fig. 3-2**). Le banc à *Paleodictyon* surmonte une épaisse série exclusivement marneuse. Il est séparé par environ 3 m de marnes d'un autre banc de grès de 20 cm d'épaisseur dépourvu de traces de *Paleodictyon*. On observe ensuite plus de 70 m d'épaisseur de marnes suivies d'une série de bancs de grès littoraux peu épais, séparés par des lits de marne. L'émersion est matérialisée, à l'Yprésien supérieur, par un dépôt limoneux entrecoupé de bancs de calcaire lacustre continental.

Paleodictyon s'est donc développé ici dans une mer dont la profondeur était manifestement inférieure à 100 m, dont les zones subtidales se caractérisant principalement

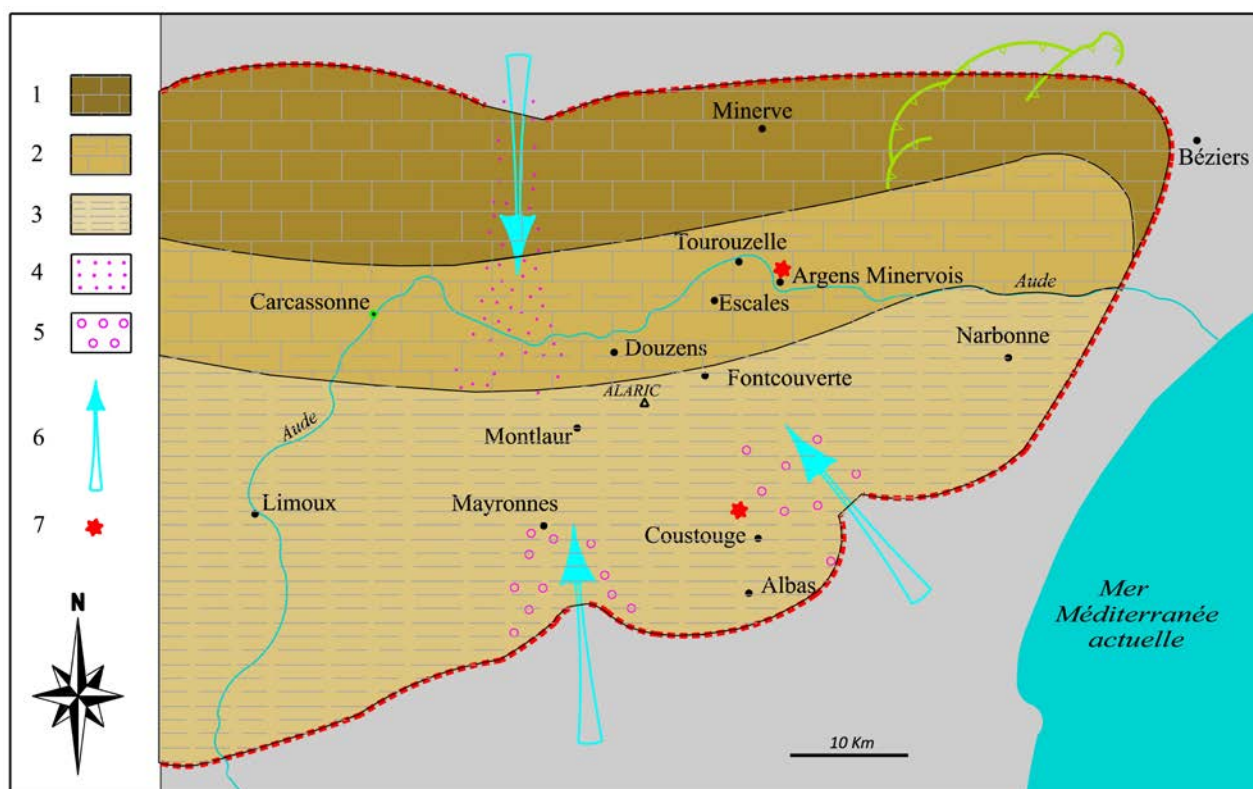


Fig. 2 - Carte paléogéographique simplifiée du Golfe du Languedoc avant la fin de l'Ilerdien moyen, d'après Plaziat, 1981, 1984. 1. Plateforme calcaire. 2. Séries marneuses, partiellement calcaires. 3. Marnes infra/circa-littorales. 4. Décharge des sables et galets d'origine septentrionale (Montagne Noire). 5. Sables et galets d'origine pyrénéenne. 6. Principaux axes deltaïques. 7. Affleurements à *Paleodictyon*.

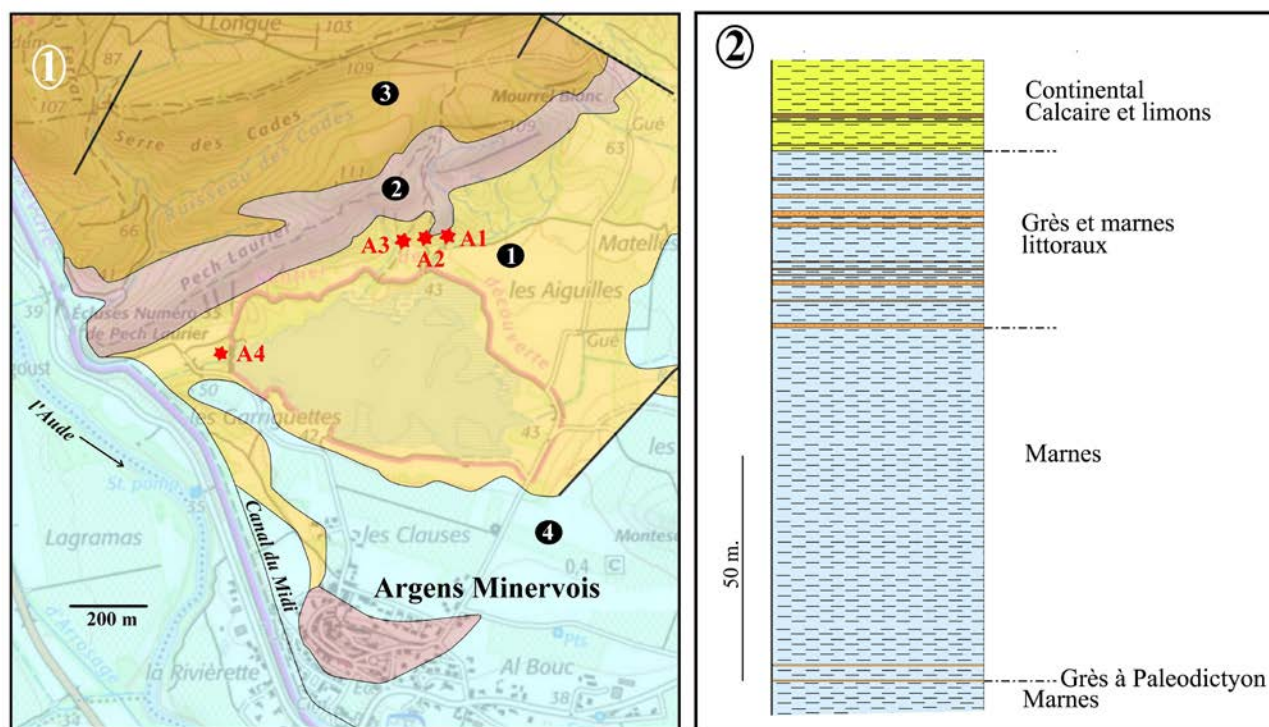


Fig. 3 - 1. Carte géologique simplifiée d'après la carte géologique Lézignan-Corbières 1038. 1. Éocène, Ilerdien inférieur-moyen, marnes bleues. 2. Éocène, Ilerdien moyen-supérieur, grès, calcaires gréseux et marnes. 3. Éocène, Cuisien, marnes. 4. Miocène moyen, Pliocène continental, colluvions, alluvions. Étoiles rouges, affleurements avec leur numéro d'ordre. 2. Colonne lithologique au niveau de l'affleurement 4 complétée par les relevés de la partie supérieure de l'affleurement 3.

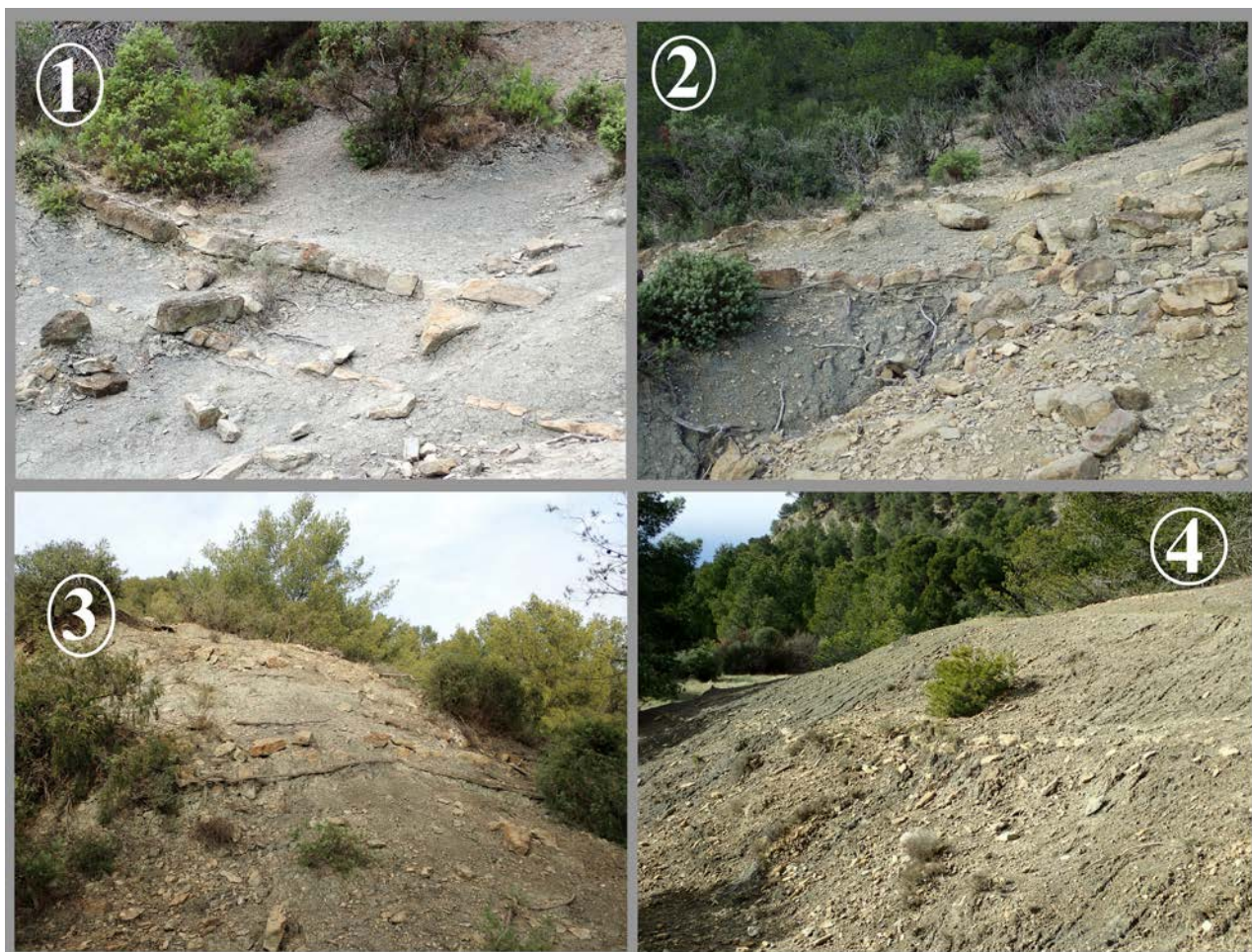


Fig. 4 - Photographie des affleurements : **1. Le Mourrel Blanc**, Affleurement 1 ; **2.** Affleurement 2 ; **3. Pech Laurié**, Affleurement 3 ; **4. Les Aiguilles**, Affleurement 4 (Argens-Minervois, Aude).

par des dépôts de vase dont la granulométrie particulièrement fine, indique l'éloignement des secteurs à forte énergie, à l'exception d'écoulements ponctuels induits par de violentes tempêtes.

3. Reconstruction, implications sédimentologiques

Paleodictyon est matérialisé par le remplissage sableux de minces tunnels, désignés parfois comme des crêtes, rappelant le remplissage des terriers, qui se disposent sur une même interface lithologique séparant deux matériaux distincts, d'une part un matériel sableux ou silteux, d'autre part une vase argileuse. Le relief millimétrique, permis par la légère induration du matériau, forme généralement un réseau horizontal de faible étendue, dont les mailles hexagonales sont décrites par l'expression « en nid d'abeille » (**Fig. 5**).

Ces traces hexagonales sont chaque fois conservées en demi-relief sur la surface inférieure (Hypichnia) d'un banc de grès, de moins de 10 cm d'épaisseur, dont l'analyse sédimentologique montre qu'il s'agit de dépôts de tempêtes. Cela est conforme aux interprétations des enregistrements de *Paleodictyon* effectués par ailleurs, comme résultant de l'érosion très superficielle

du fond vaseux par le courant généré lors de tempêtes (tempestites), ou par un courant de turbidité en eau profonde (Fürsich *et al.* 2007 ; Metz 2012 ; Prave *et al.* 1996).

Le réseau hexagonal est souvent incomplet et très déformé, comme tronqué par érosion et il couvre des surfaces très limitées, de quelques cm², en général sur les portions de surfaces planes épargnées par les remaniements et les bioturbations. Terriers et galeries sont en effet très fréquents et la base du banc à *Paleodictyon* (**Fig. 11-13**).

4. Matériel et méthodes

Au **Mourrel Blanc**, 28 fragments de dalles portant 39 traces ont été récoltés sur l'affleurement 1 et, 20 m à l'ouest, 5 fragments avec 10 traces. L'affleurement 2 permet la récolte de 2 fragments portant 3 traces. A **Pech Laurié**, l'affleurement 3 fournit 7 fragments portant 12 traces ; Aux **Aiguilles**, l'affleurement 4 permet la récolte de 11 fragments portant 15 traces ; Soit un total de 53 fragments pour 79 traces.

Il a ainsi été possible de tenter une analyse morphométrique. La précision des mesures reste

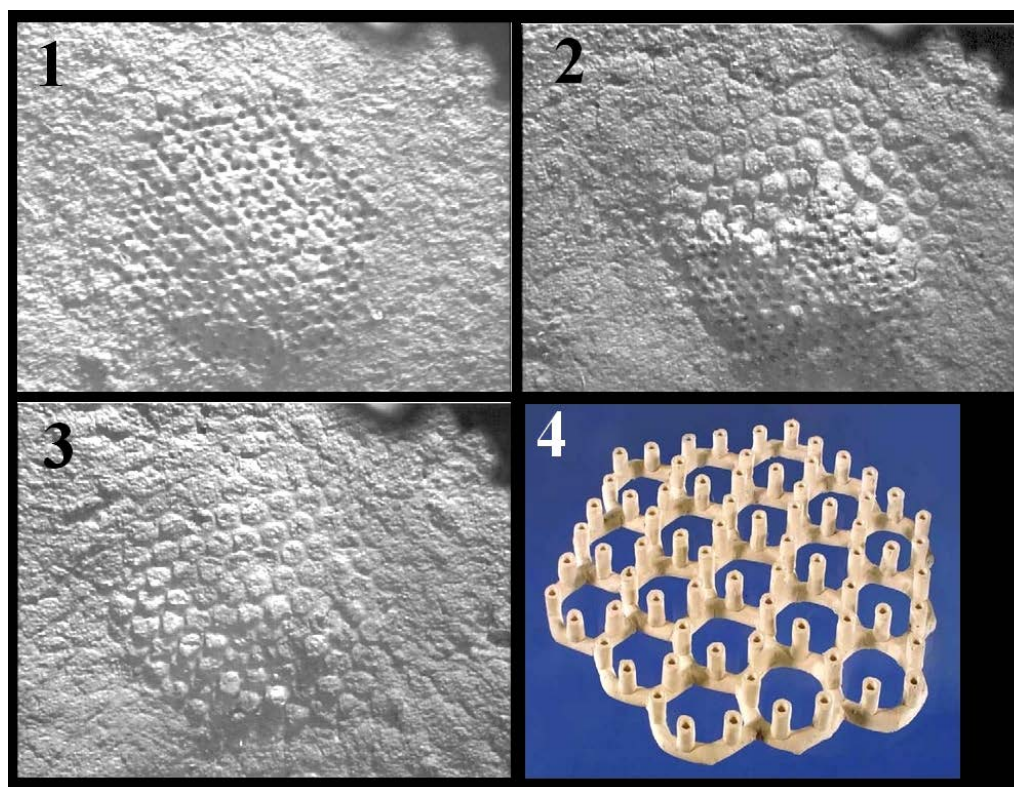


Fig. 5 - 1 à 3. Érosion induite montrant trois étapes successives dans l'élimination des 2 à 3 mm supérieurs de sédiments par jet d'eau dirigé vers *Paleodictyon nodosum* sur le fond marin, exposant progressivement un réseau hexagonal horizontal sous des puits verticaux (captures d'images vidéo, D.S.V. Alvin dive3900) ; **4.** Reconstruction 3-D du modèle moderne de *P. nodosum* basé sur l'observation du modèle hexagonal des trous à l'interface sédiment-eau et des puits verticaux reliés à un réseau hexagonal horizontal sous-jacent de tunnels ou de tubes (modèle et photo de Hans Luginland). Photos et dessins extraits de Rona *et al.* 2009.

toutefois imparfaite en raison de la qualité inégale des moulages du réseau. En se limitant aux mailles qui nous paraissaient représentatives, nous avons mesuré la longueur des mailles (L) et le diamètre des segments rectilignes (d). Pour l'analyse para-systématique, nous considérons également la hauteur de la maille (H), la longueur des segments (S) et le diamètre du cercle inscrivant l'hexagone (D).

Nous devons souligner la relative homogénéité de forme puisque, concernant plus de 40 fragments, L varie de 2.5 à 3.3mm, H de 2 à 2.5 mm, S de 1.3 à 1.7 mm et D de 3 à 4 mm. Quelques mailles de 5 fragments sont seulement légèrement plus petites, L = 2 mm, H = 2 mm, S = 1 mm et D = 3 mm en moyenne, mais d'autres, 5 fragments, sont encore plus réduites, L = 1.2 mm, H = 1.2 mm, S = 0.8 mm et D = 1.9 mm en moyenne (Fig. 6).

5. L'ichnogenre *Paleodictyon*

Paleodictyon Meneghini in Murchison, 1850,
Savi & Meneghini, 1851

Diagnosis : Three-dimensional network trace fossil consisting of horizontal net composed of regular to irregular hexagonal meshes and vertical outlets.

Preferentially, the net is preserved (after Uchman 1995).

Diagnose : Trace fossile de réseau tridimensionnel constitué d'un réseau horizontal composé de mailles hexagonales régulières à irrégulières et de sorties verticales (Fig. 5). Le filet est de préférence préservé dans la majorité des cas (d'après Uchman 1995).

Remarque

Meneghini, en 1850, le décrit ainsi, *Frons reticulata, areis pentagonis* - C'est-à-dire forme réticulée et pentagonale - mais il ne le figure pas. Toutefois, Peruzzi dès 1880, puis Sacco en 1888, figurent *Paleodictyon* dont les mailles sont hexagonales (Fig. 7.2, 3). Entre temps, Van der Mark (1863) figure une trace similaire qu'il nomme *Glenodictyon hexagonum* et qu'il attribue à une éponge de mer (Fig. 7.1). Ainsi certains auteurs (Uchman 1995, 1998 ; Rütters & McCann 2018) ont fait suivre l'ichnogenre *Paleodictyon* du nom d'un sous-ichnogenre (*Glenodictyon*). Mais même Uchman (2001) abandonne cette subdivision.

Classification

Paleodictyon est un représentant important des Graphoglyptides, terme introduit à l'origine par le géologue et paléontologue autrichien Fusch (1895),

Fragments	d (segment)	L (maille)	<i>Paleodictyon</i>
1-12c	0,4	0,7	<i>P. minimum</i>
1,8b	0,3	0,9	
1,7a	0,3	1	
1,8	0,3	1	
4,3-2	0,3	1,1	
1,3a	0,4	1,2	
1-12b	0,4	1,2	
1,8a	0,3	1,5	
1,11-2	0,55	1,3	<i>P. latum</i>
1,10	0,6	1,5	
1,11-1	0,65	1,5	
2,1	0,5	1,9	
2,2	0,65	1,9	
2,3	0,5	1,9	
1,1	0,6	2	<i>P. strozzi</i>
2,4	0,65	2,3	
1,7	0,5	2,4	
1,3	0,6	2,5	
1,9a	0,4	2,6	
1-2a	0,7	2,7	
1-12a	0,7	2,7	
1,5a	0,6	2,7	
1,2	0,7	2,8	
4,3-1	0,6	2,9	
1,4a	0,5	3	
1,4b	0,5	3	
1,5	0,6	3,1	
1,4	0,5	3,3	
1,9	0,5	3,5	
1,9b	0,6	4	

Fig. 6 - Tableau des caractéristiques numériques des *Paleodictyon* d'Argens-Minervois.

comme nom informel pour un groupe diversifié de traces fossiles ornementales observées toujours sur les faces inférieures des bancs de grès du flysch (Seserman *et al.* 2023), bien que nous ne soyons pas dans ce type de dépôts.

La classification parasystématique des *Paleodictyon* en ichnoespèces différentes est basée sur la taille des mailles, l'épaisseur des cordons en relief et la régularité ou l'irrégularité des mailles (Wanner 1949). Cette dernière distinction a été abandonnée et Uchman (1995) propose une distinction morphologique objective des ichnoespèces de *Paleodictyon* basée sur les paramètres morphométriques du diamètre des segments de l'hexagone en relief (désignés comme tunnels, cordons, terriers ou nervures suivant les auteurs) et de la taille maximale des mailles. (Uchman 2003 ; Morgan *et al.* 2019) (**Fig. 6**).

Mais la taille des mailles peut être due à la croissance ontogénétique du producteur plutôt qu'à une différence spécifique (Chamberlain 1971). De ce fait la séparation en de nombreuses ichnoespèces est controversée et il ne fait aucun doute que de nombreuses ichnoespèces sont synonymes (par exemple Ksiazkiewicz 1977, McCann & Pickerill 1988, Crimes & Crossley 1991). Toutefois, en fonction de nos mesures et malgré une certaine gradation de la taille des mailles, nous proposons un découpage spécifique en fonction de la classification de Uchman, qui est la plus largement utilisée dans les publications récentes (par exemple Fürsich *et al.* 2007, Morgan *et al.* 2019, Jasin & Firdaus 2019, Malekzadeh & Wetzel 2020).

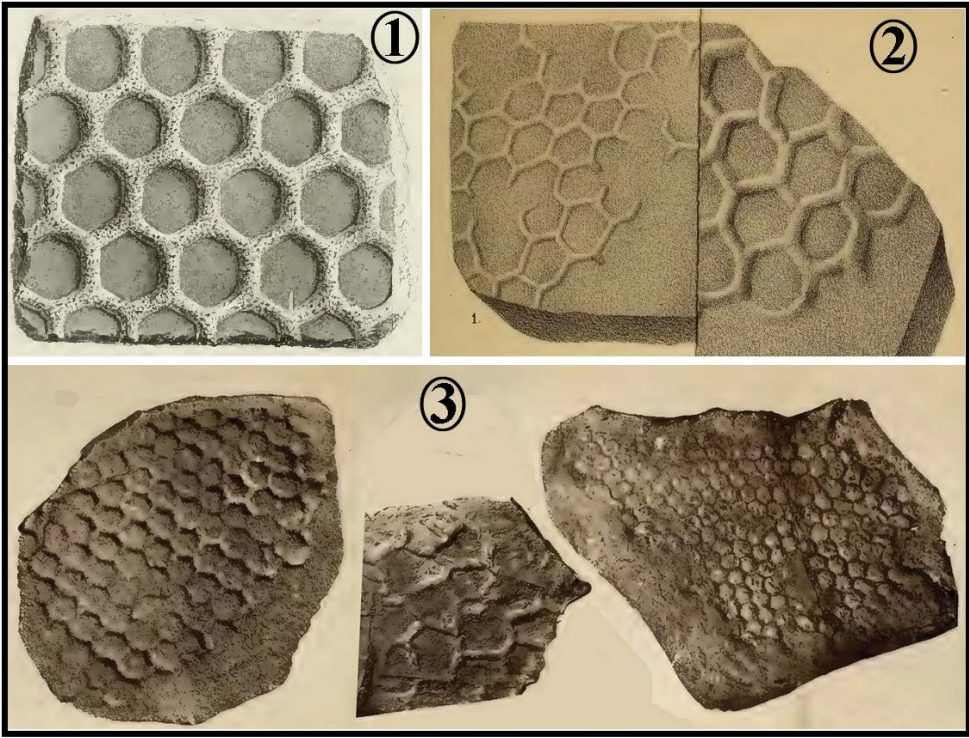


Fig. 7 – Anciennes figurations de *Paleodictyon*. 1. 1863 Van der Mark, *Glenodictyon hexagonum*. 2. 1880 Peruzzi. 3. 1888 Sacco.

6. Systématique des ichnoespèces identifiées

Ichnoespèce : *Paleodictyon minimum* Sacco, 1888

Fig. 8

Les traces de *P. minimum* ont été déterminées sur 3 fragments de l'affleurement 1 et 2 de l'affleurement 4.

Diagnosis : *Very small Glenodictyum*, mesh-size up to 2 mm, string diameter up to 0.5 mm (Uchman, 1995).

Diagnose : *Glenodictyum* (*Paleodictyon*) très petit, maille jusqu'à 2 mm, diamètre du cordon jusqu'à 0,5 mm (Uchman, 1995).

Ichnoespèce : *Paleodictyon latum*

Vialov & Golev, 1965

Fig. 9

P. latum a été identifié sur 2 fragments de l'affleurement 1 et sur 3 fragments de l'affleurement 3.

Diagnosis : *Very small Glenodictyum*, mesh-size up to 2 mm, string diameter from 0.5 to 1.0 mm (modified Uchman 1995).

Diagnose : *Glenodictyum* (*Paleodictyon*) très petit, maille jusqu'à 2 mm, diamètre du cordon de 0,5 à 1,0 mm (modifié par Uchman 1995).

Ichnoespèce : *Paleodictyon strozzii* Meneghini, 1850

Fig. 10

C'est l'ichnoespèce la plus représentée, identifiée sur plus de 40 fragments. Elle est présente également sur le fragment récolté dans les Corbières sur la commune de Coustouge (Plaziat 1984) (Fig. 1-2)

Diagnosis : *Small Glenodictyum*, net 2-6 mm in size and 0.2-1.0 mm in string diameter (Uchman, 1995).

Diagnose : Petit *Glenodictyum* (*Paleodictyon*), filet de 2 à 6 mm de taille et de 0,2 à 1,0 mm de diamètre de corde (Uchman, 1995).

7. Répartition, environnements

Paleodictyon est reconnu sur tous les continents (Kushlin 1982), et il apparaît dès le début du Cambrien période à laquelle il a été considéré qu'il vivait dans des eaux peu profondes (Crimes & Crossley 1991 ; Crimes et al. 1992). C'est une trace principalement marine, mais elle serait aussi présente dans des séries gréseuses continentales du Carbonifère (Archer & Maples 1984 ; Pickerill 1990). *Paleodictyon* semble avoir migré vers des environnements bathiaux à abyssaux au début de l'Ordovicien, et il est depuis considéré comme l'un des marqueurs des dépôts des grandes profondeurs sous-

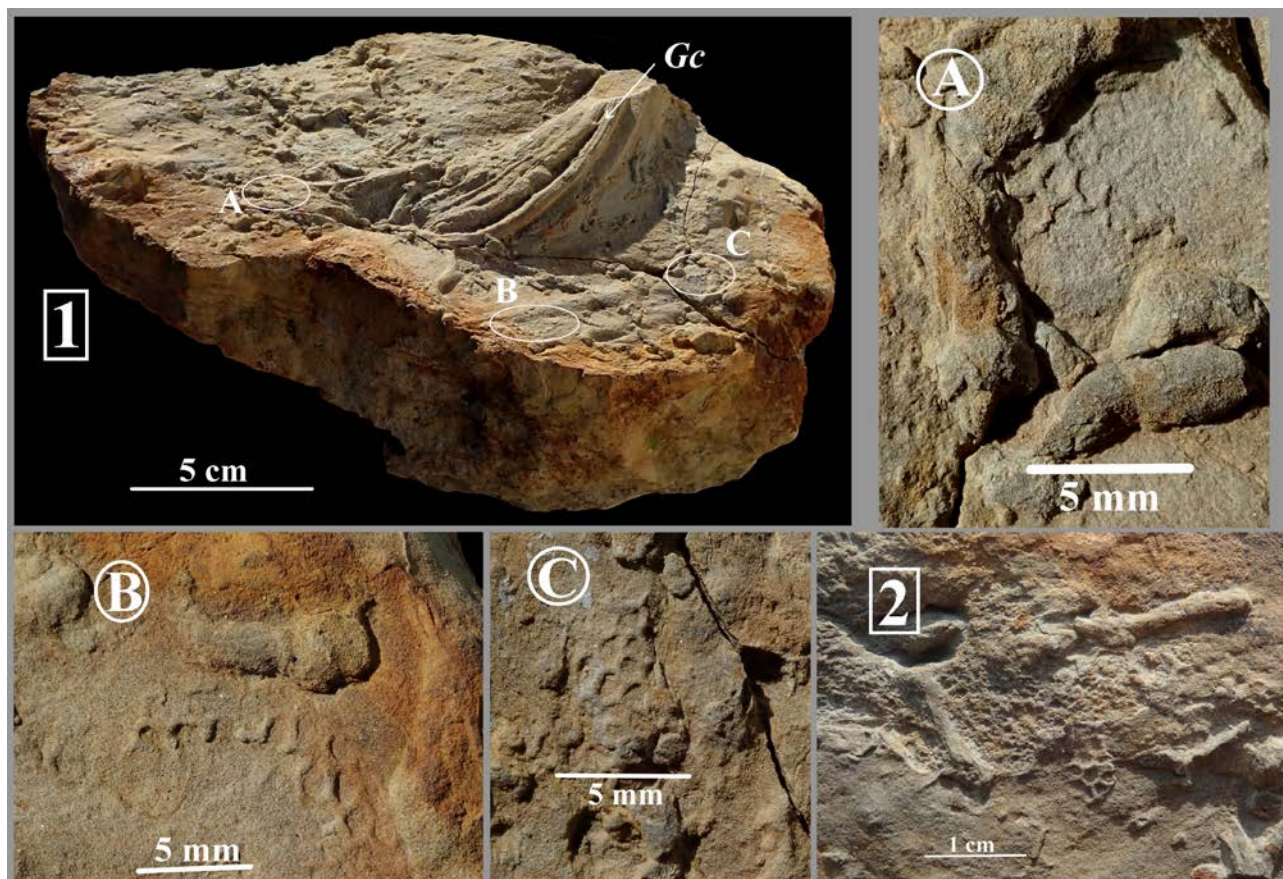


Fig. 8 - *Paleodictyon minimum*, Sacco 1888. **1.** Affleurement 1 (Gc : Groove casts, cependant trace similaire à *Phycodes* Richter 1850), fragment 8 ; **2.** Affleurement 1, fragment 3.

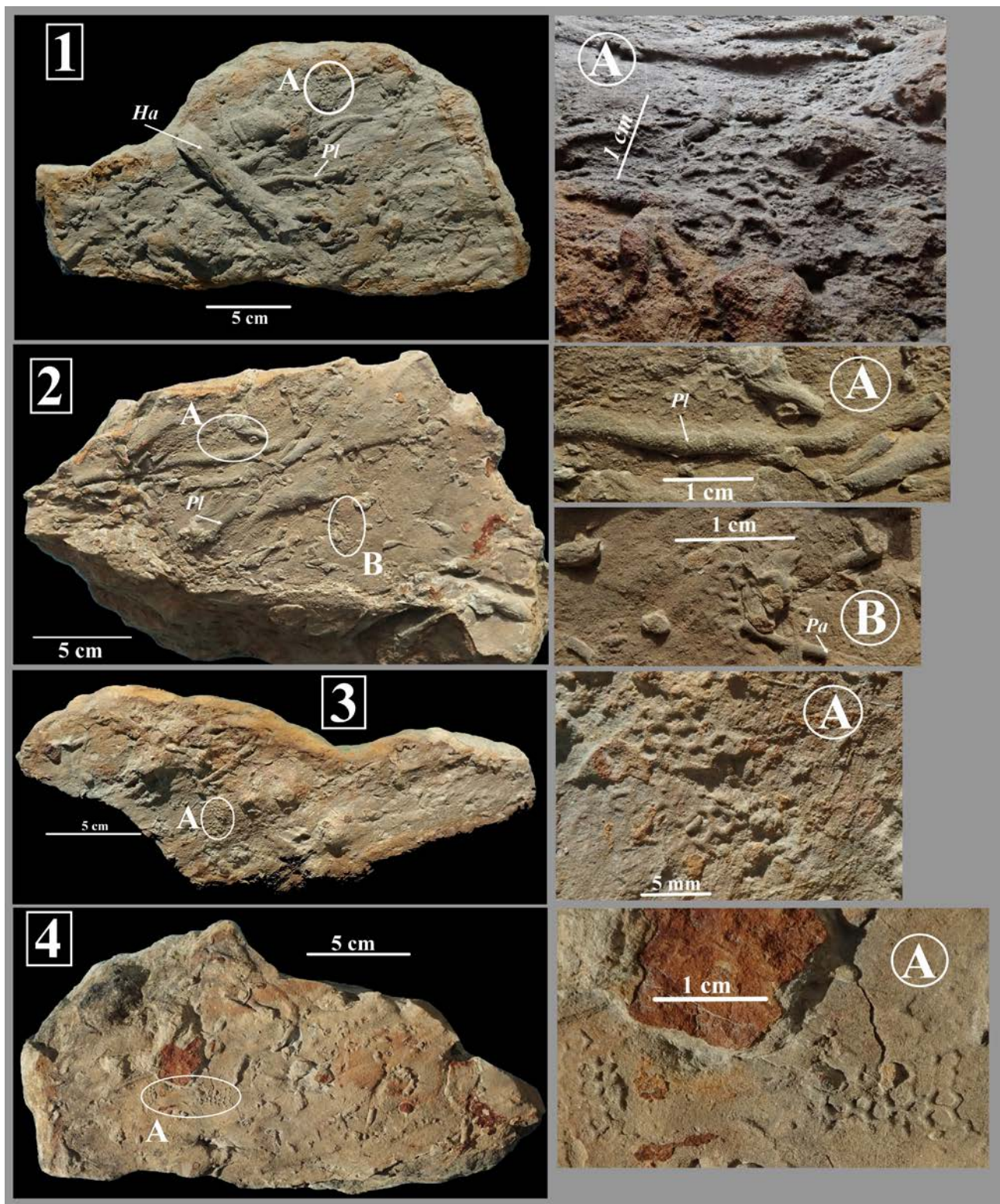


Fig. 9 - *Paleodictyon latum* Vialov & Golev, 1965. **1.** Affleurement 3, fragment 2 ; **2.** Affleurement 3, fragment 1 ; **3.** Affleurement 1, fragment 11 (*Ha* : possible *Halopoa* Torell 1870 ; *Pl* : probable *Planolites* Nicholson 1873 ; *Pa* : Possible *Palaeophycus* Hall 1847).

marines, l'une des composantes la plus caractéristique de l'ichnofaciès dit à *Nereites* (Seilacher 1967, 2007 ; Uchman *et al.* 2004 ; Uchman 2007 ; Wetzel *et al.* 2007 ; Buatois *et al.* 2001, 2009). L'ichnofossile *Paleodictyon* a cependant été également signalé dans de rares dépôts d'eaux peu profondes, estimés entre 50 et 300 m de profondeur dans un affleurement du Trias-Jurassique en

Iran (Fürsich *et al.* 2007), de l'Oxfordien d'Aquitaine (Hantzpergue & Branger 1992) et dans divers dépôts néritiques allant du Cambrien jusqu'au Miocène (Kikuchi 2018 ; Malekzadeh & Wetzel 2020).

À l'Éocène, sa présence n'avait été que rarement signalée, mais la trace est bien présente dans le sud de l'Argentine (Lopez-Cabrera *et al.* 2008 ; Oliviero

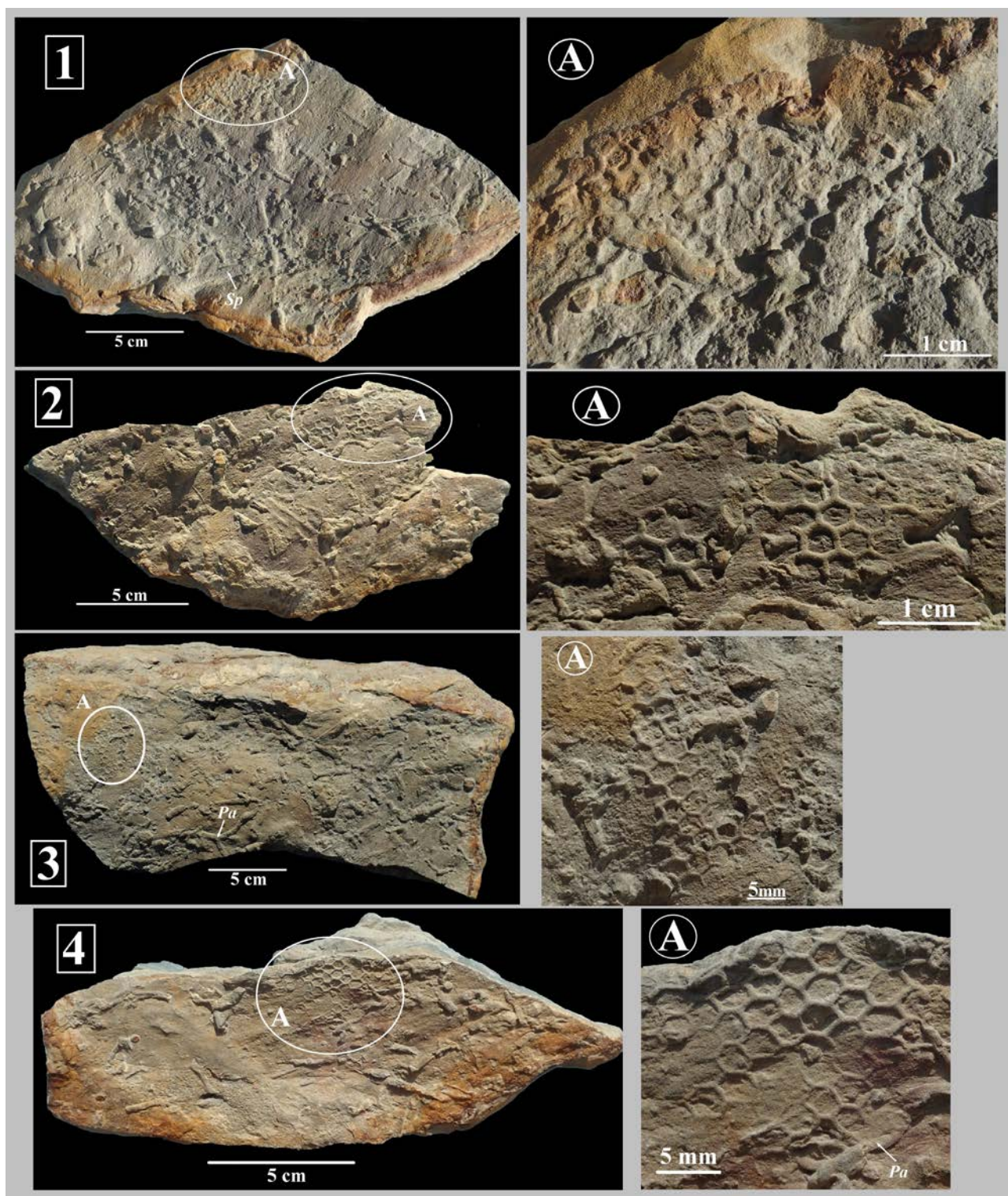


Fig. 10 - *Paleodictyon strozzii* Meneghini, 1850. **1.** Affleurement 1, fragment 2 ; **2.** Affleurement 3, fragment 4 ; **3.** Affleurement 1, fragment 9 ; **4.** Affleurement 1, fragment 3 (*Sp* : *Spongiomorpha* Saporta 1887 ; *Pa* : *Palaeophycus* Hall 1847).

et al. 2010), au Vénézuëla (Macsoy 1967), à Taïwan (Kikuchi 2018), en Turquie (Uchman *et al.* 2004), en Iran (Malekzadeh & Wetzel 2020), en Roumanie (Buatois *et al.* 2001), en Autriche (Seilacher 2007), dans les Pyrénées espagnoles (Llompert-Diaz 1984 ; Uchman 2001, Cummings & Hodgson 2011) et les Corbières (Plaziat 1984).

Des traces similaires, attribuées à *Paleodictyon nodosum* Seilacher 1977, sont également observées dans les mers actuelles les plus profondes, dès 1978 au niveau de la dorsale médio-atlantique entre 3200 et 3700 m de profondeur, et les similitudes morphologiques sont si flagrantes que c'est le nom de l'ichnofossile qui a été repris pour ces traces actuelles (Rona & Merrill

1978 ; Rona *et al.* 2009). Depuis, elle a été identifiée dans tous les océans (Ekdale 1980 ; Przeslawski *et al.* 2012 ; Miguez-Salas *et al.* 2023) et jusqu'à 6440 m de profondeur dans la fosse du Japon (Swinbanks 1982) (**Fig. 5**).

8. Organisme traceur potentiel de *Paleodictyon*

De nombreuses hypothèses ont été formulées, aussi bien en ce qui concerne le traceur potentiel que la classe éthologique de ce dernier, correspondant à son activité comportementale. Meneghini (1850, 1851), créateur de l'ichnoespèce *Paleodictyon strozzii*, soutient une « analogie évidente » avec les thalles de l'algue verte *Hydrodictyon* Roth 1797, mais aussi qu'elle est « de forme similaire » à *Halodictyon*, Kützing 1843. Ce rapprochement est repris plus tard par Sylvestri (1911) et Koriba & Miki (1939), mais aussi par Kushlin (1982) qui précise qu'il peut s'agir de l'empreinte laissée par une algue en lame posée sur le fond.

D'autres auteurs pensent que ces traces pourraient être le fait d'éponges de mer (Van der Marck 1863 ; Ehrlich 2010) auxquelles Van der Marck rattache une ichnoespèce similaire qu'il décrit et figure sous le taxon *Glenodictyum hexagonum*.

Seilacher (1977) propose plusieurs fonctions possibles, comme un piège à nourriture en suspension, ou comme un lieu d'élevage de bactéries, classe éthologique *Agrichnia*, ou encore comme un parcours de recherche de nourriture, l'activité comportementale correspondant aux *Fodinichnia*. Cette dernière hypothèse n'est pas très économe, l'animal étant obligé de repasser plusieurs fois dans une même section, ce qui n'est pas un comportement optimal.

Ces hypothèses ont été largement reprises et admises (par exemple Wetzel 2000, Seilacher 2007, Monaco 2008).

Il faut enfin souligner que, bien que des traces attribuées à *Paleodictyon* aient été observées de nombreuses fois dans les profondeurs bathyales et abyssales des océans actuels et qu'il n'a pas été possible d'identifier leur auteur. Cependant, Rona & Merrill (1978) suggèrent que ces traces actuelles évoquent la forme comprimée d'une éponge siliceuse hexactinellides. Swinbanks (1982) a, en revanche, proposé qu'elles pourraient être associées aux protistes *Xenophyophores*, ce qu'acceptent Rona *et al.* (2003) qui concluent que la structure de tunnel était construite par le corps tabulaire d'un membre endofaunique de *Xenophyophores*, un groupe de foraminifères au comportement endofaunique (Levin 1994), ou encore dans le cadre d'une stratégie d'alimentation (agriculture bactérienne) d'un invertébré benthique inconnu. Pour plus tard envisager que la forme moderne corresponde au corps comprimé d'une éponge Hexactinellide adaptée à un substrat sédimentaire non consolidé de sorte que la forme fossile serait un fossile corporel et non un ichnofossile (Rona *et al.* 2009). L'attribution à un comportement de culture bactérienne

(récolte et piégeage), dont l'auteur est inconnu, paraît bien théorique et interprétatif, il n'y a aucune preuve convaincante pour étayer cette interprétation qui est jugée fortement contestable (Hsieh *et al.* 2019).

Force est de constater que le traceur de cette structure, actuellement sujette à de nombreuses hypothèses contradictoires, reste inconnu. Nous privilégierons toutefois l'hypothèse de Seilacher (1977), considérant *Paleodictyon* comme un ichnofossile.

9. Structures et traces fossiles associées

La base des bancs de grès porte également le moulage de rares *tool marks* et *groove casts* et a été affectée par de nombreux terriers et galeries surtout horizontaux, quelque peu déformés par l'action érosive du courant et s'enfonçant rarement et peu dans la vase sous-jacente. Ceux-ci sont représentés principalement par *Planolites* Nicholson 1873, *Ophiomorpha nodosa* Lundgren 1891 et *Spongiomorpha* Saporta 1887 (**Fig. 11 à 13**).

10. Conclusion

Dans l'Ilerdien moyen du sud du Minervois, les traces de *Paleodictyon* sont très fragmentaires, peut-être parce que l'érosion subie par le fond vaseux avant le dépôt soudain du sable a été inégale comme le montre les rares rainures de *tool marks* et *groove casts* qui ont affecté cette surface façonnée probablement par un courant de tempête. Ainsi les *Paleodictyon* occupent seulement une partie des petites surfaces non affectées par les bioturbations des terriers principalement par *Planolites* Nicholson 1873, *Ophiomorpha nodosa* Lundgren 1891 et *Spongiomorpha* Saporta 1887, qui remanient le sable (**Fig. 11 à 13**).

Les nombreux spécimens de *Paleodictyon* qui ont été observés dans les quatre affleurements d'un site de l'Ilerdien moyen (Yprésien supérieur) se sont développés dans un paléoenvironnement proche de l'axe du Bassin de Carcassonne, dans la zone où dominait la sédimentation de vase terrigène subtidale, en position distale par rapport aux apports deltaïques sableux pyrénéens, mais à une profondeur qui n'a guère dû excéder 100 m si on en juge par le faciès à crinoïdes qui lui fait suite plus à l'ouest (Roux *et al.* 2021). Les réseaux à *Paleodictyon* se sont développés sur un sol vaseux, dont l'absence de peuplement fossilisable suggère qu'il appartenait à un milieu particulièrement pauvre en nutriments. Le confinement de ce fond du golfe nord-pyrénéen s'approchant des conditions de milieu défavorables de certaines parties des grands fonds océaniques.

Paleodictyon qui a été considéré comme un des ichnofossiles les plus typiques des zones les plus profondes, bathyales et abyssales, caractérisées par l'ichnofaciès à *Nereites* (Seilacher, 1967), s'est donc développé aussi dans la zone subtidale, où les types

de terriers horizontaux associés sont typiques de l'ichnofaciès à *Cruziana* (Seilacher 1967) associé à des environnements marins peu profonds.

L'extrême sud du Minervois, où la présence de cet ichnofossile est maintenant bien documentée, contribue donc à la démonstration de sa dépendance à d'autres facteurs environnementaux que ceux des grandes profondeurs océaniques, comme à ceux des milieux dont le confinement réduit, localement et /ou temporairement, les possibilités de développement des organismes hétérotrophes.

Remerciements : Merci à Jean-Claude Plaziat pour son aide à la rédaction de ce document et pour les nombreux échanges sur le sujet et les corrections proposées tout au long de l'étude.

Merci à Dirk Knaust, Equinor Stavanger (Norvège) et Alfred Uchman, Jagiellonian University, Kraków (Pologne) pour leur aide à la détermination des traces fossiles associées.

A Daniel Vizcaïno pour la relecture attentive du manuscrit et à Philippe Fauré pour les corrections et les suggestions de modifications de plan et de rédaction.

Références

- Archer A.W. & Maples C.G. (1984) - Trace-fossil distribution across a marine-to-nonmarine gradient in the Pennsylvanian of southwestern Indiana. *Journal of Paleontology*, 58 (2) : 448-466.
- Baucon A. (2010) - Da Vinci's Paleodictyon: the fractal beauty of traces. *Acta Geologica Polonica*, Warszawa, 60 (1) : 3-17.
- Billings E. (1862) - New species of fossils from different parts of the Lower, Middle, and Upper Silurian rocks of Canada. *Palaeozoic Fossils, geology survey of canada*, 1 : 96-168.
- Buatois L.A., Mangano M.G. & Sylvester Z. (2001) - A diverse deep marine ichnofauna from the Eocene Tarcau Sandstone of the Eastern Carpathians, Romania. *Ichnos*, 8 : 23-62.
- Buatois L.A., Mangano M.G., Brussa E.D., Benedetto J.L. & Pompei J.F. (2009) - The changing face of the deep: Colonization of the Early Ordovician deep-sea floor, Puna, northwest Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 280 : 291-299.
- Chamberlain C.K. (1971) - Morphology and ethology of trace fossils from the Ouachita Mountains, southeast Oklahoma. *Journal of Paleontology*, (45) : 212-246.
- Crimes T.P. & Crossley J.D. (1991) - A diverse ichnofauna from Silurian flysch of the Aberystwyth Grits Formation, Wales. *Geological Journal*, 26 : 27-64.
- Crimes T.P., Garcia Hidalgo J.F. & Poire D.G. (1992) - Trace fossils from Arenig flysch sediments of Eire and their bearing on the early colonisation of the deep seas. *Ichnos*, 2 : 61-77.
- Cummings J.P. & Hodgson D.H. (2011) - Assessing controls on the distribution of ichnotaxa in submarine fan environments, the Basque Basin, Northern Spain. *Sedimentary Geology*, 239 : 162-187.
- Ehrlich H. (2010) - Paleodictyon Honeycomb Structure in Biological Materials of Marine Origin : Invertebrates. *Springer Netherlands* : 81-85.
- Ekdale A.A. (1980) - Graphoglyptid burrows in modern

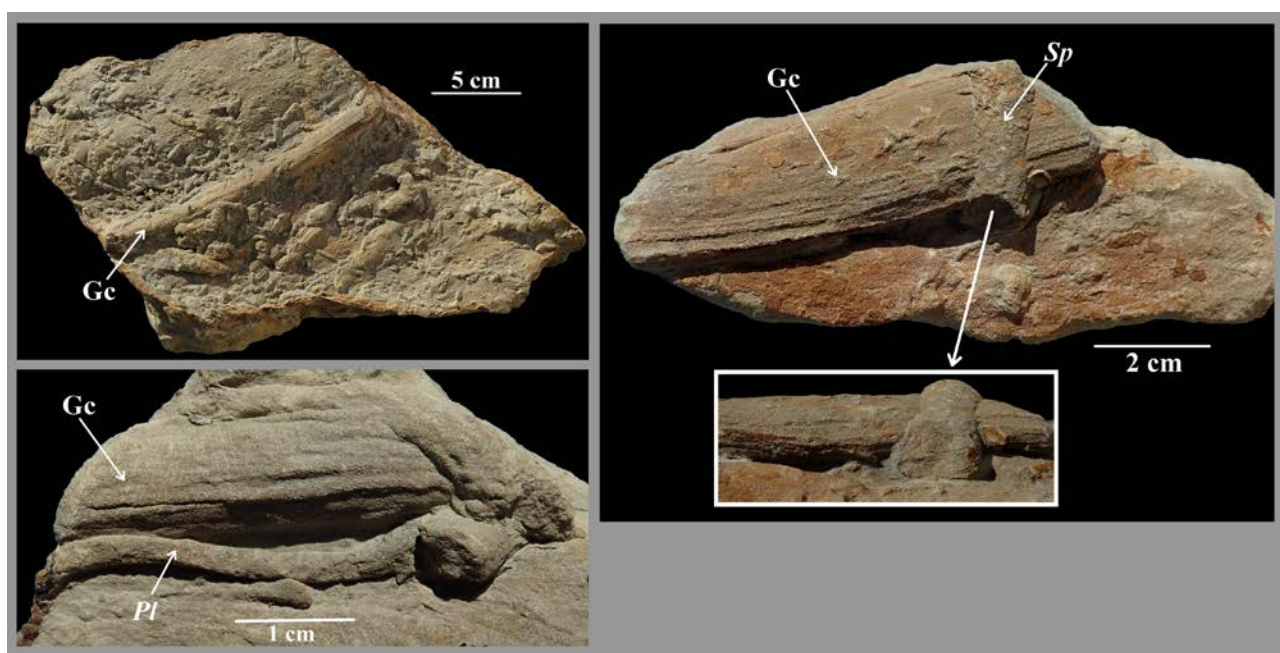


Fig. 11 – Groove casts, moulages de rainures qui se forment lorsque des écoulements à grande vitesse (par exemple, la tempestite ou la turbidite) créent un motif sur un lit sous-jacent (Gc : Groove casts ; Sp : *Spongeliomorpha* Saporta 1887 ; Pl : *Planolites beverleyensis* Billings 1862).

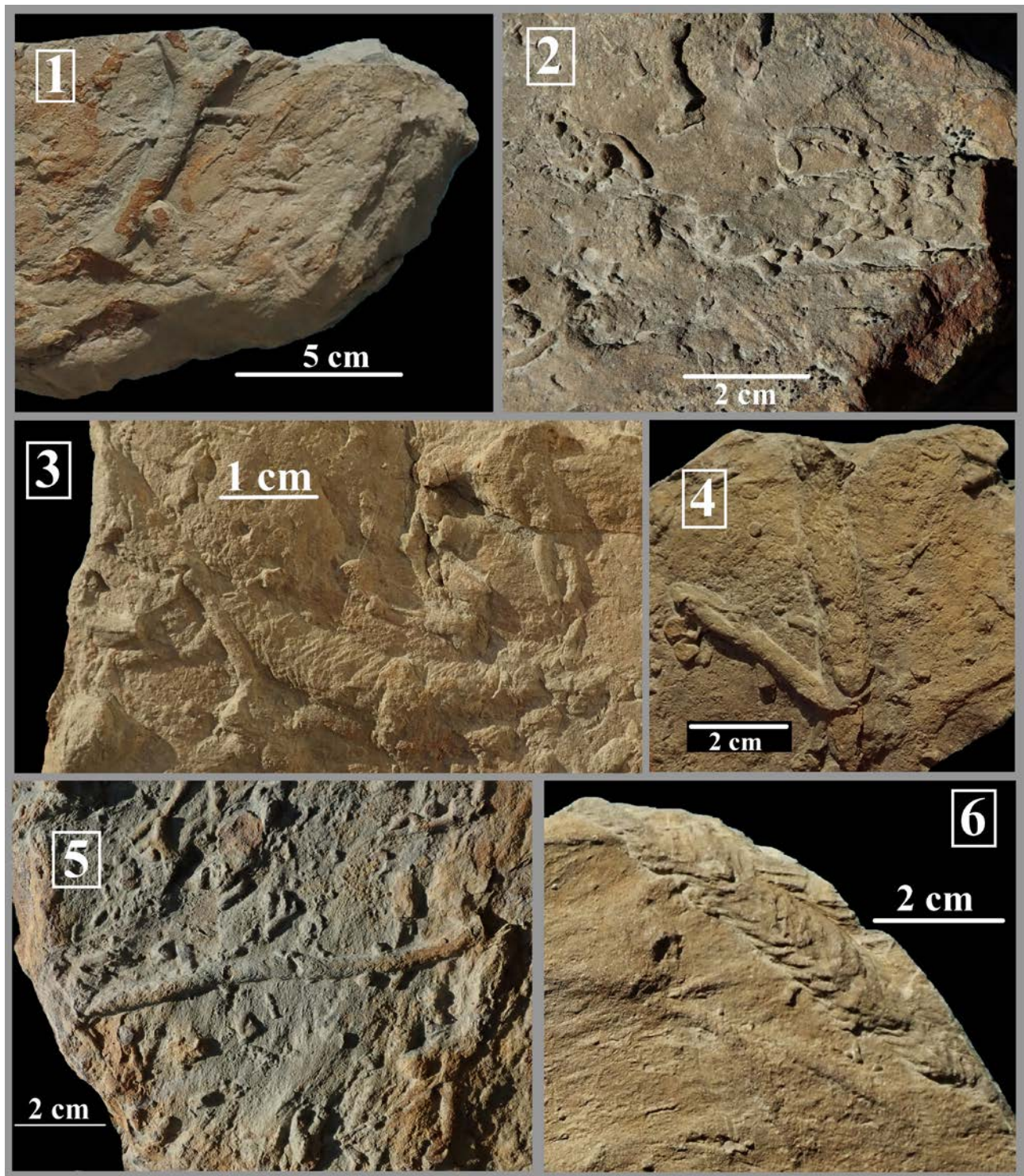


Fig. 12 – Différents types de terriers associés à *Paleodictyon* : **1.** *Ophiomorpha rudis* (Książkiewicz 1977) ; **2.** *Ophiomorpha nodosa* Lundgren 1891 ; **3 et 4.** *Spongiomorpha oraviense* Książkiewicz 1977 ; **5.** *Spongiomorpha* Saporta 1887 ; **6.** *Protovirgularia* M'Coy 1850.

deep-sea sediment. *Science*, 207 : 304-306.

Fuchs T. (1895) - Studien über Fucoiden und Hieroglyphen. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, Vienne, 62 : 369-448.

Fürsich F.T., Taheri J., & Wilmsen M. (2007) - New occurrences of the trace fossil *Paleodictyon* in shallow marine environments: examples from the Triassic-Jurassic of Iran. *Palaaios*, 22 : 408-416.

Hall, J. (1847) - Palaeontology of New York. Vol. 1. Containing descriptions of the organic remains of the lower division of the New York System. Albany, C. Van Benthuysen, 338 p.

Hantzpergue P. & Branger P. (1992) - The ichnogenus *Paleodictyon* in the Upper Cretaceous Oxfordian neritic formations of northern Aquitaine. *Geobios*, 25 : 195-205.

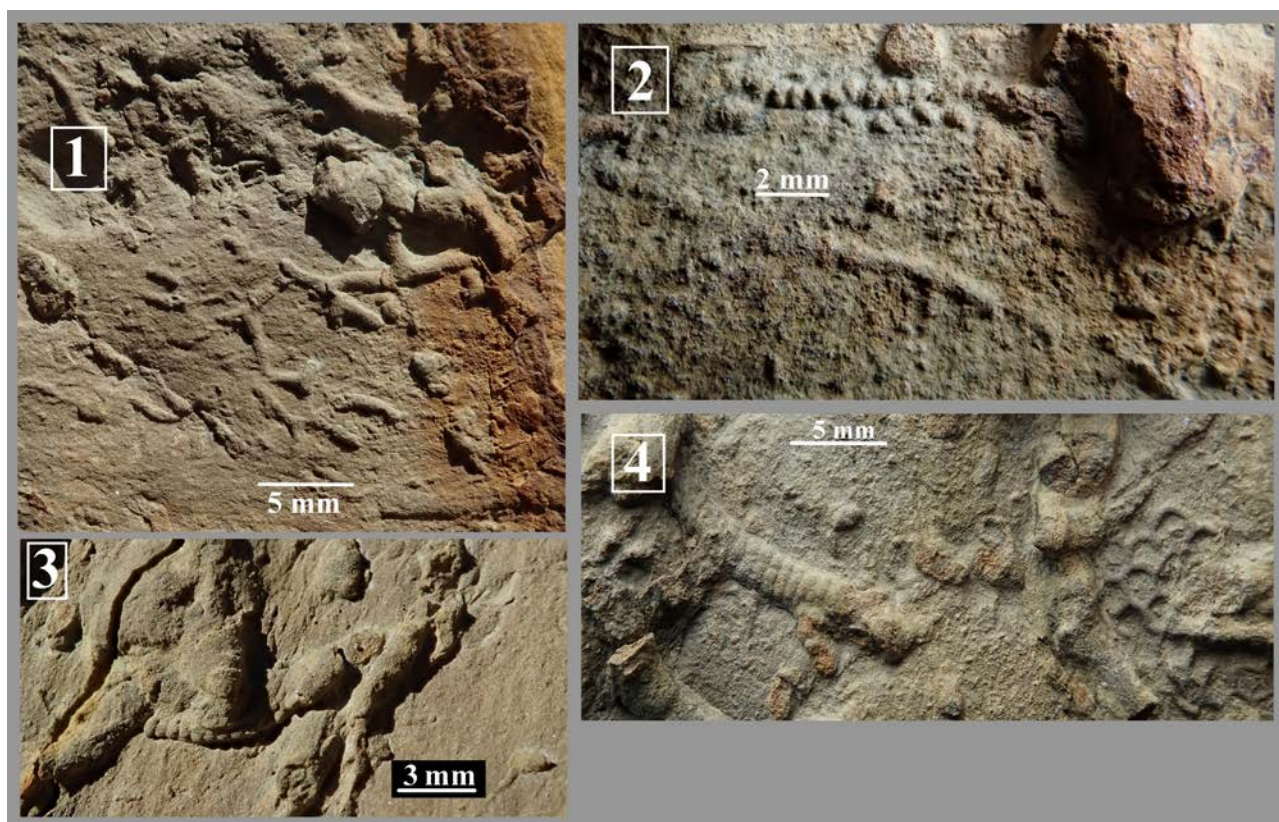


Fig. 13 – 1. Possible *Protopaleodictyon* Książkiewicz, 1958 ; 2. Ressemblance avec *Protovirgularia dichotoma* M'Coy 1850 ou possible *Helicodromites (Helicorhaphé) tortilis* (Książkiewicz 1970) ; 3. Non déterminée, la trace est similaire à celle de *Helicodromites helix* Uchman & Rattazi 2023, mais elle est beaucoup plus petite ; 4. Possible *Ophiomorpha annulata* Książkiewicz, 1977.

- Hsieh S., Schassburger A. & Plotnick R.E. (2019) – The modern and fossil record of farming behavior. *Paleobiology*, 45 (3) : 395-404.
- Jasin B. & Firdaus M.S. (2019) - Some deep-marine ichnofossils from Labuan and Klias Peninsula, west of Sabah. *Bulletin of the Geological Society of Malaysia*, 67 : 47-51.
- Kikuchi K. 2018 - The occurrence of Paleodictyon in shallow-marine deposits of the Upper Cretaceous Mikasa Formation, Hokkaido Island, northern Japan : Implications for spatiotemporal variation of the Nereites ichnofacies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 503 : 81-89.
- Koriba K. & Miki S. (1939) - On Palaeodictyon and fossil Hydrodictyon in Jubilee Publication in the Commemoration of Professor H. Yabe, M.I.A. Sixtieth Birthday. *Geological Survey of Japan*, 1 : 55-68.
- Książkiewicz M. (1958) - Stratigraphy of the Magura Series in the Sredni Beskid (carpathians.). *Biuletyn Instytutu Geologicznego*, 153 : 43-96.
- Książkiewicz M., 1970 - Observations on the ichnofauna of the Polish Carpathians. *Geological Journal*, Special Issue, 3 : 283-322.
- Książkiewicz M. (1977) - Trace fossils in the flysch of the Polish Carpathians. *Palaeontologica Polonica*, 36 : 1-208.
- Kushlin B.K. (1982) - On the algal nature of *Paleodictyon*. *International Geology Review*, 24 : 269-278.
- Kützing F.T. (1843) - *Phycologia generalis oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange*. Mit 80 farbig gedruckten Tafeln, gezeichnet und gravirt vom Verfasser. pp. [part 1] : [i]-xxxii, [1]-142, [part 2 :] 143-458, 1, err.], pls 1-80. Leipzig : F.A. Brockhaus.
- Levin L.A. (1994) - Paleoecology and Ecology of Xenophyophores. *Palaios*, 9 : 32-41.
- Llompart Diaz C. (1984) - Presencia de *Paleodictyon* en sedimentos someros del Eoceno superior prepirenaico. *Congreso Espanol de Geologia*, 1 : 443-449.
- López Cabrera M. I., Olivero E., Carmona N. & Ponce J. J. (2008) - Cenozoic trace fossils of the Cruziana, Zoophycos and Nereites ichnofacies from the Fuegian Andes, Argentina. *Ameghiniana*, 45 (2) : 377-392.
- Lundgren B. (1891) - Studier öfver fossilförande Iösa block. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar*, 13 : 111-121.
- Macotay O. (1967) - Huellas problematicas y su valor paleoecologico en Venezuela. *GEOS Revista Venezolana de Ciencias de la Tierra*, 16 : 779.
- Malekzadeh M. & Wetzel A. (2020) – *Paleodictyon* in shallow-marine settings – an evaluation based on eocene examples from Iran. *Palaios*, 35 : 377-390.
- Martinez A. (2022) - Pistes d'oiseaux et autres traces

- fossiles de l'Éocène des Corbières. Ichnologie d'un rivage dans les grès du sommet de l'Ilerdien (Yprésien), communes de Moux et Fontcouverte (Aude). *Bulletin de la Société d'études scientifiques de l'Aude*, CXXII : 5-30.
- Martinez A. (2024) - Piste fossile d'un invertébré énigmatique sur le rivage marin languedocien du début de l'Éocène (est du Déroit de Carcassonne, Aude, France). Étude critique de l'ichnoespèce *Protovirgularia dichotoma*. *Carnets natures*, 11 : 49-58 <https://carnetsnatures.fr/volume11/protovirgularia-alain-martinez.pdf>
- McCann T. & Pickerill R.K. (1988) - Flysch trace fossils from the Cretaceous Kodiak Formation of Alaska. *Journal of Paleontology*, 62 (3) : 330-348.
- M'Coy F. (1850) - On some new genera and species of Silurian Radiata in the collection of the University of Cambridge. *The Annals and Magazine of Natural History*, Seconde Série, volume 6, London: 270-290.
- Meneghini G. G. (1850) In Salvi, P. and Meneghini, G. G. - Osservazioni stratigrafiche e paleontologiche concernenti la geologia della Toscana e dei paesi limitrofi. In Murchison, R. (ed.), *Memoria sulla struttura geologica delle Alpi degli Apennini e dei Carpazi: Stenogramma*, Firenze : 246-528.
- Meneghini G. G. (1851) In Savi P. et Meneghini G.G. - Osservazioni stratigrafiche e paleontologiche concernenti la geologia della Toscana e dei paesi limitrofi. *Appendix to Murchison : Memoria sulla Struttura Geologica delle Alpi*. Firenze. 246 p.
- Metz R. (2012) - The Trace Fossil *Paleodictyon* within The Cruziana Ichnofacies: First Record from The Devonian in Pennsylvania. *Ichnos: An International Journal for Plant and Animal Traces*, 19 (4) : 190-193.
- Miguez-Salas O., Rodríguez-Tovar F.J., Ekdale A.A. Kaiser S., Brandt A. & Gooday A.J. (2023) - Northernmost (Subarctic) and deepest record of *Paleodictyon*: paleoecological and biological implications. *Sci Rep*, 13 (7181) <https://www.nature.com/articles/s41598-023-34050-w>.
- Monaco P. (2008) - Taphonomic Features of *Paleodictyon* and Other Graphoglyptid Trace Fossils in Oligo-Miocene Thin-Bedded Turbidites, Northern Apennines, Italy. *Palaios*, 23 : 667-682.
- Morgan A., Henderson C.M., & Pratt B.R. (2019) - A giant Protopalaeodictyon from the middle Cambrian of western Canada. *Ichnos*, 26 : 216-223.
- Nicholson H. A. (1873) - Contributions to the study of the errant Annelides of the older Paleozoic rocks. *Proceedings of the Royal Society of London*, 21 : 288-290.
- Olivero E.B., Lopez-Cabrera M.I., Malumian N. & Torres Carbonell P.J. (2010) - Eocene graphoglyptids from shallow-marine, high-energy, organic-rich, and bioturbated turbidites Fuegian Andes, Argentina. *Acta Geologica Polonica*, 60 : 77-91.
- Peruzzi D.G. (1880) - Osservazioni sui generi *Paleodictyon* e *Paleomeandron* dei terreni Cretacei ed Eocenici dell'Appennino Sett. E centrale. *Società Toscana di Scienze Naturali : Pisa*, 5. 395 p.
- Pickerill R.K. (1990) - Non marine *Paleodictyon* from the Carboniferous Albert Formation of southern New Brunswick. *Atlantic Geology*, 26 : 157-163.
- Plaziat J.-C. (1981) - Late Cretaceous to late Eocene palaeogeographic evolution of Southwest Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 36 : 263-320.
- Plaziat J.-C. (1984) - Le Domaine pyrénéen de la fin du Crétacé à la fin de l'Éocène. Stratigraphie, paléoenvironnements et évolution géographique, Thèse inédite Orsay, n°2885, 3 vol. 1362 p.
- Prave A. R., Duke W. L. & Slattery W. (1996) - A depositional model for storm and tide-influenced prograding siliciclastic shorelines from the Middle Devonian of the central Appalachian foreland basin, USA. *Sedimentology*, 43 : 611-629.
- Przeslawski R., Dundas K., Radke L., Anderson TJ (2012) - Deep-sea Lebensspuren of the Australian continental margins. Deep Sea Research Part I. *Oceanographic Research Papers*, 65 : 26-35.
- Richter R. (1850) - Aus der thuringischen Grauwacke. *Deutsche Geologische Gesellschaft, Zeitschrift*, 2 : 198-206.
- Rona P.A. & Merrill G.F. (1978) - A benthic invertebrate from the mid-Atlantic ridge. *Bulletin of Marine Science*, 28 : 371-375.
- Rona P.A., Seilacher A., Luginsland H., Seilacher E., de Vargas C., Vetriani C., Bernhard J.M., Sherrell R.M., Grassle J.F., Low S. & Lutz R.A. (2003) - *Paleodictyon*, a living fossil on the deepsea floor. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 84 (16) (Fall Meeting, Supplement, Abstract OS32A-0241).
- Rona P.A., Seilacher A., de Vargas C., Gooday A.D., Bernhard J.M., Bowser S., Vetriani C., Wirsén C.O., Mullineaux L., Sherrell R., Grassle J.F., Low S. & Lutz R.A. (2009) - *Paleodictyon nodosum* ; A living fossil on the deep-sea floor. *Deep-Sea Research II*, 56 : 1700-1712.
- Roth A.W. (1797) - *Catalecta botanica* quibus plantae novae et minus cognitae describuntur atque illustrantur. Fasciculus secundus cum tabulis aeneis. IX. pp. [i-x], [i]-258, [1-2, add.], [1-2 index icon.], [1-5, index, 6-7 err., 8 note], IX pls. Lipsiae [Leipzig]: in Bibliopolio Io. Fr. Gleditschiano.
- Roux M., Martinez A. & Vizcaíno D. (2021) - A diverse crinoid fauna (Echinodermata, Crinoidea) from the Lower Eocene of the Gulf of Languedoc (Corbières, Aude, southern France). *Zootaxa* 4963 (2) : 201-242.
- Rütters S. & McCann T. (2018) - The ichnoassemblages of the Abad Member (Tortonian–Messinian), Vera Basin, SE Spain : implications for the regional tectonic and palaeogeographical evolution. *Geological Magazine*, 155 (6) : 1277-1304.
- Sacco F. (1888) - Note di paleoicnologia italiana. *Atti Società Italiana Scienze Naturali*, 31 : 151-92.

- Saporta G. (1887) - Nouveaux documents relatifs aux organismes problematiques des anciennes mers. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 15 : 286-302.
- Seilacher A. (1967) - Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology*, 5 : 413-428.
- Seilacher A. (1977) - Pattern analysis of Paleodictyon and related trace fossils. In Crimes, T.P. & Harper, J.C. (eds) : Trace Fossils 2. *Geological Journal*, Special Issue 9 : 289-334.
- Seilacher A. (2007) - Trace fossil analysis, Chapter XI. Deepsea Farmers, Plate 55 Paleodictyon, *Springer-Verlag*, Berlin, Heidelberg : 156-158.
- Seserman A., Mare S. & Loghin S. (2023) - Paleodictyon assemblage from Frasin, Suceava County (Eastern Carpathians, Romania). *Carpathian Journal of Earth and Environmental Sciences*, 18 (1) : 105-113.
- Silverstri A. (1911) – Sulla vera natura dei Paleodictyon. *Bollettino Società Geologica Italiana*, 30 : 85-107.
- Swinbanks D.D. (1982) : Paleodictyon; the traces of infaunal xenophyophores? *Science*, 218 : 47-49.
- Torell O. M. (1870) - Petrifacta Suecana Formationis Cambricae. *Lunds Universitet, Arsskrift*, 6 (2/8) : 1-14.
- Uchman A. (1995) - Taxonomy and palaeoecology of flysch trace fossils: The Marnoso-arenacea Formation and associated facies (Miocene, Northern Apennines, Italy). *Beringeria*, 15 : 1-115.
- Uchman A. (1998) - Taxonomy and ethology of flysch trace fossils: revision of the Marian Książkiewicz collection and studies of complementary material. *Annales Société Géologique Polonaise*, 68 : 105-218.
- Uchman A. (2001) – Eocene flysch trace fossils from Hecho Group of the Pyrenees, northern Spain. *Beringeria*, 28 : 3-41.
- Uchman A. (2003) -Trends in diversity, frequency and complexity of graphoglyptid trace fossils: evolutionary and palaeoenvironmental aspects. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 192 : 123-142.
- Uchman A. (2007) - Deep-sea ichnology: development of major concepts. In: Miller, W. III (Ed.), *Trace fossils: concepts, problems, prospects*, Elsevier : 248-267.
- Uchman A., Janbu N. E. & Nemec W. (2004) - Trace fossils in the Cretaceous-Eocene flysch of the Sinop-Boyabat Basin, central Pontides, Turkey. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 74 : 197-235.
- Uchman A. & Rattazzi B. (2023) - Cork screw-like horizontal trace fossils with a focus on a new ichnospecies of *Helicodromites* from the Oligocene Molare Formation of NW Italy. *Geological Quarterly* : 67-22.
- Van der Marck W. (1863) - Neue Beiträge zur Kenntnis der fossilen Fische und anderer Thierreste aus der jüngsten Kreide Westfalens, sowie Aufzählung sämtlicher seither in der westfälischen Kreide aufgefundenen Fischreste. *Palaeontographica*, 22 : 55-74.
- Vialov O. S. & Golev B. T. (1965) - O drobnom podrazdielni gruppy Paleodictyonidae. (In Russian only). *Byulletin Moskovskovo Obshchestva Ispityvaniya Prirody, Otdiel Geologii*, 40 : 93-114.
- Wanner J. (1949) - Lebensspuren aus der Obertrias von Seran (Molukken) und den Alpen. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 42 : 183-195.
- Wetzel A (2000) - Giant Paleodictyon in Eocene flysch. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 160 :171-178.
- Wetzel, A., Blechschmidt, I., Uchman, A., Matter, A. (2007) - A highly diverse ichnofabric in Late Triassic deep-sea fan deposits of Oman. *Palaaios*, 22 : 567-576.

Furileusaurian osteological characters in *Genusaurus sisteronis* Accarie *et al.*, 1995, an abelisaurid dinosaur from the Albian (Lower Cretaceous) of south-eastern France

Eric Buffetaut¹

Abstract

A revision of the type material of *Genusaurus sisteronis*, from the Albian of Bevens in south-eastern France, confirms that it belongs to the family Abelisauridae. Several osteological characters (6 fused sacral vertebrae, thickened dorsal rim of the fused neurapophyses of the sacral vertebrae, straight dorsal margin of the ilium, hatchet-shaped cnemial crest of the tibia) indicate that it should be placed within Furileusauria, a derived clade of Abelisauridae. The dinosaur from Bevens is the earliest known furileusaurian. The evolutionary and biogeographical implications of the presence of Furileusauria in Europe as early as the Albian are discussed. Two distinct lineages of abelisaurids, Furileusauria and Majungasaurinae, appear to have been present in Europe during the Cretaceous, but whether they co-existed is uncertain.

Key words : Dinosauria, Theropoda, Abelisauridae, Furileusauria, Europe, Cretaceous, *Genusaurus*.

Caractères ostéologiques furileusauriens chez *Genusaurus sisteronis* Accarie *et al.*, 1995, dinosaure abelisauridé de l'Albien (Crétacé inférieur) du Sud-Est de la France

Résumé

Une révision du matériel type de *Genusaurus sisteronis*, de l'Albien de Bevens, dans le Sud-Est de la France, confirme qu'il appartient à la famille des Abelisauridae. Plusieurs caractères ostéologiques (6 vertèbres sacrées fusionnées, bord dorsal épaissi des neurapophyses fusionnées des vertèbres sacrées, bord dorsal de l'ilion rectiligne, crête cnémiale du tibia en forme de hache) indiquent qu'il faut le placer parmi les Furileusauria, un clade dérivé d'Abelisauridae. Le dinosaure de Bevens est le plus ancien furileusaurien connu. Les implications évolutives et biogéographiques de la présence de Furileusauria en Europe dès l'Albien sont discutées. Deux lignées distinctes d'Abelisauridae, Furileusauria et Majungasaurinae, semblent avoir été présentes en Europe au Crétacé, mais il n'est pas certain qu'elles aient coexisté.

Mots-clés : Dinosauria, Theropoda, Abelisauridae, Furileusauria, Europe, Crétacé, *Genusaurus*.

1. Introduction

Genusaurus sisteronis was described by Accarie *et al.* (1995a) on the basis of vertebral, pelvic and hind limb elements from marine deposits of middle Albian age in the Alpes de Haute-Provence in south-eastern France. While Accarie *et al.* (1995a) originally referred the specimen to Ceratosauria and claimed that it was the first occurrence of the "ceratosaurian lineage" from the Cretaceous, Buffetaut & Le Loeuff (1995) interpreted it as an abelisaurid, a conclusion questioned by Accarie *et al.* (1995b), who claimed that the family Abelisauridae was a poorly defined group. Since then, various interpretations have been put forward for *Genusaurus sisteronis*, although it has frequently been placed among the Abelisauroidae. Following a re-examination of the type specimen, the present paper discusses several of

its osteological features which suggest that *Genusaurus sisteronis* is probably an early representative of the abelisaurid clade Furileusauria.

2. Geographical and geological setting

The type specimen of *Genusaurus sisteronis* is kept at the Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) in Paris, under collection number Bev.1. It was discovered in the course of geological mapping in 1984, at Bevens, near the city of Sisteron, in the department of Alpes de Haute-Provence, in south-eastern France (see map in Accarie *et al.*, 1995a). The geological setting of the specimen was described in great detail by Accarie *et al.* (1995a). The bones were found in a middle Albian detritic sandy and clayey bed containing abundant oyster shells as well as shark teeth, wood remains, palynomorphs and

1. CNRS, UMR 8538, Laboratoire de Géologie, École Normale Supérieure, PSL Research University, 24 rue Lhomond, 75231 Paris Cedex 05, France, eric.buffetaut@sfr.fr



dinoflagellates. The specimen was interpreted as the remains of a floating carcass originating from a nearby emergent area.

3. History of previous research

Accarie *et al.* (1995a) considered *Genusaurus sisteronis* as a ceratosaur and claimed it was the first occurrence of the ceratosaurian lineage from the Cretaceous. While accepting the ceratosaurian affinities of the taxon, Buffetaut & Le Loeuff (1995) concluded that it could be referred to the family Abelisauridae on the basis of various characters, including the straight dorsal margin of the ilium and the shape of the cnemial crest of the tibia, and pointed out that it could not be considered as the first discovery of a Cretaceous ceratosaur. Accarie *et al.* (1995b) did not agree with this interpretation and claimed that *Genusaurus sisteronis* was closer to Triassic and Early Cretaceous ceratosaurs, while considering Abelisauridae, as defined by Bonaparte (1991), as an unacceptable «catch-all» group.

Subsequently, *Genusaurus sisteronis* received various interpretations. Allain & Pereda-Suberbiola (2003) considered that it could be a noosaurid. The life reconstruction by Michel Fontaine they published (Allain & Pereda-Suberbiola, 2003, fig. 1E) shows a very gracile, rather coelophysoid-like dinosaur and is probably inaccurate. In their comprehensive review of the Ceratosauria, Carrano & Sampson (2008) placed it among the Noosauridae, an interpretation shared by Wang *et al.* (2017) and Delcourt (2018). Tortosa *et al.* (2014) considered it as a rather basal abelisaurid, a conclusion also reached by Baiano *et al.* (2021). Filippi *et al.* (2016) placed it as the sister-group of *Arcovenator*

among Majungasaurinae, an interpretation followed by Gianechini *et al.* (2021). A different interpretation was proposed by Juárez-Valieri & Fiorelli (2004), who placed *Genusaurus* among the Carnosaurinae, considered as the most derived abelisaurid clade, on the basis of its hatchet-shaped cnemial crest. This interpretation was followed by Ezcurra & Agnolin (2012). Despite differences concerning its exact position among the Abelisauridae, it appears that in most recent papers, *Genusaurus* is considered as belonging to that family, as initially suggested by Buffetaut & Le Loeuff (1995).

In order to better assess the position of *Genusaurus* among Abelisauridae, the type specimen of *G. sisteronis* has been re-examined. Significant osteological characters are listed below.

4. Material and methods

As noted by Accarie *et al.* (1995a), the type specimen of *Genusaurus sisteronis* is a partial skeleton consisting of vertebral centra, parts of the pelvis (left ilium and incomplete left pubis) and hindlimb elements (left femur, incomplete left tibia and fibula, one tarsal). An element not listed by Accarie *et al.* (1995a) is an elongate and laterally flattened bony bar apparently formed by the fused neuropophyses of the sacral vertebrae (Fig. 1).

Seven vertebral centra were identified as belonging to dorsal vertebrae by Accarie *et al.* (1995a). The examined material in fact consists of several mostly broken centra that are long, low and strongly constricted in their middle part, giving them a hourglass-like shape (Fig. 2). They may be caudal rather than dorsal centra, although facets for chevron bones cannot be clearly seen ; however, as noted by Erickson *et al.* (2005), in

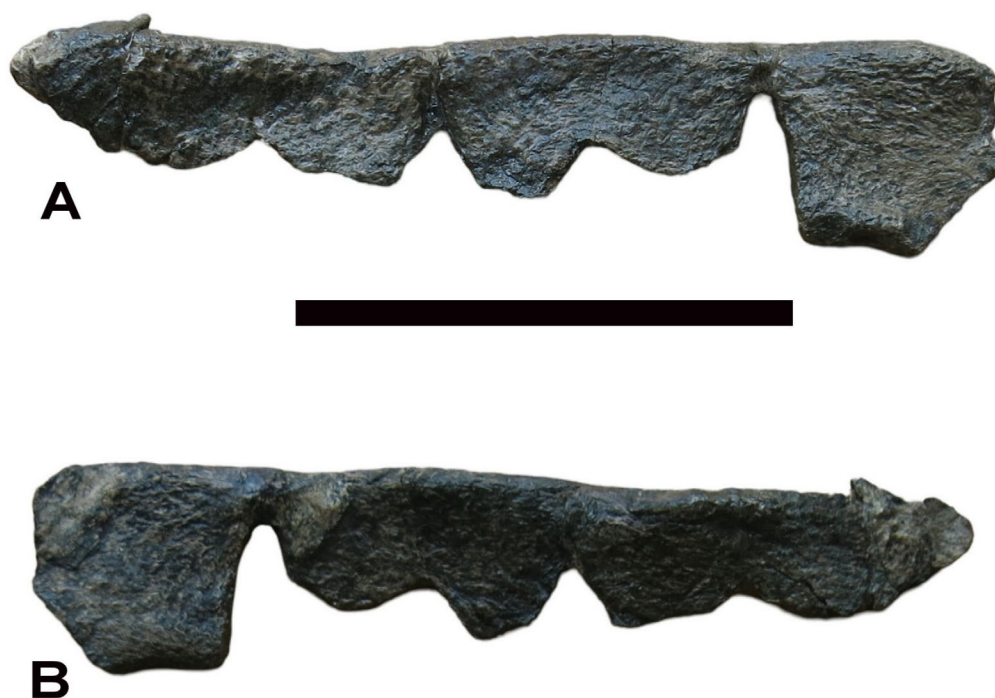


Fig. 1 - *Genusaurus sisteronis*, holotype (MNHN Bev.1). Fused neural arches of sacral vertebrae, showing thickening of the dorsal edge, in left (A) and right (B) lateral views. Scale bar : 5 cm.



Fig. 2 - *Genusaurus sisteronis*, holotype (MNHN Bev.1). Fragmentary vertebral centra, probably from caudal vertebrae, showing lack of fusion with the neural arches. Scale bar : 5 cm.

archosaurs the anteriormost caudal vertebrae do not bear chevrons bones. As usual in theropods, the dorsal centra of abelisaurids are shorter and taller, whereas the caudal centra are elongate and constricted (Gianechini *et al.*, 2022), as seen, for instance, in *Aucasaurus* (Baiano *et al.*, 2023), *Koleken* (Pol *et al.*, 2024) and *Majungasaurus* (O'Connor, 2007). In addition, two poorly preserved fused vertebrae are probably sacra. The fact that the vertebral centra are separated from the neural arches shows that the specimen corresponds to an immature individual, which explains its relatively small size (estimated body length 3.6 m according to Grillo & Delcourt, 2017). Accarie *et al.* (1995a) noted the presence of fairly large openings in the ilium. They seem to be an artefact of preservation rather than real anatomical features.

The aim of the present paper is not to provide a detailed redescription of the osteology of *Genusaurus sisteronis*, but to discuss various osteological characters that appear to be significant for the placement of that taxon among Abelisauridae, with special emphasis on those that suggest furileusaurian affinities.

5. Notable osteological characters

5.1. Number of sacral vertebrae.

Sacral centra are apparently represented by only one poorly preserved element consisting of a centrum fused with part of the next vertebra. However, the total number of sacral vertebrae can be estimated with some precision thanks to the above-mentioned bony bar formed by the fused neural spines of the sacral vertebrae (**Fig. 1**). The ventral margin of the bar shows several notches corresponding to spaces between the individual neurapophyses, as seen for instance in *Carnotaurus sastrei* (Bonaparte *et al.*, 1990). On this basis, the number of fused neural spines (forming a synsacrum) can be counted, showing that at least five fused sacral vertebrae were present. Since the specimen is broken posteriorly, it is highly probable that in fact there were six fused neural spines. Additional unfused sacra may have been present, as in *Carnotaurus sastrei*, in which the first sacral is not fused to the second one (Bonaparte *et al.*, 1990). Derived abelisaurids, such as the furileusaurians *Carnotaurus* (Bonaparte *et al.*, 1990) and *Aucasaurus* (Baiano *et al.*, 2023), have

six fused sacral vertebrae, while the majungasaurine *Majungasaurus* only has five (O'Connor, 2007). This suggests that *Genusaurus sisteronis* is a more derived abelisaurid than majungasaurines. It should be noted, however, that the noasaurids *Elaphrosaurus* (Janensch, 1925) and *Masiakasaurus* (Carrano *et al.*, 2011) have six coossified sacral vertebrae (see below).

5.2. Thickened dorsal margin of fused neurapophyses of sacral vertebrae.

The above-mentioned fused neurapophyses of the sacral vertebrae have a straight dorsal margin that is thickened by comparison with the more ventral areas, especially in the cranial part (**Fig. 1**). This thickening is a derived character present in *Carnotaurus* (Bonaparte *et al.*, 1990), *Aucasaurus* (Baiano *et al.*, 2023) and *Caletodraco* (Buffetaut *et al.*, 2024). It is less developed in *Koleken* (Pol *et al.*, 2024) and absent in majungasaurines such as *Majungasaurus* (O'Connor, 2007). Together with the high number of fused sacral vertebrae, the dorsal thickening of the fused neural spines suggests a furileusaurian-like sacrum in *Genusaurus sisteronis*.

5.3. Straight dorsal margin of ilium.

As already noted by Buffetaut & Le Loeuff (1995), the very straight dorsal margin of the ilium of *Genusaurus sisteronis* (**Fig. 3**) is reminiscent of some abelisaurids, notably *Carnotaurus* (Bonaparte *et al.*, 1990). Other furileusaurians such as *Aucasaurus* (Baiano *et al.*, 2023) and *Koleken* (Pol *et al.*, 2024) show the same condition, whereas the less derived *Majungasaurus* (O'Connor, 2007) and *Skorpiovenator* (Cerroni *et al.*, 2022) have an ilium with a convex dorsal margin. *Rahiolisaurus gujaratensis* (Novas *et al.*, 2010) and *Ekrixinatosaurus novasi* (Calvo *et al.*, 2004) seem to have an undulated dorsal margin of the ilium. However, a straight dorsal margin of the ilium is also present in the noasaurids *Masiakasaurus knopfleri* (Carrano *et al.*, 2011) and *Berthasaura leopoldinae* (Alves de Souza *et al.*, 2021).

At first sight, the posterior margin of the ilium of *Genusaurus sisteronis* may seem to show a slight notch and a small posterodorsal process, as in various abelisaurids, including the furileusaurian *Caletodraco cottardi*, from the Cenomanian of north-western France



Fig. 3 - *Genusaurus sisteronis*, holotype (MNHN Bev.1). Left ilium and pubis in left lateral view, showing straight dorsal margin of the ilium. Scale bar : 5 cm.

(Buffetaut *et al.*, 2024). However, this posterior margin is in fact broken, so that its original outline cannot be determined.

5.4. General morphology of the femur.

The femur of the holotype of *Genusaurus sisteronis* is complete but has undergone considerable mediolateral compression (**Fig. 4**). It shows various abelisaurid characters, including a ridge-like very proximally located fourth trochanter, a well individualized lesser trochanter and a strongly developed medial epicondylar crest. It generally resembles the femur of *Xenotarsosaurus bonapartei* (Ibircu *et al.*, 2021), but its shaft is less curved. According to Ibircu *et al.* (2021), abelisaurids more derived than *Xenotarsosaurus*, such as *Carnotaurus* and *Aucasaurus*, have a straighter femur.

5.5. Shape of the cnemial crest of the tibia.

One of the most salient features of *Genusaurus sisteronis* is the hatchet-like shape of the cnemial crest of the tibia (**Fig. 5**). It was considered as highly characteristic by Accarie *et al.* (1995a), who coined the genus name *Genusaurus* (from the Latin *genu*, «knee») to reflect the great development of the cnemial crest. The crest rises markedly and obliquely above the level of the proximal articular surface with the femur. The crest shows a slight constriction, after which its extremity is thickened and expanded not only proximally (upward), as in many theropods, but also distally (downward), giving it its characteristic hatchet-like shape. This peculiar shape distinguishes *Genusaurus sisteronis* from some other abelisaurids, such as *Majungasaurus crenatissimus*, in which the cnemial crest rises obliquely well above the level of the proximal articular surface of

the tibia but shows no distal expansion (Carrano, 2007). Comparisons with other European abelisaurids are not easy because few well preserved tibiae are available. In the holotype of the late Campanian *Arcovenator escotae*, the cnemial crest is incompletely preserved (Tortosa *et al.*, 2014), so that its outline cannot be reconstructed with any accuracy (**Fig. 6**). Similarly, in an abelisaurid tibia from the presumably upper Campanian Massecaps locality at Cruzy (Hérault, southern France), which may belong to *Arcovenator*, the cnemial crest is very poorly preserved (Tortosa, 2024). A better preserved abelisaurid tibia was reported from the upper Campanian La Boucharde locality at Trets (Bouches-du-Rhône, south-eastern France) by Allain & Pereda-Suberbiola (2003), who identified it as «*Neoceratosauria* sp.». Unlike the condition in *Genusaurus sisteronis*, the well-preserved cnemial crest does not rise much above the level of the proximal articular surface and it is slightly expanded distally, but not proximally, at its extremity (**Fig. 6**). *Contra* Allain & Pereda-Suberbiola (2003), the cnemial crest of the La Boucharde tibia is not closely similar to that of *Genusaurus sisteronis*. As noted by Tortosa (2024), the La Boucharde tibia resembles that of *Arcovenator*, and it may belong to that taxon.

The tibia of *Genusaurus sisteronis* is therefore not closely similar to that of majungasaurines such as *Majungasaurus* and *Arcovenator*. Its hatchet-like shape is much more reminiscent of the tibiae of the South American abelisaurids *Aucasaurus* (Coria *et al.*, 2002), *Pycnocnemosaurus* (Delcourt, 2017) and *Quilmesaurus* (Juárez-Valieri *et al.* 2007), which are all considered as belonging to the clade Furileusauria (Filippi *et al.*, 2016, Gianechini *et al.*, 2021). Interestingly, in *Skorpiovenator bustingorryi* the cnemial crest is hatchet-shaped (Cerroni *et al.*, 2022), while the dorsal rim of the ilium is clearly convex. *Skorpiovenator* is placed within Brachyrostra



Fig. 4 - *Genusaurus sisteronis*, holotype (MNHN Bev.1). Left femur in medial view ; mec : medial epicondylar crest ; t4 : fourth trochanter. Scale bar : 5 cm.

and just outside Furileusauria in the cladogram of Cerroni *et al.* (Cerroni *et al.*, 2022). Less derived South American abelisaurids such as *Xenotarsosaurus* (Ibiricu *et al.*, 2021) do not show a hatchet-shaped cnemial crest. It is worth noting that an unnamed abelisaurid from the upper Maastrichtian of Morocco (MHN.M.KHG.1398) shows a similar hatchet-shaped cnemial crest, as noted by Longrich *et al.* (2023).

5.6. Medial fossa of fibula.

The proximal part of the left fibula shows a large medial fossa that is open both medially and posteriorly (**Fig. 7**). According to Carrano (2007) this fossa was an insertion area for M. popliteus. A very similar fossa is

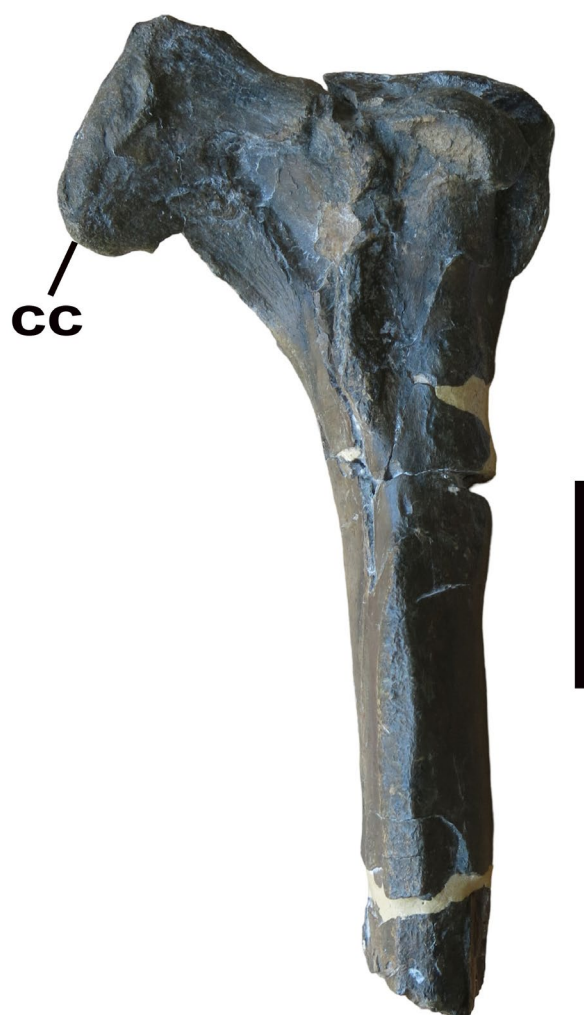


Fig. 5 - *Genusaurus sisteronis*, holotype (MNHN Bev.1). Left tibia in lateral view ; cc : cnemial crest. Scale bar : 5 cm.

known in several abelisaurids, such as *Majungasaurus*, *Xenotarsosaurus* (Ibiricu *et al.*, 2021) and *Arcovenator* (Tortosa *et al.*, 2014). In less derived Ceratosauria, such as *Ceratosaurus* (Madsen & Welles, 2000), the fossa opens more posteriorly than medially. In *Genusaurus*, the iliofibularis tubercle is well developed, as usual in ceratosaurids.

6. Discussion

As mentioned above, Accarie *et al.* (1995a) correctly identified *Genusaurus sisteronis* as a ceratosaur but did not accept (Accarie *et al.*, 1995b) its referral to the Abelisauridae by Buffetaut & Le Loeuff (1995). Carrano & Sampson (2008) placed it in the family Noasauridae, an interpretation followed by Wang *et al.* (2017) and Delcourt (2018). *Genusaurus sisteronis* does show similarities with some noasaurids. Two of the above-mentioned characters, viz. the six coossified sacral and the straight dorsal margin of the ilium, also occur in the noasaurid *Masiakasaurus knopfleri*, from the Late Cretaceous of Madagascar (Carrano *et al.*, 2011), and in the probable noasaurid *Elaphrosaurus bambergi*, from the Late Jurassic of Tanzania (Janensch, 1925).

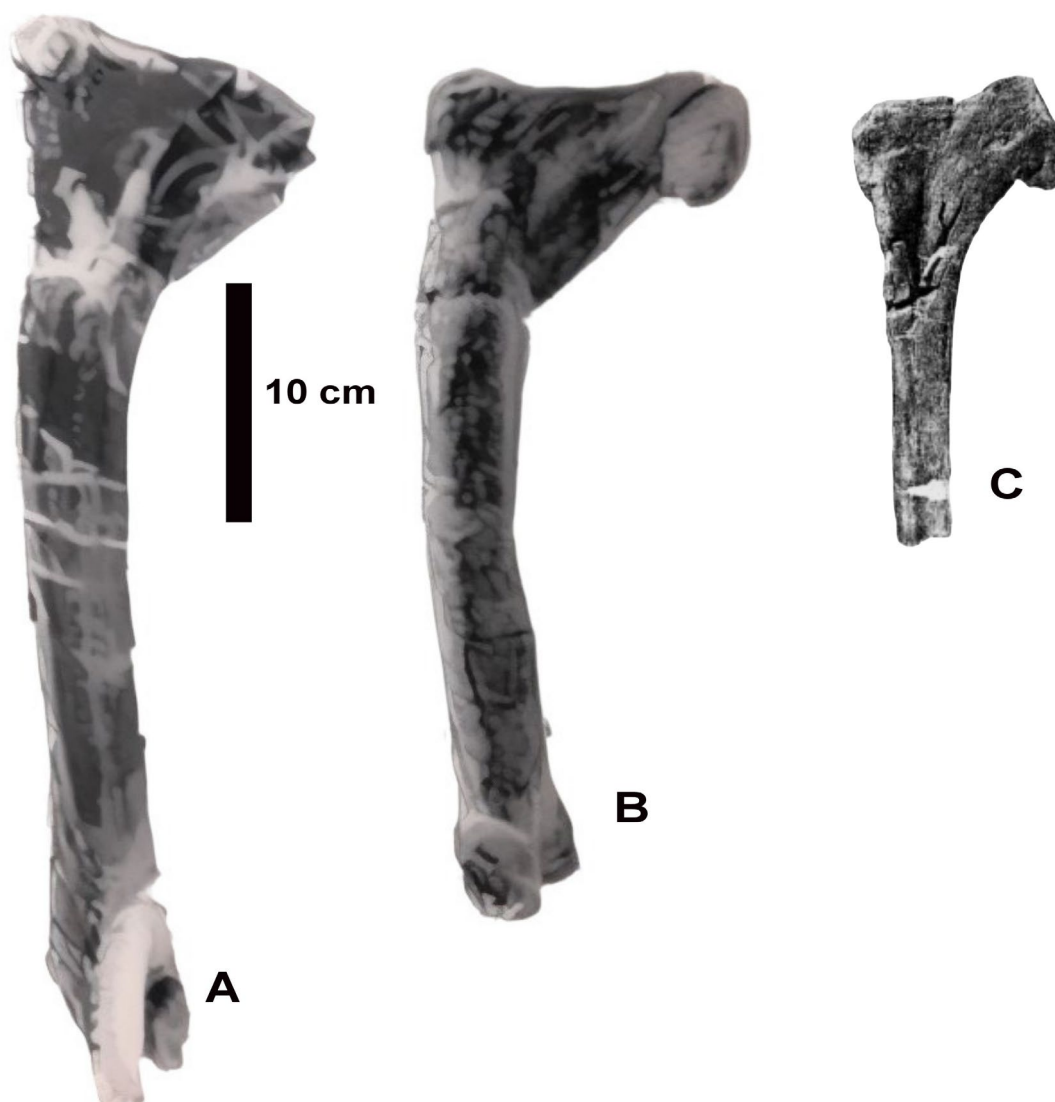


Fig. 6 – Comparison between the tibiae of *Arcovenator escotae* (A), the specimen from La Boucharde (B) and *Genusaurus sisteronis* (C), showing differences in the outline of the cnemial crest. A and B in lateral view, C in medial view.

However, in *Masiakasaurus* the dorsal rim of the fused sacral is not thickened and the cnemial crest of the tibia is not hatchet-shaped. In *Elaphrosaurus*, the dorsal rim of the ilium is convex, not straight, and the cnemial crest of the tibia is not hatchet-shaped. In the noasaurid *Berthasaura leopoldinae*, from the Early Cretaceous of Brazil, the dorsal margin of the ilium is straight, but there are only five fused sacral vertebrae and the cnemial crest of the tibia is not hatchet-shaped (Alves de Souza *et al.*, 2021). Other noasaurids show no special similarities with *Genusaurus* – for instance, in *Ligabueino andesi*, from the Early Cretaceous of Argentina, the ilium is markedly different from that of *Genusaurus*, with a convex dorsal margin (Bonaparte, 1996). Various other noasaurids cannot be significantly compared with *Genusaurus* because there are no sufficiently well preserved skeletal elements in common between the available specimens. The similarities between *Genusaurus* and some noasaurids are probably the result of convergent evolution.

Inclusion of *Genusaurus* among Abelisauridae has gradually become generally accepted (see above), although there is no real consensus about its position within that family. Among the osteological characters listed above, several confirm that *Genusaurus* is indeed an abelisaurid. They include the morphology of the femur, as already noted by Buffetaut & Le Loeuff (1995), as well as the orientation of the medial fossa of the fibula. Other characters point to a particular clade among Abelisauridae, viz. the Furileusauria, as defined by Filippi *et al.* (2016). The furileusaurian characters of *Genusaurus sisteronis*, which, taken in combination, distinguish it from more basal abelisaurids, can be summarised as follows :

- six coossified sacral vertebrae ;
- thickened dorsal margin of the fused neural spines of the sacral vertebrae ;
- straight dorsal margin of the ilium ;
- hatchet-shaped cnemial crest of the tibia.

In view of the above-mentioned distinctive characters observable in *Genusaurus sisteronis*, it seems reasonable to consider it as belonging to the Furileusauria. This contrasts with various recent phylogenies in which *Genusaurus* is interpreted as a rather basal abelisaurid (Tortosa *et al.*, 2014 ; Baiano *et al.*, 2021 ; Gianechini *et al.*, 2022) or as closely related to *Arcovenator* (Filippi *et al.*, 2016 ; Delcourt, 2017). However, several authors have already considered *Genusaurus* as a derived, rather than basal, abelisaurid. Because of the shape of its cnemial crest, Juárez-Valieri & Fiorelli (2004) placed it among the Carnotaurinae, now usually considered as a clade within Furileusauria. Ezcurra & Agnolin (2012) accepted the interpretation put forward by Juárez-Valieri and Fiorelli. It may actually be difficult to refer *Genusaurus* to the Carnotaurinae on the basis of the available osteological characters, but an attribution to the slightly more inclusive clade Furileusauria seems to be well supported.

Accarie *et al.* (1995a) gave the following diagnosis for *Genusaurus sisteronis* : «Ceratosaur whose tibia bears an extremely developed cnemial crest». A hatchet-shaped cnemial crest is now considered as a distinctive character of Furileusauria as a whole, and is not sufficient to characterise the taxon *Genusaurus sisteronis*. In fact, the characters that may have seemed distinctive for *Genusaurus sisteronis* now appear to be widespread among Furileusauria. If no really distinctive characters can be found, it may be necessary to consider the dinosaur from Bevens as an indeterminate furileusaurian.

Placing *Genusaurus* among Furileusauria has some interesting implications for abelisaurid evolution and biogeography. The Furileusauria were initially known only from South America, but the recent discovery of *Caletodraco cottardi* in the Cenomanian of Normandy (Buffetaut *et al.*, 2024) showed that they were present in Europe too, and that at quite an early date. The Albian *Genusaurus sisteronis* pushes the European record of furileusaurian abelisaurids even farther back in time. As already noted by Buffetaut *et al.* (2024), the Albian and Cenomanian furileusaurians from Europe antedate the earliest known South American furileusaurians, the Santonian *Viavenator* and *Llukalkan*. *Genusaurus sisteronis* is currently the earliest known furileusaurian worldwide. This raises the question of a possible origin of the Furileusauria outside South America.

The fossil record of the Abelisauridae in Europe extends from the Albian to the Maastrichtian (Buffetaut, 2024 ; Malafaia *et al.*, 2025), and with the identification of *Genusaurus* and *Caletodraco* as furileusaurians, it becomes clear that two distinct groups of abelisaurids were present in Europe during the Cretaceous, since *Arcovenator escotae*, from the late Campanian of southern France is placed within the Majungasaurinae (Tortosa *et al.*, 2024), a clade less derived than the Furileusauria. Whether the Furileusauria and the Majungasaurinae coexisted at some stage in Europe is uncertain. Various European abelisaurids, such as *Tarascosaurus salluvicus* and *Betasuchus bredai* (Le Loeuff & Buffetaut, 1991), plus unnamed specimens from France, Spain and Hungary, can hardly be referred to a definite abelisaurid subgroup on the basis of the available material. The late Campanian tibia



Fig. 7 - *Genusaurus sisteronis*, holotype (MNHN Bev.1). Left fibula in medial view ; mf : medial fossa. Scale bar : 5 cm.

from La Boucharde in Provence (SE France), originally described as *Neoceratosauria* sp. by Allain & Pereda-Suberbiola (2003), was considered as belonging to the Carnotaurinae by Ezcurra & Agnolin (2012) because of the downturned end of its cnemial crest. Although Buffetaut *et al.* (2024) found this attribution worth considering, it seems in fact more likely that the La Boucharde tibia belongs to *Arcovenator* or a related taxon (see above). Unlike the condition in Furileusauria, in which the cnemial crest is hatchet-shaped, with its end expanded both upward and downward, the cnemial crest of the La Boucharde tibia is not upturned. In the holotypic tibia of *Arcovenator escotae*, the cnemial crest is poorly preserved but what is preserved is similar to the La Boucharde specimen (see figure in Tortosa, 2024). There is presently no really solid evidence of Furileusauria in Europe later than the Cenomanian (with *Caletodraco cottardi*), while the well-attested European majungasaurines are later in age, with notably the late

Campanian *Arcovenator escotae*. However, as noted above, the status of various Late Cretaceous abelisaurid specimens from Europe remains uncertain.

Be that as it may, the presence of both furileusaurian and majungasaurine abelisaurids in Europe during the Cretaceous points to a complex biogeographical history, all the more so that the more derived furileusaurians appear in the European fossil record earlier than the more basal majungasaurines. Juárez-Valieri & Fiorelli (2004) rightly pointed out that Africa must have been involved in the dispersal of abelisaurids between South America and Europe, and this is also implied in Ezcurra and Agnolin's «Eurogondwana» model (Ezcurra & Agnolin, 2012). As far as furileusaurians are concerned, their occurrence in Africa is supported by the above-mentioned late Maastrichtian tibia from Morocco, with its hatchet-shaped cnemial crest (Longrich *et al.*, 2023). While the specimen is much later in age than *Genusaurus* and *Caletodraco*, it does suggest that furileusaurians were once present on the African continent. Juárez-Valieri & Fiorelli (2004) rightly pointed out that the occurrence of *Genusaurus* in the Albien of Europe suggested dispersal of abelisaurids between Gondwana and Europe before the complete separation between South America and Africa. Nevertheless, the timing and modalities of furileusaurian dispersal remain rather obscure and only new discoveries in Europe, Africa and South America may shed some light on this complicated question.

7. Conclusions

A re-examination of the type specimen of *Genusaurus sisteronis* confirms that this taxon belongs to the family Abelisauridae, as initially claimed by Buffetaut & Le Loeuff (1995) and subsequently accepted by many authors. In addition to general abelisaurid features, the specimen exhibits several characters which appear to be distinctive for the clade Furileusauria. The significance of the hatchet-like shape of the cnemial crest of the tibia had already been pointed out in several studies, and additional characters are added, including the dorsal thickening of the bony bar formed by the fused neural spines of the sacral vertebrae, a skeletal element that had hitherto not been identified in the holotype of *Genusaurus sisteronis*.

Together with *Caletodraco cottardi*, from the Cenomanian of Normandy, the Albien *Genusaurus sisteronis* provides evidence for the presence of furileusaurian abelisaurids at a geologically early date in Europe, apparently prior to the earliest record of Furileusauria in South America. This has possible implications for the geographical origin of that clade, although the evidence admittedly remains scanty. Whatever the place of origin of Furileusauria, dispersal between South America and Europe, must have taken place via Africa. This implies either the crossing of marine barriers between that continent and the European archipelago or the establishment of temporary land connections during the Cretaceous. Although it is late Maastrichtian in age, a record of a probable furileusaurian from Morocco apparently confirms the presence of this group of abelisaurids in Africa. Although it should be

remembered that quite a few abelisaurid remains from Europe cannot be identified beyond the family level, there seems to be at the moment no very solid evidence of Furileusauria in Europe after the Cenomanian, since the La Boucharde tibia, which had been considered as possibly belonging to that group, more probably belongs to the majungasaurine *Arcovenator* or to a related taxon. Be that as it may, the presence of furileusaurians in Europe can be considered as well established, and raises a number of interesting questions about the evolutionary and biogeographical history of the Abelisauridae, in which the European archipelago of the Late Cretaceous apparently played a significant part.

Acknowledgment : I thank Damien Germain for access to the holotype of *Genusaurus sisteronis* at the Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

References

- Accarie H., Beaudoin, B., Dejax J., Friès G., Michard J.-G. & Taquet Ph. (1995a). Découverte d'un dinosaure théropode nouveau (*Genusaurus sisteronis* n. g., n. sp.) dans l'Albien marin de Sisteron (Alpes de Haute-Provence, France) et extension au Crétacé inférieur de la lignée cératosaurienne. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris Ila*, Paris, 320 : 327-334.
- Accarie H., Beaudoin B., Dejax J., Friès G., Michard J.-G. & Taquet P. (1995b). Réponse au commentaire de Buffetaut et Le Loeuff sur la note C. R. Acad. Sci. Paris 1995 : Découverte d'un dinosaure théropode nouveau (*Genusaurus sisteronis* n.g., n.sp.) dans l'Albien marin de Sisteron (Alpes de Haute-Provence, France) et extension au Crétacé inférieur de la lignée cératosaurienne. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris Ila*, Paris, 321 : 81-83.
- Allain R. & Pereda-Suberbiola X. (2003). Dinosaurs of France. *Comptes Rendus Palevol*, Paris, 2 : 27-43.
- Alves de Souza G., Soares M.B., Weinschütz L.C., Wilner E., Lopes R.T., Oliveira de Araújo O.M. & Kellner A.W.A. (2021). The first edentulous ceratosaur from South America. *Scientific Reports*, London, 11: 22281
- Baiano M.A., Coria R.A., Canale J.I. & Gianechini F. A. (2021). New abelisaurid material from the Anacleto Formation (Campanian, Upper Cretaceous) of Patagonia, Argentina, shed light on the diagnosis of the Abelisauridae (Theropoda, Ceratosauria). *Journal of South American Earth Sciences*, Amsterdam, 110 : 1-14.
- Baiano M.A., Coria R., Chiappe L.M., Zurriaguz V. & Coria, L. (2023). Osteology of the axial skeleton of *Aucasaurus garridoi* : phylogenetic and paleobiological inferences. *PeerJ*, Corte Madera, 11 : e16236.2021
- Bonaparte J.F. (1991). The Gondwanian theropod families Abelisauridae and Noasauridae. *Historical Biology*, London, 5 : 1-25.
- Bonaparte J.F. (1996). Cretaceous tetrapods of Argen-

- tina. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)*, München, 30 : 73-130.
- Bonaparte J.F., Novas F.E. & Coria R.A. (1990). *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, the horned, lightly built carnosaur from the Middle Cretaceous of Patagonia. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, Los Angeles, 416 : 1-42.
- Buffetaut E. (2024). The discontinuous fossil record of European Abelisauridae and its significance for abelisaurid evolution and palaeobiogeography. *Evolução*, Lisboa, 3 : 19-21.
- Buffetaut E. & Le Loeuff J. (1995). Commentaire à la note Découverte d'un dinosaure théropode nouveau (*Genusaurus sisteronis* n.g., n.sp.) dans l'Albien marin de Sisteron (Alpes de Haute-Provence, France) et extension au Crétacé inférieur de la lignée cératosaureenne. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris IIa*, Paris, 320 : 79-80.
- Buffetaut E., Tong H., Girard J., Hoyez B & Párraga J. (2024). *Caletodraco cottardi*: A new furileusaurian abelisaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Cenomanian Chalk of Normandy (north-western France). *Fossil Studies*, Basel, 2 : 177-195.
- Calvo J.O., Rubilar-Rogers D. & Moreno K. (2004). A new Abelisauridae (Dinosauria : Theropoda) from northwest Patagonia. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 41 : 555-563.
- Carrano M.T. (2007). The appendicular skeleton of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir*, New York, 8 : 163-179.
- Carrano M.T., Loewen M.A. & Sertich J.J.W. (2011). New materials of *Masiakasaurus knofleri* Sampson, Carrano, and Forster, 2001, and implications for the morphology of the Noasauridae (Theropoda: Ceratosauria). *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, Washington, 95 : 1-53.
- Carrano M.T. & Sampson S.D. (2008). The phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria : Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology*, London, 6 : 183-236.
- Cerroni M., Baiano M.A., Canale J.I. & Agnolin F.L. (2022). Appendicular osteology of *Skorpiovenator bustingorryi* (Theropoda, Abelisauridae) with comments on phylogenetic features of abelisaurids. *Journal of Systematic Palaeontology*, London, 20 : 1, 2093661.
- Coria R.A., Chiappe L.M. & Dingus L. (2002). A new close relative of *Carnotaurus sastrei* Bonaparte 1985 (Theropoda, Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, New York, 22 : 460-465.
- Delcourt R. (2017). Revised morphology of *Pycnonemosaurus nevesi* Kellner & Campos, 2002 (Theropoda, Abelisauridae) and its phylogenetic relationships. *Zootaxa*, Auckland, 4276 : 1-45.
- Delcourt R. (2018). Ceratosaur palaeobiology : new insights on evolution and ecology of the southern rulers. *Scientific Reports*, London, 8 : 9730.
- Erickson G.M., Lappin A.K. & Larson P. (2005). Androgynous rex – The utility of chevrons for determining the sex of crocodylians and non-avian dinosaurs. *Zoology*, Amsterdam, 108 : 277-286.
- Ezcurra M.D. & Agnolin F.L. (2012). A new global palaeobiogeographical model for the Late Mesozoic and Early Tertiary. *Systematic Biology*, Oxford, 61 : 553-566.
- Filippi L.S., Méndez A.H., Juárez Valieri R.D. & Garrido A.C. (2016). A new brachyrostran with hypertrophied axial structures reveals an unexpected radiation of latest Cretaceous abelisaurids. *Cretaceous Research*, Amsterdam, 61 : 209-219.
- Gianechini F.A., Méndez A.H., Filippi L.S., Paulina-Carabajal A., Juárez Valieri R. & Garrido A.C. (2021). A new furileusaurian abelisaurid from the Invernada (Upper Cretaceous, Santonian, Bajo de la Carpa Formation), northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, New York, DOI: 10.1080/02724634.2020.1877151
- Gianechini F.A., Méndez A., Filippi L. & Garrido A. (2022). A non-furileusaurian caudal vertebra from the Bajo de la Carpa Formation (Upper Cretaceous, Santonian) and morphological variation in the tail of Abelisauridae. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, Buenos Aires, 22 : 58-70.
- Grillo O.N. & Delcourt R. (2017). Allometry and body length of abelisauroid theropods: *Pycnonemosaurus nevesi* is the new king. *Cretaceous Research*, Amsterdam, 69 : 71e89
- Ibiricu L.M., Baiano M.A., Martínez R.D., Alvarez B.N., Lamanna M.C. & Casal G.A. (2021). A detailed osteological description of *Xenotarsosaurus bonapartei* (Theropoda: Abelisauridae) : implications for abelisauroid phylogeny. *Cretaceous Research*, Amsterdam, 124 : 104829.
- Janensch W. (1925). Die Coelurosaurier und Theropoden der Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. *Palaeontographica, Supplement VII, Erste Reihe*, Stuttgart, 1 : 1-99.
- Juárez-Valieri R.D. & Fiorelli L.E. (2004). Paleobiogeografía de Carnotaurinae y el intercambio faunístico entre Europa y Gondwana en el Cretácico Inferior. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 41 (4) Suplemento Resúmenes : 51R-52R.
- Juárez-Valieri R.D., Fiorelli L.E. & Cruz L.E. (2007). *Quilmesaurus curriei* Coria, 2001 (Dinosauria, Theropoda). Su validez taxonómica y relaciones filogenéticas. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, Buenos Aires, 9 : 59-66.
- Le Loeuff J. & Buffetaut E. (1991). *Tarascosaurus salluvicus* nov. gen., nov. sp., dinosaure théropode du Crétacé Supérieur du sud de la France. *Geobios*, Lyon, 25 : 585-594.
- Longrich N.R., Isasmendi, E., Pereda-Suberbiola, X. & Jalil, N.E. (2023). New fossils of Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the upper Maastrichtian of Morocco, North Africa. *Cretaceous Research*, Amsterdam, 152 : 105677.

- Madsen J.H. & Welles S.P. (2000). *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda) a revised osteology. *Miscellaneous Publications Utah Geological Survey*, Salt Lake City, 00-2 : 1-80.
- Malafaia E., Escaso F., Coria R.A., Perez-García A. & Ortega, F. (2025). Theropod teeth from the Upper Cretaceous of central Spain : Assessing the paleobiogeographic history of European abelisaurids. *Cretaceous Research*, Amsterdam, 168 :106072
- Novas F.E., Chatterjee S., Rudra D.K. & Datta P.M. (2010). *Rahiolisaurus gujaratensis*, n.g. n.sp., a new abelisaurid theropod from the Late Cretaceous of India. In : S. Bandyopadhyay (Ed.), *New aspects of Mesozoic biodiversity*, Springer Verlag, Berlin & Heidelberg, p. 45-62.
- O'Connor P.M. (2007). The postcranial axial skeleton of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda : Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir*, New York, 8 : 127-162.
- Pol D., Baiano M.A., Černý D., Novas F.E., Cerda I.A. & Pittman M. (2024). A new abelisaurid dinosaur from the end Cretaceous of Patagonia and evolutionary rates among the Ceratosauria. *Cladistics*, Hoboken, 40 : 307-356.
- Tortosa T. (2024). De *Megalosaurus* à *Arcovenator* : une histoire de dents. *Espèces*, Bastia, 53 : 40-47.
- Tortosa T., Buffetaut E., Vialle N., Dutour Y., Turini E. & Cheylan G. (2014). A new abelisaurid dinosaur from the Late Cretaceous of southern France : palaeobiogeographical implications. *Annales de Paléontologie*, Paris, 100 : 63-86.
- Wang S., Stiegler J., Amiot R., Wang X., Du G., Clark J.M. & Xu X. (2017). Extreme ontogenetic change in a ceratosaurian theropod. *Current Biology*, Cambridge (Massachusetts), 24 : 144-148.



Soumis le 19 juillet 2025
Accepté le 21 août 2025
Publié en ligne (pdf) le 26 août 2025

Comparaison entre les régimes alimentaires du busard Saint-Martin *Circus cyaneus* Linnaeus (1766) et du hibou moyen-duc *Asio otus* Linnaeus (1758) dans les Hauts-Plateaux de Colfiorito (Ombrie-Marches, Italie centrale)

Patrick Brunet-Lecomte¹, Angela Gaggi², Giuseppina Lombardi³, Luca Convito³,
Luca Fabbricini⁴ et Andrea Maria Paci⁵

Résumé

Une étude comparative entre les régimes alimentaires hivernaux du busard Saint-Martin *Circus cyaneus* et du hibou moyen-duc *Asio otus*, rapaces similaires dans leur choix d'habitat et leurs techniques de chasse mais avec des rythmes circadiens différents (diurne vs nocturne), a été menée sur les plateaux de Colfiorito ou de Plestini (Italie centrale, 750-800 m d'altitude). Les résultats ont révélé une sélection particulièrement dirigée vers le campagnol de Savi *Microtus savii*, une proie importante du busard Saint-Martin (F% 69,88 ; B% 54,31) et du hibou moyen-duc (F% 77,35 ; B% 73,53 %). Cependant, les résultats obtenus ont montré que les petits rongeurs (campagnols et mulots) suffisaient à nourrir *A. otus* (99,4 % de la biomasse) mais pas *C. cyaneus* (62,3 % de la biomasse), qui a du mal à trouver des mulots en journée et dispose de peu de temps en hiver pour capturer des campagnols, le contraignant de compléter son alimentation par des petits passereaux (37,4 % de la biomasse). Pour assurer et faciliter l'hivernage *in situ* de ces deux espèces vulnérables, très utiles pour l'agriculture dans la lutte contre les rongeurs, une analyse détaillée de la présence/absence de *M. savii* serait appropriée, et éventuellement la création de zones spécifiques éloignées des cultures existantes et pérennes, dédiées à l'installation des campagnols, serait à envisager.

Mots clés : Régime alimentaire, *Circus cyaneus*, *Asio otus*, Hauts-Plateaux de Colfiorito, Italie centrale.

Comparison between the diets of the hen harrier *Circus cyaneus* Linnaeus (1766) and the long-eared owl *Asio otus* Linnaeus (1758) in the Highlands of Colfiorito (Umbria-Marche, central Italy)

Abstract

A comparative study of the winter diets of hen harriers (*Circus cyaneus*) and long-eared owls (*Asio otus*), which have similar habitat choices and hunting techniques but different circadian rhythms (diurnal and nocturnal, respectively), was conducted on the Colfiorito or Plestini plateaus in central Italy (750–800 m above sea level). The results revealed a particular preference for Savi's vole *Microtus savii*, which is an important prey species for the hen harrier (F% 69.88; B% 54.31) and the long-eared owl (F% 77.35; B% 73.53%). However, the results showed that small rodents (voles and field mice) provided sufficient food for *A. otus* (99.4% of the biomass), but not for *C. cyaneus* (62.3% of the biomass). The latter struggles to find field mice during the day and has limited opportunities to catch voles in winter, forcing it to supplement its diet with small passerines (37.4% of the biomass). In order to facilitate the *in situ* wintering of these two vulnerable species, which play a key role in the fight against agricultural rodents, it would be useful to conduct a detailed analysis of the presence/absence of *M. savii*. Creating specific areas far from existing perennial crops dedicated to supporting vole populations could also be considered.

Keywords: Diet, *Circus cyaneus*, *Asio otus*, Highlands of Colfiorito, Central Italy.

1. 5, rue de Palanka, 38000 Grenoble, France, patrick.brunet-lecomte@wanadoo.fr

2. Liceo Statale "Plinio Il Giovane", 06012 Città di Castello, PG, Italy, angela.gaggi@virgilio.it

3. Regione Umbria, Servizio Programmazione e gestione faunistica, servizio fitosanitario e difesa delle produzioni, Centro Direzionale Fontivegge 61, 06100 Perugia, Italy, glombardi@regione.umbria.it, lconvito@regione.umbria.it

4. via Navello 72, 06038 Spello, PG, Italy, jighen98@tiscali.it

5. via Dell'antico Forno 2, 06012 Città di Castello, PG, Italy, ampaci61@gmail.com



Confronto tra le diete di albanella reale *Circus cyaneus* Linnaeus (1766) e gufo comune *Asio otus* Linnaeus (1758) negli Altopiani di Colfiorito (Umbria-Marche, Italia centrale).

Riassunto

Uno studio comparativo tra le diete invernali di albanella reale *Circus cyaneus* e gufo comune *Asio otus*, rapaci simili per scelta di habitat e tecniche di caccia ma dai diversi ritmi circadiani (rispettivamente di abitudini diurne e notturne), è stato effettuato all'interno degli altopiani di Colfiorito o Plestini (Italia centrale, 750-800 mt slm.). I risultati hanno restituito una selezione rivolta particolarmente all'arvicola di Savi *Microtus savii*, predata in maniera significativa sia dalle albanelle (F% 69,88 ; B% 54,31) che dai gufi (F%77,35 ; B% 73,53%). Dai risultati ottenuti, i piccoli roditori (arvicole e topi) sono risultati tuttavia sufficienti a nutrire *A. otus* (99,4 % della biomassa) ma non *C. cyaneus* (62,3 % della biomassa), che durante le ore di luce difficilmente riesce a rinvenire topi e dispone in inverno di un tempo limitato per catturare arvicole, risultando così costretta a integrare la dieta con piccoli passeriformi (37,4 % della biomassa). Per garantire e agevolare lo svernamento *in situ* a entrambe queste specie vulnerabili, utilissime in agricoltura nella lotta contro i roditori, sarebbe opportuna un'analisi puntuale della presenza/assenza di *M. savii* ed eventualmente considerata la creazione di particolari aree, distanti da coltivazioni in atto e che risultino stabili nel tempo, dedicate all'insediamento di arvicole.

Parole chiave : Dieta, *Circus cyaneus*, *Asio otus*, Altopiani di Colfiorito, Italia centrale



Fig. 1 - Marais de Colfiorito vu depuis la pinède de Forcatura. Photographie de S. Laurenti, septembre 2025.

1. Introduction

Depuis le premier rapport sur l'avifaune du marais de Colfiorito (Di Carlo, 1984), le marais lui-même (**Fig. 1**) et le secteur du plateau karstique du versant ombrien ont par la suite fait l'objet d'études ornithologiques de plus en plus régulières et approfondies (Bencivenga *et al.*, 1996 ; Laurenti, 1997 ; Bencivenga, 2001 ; Pizzani *et al.*, 2001 ; Gustin & Celada, 2002 ; Adamo *et al.*, 2004 ; Cagnucci, 2004 ; Puglisi & Bretagnolle, 2005 ; Velatta *et al.*, 2011). A partir des années 2000, des données qualitatives ont également été acquises sur les petits mammifères répartis dans l'ensemble des plateaux (Gaggi & Paci 2003 ; Nappi *et al.*, 2012 ; Gaggi & Paci 2014a ; Brunet-Lecomte *et al.*, 2024). Une note de Paci (2003) avait décrit le régime alimentaire du busard Saint-Martin *Circus cyaneus* provenant de cette zone, en le comparant ensuite (Paci, 2020) avec celui du hibou moyen-duc *Asio otus* provenant d'une zone d'hivernage, dans le sud de la vallée ombrienne au cimetière de Madonna della Stella (232 m s.l.m. ; Montefalco, PG), dans un environnement suburbain bordé d'une campagne avec une gestion agricole traditionnelle et des canaux d'irrigation, placée dans le niveau bioclimatique bas-collinaire à la limite de la

pénétration des influences climatiques méditerranéennes et caractérisée par une moyenne des températures minimales hivernales légèrement supérieure à 0°C (Gaggi & Paci, 2014b). Différents auteurs ont abordé l'aspect des interactions entre *C. cyaneus* et d'autres rapaces ayant des modes de vie similaires avec lesquels il pourrait entrer en interaction pour des raisons de niche trophique et/ou environnementale (e.g. Clarke & Ward, 1974 ; Clarke *et al.*, 1993 ; Millon *et al.*, 2002 ; Walk, 1998 ; Noga, 2013 ; Ormrod *et al.*, 2021). Entre mars 2024 et mars 2025, l'un des auteurs (L. Fabbiccini) a collecté des pelotes de hibou-moyen-duc *A. otus* à la lisière de la même pinède de Forcatura, dont l'analyse a permis de déterminer près de 500 petits mammifères et passereaux. Ces nouvelles données confrontées à celles précédemment obtenues pour *C. cyaneus* a permis ainsi de faire une analyse comparée des régimes alimentaires en période hivernale du busard Saint-Martin et du hibou moyen-duc sur les Hauts-Plateaux de Colfiorito, centrée en particulier sur **1**) le risque d'une compétition alimentaire due au chevauchement partiel de leurs territoires de prédation respectifs et sur **2**) l'importance du campagnol de Savi *Microtus savii* dans la survie de ces deux rapaces dans une zone aux conditions climatiques particulièrement difficiles.

2. Aire d'étude et méthodes

2.1. Géographie

Les Hauts-Plateaux de Colfiorito (ou Plestini), d'une altitude comprise entre 750 et 800 m, à l'intérieur du « niveau Bioclimatique basse montagne variante humide », sont caractérisés par l'absence d'une période de stress dû à la sécheresse et par la présence d'un stress intense dû au froid (3 mois avec une température minimale inférieure à 0 °C) (Orsomando *et al.*, 1999). Les plateaux sont constitués par un système de bassins tectonico-karstiques (nommés plateaux : Colle Croce, Annifo, Colfiorito, Arvello, marais Colfiorito, Ricciano, Popola-Cesi) semblables à des plaines, qui distinguent la ligne de partage des eaux entre l'Apennin ombrien, province de Perugia (commune de Foligno, PG) et l'Apennin marchesan, province de Macerata (commune de Serravalle di Chienti, MC). Ces plateaux représentent le fond d'anciens bassins lacustres asséchés, soit naturellement, soit par l'homme, à l'exception du marais de Colfiorito. Le paysage végétal actuel est très varié : **1)** les phytocénoses des milieux aquatiques et humides des hauts plateaux varient en fonction du degré d'humidité du sol et de la durée de la période d'inondation hivernale ; **2)** les phytocénoses boisées, arbustives qui recouvrent les montagnes environnantes qui sont liées à la nature du substrat. L'agriculture, conditionnée par des sols calcaires peu profonds ou défavorisés par les stagnations d'eau hivernales, s'est orientée particulièrement vers la culture intensive de la pomme de terre rouge *Solanum tuberosum* et de la lentille cultivée *Lens culinaris* (Orsomando, 1998).

Pour obtenir le territoire (observé) de *C. cyaneus* (Fig. 2), on a utilisé la méthode du polygone concave minimum, en unissant les points des trois stations de récolte des pelotes avec le sommet du Monte Orve et le tronçon entre les marais et les plateaux d'Annifo, où ont été observés des individus en chasse. Le territoire calculé est de 594 hectares, sans exclure la possibilité d'un home range plus large.

Concernant le territoire hivernal (hypothétique) d'*A. otus* (Fig. 2), dans cette étude on a considéré une circonférence avec comme centre le perchoir de Forcatura, avec un rayon de 2 km et une aire égale à 1257 hectares.

2.2. Considérations sur la présence du busard Saint-Martin *C. cyaneus*, du hibou moyen-duc *A. otus* et du campagnol de Savi *M. savii* sur Hauts-Plateaux de Colfiorito

C. cyaneus – Il est présent dans les plaines karstiques de fin octobre à début avril. Durant l'hiver 1995-96, le marais abritait 10 à 15 individus (Messini, 1997), puis ce nombre s'est réduit à 1 à 3 depuis le début du 3^{ème} millénaire (Velatta *et al.*, 2011, Magrini, 2019). La présence d'un seul individu brun a été enregistrée au cours de l'automne-hiver 2000-2001 (Gaggi & Paci, 2003), jusqu' à 7 individus ont été observés pendant la saison 2024-25 (L. Fabbri, obs. pers.).

A. otus – Depuis l'atlas ornithologique de l'Ombrie de Magrini & Gambaro (1997), la diffusion régionale de l'espèce a augmenté au cours des deux décennies suivantes, en particulier dans les secteurs pré-Apennin et Apennin, conformément à la tendance nationale positive (Gaggi & Paci, 2019).

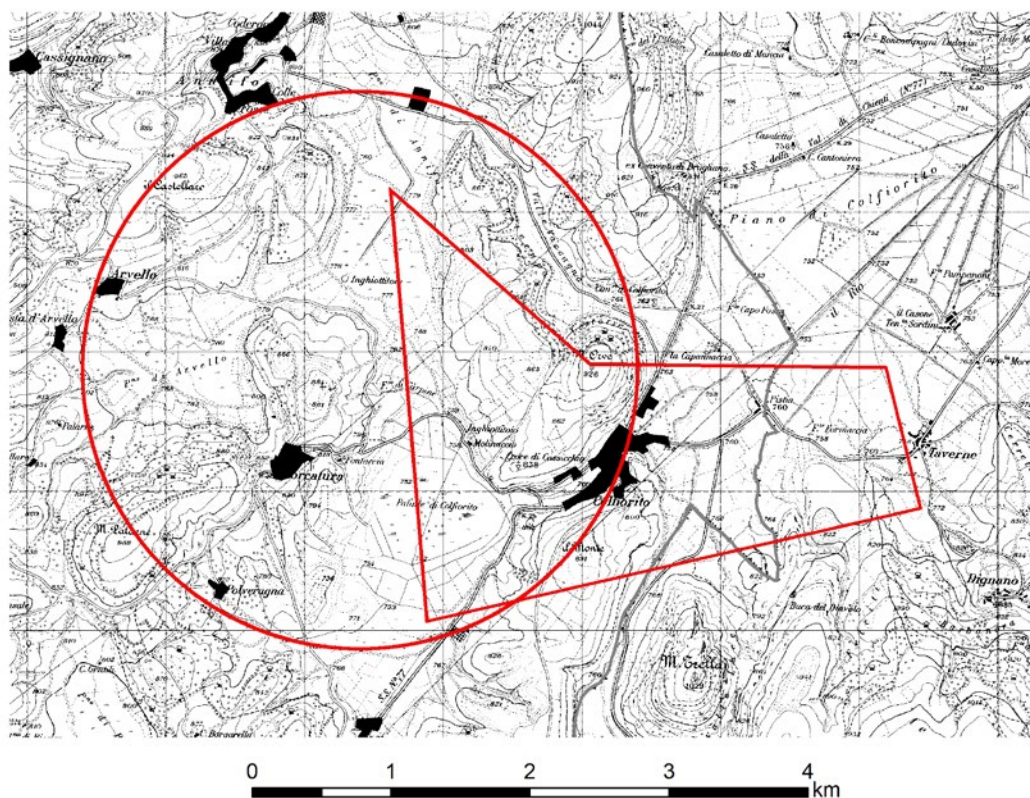


Fig. 2 - Territoires de chasse durant la période hivernale de *C. cyaneus* (polygone) et de *A. otus* (circonférence) dans les HPC. (L. Convito)

Observé dans les plaines karstiques tout au long de l'année, sa reproduction a été confirmée dans la pinède de Forcatura au moins depuis 2013 ; des investigations ultérieures et plus complètes ont également révélé une nidification dans plusieurs autres localités des plaines susmentionnées, où sa présence semble désormais bien consolidée et répartie (L. Fabbricini, données inédites), bien qu'aucun dortoir hivernal n'ait été trouvé, probablement en raison des températures hivernales rigoureuses qui caractérisent la région.

M. savii – Présente en grandes colonies dans les prairies, les tourbières, les terres cultivées et les zones marécageuses, l'espèce a été étudiée par le passé pour confirmer la présence également possible sur les Hauts-Plateaux de Colfiorito d'autres espèces de campagnols présentes dans le nord de l'Italie : les analyses odontométriques des sutures naso-frontales et des troisièmes molaires supérieures (M³) ont permis de confirmer uniquement la présence de *M. savii* sur les Hauts-plateaux de Colfiorito (Nappi *et al.*, 2012). Une analyse récente des premières molaires inférieures (M₁) faite sur un nouvel échantillon de Forcatura, comparé à d'autres échantillons géographiques de l'Ombrie (Brunet-Lecomte *et al.*, 2024), a mis en évidence des particularités invitant à faire des recherches génétiques plus approfondies (Lucentini *et al.*, 2023).

2.3. Recueil des données

Au cours de la saison 2000-2001, dans le cadre d'une enquête qualitative sur les petits mammifères des Hauts-plateaux de Colfiorito (Gaggi & Paci, 2003), 65 pelotes de réjection de *C. cyaneus* ont été récoltées entre octobre et février dans le Marais de Colfiorito (PG) et dans le Plateau de Colfiorito (MC) près de Dignano et du dortoir nocturne de Taverne (**Fig. 1**). Concernant *A. otus*, au cours de la période 30 mars 2024 – 28 mars 2025, 137 pelotes entières et désintégrées ont été recueillies par L. Fabbricini, près du Plateau d'Annifo (PG) près de Forcatura (**Fig. 1**) sous un perchoir en bordure d'une pinède à prédominance de *Pinus nigra*.

Les données obtenues dans le Plateau de Colfiorito (HPC) ont été comparées entre elles puis avec des données du régime alimentaire d'*A. otus* de Madonna della Stella (MdS) précédemment publiées (Gaggi & Paci, 2014b).

2.4. Analyse des données

L'analyse des données est une analyse descriptive :

1) Calcul des valeurs moyennes (hauteur x largeur) de 42 pelotes de *C. cyaneus* et de 63 pelotes d'*A. otus* (**Tabl. 1**).

	<i>Circus cyaneus</i>		<i>Asio otus</i>	
Pelotes	Longueur (mm)	Largeur (mm)	Longueur (mm)	Largeur (mm)
N	42	42	63	63
Moyenne±SD*	38,80±11,48	18,96±3,62	31,90±6,36	19,79±3,32
Médiane	38,50	18,50	31,30	19,20
Min	21,00	13,00	18,20	13,10
Max	72,00	31,00	47,80	33,50

*SD=écart type

Tabl. 1 - Taille des pelotes de réjection de *Circus cyaneus* et *Asio otus* des Hauts-Plateaux de Colfiorito.

Prédateur	<i>Circus cyaneus</i>		<i>Asio otus</i>			
	Période hivernale		Période hivernale		Printemps-été	
Proies	N	%	N	%	N	%
<i>Sturnus vulgaris</i>	8	9,64	\	\	1	0,38
<i>Chloris chloris</i>	1	1,20	\	\	\	\
Passeriformes indet.	8	9,64	1	0,43	2	0,75
<i>Crocidura leucodon</i>	1	1,20	\	\	4	1,51
<i>Sorex samniticus</i>	\	\	1	0,43	\	\
<i>Clethrionomys glareolus</i>	1	1,20	\	\	2	0,75
<i>Microtus savii</i>	58	69,88	181	77,35	158	59,62
<i>Apodemus flavicollis</i>	\	\	\	\	10	3,78
<i>Apodemus sylvaticus</i>	5	6,04	51	21,79	88	33,21
<i>Mus domesticus</i>	1	1,20	\	\	\	\
Totale	83	100,00	234	100,00	265	100,00

Tabl. 2 - Effectif (N) et pourcentage (%) des proies déterminées dans les pelotes de réjection de *Circus cyaneus* et *Asio otus* des Hauts-Plateaux de Colfiorito.

Concernant les pelotes entières (Tabl. 6), les données suivantes ont été calculées (Nardotto, 2025) :

- Nombre moyen de proies par pelote (nombre de proies / nombre de pelotes) ;
- Poids moyen d'une proie par pelote (biomasse totale / nombre de proies) ;
- Repas moyen (Poids moyen par pelote) (biomasse totale / nombre de pelotes).

2) Effectif (N) et pourcentage (% : nombre de proies appartenant à l'espèce considérée/nombre de proies totales*100) des proies déterminées dans les pelotes de réjection de *C. cyaneus* et *A. otus* des HPC (Tabl. 2).

3) Calcul de la biomasse en grammes (gr) et pourcentages (% : poids total de l'espèce considérée/poids total de toutes proies*100) des régimes alimentaires de *C. cyaneus* et *A. otus* des HPC et MdS (Tabl. 3).

Concernant la biomasse des oiseaux et de presque tous les petits mammifères, les valeurs figurant dans Gaggi & Paci (2014b) ont été utilisées. Les valeurs pour

Sorex samniticus, *Clethrionomys glareolus* et *Apodemus flavicollis*, espèces non mentionnées dans Gaggi & Paci (2014b), ont été obtenues à partir de spécimens ombriens constituant la collection «Gaggi-Paci» (Paci *et al.*, 2022).

Les biomasses attribuées sont les suivantes :

Oiseaux : *Motacilla alba* (23 gr), *Turdus merula* (100 gr), *Sturnus vulgaris* (75 gr), *Passer italiae* (30 gr), *Passer montanus* (23 gr), *Fringilla coelebs* (20 gr), *Carduelis carduelis* (16 gr), *Chloris chloris* (30 gr.), *Spinus spinus* (14 gr), *Serinus serinus* (13 gr), Passeriformes indet. (21 gr).

Petits mammifères : *Suncus etruscus* (2 gr), *Crocidura leucodon* (9 gr), *Sorex samniticus* (7 gr), *Clethrionomys glareolus* (25 gr), *Microtus savii* (20 gr), *Apodemus flavicollis* (29 gr), *Apodemus sylvaticus* (25 gr), *Mus domesticus* (19 gr), *Rattus rattus* (150 gr), Rongeurs indet. (24 gr).

Prédateur		<i>Circus cyaneus</i>		<i>Asio otus</i>					
Site		HPC 2000-01		HPC 2024-25				MdS 2010-11	
Période		Période hivernale		Période hivernale		Printemps été		Période hivernale	
Proies		Biomasse		Biomasse		Biomasse		Biomasse	
Espèce	Poids (g)	gr	%	gr	%	gr	%	gr	%
<i>Motacilla alba</i>	23	\	\	\	\	\	\	345	1,71
<i>Turdus merula</i>	100	\	\	\	\	\	\	100	0,49
<i>Sturnus vulgaris</i>	75	600	28,09	†	†	75	1,28	450	2,24
<i>Passer italiae</i>	30	\	\	\	\	\	\	120	0,60
<i>Passer montanus</i>	23	\	\	\	\	\	\	253	1,26
<i>Fringilla coelebs</i>	20	\	\	\	\	\	\	200	0,99
<i>Carduelis carduelis</i>	16	\	\	\	\	\	\	384	1,91
<i>Chloris chloris</i>	30	30	1,40	†	†	†	†	30	0,15
<i>Spinus spinus</i>	14	\	\	\	\	\	\	126	0,63
<i>Serinus serinus</i>	13	\	\	\	\	\	\	52	0,26
Passeriformes indet.	21	168	7,87	21	0,43	42	0,72	1470	7,31
<i>Suncus etruscus</i>	2	\	\	\	\	\	\	2	0,01
<i>Crocidura leucodon</i>	9	9	0,42	†	†	36	0,62	36	0,18
<i>Sorex samniticus</i>	7	\	\	7	0,14	\	\	\	\
<i>Clethrionomys glareolus</i>	25	25	1,27	\	\	50	0,85	\	\
<i>Microtus savii</i>	20	1160	54,31	3620	73,53	3160	53,99	3920	19,48
<i>Apodemus flavicollis</i>	29	\	\	\	\	290	4,95	\	\
<i>Apodemus sylvaticus</i>	25	125	5,85	1275	25,90	2200	37,59	10950	54,42
<i>Mus domesticus</i>	19	19	0,89	\	\	\	\	57	0,28
<i>Rattus rattus</i>	150	\	\	\	\	\	\	450	2,24
Rongeurs indet.	24	\	\	\	\	\	\	1176	5,84

Tabl. 3 - Biomasse (gr et %) des régimes alimentaires de *Circus cyaneus* et *Asio otus* selon la localité et la période de récolte des pelotes.

4) Indice d'affinité trophique de Shoener, IS, (Pompei *et al.*, 2014) (**Tabl. 4**).

$$IS = 1 - 0,5 * (\sum_{i,n} |PV_{xi} - PV_{yi}|)$$

Avec :

n = nombre de proies,

PV_{xi} = % de la proie i du régime alimentaire X/100,

PV_{yi} = % de la proie i du régime alimentaire Y/100.

Cet indice a été calculé entre les régimes suivants :

Circus cyaneus période hivernale* HPC vs *Asio otus* période hivernale HPC

Circus cyaneus période hivernale HPC vs *Asio otus* période hivernale MdS

Circus cyaneus période hivernale HPC vs *Asio otus* printemps-été HPC

Asio otus période hivernale HPC vs *Asio otus* printemps-été HPC

Asio otus période hivernale HPC vs *Asio otus* période hivernale MdS

L'indice d'affinité trophique de Schoener varie entre 0 (aucune affinité) et 1 (affinité totale).

* La période hivernale était considérée comme la saison comprise entre octobre et février.

5) Indice agronomico-environnemental, rapport Cricetidae/Muridae (Contoli, 1980), relatif à la prédation d'*Asio otus* hivernant dans la zone d'étude et près du cimetière de MdS pour la comparaison entre les régimes en période hivernale d'*A. otus* (**Tabl. 5**) des HPC et de MdS.

3. Résultats

Les résultats de l'étude sont présentés dans les **Tabl. 1 à 6** et **Fig. 3**.

4. Discussion et conclusion

Une étude précédente (Paci, 2020) avait rapporté pour *C. cyaneus* et *A. otus*, rapaces similaires par leur choix d'habitat (espaces ouverts) et leurs techniques de chasse (vol exploratoire rasant le terrain et chassant à l'ouïe) mais avec des rythmes circadiens différents (diurne vs nocturne), une prédation spécialisée sur les petits rongeurs avec des fréquences respectives égales à 80,6 % et 79,1 %, montrant un spectre trophique assez similaire durant la période hivernale et mettant en

Indice d'affinité trophique de Schoener entre deux régimes	Indice de Schoener
<i>Circus cyaneus</i> période hivernale HPC vs <i>Asio otus</i> période hivernale HPC	0,61
<i>Circus cyaneus</i> période hivernale HPC vs <i>Asio otus</i> période hivernale MdS	0,35
<i>Circus cyaneus</i> période hivernale HPC vs <i>Asio otus</i> printemps-été HPC	0,63
<i>Asio otus</i> période hivernale HPC vs <i>Asio otus</i> printemps-été HPC	0,80
<i>Asio otus</i> période hivernale HPC vs <i>Asio otus</i> période hivernale MdS	0,46

Tabl. 4 - Indices d'affinité trophique de Schoener calculés à partir des biomasses des proies consommées entre les régimes alimentaires de *Circus cyaneus* et *Asio otus* selon la période et la localité de récolte.

Hauts-Plateaux de Colfiorito	Madonna della Stella
3,54	0,44

Tab. 5 - Indice agronomico-environnemental relatif à la prédation d'*Asio otus* hivernant dans les Hauts-Plateaux de Colfiorito et près du cimetière de Madonna della Stella.

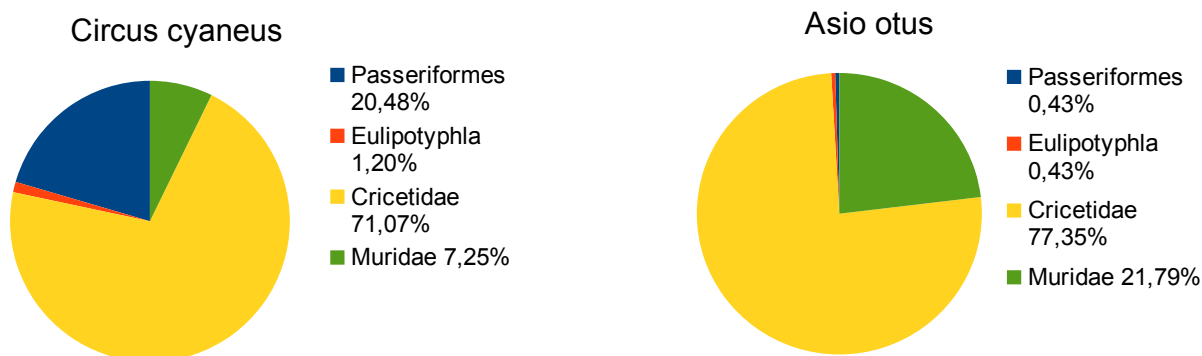


Fig. 3 - Prédation hivernale : % de proies de *Circus cyaneus* et *Asio otus* dans les Hauts-Plateaux de Colfiorito.

Prédation hivernale	<i>Circus cyaneus</i>	<i>Asio otus</i>
Nombre total de proies	83	234
Nombre d'espèces capturées	7	3
Nombre de taxons capturés	8	4
Biomasse totale	2136,0 gr	4923,0 gr
Nombre de <i>Microtus savii</i>	58 (69,88 %)	181 (77,35 %)
Biomasse de <i>Microtus savii</i>	1160,0 gr (54,31 %)	3620,0 gr (73,53 %)
Nombre de proies et nombre de pelotes intactes	83 proies – 65 pelotes*	120 proies – 76 pelotes
Biomasse des proies des pelotes intactes	2136,0 gr	2548,0 gr
Nombre de proies par pelote intacte	1,28	1,58
Poids moyen d'une proie par pelote intacte	25,73 gr	21,23 gr
Repas moyen (Poids moyen par pelote intacte)	32,86 gr	33,52 gr

Tabl. 6 - Résumé de la prédation hivernale de *Circus cyaneus* et *Asio otus* dans les Hauts-Plateaux de Colfiorito. *: Contrairement à *A. otus*, toutes les pelotes de *C. cyaneus* sont intactes.

évidence toutefois une prédation différente concernant le campagnol de Savi *M. savii* et le mulot sylvestre *Apodemus sylvaticus*. En général *M. savii*, peut-être en raison de ses habitudes polyphasiques permettant une capture facile en plein jour, était l'espèce la plus capturée par *C. cyaneus* (Fig. 4) alors que *A. otus* capturait en premier *A. sylvaticus* suivi par *M. savii*. En considérant cela, en particulier dans les HPC et à MdS, le facteur probablement déterminant s'explique par la localisation géographique des dorts et la pratique agricole faite sur le site considéré (McCarthy *et al.*, 2021). En hiver, dans les HPC, *C. cyaneus* fait face à des températures froides et des pratiques agricoles en grande partie intensives alors qu'à MdS, *A. otus* connaît des hivers plus doux et un régime de culture traditionnel extensif.

Dans les HPC, les régimes alimentaires de ces rapaces (Fig. 3) aux aspects éco-éthologiques très similaires, ont été comparés au sein d'une même zone d'hivernage où leurs territoires respectifs pouvaient en grande partie se chevaucher (Fig. 2).

a) La mesure des pelotes de *C. cyaneus* a donné des valeurs moyennes (18,96 mm de diamètre et 38,80 mm de longueur) proches de celles rapportées par Paci *et al.* (1996) pour le centre de l'Italie, par Toffoli (1994) pour le nord de l'Italie et par Mois (1975) pour le sud de la Belgique. L'analyse a montré que la moyenne des proies par pelote (1,28) est la même que celle rapportée pour le centre de l'Italie (Paci *et al.*, 1996) mais plus petite que celle de l'Italie du Nord (Toffoli, 1994). Le repas moyen d'environ 33 g est supérieur à ce qui est connu pour l'Italie centrale (Paci *et al.*, 1996), mais inférieur à celui rapporté pour l'Italie du Nord (Toffoli, 1994) et aux valeurs rapportées en général par Chiavetta (1981), comprises entre 50 g pour les ♂ pendant les saisons douces et 100 g pour les ♀ en période hivernale très froide.

L'analyse des pelotes d'*A. otus* a donné des valeurs moyennes (19,20 mm de diamètre et 31,30 mm de longueur) conformes aux moyennes rapportées par Brichetti & Fracasso (2006) en général, par Gaggi & Paci (2014b) pour l'Italie centrale et par Cecere & Vicini (2000) pour l'Italie du Sud, alors qu'elles étaient inférieures pour le nord de l'Italie (Cecere & Vicini, 2000). Le calcul de la moyenne du nombre de proies par pelote (1,58) se situe entre les valeurs observées pour le centre-sud de l'Italie (Cecere & Vicini, 2000 ; Cecere *et al.*, 2013 ; Gaggi & Paci, 2014b) et celles obtenues dans le nord de l'Italie (Castioni *et al.*, 1998 ; Cecere & Vicini, 2000 ; Usberti, 2008 ; Vicariotto, 2018 ; Peruzzo & Vicariotto, 2025). Concernant le repas moyen (33,52 g), les valeurs concordent en général pour le centre-sud de l'Italie (Cecere & Vicini, 2000 ; Basile, 2013 ; Cecere *et al.*, 2013 ; Gaggi & Paci, 2014b), mais sont parfois nettement inférieures à celles trouvées dans l'Italie du Nord (Galeotti & Canova, 1994 ; Castioni *et al.*, 1998 ; Cecere & Vicini, 2000 ; Pirovano *et al.*, 2000 ; Usberti 2008 ; Vicariotto, 2018).

b) L'analyse des régimes alimentaires hivernaux (Tabl 2 et 3, Fig. 1) a montré pour *C. cyaneus* et *A. otus* une hyper-prédation de *M. savii* avec des pourcentages en nombre de proies (69,88% et 77,35 % respectivement) ou de biomasse (54,31 et 73,53%, respectivement), plus élevés chez *A. otus*, probablement favorisé pendant les nuits d'hiver peu illuminées ou complètement noires par une plus grande activité épigée de *M. savii* (Dell'Agnello *et al.*, 2020) et un temps de chasse plus long.

Pour le reste, les deux rapaces ont complété leur régime alimentaire :

1) pour *C. cyaneus*, principalement par des petits Passériformes capturés le jour et/ou au crépuscule (20,48 % des proies et 37,36 % de la biomasse) et des Muridés (7,24 % des proies et 6,74 % de la biomasse) ;



Fig. 4 - Busards Saint-Martin *Circus cyaneus* chassant les campagnols de Savi *Microtus savii* dans les prairies d'Ombrie et des Marches (Colfiorito, PG, Ombrie - photos a,b ; Corinaldo, AN, les Marches - photo c) Photo de S. Laurenti, novembre 2022 et décembre 2017 (photos a,b) / de F. Fanesi, novembre 2017 (photo c).

2) pour *A. otus*, principalement par des Muridés (21,79 % des proies et 25,90 % de la biomasse).

Concernant la prédation des oiseaux par *C. cyaneus*, la capture de l'étourneau sansonnet *S. vulgaris* (9,64% des proies totales) et la capture d'un verdier d'Europe *C. chloris* avec lequel il peut s'associer la nuit dans les roselières (Brichetti & Fracasso, 2013), amène à envisager une chasse crépusculaire de *C. cyaneus* dans cet environnement où il est certainement plus facile pour un rapace peu spécialisé dans ce type de prédation de réussir de telles captures. Il n'a pas été possible, en revanche, de savoir si les autres Passeriformes capturés étaient des espèces fréquentant habituellement des terrains ouverts pour se nourrir comme les Alaudidae, Motacillidae, Emberizidae et Fringillidae (Clark *et al.*, 2008). Les deux espèces de Muridés déterminés pouvaient provenir aussi d'une roselière où elles ont été trouvées par Gaggi & Paci (2003 & 2014a) au cours des recherches faites en 2000 et 2001.

L'analyse du régime alimentaire en période printemps-été (Tabl. 2 et 3) d'*Asio otus* a révélé une diminution de la prédation de *M. savii* (-17,73 % des proies) qui, toutefois, en accord avec Trotta (2010), reste l'espèce la plus capturée en période de reproduction ; tandis qu'*A. sylvaticus* a enregistré une augmentation des captures (+11,42%). De plus, deux rongeurs, le campagnol roussâtre *C. glareolus* (0,75 % des proies) et le mulot à collier *A. flavicollis* (3,78 % des proies) sont apparus, possiblement présents et capturés dans l'écotone de Forcatura. Le déclin de *M. savii* pourrait s'expliquer

par sa phénologie reproductive, qui refléterait dans les HPC le même schéma proposé par Dell'Agnello (2016) pour une autre région de l'Italie centrale (Toscane) où le pic d'activité était concentré principalement entre novembre et avril. Une seconde hypothèse, à l'inverse de celle envisagée pour la période hivernale, pourrait être qu'avec l'augmentation des heures de lumière, l'activité nocturne des proies diminuerait ainsi que la période disponible pour les hiboux pour les capturer. Enfin, à l'instar de *C. cyaneus*, *A. otus* aurait pu chasser des étourneaux et des petits passereaux dans les roseaux pendant son activité nocturne, étant donné que cette espèce menace à l'occasion les oiseaux dans leurs zones de repos par des incursions auxquelles plusieurs *A. otus* participent (Della Pietà & Mastroianni, 2008).

c) Indice d'affinité trophique de Schoener. L'indice "*Asio otus* période hivernale des HPC versus (vs) *A. otus* printemps-été HPC" montre une bonne affinité=0,80 : Dans les deux régimes, *M. savii* et *A. sylvaticus* sont les deux espèces respectivement les plus consommées (99 % et 92 %).

L'indice "*C. cyaneus* période hivernale des HPC vs *A. otus* période hivernale des HPC" montre une affinité assez bonne=0,61, semblable à celle observée entre "*C. cyaneus* période hivernale des HPC vs *A. otus* printemps-été des HPC" (0,63). Comparé à l'indice "*A. otus* période hivernale des HPC vs *A. otus* printemps-été des HPC" (0,80), l'affinité moins stricte (0,61) de l'indice "*C. cyaneus* période hivernale des HPC vs *Asio otus*

période hivernale des HPC” s’explique d’une part, par une consommation plus grande de passereaux chez *C. cyaneus* (37 %) que chez *A. otus* (0,4 %) et d’autre part, par une consommation moins grande de *A. sylvaticus* chez *C. cyaneus* (6 %) que chez *A. otus* (26 %).

L’indice “*C. cyaneus* période hivernale des HPC vs *A. otus* période hivernale de MdS” montre une faible affinité (0,35) qui s’explique d’une part, par une consommation de passereaux plus forte pour *C. cyaneus* des HPC (37 %) que pour *A. otus* de MdS (18 %) et d’autre part, par une consommation plus grande de *M. savii* (54 %) comparée à celle de *A. sylvaticus* (6 %) chez *C. cyaneus* des HPC vs une consommation moins grande de *M. savii* (19 %) comparée à celle de *A. sylvaticus* (54 %) chez *A. otus* de MdS.

L’indice “*A. otus* période hivernale des HPC vs *A. otus* période hivernale MdS” montre une affinité modérée (0,46) qui s’explique par le fait que dans les HPC, *M. savii* (73,5 %) l’emporte sur *A. sylvaticus* (25,9 %) alors qu’à MdS, *A. sylvaticus* (54,4 %) l’emporte sur *M. savii* (19,5 %).

d) L’indice agro-environnemental, utilisé dans la comparaison des régimes alimentaires d’*A. otus* en période hivernale des HPC et de MdS (**Fig. 5**), restitue une image du premier site caractérisé par un haut niveau d’anthropisation et d’homogénéisation du territoire, où une gestion de l’utilisation des sols particulièrement orientée vers un régime de culture intensive est mise en évidence.

Les résultats démontrent des convergences alimentaires entre *C. cyaneus* et *A. otus* pendant la période hivernale dans les HPC. L’analyse des pelotes montre que les valeurs respectives du nombre de proies par pelotes et du poids moyen d’un repas sont similaires et les moyennes de ces valeurs (1,43 et 33,19 gr) les rapprochent de celles trouvées pour le site de MdS (1,38 et 33,16 gr). Cependant, comparées avec des données d’Italie du Nord, celles obtenues en Ombrie sont nettement plus faibles, similaires à celles trouvées pour le sud de l’Italie (Cecere & Vicini, 2000 ; Basile, 2013), suggérant pour *C. cyaneus* et *A. otus* un besoin moindre de nourriture durant la période hivernale sous des latitudes présentant un climat plus doux. D’éventuelles augmentations soudaines de ces valeurs dans les régimes respectifs (nombre de proies par pelote, poids moyen des proies par pelote et repas moyen) pourraient cependant être possibles et s’expliquer par la présence de conditions hivernales particulièrement défavorables, comme le rapportent Martelli & Fastelli (2013) pour le sud de la Toscane. L’analyse des proies confirme une «sténophagie facultative» des deux rapaces (Castioni *et al.*, 1998) focalisée principalement sur les espèces de petits rongeurs les plus abondantes. Ce choix de la quantité conduit à une organisation sélective entre proies prioritaires et secondaires (Tome, 2003 ; Probst & Probst, 2025) et à orienter le régime, lors de chutes soudaines de la proie principale (*M. savii*), vers des espèces abondantes et faciles à trouver (les petits passeriformes et le mulot sylvestre *A. sylvaticus*), délaissant ainsi les proies secondaires comme les musaraignes, le campagnol roussâtre, etc).

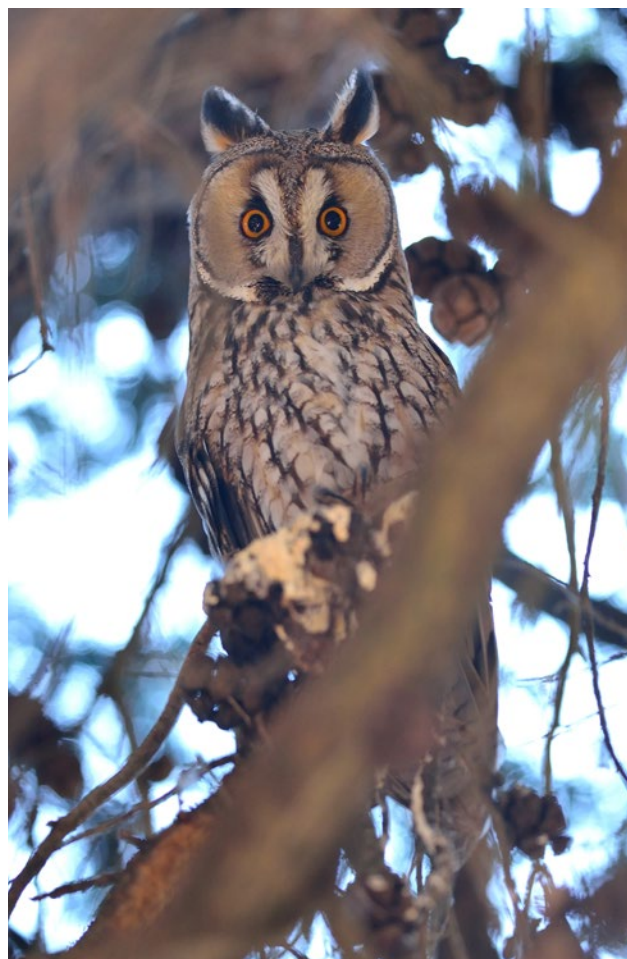


Fig. 5. Hibou-moyen-duc *Asio otus* dans le dortoir de jour de Madonna della Stella. Photographie de G. Bencivenga, octobre 2018.

Les analyses des indices d’affinité de Shoener et agronomico-environnemental résument et confirment ce qui a été exposé ainsi : dans les HPC la comparaison entre les régimes en période hivernale et en période printemps-été d’*A. otus* montre une bonne affinité (0,80), indiquant probablement un régime alimentaire assez constant tout au long de l’année. Il convient aussi de noter la bonne affinité entre les régimes de *C. cyaneus* et *A. otus* (0,61) en période hivernale. Comme attendu, une baisse de l’indice est observée entre les régimes des HPC et de MdS : ainsi on note un faible indice entre *C. cyaneus* et *A. otus* (0,35) et un indice très moyen (0,46) entre les régimes en période hivernale d’*A. otus* dans les HPC et MdS. Dans les deux cas, on note un renversement de tendance dû à la gestion différente de l’utilisation des sols et, donc à l’orientation trophique différente calibrée en fonction des caractéristiques des territoires de chasse.

Au cours des trente dernières années, la tendance des deux espèces a varié dans les HPC, montrant une diminution marquée de *C. cyaneus* (de 10 à 15 individus en 1995 à 1 à 7 individus en 2025) et, inversement, une augmentation d’*A. otus*. D’après les données recueillies et les connaissances de la littérature, seraient à exclure comme des facteurs limitants, la disparition locale de *M. savii* due à des changements brusques des pratiques agricoles (Probst & Probst, 2025 ; A.M. Paci, obs.

pers.) ou des déclin démographiques saisonniers de ces mêmes populations (Contoli *et al.*, 2008 ; Dell'Agnello, 2016 ; Dell'agnello *et al.*, 2020). Un facteur à ne pas sous-estimer est la présence récente d'*A. otus* avec lequel *C. cyaneus* peut interagir lors des chasses crépusculaires jusqu'à environ 20 minutes (voire 40 minutes) après le coucher du soleil et à des niveaux de luminosité allant jusqu'à 28 lux (Noga, 2013), pouvant ainsi donner lieu à une compétition alimentaire étant donné le chevauchement important des territoires de chasse et des régimes alimentaires de ces deux espèces.

L'analyse de leurs régimes a montré un spectre trophique similaire et orienté vers les petits rongeurs qui dominent dans la zone d'hivernage. Pendant la période hivernale, les petits rongeurs suffisent à nourrir *A. otus* (99,4 % de la biomasse) mais pas *C. Cyaneus* (62,3 % de la biomasse) lequel consomme en complément des Passériformes (37,4 % de la biomasse).

Selon la théorie de construction de niche (NTC), des espèces étroitement liées et écologiquement similaires avec des aires de distribution se chevauchant peuvent coexister par une répartition des ressources qui limite la compétition interspécifique (Ramellini *et al.*, 2024). Cependant, si au niveau local les conditions de symbiose sont irrégulières (ou récentes, comme dans le cas présent), ces mécanismes d'isolement écologique pourraient ne pas se développer complètement, laissant place à des compétitions parfois considérables (Clark & Ward, 1974 ; Ormrod *et al.*, 2021).

La relation paradoxale entre ces deux espèces vulnérables dans un territoire significativement modifié par l'homme et malmené par le gel hivernal, semble être fortement liée à la disponibilité de *M. savii* qui, contrairement à d'autres Cricetidae présents dans des environnements riches en biodiversité, occupe aussi des biotopes fortement anthropisés (Capizzi & Santini, 2007 ; Contoli *et al.*, 2008), en fournissant aux deux rapaces l'apport calorique nécessaire pour passer la saison hivernale dans les HPC (Wijnandts, 1984 ; Probst & Probst, 2025). Par conséquent, la présence/absence de *M. savii* devrait être surveillée régulièrement en parallèle avec la disponibilité ou non de diverses espèces végétales que ce rongeur apprécie, en premier lieu *Bellis perennis*, *Geranium pusillum*, *G. rotundifolium*, *Plantago lanceolata*, *P. major*, *Setaria verticillata*, *Taraxacum officinale* et *Trifolium pratense* (Dell'Agnello, 2016).

À cet égard, l'expérience conduite aux Pays-Bas avec la création de véritables « champs d'oiseaux » constitués de zones pérennes, riches en campagnols et adaptés à l'hivernage de *C. cyaneus* et *A. flammeus* (Wiersma & Bos, 2019) est certainement intéressante. Une gestion prudente de ces réservoirs alimentaires, centrée sur des zones limitées et éloignées des cultures existantes, garantirait et faciliterait la présence *in situ* des busards, hiboux et autres prédateurs de campagnols (dont des espèces rares ou menacées comme la pie-grièche grise *Lanius excubitor* et le butor étoilé *Botaurus stellaris*) (Cagnucci, 2004 ; Bencivenga, 2019 ; Paci & Gaggi, 2019 ; L. Fabbricini, obs. Pers.). Ainsi, ces réservoirs assureraient la survie des busards et hiboux pendant la saison froide et leur permettraient de remplir

leur précieux rôle de régulateurs des rongeurs pour la défense de la production agricole (Paci, 2020 ; Ormrod *et al.*, 2021) dans les Hauts-Plateaux de Colfiorito.

Conflit d'intérêts : Les auteurs assurent qu'il n'y a pas eu de conflit d'intérêts pour la réalisation de cette contribution.

Remerciements : Les auteurs remercient Gianluca Bencivenga, Federico Fanesi, Stefano Laurenti, Daniele Pieracci et Carmine Romano pour leur aimable collaboration.

Références

- Adamo M.C., Puglisi L. & Baldaccini N.E. (2004) - Factors affecting Bittern *Botaurus stellaris* distribution in a Mediterranean wetland – *Bird Conservation International*, 14: 153-164.
- Basile M. (2013) - Analisi della dieta del Gufo comune *Asio otus* durante lo svernamento in habitat semi-lurbano (Arzano, Campania). Risultati del primo roost segnalato (Arzano, NA). *Poster dal XVII Convegno Italiano di Ornitologia - Trento 11-15 settembre 2013*.
- Bencivenga G. (2001) - Accertata nidificazione di Nitticora, Sgarza ciuffetto, Airone cenerino nella Palude di Colfiorito (Umbria). *Picus*, 27: 29-30.
- Bencivenga G. (2019) - Tarabuso *Botaurus stellaris*. In: Velatta F., Magrini M., Lombardi G. - *Secondo Atlante Ornitologico dell'Umbria - Distribuzione regionale degli uccelli nidificanti e svernanti 2012-2017*. Regione Umbria, Perugia, 518 p : 130-131.
- Bencivenga G., Messini M., Renzini F. & Velatta F. (1996) - Nuovi dati sull'avifauna legata alle zone umide degli altipiani di Colfiorito (Perugia). *Gli Uccelli d'Italia*, 21: 60-69.
- Brichetti P. & Fracasso G. (2006) - *Ornitologia Italiana 3, Stercorariidae-Caprimulgidae*. Alberto Perdisa Editore, Bologna, 454 p.
- Brichetti P. & Fracasso G. (2013) - *Ornitologia Italiana 8, Sturnidae-Fringillidae*. Alberto Perdisa Editore, Bologna, 446 p.
- Brunet-Lecomte P., Gaggi A., Lombardi G., Convito L. & Paci A.M. (2024) - Odontometric divergence in Savi's vole Umbrian populations *Microtus savii* (De Sélys-Longchamps, 1838) (Arvicolinae, Rodentia). *Carnets natures*, 11: 93-98.
- Cagnucci G. (2004) - *Colfiorito. Un Parco per il Tarabuso*. Quattroemme Editore, Perugia, 112 p.
- Capizzi D. & Santini L. (2007) - *I Roditori Italiani*. Antonio Delfino Editore, Roma, 575 p.
- Castioni C., Debernardi P. & Patriarca E. (1998) - L'alimentazione invernale del Gufo comune (*Asio otus*) nel Parco Ticino (Italia nordoccidentale). *Riv. Piem. St. Nat.*, 19: 299-312.
- Chiavetta M. (1981) - *I Rapaci d'Italia e d'Europa*. Rizzoli, Milano, 344 p.
- Cecere F. & Vicini G. (2000) - Micromammals in the diet of the Long-eared Owl (*Asio otus*) at the W.W.F.'s

- Oasi San Giuliano (Matera, South Italy). *Hystrix* (n.s.), 11 (2): 47-53.
- Cecere J.G., Bombino S. & Santangeli A. (2013) - Winter Diet of Long-eared Owl *Asio otus* in a Mediterranean Fragmented Farmland. *The Wilson Journal of Ornithology*, 125 (3): 655-658.
- Clarke R.J., Bourgonje A. & Castelijns H. (1993) - Food niches of sympatric Marsh Harriers *Circus aeruginosus* and Hen Harriers *C. cyaneus* on the Dutch coast in winter. *Ibis*, 135 (4): 424-431.
- Clarke R.J., Combridge M. & Combridge P. (2008) - A comparison of the feeding ecology of wintering Hen Harriers *Circus cyaneus* centred on two heathland areas in England. *Ibis*, 139 (1): 4-18.
- Clarke R.J. & Ward J.G. (1974) - Interspecific competition in two species of open country Raptors *Circus cyaneus* and *Asio flammeus*. *Proceedings of the Pennsylvania Academy of Science*, 48: 79-87.
- Contoli L. (1980) - Borre di Strigiformi e ricerca teriologica in Italia. *Natura e Montagna*, 3: 73-94.
- Contoli L., Nappi A. & Castiglia R. (2008) - Caratteri generali dei *Microtus* (*Terricola*) del “gruppo savii”. In: Amori G., Contoli L., Nappi A. (a cura di). *Fauna d'Italia – MAMMALIA II, Erinaceomorpha-Soricomorpha-Lagomorpha-Rodentia*. Edizioni Calderini, Milano, 752 p : 525-535.
- Dell'Agnello F. (2016) - *Savi's pine vole (Microtus savii) ecology in agroecosystems*. Dottorato di Ricerca in Etologia ed Ecologia Animale (XXIX Ciclo), Settore Scientifico Disciplinare BIO 0/5, Università degli Studi di Firenze, 103 p.
- Dell'Agnello F., Martini M., Mori E., Mazza G., Mazza V. & Zaccaroni M. (2020) - Winter activity rhythms of a rodent pest species in agricultural habitats. *Mammal research*, 65 (1): 69-74.
- Della Pietà C. & Mastroianni M. (2008) - *Gufi e Civette*. Gruppo Editoriale Muzzio, 176 p.
- Di Carlo E.A. (1984) - Il popolamento avifaunistico delle acque interne (laghi, fiumi, bacini artificiali) dell'Italia Centrale. Nota quarta: D) Palude di Colfiorito – *Gli Uccelli d'Italia*, 9: 105-110.
- Gaggi A. & Paci A.M. (2003) - Micromammiferi dei Piani Carsici di Colfiorito (Perugia-Macerata). *Atti del IV Congresso Italiano di Teriologia – Riccione* 6-8 novembre 2003. *Hystrix, It. J. Mamm., (n.s.) suppl.* 119-120.
- Gaggi A. & Paci A.M. (2014a) - *Atlante degli Erinaceomorfi, dei Soricomorfi e dei piccoli Roditori dell'Umbria*. Regione Umbria, Perugia, 145 p.
- Gaggi A. & Paci A.M. (2014b) - Dieta invernale del Gufo comune *Asio otus* in un'area dell'Umbria (Montefalco, Italia centrale). In: Tinarelli R., Andreotti A., Baccetti N., Melega L., Roscelli F., Serra L., Zenatello M. (a cura di). *Atti del XVI Convegno Nazionale di Ornithologia*. Cervia, 22-25 settembre 2011. *Scritti, Studi e Ricerche di Storia Naturale della Repubblica di San Marino*: 370-372.
- Gaggi A. & Paci A.M. (2019) - Gufo comune *Asio otus*. In: Velatta F., Magrini M., Lombardi G. - *Secondo Atlante Ornithologico dell'Umbria – Distribuzione regionale degli uccelli nidificanti e svernanti 2012-2017*. Regione Umbria, Perugia, 518 pp: 278-279.
- Galeotti P. & Canova L. (1994) - Winter diet of Long-eared Owls (*Asio otus*) in the Po Plain (northern Italy). *J. Raptor Res.* 28 (4): 265-268.
- Gustin M. & Celada C. (2002) - Azioni urgenti di Conservazione di alcuni SIC in Comune di Foligno. *Progetto LIFE 99 NAT/IT/6248. Rapporto finale al 30.12.2002. Relazione tecnica*: 1-55.
- Laurenti S. (1997) - La migrazione autunnale nell'Oasi di Colfiorito (PG). *Avocetta*, 21: 63.
- Lucentini L., Brunet-Lecomte P., Brustenga L., La Porta G., Gaggi A., Gentili S., Barili A., Nappi A. & Paci A.M. (2023) - Long Eared Owls (*Asio otus* Linnaeus, 1758) as Field-Assistants in an Integrative Taxonomy Survey of a Peculiar *Microtus savii* (Rodentia, Cricetidae) Population. *Appl. Sci.* 13 (8), 4703.
- Magrini M. (2019) - Albanella reale *Circus cyaneus*. In: Velatta F., Magrini M., Lombardi G. - *Secondo Atlante Ornithologico dell'Umbria – Distribuzione regionale degli uccelli nidificanti e svernanti 2012-2017*. Regione Umbria, Perugia, 518 pp: 174-175.
- Magrini, M & Gambaro C., (a cura di) (1997) - *Atlante Ornithologico dell'Umbria*. Regione Umbria, Perugia, 240 p.
- Martelli C. & Fastelli P. (2013) - Svernamento e dieta del Gufo comune *Asio otus* nella città di Grosseto (Toscana, Italia). *Gli Uccelli d'Italia*, 38: 85-91.
- McCarthy A., Smiddy P., Nagle T., Mee A., Irwin S., Caravaggi A. & O'Halloran J. (2021) - Landscape and temporal influences on the winter diet of a threatened diurnal raptor, the Hen Harrier *Circus cyaneus*. *Bird Study*, 68 (3): 408-421.
- Messini M. (1997) - Albanella reale *Circus cyaneus*. In: Magrini M., Gambaro C., (a cura di) - *Atlante Ornithologico dell'Umbria*. Regione Umbria, Perugia, 240 pp: 90.
- Millon A., Borrioux J.L., Riols C. & Bretagnolle V. (2002) - Comparative breeding biology of Hen Harrier and Montagu's Harrier: an 8-year study in north-eastern France. *Ibis* 144 : 94-105.
- Mois Ch. (1975) - Etude d'un dortoir hivernal de busard Saint Martin (*Circus cyaneus*) en Lorraine Belge. *Aves*, 12 : 130-159.
- Nappi A., Brunet-Lecomte P., Paci A.M., Ricci F., Bertarelli C., De Sanctis A., Pellegrini M. & Montuire S. (2012) - Considerazioni su alcune morfologie dentarie di arvicole sotterranee *Microtus* (*Terricola*) (Mammalia, Rodentia, Cricetidae) dell'Italia centrale. *Picus*, 38 (73): 119-125.
- Nardotto A. (2025) - Contributo alla conoscenza dell'ecologia trofica del Barbogianni, *Tyto alba*, in un'area agricola della provincia di Venezia (Strigiformes: Tytonidae). *Boll. Mus. St. Nat. Venezia, suppl. al vol. 75*: 113-116.
- Noga M. (2013) - Communal roosting and the seasonal dynamics of the hen harrier *Circus cyaneus* in the Záhorie region. *Slovak Raptor Journal*, 7: 49-58.
- Ormrod A. E. C., Doyle F. I., Lawson K. J. & Hodges K.E. (2021) - Niche partitioning of avian

- predators in northern grasslands amended by biosolids. *Ecology and Evolution*, 11: 6248-6259.
- Orsomando E., (1998) - *Gli Altipiani di Colfiorito - Appennino Umbro-Marchigiano, storia e ambiente*. Comunità Montana Monte Subasio, Ente Parco Regionale di Colfiorito, 72 p.
- Orsomando E., Catorci A., Pitzalis M. & Raponi M. (1999) - *Carta fitoclimatica dell'Umbria, Scala 1:2000.000*. Regione umbria, Università di Camerino, Università di Perugia, S.E.L.C.A. Firenze, 58 p., I tav.
- Paci A.M. (2003) - Note sull'alimentazione di Accipitriformi del genere *Circus* in Italia centrale. In: Mezzavilla F., Scarton F., Bon M., (a cura di). *Atti del I° Convegno Italiano "Rapaci diurni e notturni"*, Preganziol (TV), 9-10 marzo 2002. *Avocetta*, 27: 87.
- Paci A.M. (2020) - Natural Pest Control: una panoramica sulla predazione dei piccoli Roditori in Umbria (Italia centrale). *Gli Uccelli d'Italia*, 45: 25-36.
- Paci A.M., Bellezza G. & Gaggi A. (2022) - Raccolte scientifiche e digitalizzazione: proposta di un catalogo multimediale interattivo per la fruizione integrale di una collezione teriologica privata. Abstract dal XXXI Congresso Associazione Nazionale Musei Scientifici (Aosta, 18-21 ottobre 2022): 36.
- Paci A.M. & Gaggi A. (2019) - Averla maggiore *Lanius excubitor*. In: Velatta F., Magrini M., Lombardi G. - *Secondo Atlante Ornitologico dell'Umbria – Distribuzione regionale degli uccelli nidificanti e svernanti 2012-2017*. Regione Umbria, Perugia, 518 p.: 436-437.
- Paci A.M., Gaggi A. & Starnini L. (1996) – L'albanella reale *Circus cyaneus* nell'Umbria settentrionale. *Gli Uccelli d'Italia*, 21 (1): 79-82.
- Peruzzo J. & Vicariotto M. (2025) - Analisi della dieta invernale e tafonomia delle prede di Gufo comune (*Asio otus*) a Camisano Vicentino, Vicenza, NE Italia. *Natura Vicentina*, 23: 11-22.
- Pirovano A., Rubolini D., Brambilla S. & Ferrari N. (2000) - Winter diet of urban roosting Long-eared Owls *Asio otus* in northern Italy: the importance of the Brown Rat *Rattus norvegicus*. *Bird Study*, 47: 242-244.
- Pizzani M., Renzini F. & Ragni B. (2001) - Il Tarabuso *Botaurus stellaris* nella Palude di Colfiorito (Perugia). *Avocetta*, 25: 235.
- Pompei L., Giannetto D. & Lorenzoni M., (2014) - Feeding Ecology of *Padogobius nigricans* (Bonaparte, 1846) in Aggia River (Umbria, Italy) and Their Diet Overlap. *Hydrobiologia*, Published online: 20 June 2014
- Probst R. & Probst R. (2025) - Winter ecology of Hen Harrier, *Circus cyaneus*: bridging behavioral insights and conservation requirements. *Animals*, 15, 1057.
- Puglisi L. & Bretagnolle V. (2005) - Breeding Biology of the Great Bittern. *Waterbirds*, 28 (3): 392-398.
- Ramellini S., Crepet E., Lapadula S. & Romano A. (2024) - Trophic niche segregation in a guild of top predators within the Mediterranean Basin. *Current Zoology*, 70 (6): 697-706.
- Toffoli R. (1994) - L'alimentazione invernale dell'Albanella reale *Circus cyaneus* in Piemonte (Aves, Accipitriformes). *Riv. Piem. St. Nat.*, 15: 155-161.
- Tome D. (2003) - Functional response of the Long-eared Owl (*Asio otus*) to changing prey numbers: a 20-year study. *Ornis Fennica*, 80: 63-70.
- Trotta M. (2010) - Primi dati sulla fenologia riproduttiva e la dieta del Gufo Comune *Asio otus* nella riserva naturale di Decima-Malafede (Roma). *Alula*, XVII (1-2): 105-111.
- Usberti A. (2008) - *Reperti sull'alimentazione autunno-invernale del Gufo comune, Asio otus (Linnaeus), in un ambiente della pianura lombarda*. Tesi di Laurea Magistrale, Università degli Studi di Padova, Facoltà di Agraria, Corso di Laurea in "Scienze Forestali e Ambientali", Dipartimento di Entomologia Agraria, 65 p.
- Velatta F., Gustin M., Iavicoli D., Romano C. & Fabbricini L. (2011) - Osservazioni ornitologiche nel Parco di Colfiorito (2005-2010). In: Velatta F., Gustin M., Chiappini M.M., Cucchia L (a cura di). *Indagini ornitologiche nei parchi regionali di Colfiorito e del Lago Trasimeno*. I Quaderni dell'Osservatorio, volume 5. Regione Umbria, Perugia, 160 p.
- Vicariotto M. (2018) - Analisi dell'alimentazione di *Asio otus* L., 1758 a Sandrigo (NE Italia). *Studi e Ricerche. Associazione Amici del Museo - Museo Civico "G. Zannato" Montecchio Maggiore (Vicenza)*, 25: 37-45
- Walk J.W. (1998) - Winter roost sites of Northern Harriers and Short-eared Owls on Illinois grassland. *J. Raptor Res.*, 32: 116-119.
- Wiersma P. & Bos J. (2019) - Birdfields for Hen Harriers and Short-eared Owls. Abstracts *International Hen Harrier and Short-eared Owl meeting / Groningen, Olanda, 20-22 marzo 2019*: 46-47.
- Wijnandts H. (1984) - Ecological Energetics of the Long-eared Owl (*Asio otus*). *Ardea*, 55 (1-2) : 1-92.

Sur la présence d'*Armadillidium album* Dollfus, 1887 (Isopoda, Armadillidiidae) le long du littoral méditerranéen de France métropolitaine

Christophe Savon¹, Daniel Pavon², Thomas Cuypers³, Gaëtan Jouvenez⁴, Franck Noël⁵

Résumé

Cet article relate les observations récentes de l'isopode *Armadillidium album* Dollfus, 1887 sur le littoral méditerranéen français, dans les départements des Bouches-du-Rhône, de l'Aude et des Pyrénées-Orientales. Son habitat, la laisse de mer, y est décrit, ainsi que les menaces pesant sur ce dernier. En conclusion, les auteurs incitent les naturalistes à poursuivre l'expertise de ces habitats littoraux singuliers et les gestionnaires d'espaces naturels à intégrer cette espèce dans leurs actions de gestion et de communication.

Mots clés: isopode, *Armadillidium album*, littoral méditerranéen, laisses de mer.

On the presence of *Armadillidium album* Dollfus, 1887 (Isopoda, Armadillidiidae) along the Mediterranean coastline of metropolitan France

Abstrat

This article reports recent observations of the isopod *Armadillidium album* Dollfus, 1887 on the French Mediterranean coast, in the departments of Bouches-du-Rhône, Aude and Pyrénées-Orientales. Its habitat, the strandline, is described, as well as the threats to it. In conclusion, the authors encourage naturalists to continue expertise in these singular coastal habitats and natural area managers to integrate this species into their management and communication actions.

Key words: isopoda, *Armadillidium album*, Mediterranean coastline, strandline.

1. Introduction

Armadillidium album Dollfus, 1887 est une espèce halophile de répartition méditerranéo-atlantique, rare sur le littoral méditerranéen, alors même qu'elle aurait curieusement, une origine adriatique selon Vandel (1962).

La récente observation de l'espèce sur le littoral du département de l'Aude, à l'embouchure du fleuve éponyme, et du département des Pyrénées-Orientales, à l'embouchure du fleuve Tech, nous a motivé à rédiger cet article qui relate les observations effectuées à ce jour dans les départements des Bouches-du-Rhône, de l'Aude et des Pyrénées-Orientales.

2. *Armadillidium album* : description, écologie et répartition

2.1. Description succincte

Armadillidium album est un crustacé de petite taille appartenant à l'ordre des Isopodes, mesurant environ 6 à 7 mm. Il se reconnaît, au premier abord, à sa dépigmentation (bien que certains individus soient plus colorés, brunâtres), cette dernière renvoyant à l'épithète de son nom scientifique, ou plus précisément à sa coloration terne (**Fig. 1**). Ses téguments sont couverts de courtes soies-écailles visibles à fort grossissement. Le telson est tronqué, arrondi à son

1. 10 rue du Bari Long, 11400 Souilhe, France, chrissavon@hotmail.fr.

2. Aix Marseille Université, Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie IMBE, Avignon Université, CNRS, IRD. Technopole de l'environnement Arbois Méditerranée, avenue Louis Philibert, Bâtiment Villemin 13545 Aix-en-Provence Cedex 4, France, daniel.pavon@imbe.fr.

3. ANA-CEN Ariège, Maison de la Biodiversité, 8 bis rue de Rouzaud, 09000 Cos, France, thomas.c@ariegenature.fr.

4. Naturalia-environnement, 60 Rue Jean Dausset, 84911 Avignon, France, g.jouvenez@naturalia-environnement.fr.

5. 130 chemin de la Motte, 53160 Vimartin-sur-Orthe, France, noelfranck@yahoo.fr.





Fig. 1 - *Armadillidium album* *in natura* dans les Bouches-du-Rhône. Photographie de Daniel Pavon.

extrémité. Ses péréiopodes sont armés de fortes épines, tout particulièrement l'extrémité du péréiopode VII du mâle (**Fig. 2**) (Vandel, 1962 ; Noël & Séchet, 2007). Ce dernier point constitue un caractère sexuel secondaire communément observé chez les isopodes oniscoïdes. Une caractéristique morphologique qui permet l'identification facile des mâles adultes d'*Armadillidium album* est la présence d'un talon à l'angle distal du basis du péréiopode VII (**Fig. 3**).

L'espèce présente une volvation incomplète avec les antennes se repliant à l'intérieur du corps.

2.2. Écologie

Armadillidium album est une espèce sabulicole (sables fins), détritivore, supralittorale, halophile, étroitement dépendante des éléments organiques d'origine fluviale et maritime (laisses de mer) (Vader & De Wolf, 1988 ; Garcia *et al.*, 2003). Nos observations soulignent l'importance des bois volumineux et relativement enfoncés dans le sol, contribuant au maintien d'un habitat humide. Cette humidité peut répondre aux besoins physiologiques de l'espèce mais aussi favoriser



Fig. 2 - *Armadillidium album* : vue générale d'un individu après alcoolisation (remarquer les soies-écailles, visibles sur le pourtour de l'animal). Photographie de Franck Noël.

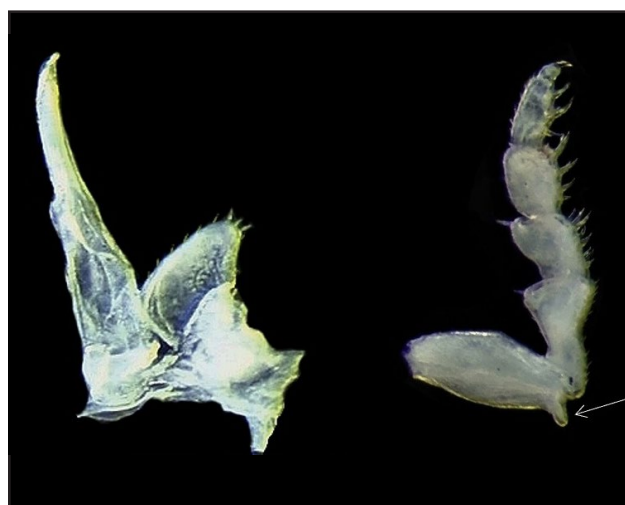


Fig. 3 - *Armadillidium album*, mâle adulte : détail du pléopode I (à gauche) et du péréiopode VII (à droite). (flèche : expansion formant un « talon » en partie distale du basis). Photographies de Franck Noël.



Fig. 4 - *Armadillidium album* sortant d'une cavité d'un bois échoué à l'embouchure de l'Aude.
Photographie de Christophe Savon.

la décomposition du bois et donc, son alimentation, mais aussi servir d'abri lors de fortes chaleurs. Il n'est pas à exclure que ce bois joue un rôle d'attraction, et facilite l'observation de l'espèce, occasionnant ainsi un biais d'interprétation de son habitat, qui pourrait correspondre à un ensemble dunaire plus large, comprenant à la fois l'estran, les dunes embryonnaires et les dunes blanches. C'est ce que tendent à démontrer les prospections par tamisage du sable et des laisses algales menées sur la façade atlantique (F. Herbrecht, comm. pers.).

À la façon des espèces du genre *Tylos*, il creuse des terriers dans le sable, aidé de ses péréiopodes robustes et armés de fortes épines (Vandel, 1962), ce qui lui permet notamment d'échapper aux périodes de fortes chaleurs et d'éviter le dessèchement, sortant alors uniquement de nuit pour s'alimenter.

L'espèce suit le mouvement des marées ou des coups de mer, et peut remonter jusque dans les dunes blanches pour s'y abriter. Elle peut s'y observer bien après les tempêtes, pour peu qu'il reste encore de la laisse de mer à décomposer.

2.3. Répartition

Armadillidium album présente une répartition méditerranéo-atlantique. D'une origine adriatique selon Vandel (1962), il est toutefois largement répandu sur les côtes atlantiques de l'Europe occidentale ; du sud de la Suède au sud du Portugal. L'espèce est présente jusqu'en Macaronésie, avec des observations de l'espèce dans les archipels de Madère (Vandel, 1960) et des Açores (Vandel, 1957, 1968).

Concernant le pourtour méditerranéen, l'espèce est présente en Italie (Sicile comprise – Messina *et al.*, 2012), Slovénie (donnée GBIF, non reprise par Vittori *et al.*, 2023), Grèce (Schmalfuss, 2008), France continentale (Bellan Santini *et al.*, 1984 ; Bigot *et al.*, 1977), Corse (Bigot, 1977 ; Taiti & Ferrara, 1996) et dans les îles Baléares (Garcia *et al.*, 2003).

Adaptée à la vie littorale, l'espèce tolère une immersion qui peut potentiellement durer quelques jours (Vader & De Wolf, 1988). Plusieurs observations nous permettent d'affirmer que l'espèce trouve refuge au sein des cavités des morceaux de bois échoués (**Fig. 4**). Ainsi, se servant du bois remis en flottement par les grandes marées et les coups de mer, il est susceptible de coloniser de nouvelles plages, pour peu que les courants l'emmènent vers des habitats favorables.

3. Les observations d'*Armadillidium album* sur le littoral méditerranéen de France métropolitaine

La présence d'*Armadillidium album* est longtemps passée inaperçue en région méditerranéenne française où elle n'est pas mentionnée par Vandel (1962). Elle a, par exemple, été oubliée du référentiel ZNIEFF de la région Provence-Alpes-Côte-d'Azur (Séchet *et al.*, 2011) malgré une présence avérée en Camargue où elle est citée dans les travaux de Bigot *et al.* (1977) et Bellan Santini *et al.* (1984).

. Embouchure du fleuve Rhône – communes d'Arles et de Port-Saint-Louis-du-Rhône (Bouches-du-Rhône – 13)



Fig. 5. A - *Armadillidium album* observé en septembre 2025 sur le littoral des cabanes de Fleury ; B - habitat de l'espèce. Photographies de Christophe Savon.

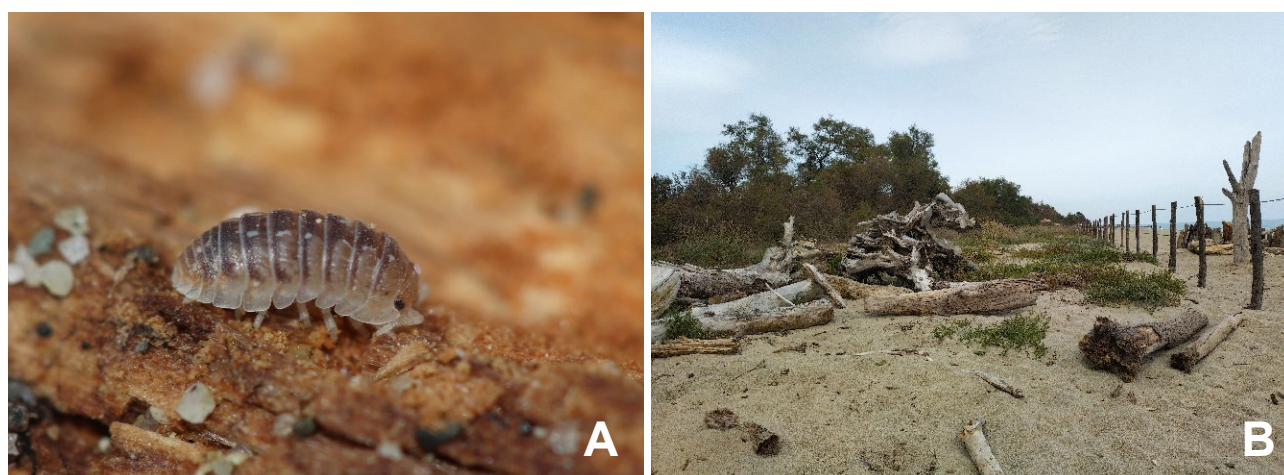


Fig. 6. A - *Armadillidium album* observé en octobre 2025 sur le littoral d'Elne ; B - habitat de l'espèce. Photographies de Christophe Savon.

Dans le département des Bouches-du-Rhône, cette espèce n'avait été vue récemment que dans le golfe de Fos-sur-Mer, aux marais de l'Audience, et restait donc à retrouver en grande Camargue (Pavon, 2023). Ainsi, les nouvelles observations qui font l'objet de cette note permettent de confirmer son maintien dans le delta du Rhône avec les observations suivantes, de part et d'autre de l'embouchure du Grand Rhône :

- Commune d'Arles : Piémanson [T. Cuypers, 09.IV.2023 ; D. Pavon, 25.III.2024 et 24.III.2025 ; G. Jouvenez, 21.IV.2025].
- Commune de Port-Saint-Louis-du-Rhône : plage Napoléon [G. Jouvenez, 04.V.2024 ; Société linnéenne de Provence, 18.X.2025].

. Embouchure du fleuve Aude – commune de Fleury (Aude – 11)

En septembre 2025, en prospectant la plage des cabanes de Fleury, en rive droite de l'embouchure du fleuve Aude, une trentaine d'individus d'*Armadillidium album* ont été observés par l'un d'entre nous (C. Savon) en soulevant du bois échoué (**Fig. 5**). L'espèce n'avait, semble-t-il, jamais été mentionnée sur cette portion du littoral méditerranéen français. Elle y a pourtant été

recherchée en différentes localités propices : plage des Cabanes à Fleury (11) en mai 2023, plage de la Mateille à Gruissan (11) en août 2023, et sur l'île de la Margotte à Peyriac-de-Mer (11) en mars 2024. Il convient de souligner que ces prospections infructueuses ne constituent pas une preuve d'absence, l'espèce ayant été finalement observée sur la plage de Fleury en 2025 après des recherches infructueuses en 2023.

Le fleuve Aude est long de 220 kilomètres environ. Il prend sa source dans les Pyrénées-Orientales et son embouchure se situe dans le Nord-Est du département du même nom. Il est connu pour ses crues d'envergure qui sont à l'origine d'un apport parfois important de bois flotté qui vient s'échouer sur le littoral.

Ce bois échoué est à l'origine de la formation de banquettes dunaires qui sont favorables à l'implantation d'espèces végétales comme *Euphorbia peplis* L., *Sporobolus pungens* (Schreb.) Kunth, ou encore *Salsola squarrosa* Steven ex Moq.

. Embouchure du fleuve Tech – commune d'Elne (Pyrénées-Orientales – 66)

En octobre 2025, lors d'une prospection ciblée sur l'espèce, deux individus ont été observés à l'embouchure

du fleuve Tech, en sa rive gauche, sur la commune d'Elne, en soulevant du bois échoué (**Fig. 6**).

Le Tech, d'un cours de 85 km environ, prend sa source à 2500 m d'altitude, dans le massif du Costabona. Il se jette en Mer Méditerranée au niveau de la réserve naturelle du Mas Larrieu qui abrite une mosaïque d'habitats dunaires, de zones humides plus ou moins halophiles, et enfin de bois riverains. Cette réserve est bien connue pour sa flore, sa bryoflore et sa faune remarquables (Hugonnot *et al.*, 2018 ; Rodriguez, 2019). Comme l'Aude, il est sujet à des crues importantes, parfois soudaines, la dernière datant de janvier 2020, lors de la tempête Gloria.

À partir de ces descriptions, la **Fig. 7** permet une représentation de l'ensemble des observations d'*Armadillidium album* connues à ce jour sur le littoral méditerranéen français.

4. Discussion

À partir des descriptions faites précédemment et de la bibliographie consultée, il est possible de définir un déterminisme commun aux habitats d'*Armadillidium album* sur le littoral méditerranéen français.

D'une part, ces habitats se situent tous à l'embouchure de grands fleuves, le Rhône, l'Aude et le Tech pour la façade continentale ; le Fiumorbu et le Tavignano en Corse. D'autre part, l'espèce fréquente des stations plus ou moins fournies en bois échoué, parfois de grande taille. Ce matériau est véhiculé par les fleuves, plus ou moins longtemps flotté en mer, puis échoué sur le littoral. L'habitat de l'espèce est illustré sur la **Fig. 8** ci-après. Mais l'espèce ne se limite pas à ces laisses de mer, ces dernières constituant un biais d'observation, car facilitant les prospections. Elle est présente des

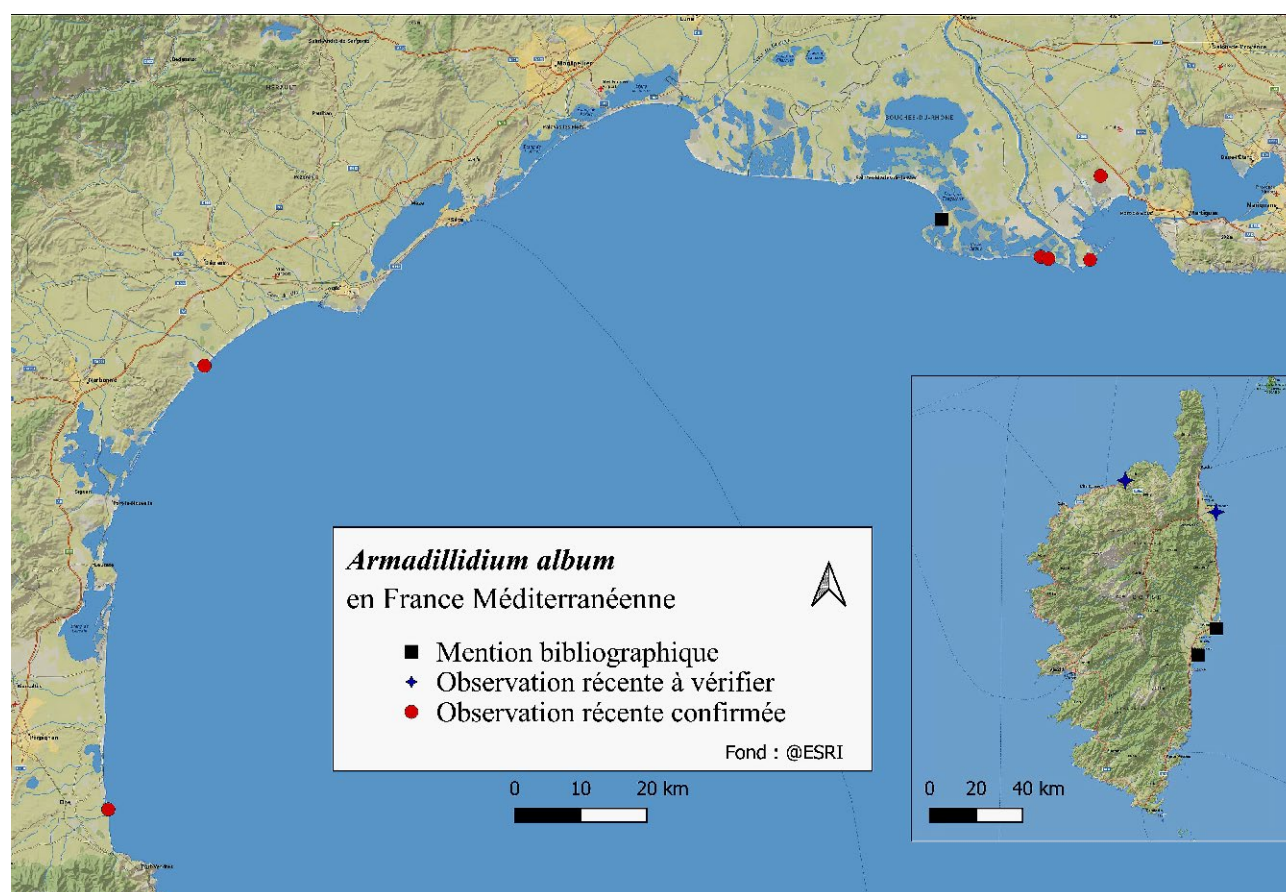


Fig. 7 - Carte de répartition des observations d'*Armadillidium album* sur le littoral méditerranéen français. Réalisation de Daniel Pavon.

replats sableux non végétalisés aux dunes blanches, ces dernières pouvant servir d'abris en cas de coups de mer.

Au regard de ces éléments, l'espèce serait sujette à trois menaces principales :

- La première concerne l'entretien régulier des plages. Ce « nettoyage », à but souvent touristique (Zielinski *et al.*, 2019), vise à extraire les débris végétaux (algues et plantes vasculaires) ainsi que

le bois échoué, réduisant par là-même l'habitat et la ressource trophique d'*Armadillidium album*. Ce bois échoué est pourtant utile dans le piégeage du sable volatile, et dans la confection de banquettes stabilisatrices des dunes, et donc du trait de côte (Grilliot *et al.*, 2019 ; Murphy *et al.*, 2021). Il est de plus un élément très important d'un habitat singulier : la laisse de mer. Cette dernière, en plus

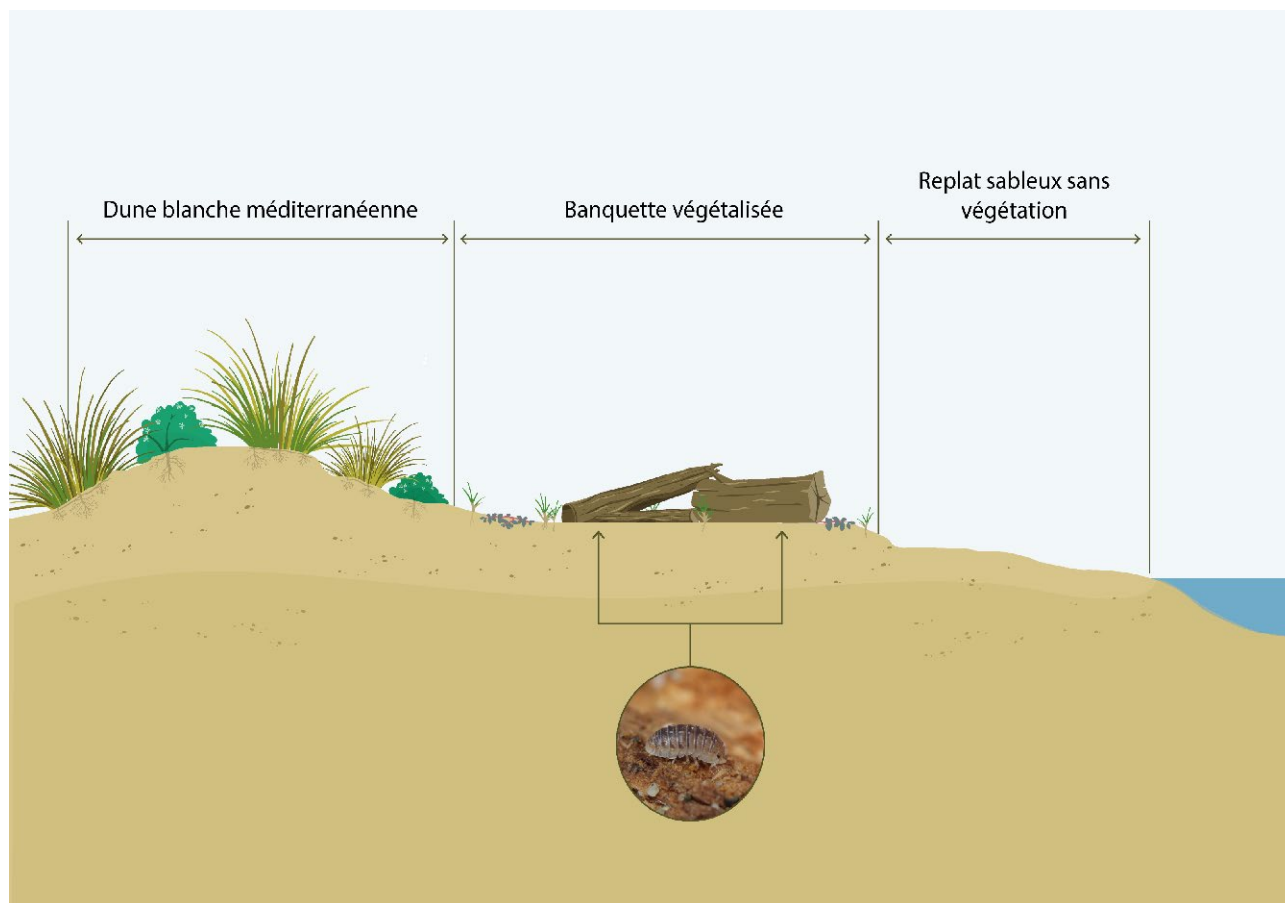


Fig. 8 - Illustration de l'habitat d'*Armadillidium album* sur le littoral méditerranéen français. Illustration de L'Aude au Nat.

d'être classée dans la catégorie « Vulnérable » de la liste rouge des écosystèmes de France (Comité français de l'UICN, 2020), constitue un habitat pour de nombreuses espèces patrimoniales (Jaulin & Soldati, 2005), dont certaines sont protégées, comme par exemple la plante vasculaire *Euphorbia peplis*. Enfin, le déplacement régulier et la récolte du bois flotté par les particuliers a probablement aussi un impact important sur l'ensemble de la faune halophile littorale qui y est directement associée. Cette menace a d'ailleurs été documentée pour les chilopodes halophiles et halobiontes du littoral méditerranéen (Iorio *et al.*, 2020) dont certains sont menacés d'extinction (UICN Comité français, OFB, MNHN et Myria-France, 2025), et pour d'autres espèces de macro-invertébrés. De façon générale, la bibliographie constatant l'impact négatif de l'entretien des plages est assez étoffée, et concerne aussi bien la faune que la flore (Llewellyn & Shackley, 1996 ; Weslawski *et al.*, 2000 ; Dugan & Hubbard, 2010 ; Griffin *et al.*, 2018). Il existe pour autant des retours d'expériences d'une gestion équilibrée de ces dépôts marins (Serantoni, 2015).

- Le bois échoué sur le littoral a une origine fluviale, et provient des forêts riveraines implantées le long des fleuves. Le bois mort au sein de ces formations riveraines, malgré un intérêt écologique certain, notamment pour les invertébrés (Zigann

et al., 2023), constitue une source potentielle d'embâcles, générant un risque de rétention d'eau ou d'obstruction des ponts (Zanetti *et al.*, 2016). La seconde menace pesant sur *Armadillidium album* concerne donc l'extraction de ce bois mort en amont de l'embouchure, car pouvant générer un risque sur des infrastructures anthropiques.

- Enfin une dernière menace, concerne l'évolution du trait de côte, avec une érosion déjà mesurée, et qui devrait s'accélérer les prochaines années, du fait des effets conjugués d'une pénurie de sédiments distribués depuis les embouchures des fleuves, des aménagements mis en place pour stabiliser les traits de côte, et enfin des tempêtes (Brunel, 2012).

Armadillidium album est donc une espèce indicatrice à la fois d'une gestion équilibrée des bois riverains et des sédiments des fleuves, mais aussi du bois échoués en partie littorale, avec tout l'intérêt qu'on peut lui connaître (stabilisation du trait de côte, habitat patrimonial).

Précisons que l'espèce est considérée comme un enjeu fort selon Iorio *et al.* (2022), « qu'il serait utile de protéger au niveau national afin de couvrir correctement les habitats les plus démunis au niveau réglementaire ». Dans le cas de l'embouchure de l'Aude, elle peut tirer avantage de la protection d'*Euphorbia peplis*.

Le statut de cette espèce mérite d'ores et déjà d'être reconsidérée dans les diverses listes ZNIEFF régionales.

Conclusion

La méconnaissance d'*Armadillidium album* sur le littoral méditerranéen français souffrait très probablement d'un manque de prospections ciblées (taxonomiques et géographiques) mais aussi d'une potentielle régression suite aux aménagements et destructions des milieux naturels littoraux (urbanisation et infrastructures) et aux pratiques généralisées d'« entretien » ou de surfréquentation des plages.

Nous confirmons ici que ce crustacé est donc bien présent sur le littoral méditerranéen français, aussi bien sur la façade continentale, où il a été observé récemment dans les Bouches-du-Rhône (Port-Saint-Louis-du-Rhône et Arles), l'Aude (Fleury), les Pyrénées-Orientales (Elne), qu'en Corse où il a été mentionné en plaine orientale (entre Ghisonaccia et Aléria) et reste à confirmer ailleurs, notamment dans la partie nord de l'île.

L'espèce reste à rechercher dans d'autres localités du littoral méditerranéen, notamment au niveau des fleuves côtiers. En effet, nos observations récentes laissent présager sans aucun doute une présence bien plus étendue dans le delta du Rhône où *Armadillidium album* mérite d'être recherché plus à l'ouest aux abords de l'embouchure du Petit Rhône, aussi bien dans le département du Gard que celui des Bouches-du-Rhône. C'est aussi le cas du littoral sableux du département de l'Hérault. Enfin, la Corse, avec ses très nombreuses embouchures encore sauvages et les grandes plages de la plaine orientale, reste probablement sous prospectée.

Armadillidium album constitue une espèce remarquable et indicatrice d'un habitat naturel menacé et en régression : la laisse de mer. Nous invitons donc l'ensemble des gestionnaires d'espaces naturels de France méditerranéenne à reconsidérer cette espèce et son habitat singulier dans leurs activités de gestion et de communication, depuis les rives des fleuves et des forêts riveraines, jusqu'au littoral. Des études ciblées sur les espèces halophiles et halobiontes méconnues du littoral méditerranéen, en particulier en Occitanie, permettraient une prise en compte plus large du cortège d'invertébrés lié à ces habitats menacés : *Halophiloscia spp*, *Geophilus fucorum* Brölemann (CR), *Henia bicarinata* Meinert (VU), *Hydroschendyla submarina* Grube (LC), *Tuoba poseidonis* Verhoeff (LC), *Thalassiosobates littoralis* (Silvestri) et *Dolichoiulus tongiorgii* (Strasser) seraient à prospecter en priorité.

Enfin, des études de phylogéographie et de génétique des populations permettraient de mieux connaître le taxon et de comprendre ses mécanismes de dispersion et de persistance.

Remerciements : Nous remercions l'association l'Aude au Nat' pour la réalisation de l'illustration de l'habitat d'*Armadillidium album*. Nous tenons également à remercier la revue Carnets Natures pour la relecture, la

mise en page et la possibilité de faire paraître cet article en accès libre.

Références

- Bellan Santini D., Picard J. & Roman M.-L. (1984) – Contribution à l'étude des peuplements des Invertébrés des milieux extrêmes. II). Distribution des Crustacés de la macrofaune des plages du delta du Rhône. *Ecologia mediterranea*, 10 (3-4) : 1-7.
- Bigot L. (1977) – Contribution à la connaissance des zoocoénoses ripicoles de surface en Corse. *Ecologia Mediterranea*, 3 : 5-12.
- Bigot L., Légier P. & Musso J.J. (1977) – Les biocénoses des substrats meubles d'un haut de plage (Camargue). *Ecologia Mediterranea*, 3 : 13-31.
- Brunel C. (2012) – Tempêtes et élévation marine sur les plages françaises de Méditerranée. Édit. L'Harmattan, Paris. 285 p.
- Comité français de l'UICN. (2020) - La liste Rouge des Écosystèmes en France - Chapitre Littoraux méditerranéens de France métropolitaine, Vol 1 : dunes côtières et rivages sableux, Paris, France. 28 p.
- Dugan J. E. & Hubbard D. M. (2010) – Loss of coastal strand habitat in southern California: The role of beach grooming. *Estuaries and Coasts*, 33(1): 67-77.
- Garcia L., Gross A et Riddiford N. (2003) – *Armadillidium album*, un isopode terrestre nouveau pour la faune balear (Isopoda, Crinocheta, Armadillidiidae). *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*, 46 : 91-94.
- Griffin C., Day N., Rosenquist H., Wellenreuther M., Bunnefeld N. & Gilburn A. S. (2018) – Tidal range and recovery from the impacts mechanical beach grooming. *Ocean & Coastal Management*, 154 : 66-71.
- Grilliot M.J., Walker I.J. & Bauer B.O. (2019) – Aeolian and transport and deposition patterns within a large woody debris matrix fronting a foredune. *Geomorphology*, 338 : 1-15.
- Hugonnot V., Chavoutier J., Pépin F. & Vergnet T. (2018) – Les bryophytes des Pyrénées-Orientales. Edit. Naturalia, Turriers. 459 p.
- Iorio É., Geoffroy D. & Petillon J. (2020) – Distribution and indicator value of intertidal centipedes from Mediterranean beaches within and around Port-Cros National Park (Southern France), with proposal of a simplified monitoring (Chilopoda). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 125(1) : 41-62.
- Iorio É., Dusoulier F., Soldati F., Noël F., Guilloton J.-A., Doucet G., Ponel P., Dupont P., Krieg-Jacquier R., Chemin S., Tillier P. & Touroult J. (2022) – Les Arthropodes terrestres dans les études d'impact : limites actuelles et propositions pour une meilleure prise en compte des enjeux de conservation. *Naturae*, 4 : 43-99.

- Jaulin S. & Soldati F. (2005) – *Les dunes littorales du Languedoc-Roussillon. Guide méthodologique sur l'évaluation de leur état de conservation à travers l'étude des cortèges spécialisés de Coléoptères*. OPIE-LR / DIREN-LR, Millas, 58 p.
- Llewellyn P. J. & Shackley S. E. (1996) – The effects of mechanical beach cleaning on invertebrate populations. *British Wildlife*, 7 : 147-155.
- Messina G., Pezzino E., Montesanto G., Caruso D. & Lombardo B.M. (2012) – The diversity of terrestrial isopods in the natural reserve “Saline di Trapani e Paceco” (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) in northwestern Sicily. *ZooKeys*, 176 : 215-230.
- Murphy E., Nistor I., Cornett A., Wilson J. & Pilechi A. (2021) – Fate and transport of coastal driftwood: A critical review. *Mar Pollut Bull.* 2021 Sep;170:112649. doi: 10.1016/j.marpolbul.2021.112649. Epub 2021 Jun 29. PMID: 34198151.
- Noël F. & Séchet E. (2007) – Crustacés Isopodes terrestres du Nord-Ouest de la France (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) - Clé de détermination et références bibliographiques. *Invertébrés Armoricains*, 2, 2 : 1-48.
- Pavon D. (2023) – Les isopodes terrestres du département des Bouches-du-Rhône. *Bulletin de la Société linnéenne de Provence*, numéro spécial 19. 89 p.
- Rodriguez J. (2019) – Herborisation au Mas Larrieu et aux cabanes de pêcheurs de Canet Saint-Nazaire. *Bulletin de la Société d'Etude des Sciences Naturelles de Béziers*, 72 : 33-37.
- Schmalfuss H. (2008) – The terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidae) of Greece. 25th contribution: The genus *Armadillidium* (Armadillidiidae) in the provinces Macedonia and Thrace. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A*, Neue Serie 1: 153-201.
- Séchet E., Pavon D. & Noël F. (2011) – Note pour la révision du référentiel taxonomique des Crustacés Isopodes continentaux des ZNIEFF de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur. Conservatoire d'espaces naturels de Provence-Alpes-Côte d'Azur. 22 p.
- Serantoni E. (2015) – La gestion des dépôts marins sur les plages sur l'île de Porquerolles, située en zone cœur du Parc national de Port-Cros (Provence, France). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 29: 223-235.
- Taiti S. & Ferrara F. (1996) – The terrestrial Isopoda of Corsica (Crustacea, Oniscidea). *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle de Paris*, 4ème série, 18 (Section A, 34) : 459-545.
- UICN Comité français, OFB, MNHN & Myria-France. (2025) – La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Mille-pattes chilopodes de France métropolitaine. Paris, France.
- Vader W. & De Wolf L. (1988) – Biotope and biology of *Armadillidium album* Dollfuss, a terrestrial isopod of sandy beaches, in the SW Netherlands. Netherlands. *Journal of Sea Research*, 22(2) : 175-183.
- Vandel A. (1957) – Les Isopodes terrestres des Açores. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris*, Sér A. Zool. 8 : 249-264.
- Vandel A. (1960) – Les Isopodes terrestres de l'Archipel Madérien. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris*, Sér. A. Zool. 22 : 1-155.
- Vandel A. (1962) – Isopodes terrestres (Deuxième partie). *Faune de France*, 66 : 418-931.
- Vandel A. (1968) – The Terrestrial Isopoda of the Azores. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, 22(98) : 5-29.
- Vittori M., Mavric B., Pekolj A., Govedic M. & Zagmajster M. (2023) – A checklist of isopods (Custacea: Isopoda) in Slovenia. *Natura Sloveniae*, 25(2): 27-52.
- Weslawski J.M., Stanek A., Siewert A. & Beer N. (2000) – The sandhopper (*Talitrus saltator*, Montagu 1808) on the polish Baltic coast? Is it a victim of increased tourism?. *Oceanological Studies* XXIX, 1 : 77-87.
- Zanetti C., Macia J., Liency N., Vennetier M., Mériaux P. & Provansai M. (2016) – Roles of the riparian vegetation: the antagonism between flooding risk and the protection of environments. E3S Web of Conferences e3sconf/2016. FLOODrisk 2016 - 3rd European Conference on Flood Risk Management.
- Zielinski S., Botero C. M. & Yanes A. (2019) – To clean or not to clean? A critical review of beach cleaning methods and impacts. *Marine Pollution Bulletin*, 139 : 390-401.
- Zigann J.M., Gersberg R.M. & Luderitz V. (2023) – Effects of Deadwood on Macroinvertebrate Assemblages in Three Sand-Type Lowland Streams. *es*, 4(1) : 88-105.

CARNETS NATURES

- Sylvain Grimaud.** Première mention de *Homotoma ficus* (Linnaeus, 1758) (Homoptera, Homotomidae) dans le département du Lot-et-Garonne et nouvelles mentions de l'espèce dans le Sud-Ouest de la France
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 1-6
- Christophe Savon.** Reproduction en 2024 de *Chroantha ornatula* (Herrich-Schäffer, 1842) (Hemiptera, Pentatomidae) au sein d'une sansouire du littoral narbonnais (Aude, France)
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 17-11
- Alain Martinez.** Les cirripèdes pédonculés, crustacés insolites des marnes néritiques de l'Éocène des Corbières (Aude, Sud de la France)
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 13-27
- Michel Bartoli.** Les raisons écologiques et historiques de l'extraordinaire richesse entomologique de la Grésigne
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 29-31
- Jean Bertrand et Clothier Coste.** *Eunotia renata* Lange-Bertalot 2011 (Bacillariophycée). Un taxon nouveau pour la flore diatomique française. Caractéristique de l'écologie et survivance des diatomées aérophiles. Exemple du bassin de l'Agout
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 33-43
- David Pierre Milesi-Gaches.** Floristic diversity of the Langeyri peninsula: a comprehensive inventory and the distribution of nootka lupine
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 45-53
- David Pierre Milesi-Gaches.** Floristic inventory of Vigur island: a comprehensive survey using opportunistic and systematic methods
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 55-62
- Alain Martinez.** Traces fossiles de Paleodictyon, dans un milieu marin peu profond au début de l'Éocène (est du Bassin de Carcassonne, Aude, France)
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 63-77
- Eric Buffetaut.** Furileusaurian osteological characters in *Genusaurus sisteronis* Accarie *et al.*, 1995, an abelisaurid dinosaur from the Albian (Lower Cretaceous) of south-eastern France
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 79-88
- Patrick Brunet-Lecomte, Angela Gaggi, Giuseppina Lombardi, Luca Convito, Luca Fabbriolini et Andrea Maria.** Comparaison entre les régimes alimentaires du busard Saint-Martin *Circus cyaneus* Linnaeus (1766) et du hibou moyen-duc *Asio otus* Linnaeus (1758) dans les Hauts-Plateaux de Colfiorito (Ombrie-Marches, Italie centrale)
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 89-100
- Christophe Savon, Daniel Pavon, Thomas Cuypers, Gaëtan Jouvinez et Franck Noël.** Sur la présence d'*Armadillidium album* Dollfus, 1887 (Isopoda, Armadillidiidae) le long du littoral méditerranéen de France métropolitaine
Carnets natures, 2025, vol. 12 : 101-108



Ces articles sont protégés par les droits d'auteur, sans restriction, conformément au code de la propriété intellectuelle. Ils sont distribués sous la licence [Creative Commons Attribution 4.0 International CC-BY](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).