

LES ASSEMBLAGES QUATERNAIRES DE COLÉOPTÈRES FOSSILES EN NORMANDIE

Philippe Ponel

▶ **To cite this version:**

Philippe Ponel. LES ASSEMBLAGES QUATERNAIRES DE COLÉOPTÈRES FOSSILES EN NORMANDIE. Les environnements des occupations humaines pléistocènes de Normandie (France) dans leur cadre chronologique Liège, 145, pp.243-258, 2020, ERAU. hal-03028746

HAL Id: hal-03028746
https://amu.hal.science/hal-03028746

Submitted on 8 Dec 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

LES ASSEMBLAGES QUATERNAIRES DE COLÉOPTÈRES FOSSILES EN NORMANDIE

Philippe PONEL

Pourquoi les Coléoptères ?

On s'accorde à penser aujourd'hui que le nombre d'espèces de Coléoptères présentes sur la terre atteindrait 2 à 4 millions (Ødegaard 2000), pour un nombre total d'espèces décrites estimé à 400 000. En France, pas moins de 10 000 espèces de Coléoptères ont été dénombrées (pour un total d'environ 41 000 espèces d'insectes, d'après Martinez et Gauvrit (1997) et le site www.faunaeur.org). Cette incroyable multitude d'espèces est parvenue à coloniser quasiment tous les habitats disponibles, aussi bien terrestres qu'aquatiques, et à exploiter les ressources les plus diverses. On peut avancer sans grand risque d'erreur que les Coléoptères sont présents partout, même dans les lieux apparemment les plus hostiles, comme l'a bien exprimé Paulian (1988): "(…) ils occupent les eaux douces, les eaux thermales et saumâtres, la zone de balancement des marées, le bassin de certaines mers peu profondes et peu salées, les déserts les plus arides, le bord des névés montagnards, et l'immense domaine du sol, des fentes et des cavernes (…)". Seuls les sommets les plus élevés des montagnes et la pleine mer ne paraissent pas avoir été colonisés de manière permanente par des espèces de Coléoptères. Comment expliquer une telle réussite ? La nature très résistante de leurs téguments fortement chitinisés, le rôle protecteur des ailes antérieures sclérifiées (sorte d'étuis cornés appelés élytres), ont peut-être favorisé l'explosion de la diversité des Coléoptères.

Quoi qu'il en soit, certaines caractéristiques de ces insectes, comme leur extraordinaire diversité, leur omniprésence, la solidité de leurs téguments, en font d'excellents candidats au rôle d'indicateurs paléoécologiques, au même titre que le pollen par exemple. Et pourtant il est surprenant de constater que le développement de l'entomologie du Quaternaire en tant que discipline paléoécologique à part entière est relativement récent: guère plus d'une quarantaine d'années, même si d'anciennes publications du XIX^{ème} siècle faisaient mention de la présence de Coléoptères dans certaines tourbes quaternaires (Buckland & Coope 1991). Cette désaffection est certainement liée aux difficultés, supposées ou réelles, de l'identification des fossiles de Coléoptères quaternaires, difficultés d'autant plus grandes que ces insectes sont le plus souvent extraits des sédiments sous forme de pièces anatomiques désarticulées ou même de débris. Mais comme on va le voir, l'obstacle de l'identification des Coléoptères fossiles est loin d'être insurmontable.

C'est donc à partir des années 70 que le potentiel paléoécologique et paléoclimatique des Coléoptères fossiles a été mis en lumière, en particulier sous l'impulsion des géologues quaternaristes de l'Université de Birmingham (Royaume-Uni), au premier rang desquels il faut citer G. R. Coope (Elias 1994). L'idée novatrice était que ces organismes pouvaient être identifiés, bien souvent au rang spécifique, rattachés à des espèces actuelles, et que les informations écologiques tirées de ces Coléoptères actuels pouvaient être mises à profit pour reconstruire les paléoenvironnements quaternaires. Une étude très récente vient précisément de démontrer la validité de ce postulat, en établissant l'identité parfaite entre un Coléoptère aquatique du Miocène inférieur découvert à l'état fossile (*Helophorus sibiricus*), avec ses homologues actuels toujours vivants (Fikáček *et al.* 2011).

L'énorme diversité spécifique et écologique des Coléoptères présente de plus un grand intérêt en paléoécologie puisque ces insectes montrent très souvent des exigences très fines en matière de nombreux paramètres biotiques et abiotiques : source de nourriture, plante-hôte, nature du sol, température, humidité, température de l'eau et vitesse du courant pour les aquatiques, etc. Ainsi, beaucoup d'espèces ne peuvent survivre que dans une fourchette très étroite de ces paramètres. Lorsque de telles espèces sont présentes dans un assemblage d'insectes fossiles, il est possible d'en tirer des informations précises, nombreuses et variées qui permettent de brosser un tableau parfois extrêmement détaillé du paléoenvironnement au sein duquel l'assemblage d'insectes fossiles s'est constitué.

Prélèvement et analyse des insectes fossiles

L'étape de prélèvement sur le terrain ne diffère pas fondamentalement des méthodes employées pour des disciplines voisines, comme l'analyse pollinique. Dans le cas de tourbières et de marges lacustres, il s'agit essentiellement de procéder par la méthode du carottage au carottier russe (Aaby & Digerfeldt 1986). L'inconvénient de cette technique est le volume limité

de sédiment prélevé, car la densité en restes de Coléoptères est généralement moindre que celle des grains de pollen. Il est donc nécessaire de recourir à des carottages parallèles multiples ce qui complique un peu le travail de terrain. Les conditions les plus favorables sont toutefois réunies lorsqu'il est possible de prélever directement sur coupe, soit naturelle (berges de rivière par exemple) soit artificielle (chantiers de travaux publics, tranchées…), puisque dans ce cas la stratigraphie peut être observée directement sur le profil sédimentaire, au moment de procéder au prélèvement qui se fait directement au moyen d'une bêche coupante, en extrayant un monolithe de la paroi (Aaby & Digerfeldt 1986). Selon le niveau de la nappe phréatique il peut être nécessaire de drainer la tranchée par pompage.

Au laboratoire le prélèvement est traité selon la méthode a été décrite par Coope (1986). Le sédiment est désagrégé sous l'eau puis criblé sur un tamis calibré de maille 300 µm. Le refus du tamis est incorporé à du pétrole puis soumis à une flottation qui après décantation permet de séparer une fraction flottante riche en débris d'insectes d'une fraction contenant les particules minérales et les débris végétaux qui coulent au fond du récipient.

Cette fraction flottante est traitée au moyen d'un détergent pour éliminer l'excès de pétrole, puis triée sous binoculaire pour obtenir une séparation parfaite des restes d'insectes fossiles. Les fragments d'insectes sont ensuite stockés en alcool dans des tubes de verre. En raison de la nature des macrorestes d'insectes qui sont souvent à l'état de débris, il est impossible d'identifier les fragments de Coléoptères au moyen des clés de détermination auxquelles les entomologistes travaillant sur l'actuel sont habitués. Il faut donc procéder par comparaison avec des spécimens actuels provenant d'une collection de référence, en accordant une attention particulière à des critères souvent moins utilisés, comme la microréticulation, la densité et la force de la ponctuation, la position des soies sensorielles, le type de striation élytrale, la forme de certaines parties des éléments de l'exosquelette (angle huméral ou apical des élytres, angles du pronotum, etc). L'expérience montre que dans beaucoup de cas il est possible d'identifier 50 % des taxons d'un assemblage au niveau spécifique, ou au niveau du groupe d'espèces. La précision dépend toutefois de nombreux facteurs, comme le niveau de connaissance de la faune des Coléoptères actuels dans la région étudiée, le degré de fragmentation et l'abondance des macrorestes… L'intérêt d'aboutir à une détermination spécifique réside évidemment dans la richesse des informations disponibles à partir du dépouillement de la littérature entomologique actuelle. Les Coléoptères sont très largement dominants dans les assemblages fossiles, mais il fréquent de rencontrer des fragments d'Hétéroptères, d'Hyménoptères (surtout de Formicidae), de Mégaloptères (pièces céphaliques des larves de *Sialis*), de Diptères (capsules céphaliques de larves de Chironomidae), de Trichoptères (frontoclypeus de larves).

Les assemblages quaternaires de Coléoptères fossiles en Normandie

À l'heure actuelle il n'existe en Normandie qu'un nombre très réduit de sites ayant fourni des assemblages de Coléoptères fossiles quaternaires (fig. 237). Les insectes collectés dans plusieurs de ces sites, localisés sur l'île de Jersey et sur la péninsule du

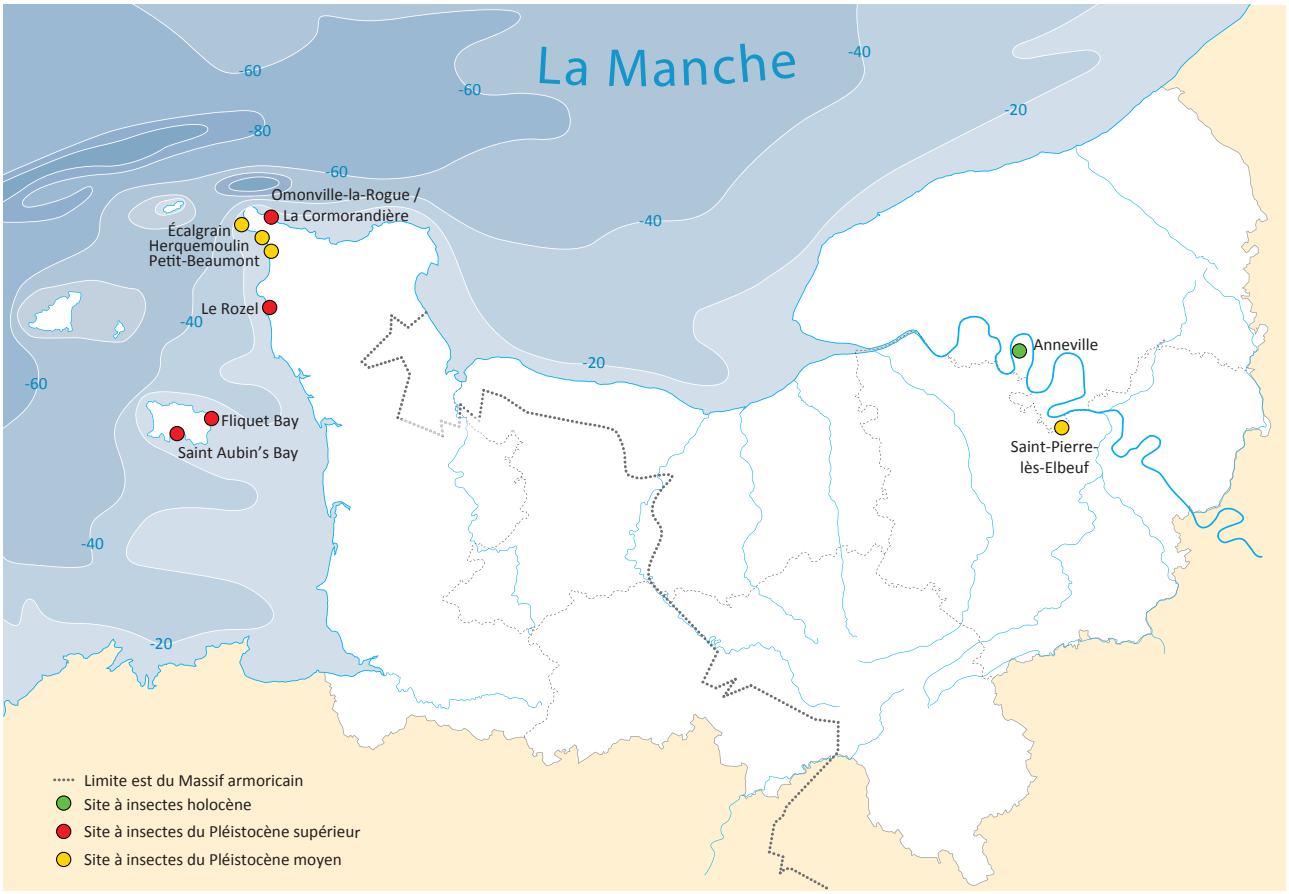


Figure 237 - Carte de localisation des sites.
Figure 237 - Location map of the sites.

Cotentin, ont été étudiés par Coope *et al.* (1980, 1985, 1986, 1987). La découverte d'un unique individu dans le tuf de Saint-Pierre-lès-Elbeuf (Seine-Maritime) constitue le seul exemplaire haut-normand actuellement connu (inédit). Cet insecte est donc le témoin le plus ancien découvert en Normandie. Il est associé au fameux tuf de Saint-Pierre (Cliquet *et al.* 2009) corrélé avec le stade isotopique 11 (MIS 11) (fig. 238).

Cette hypothèse a été confirmée par les datations effectuées par la méthode IRSL sur feldspath sur la paléoplage d'Écalgrain qui date de la fin du stade 7 (190 ±19 ka) et sur le lœss intercalaire qui se rapporte au stade 6 (140 ± 14 ka) (Cliquet *et al.* 2009).

Ainsi, la base de la séquence des sites d'Écalgrain, de Herquemoulin et de Petit-Beaumont est datée du saalien (fig. 239).

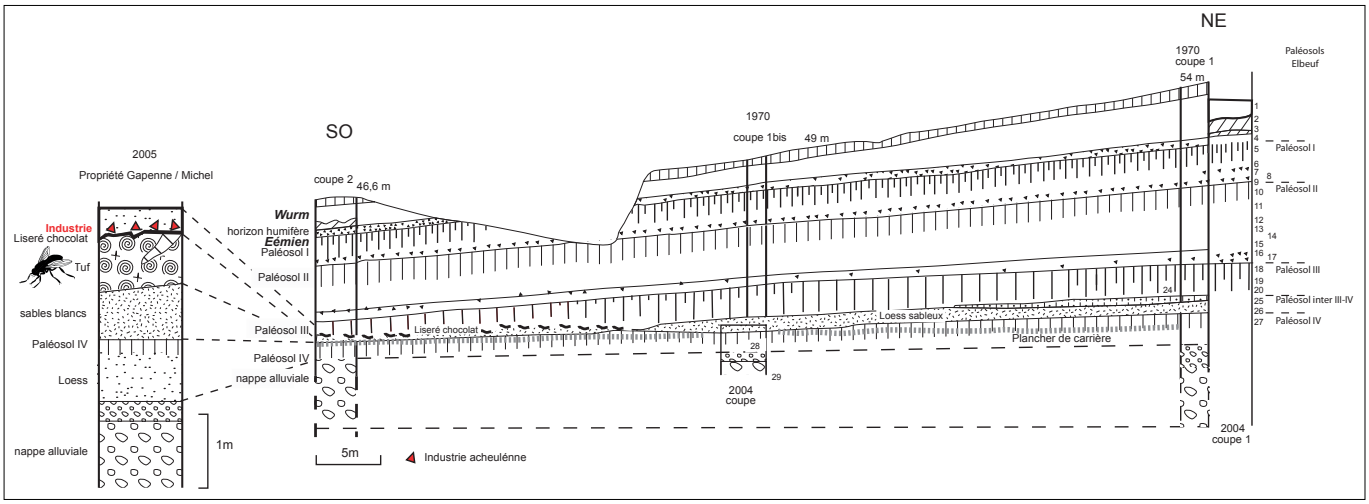


Figure 238 - Localisation du vestige de mouche collecté dans le tuf de Saint-Pierre-lès-Elbeuf (d'après Cliquet et al., 2009, modifié)
Figure 238 - Location of the remains of a fly collected in the Saint-Pierre-lès-Elbeuf tuff (after Cliquet et al., 2009, modified).

Si les gisements jersiais sont datés approximativement de la fin de l'Eemien et du début de la dernière glaciation, entre 121 et 45 ka BP, certains sites cotentinois, initialement rapportés à la même période, s'avèrent plus anciens (stades 7 et 6 de la chronologie isotopique). En effet, la datation des gisements littoraux de la côte ouest du Cotentin avait été attribuée, sur la base de la stratigraphie, au dernier cycle glaciaire-interglaciaire par Elhaï (1963) et par les auteurs anglais (Coope *et al.* 1982).

Cette interprétation des profils de la côte ouest du nord cotentin a été contestée par les géomorphologues du Centre de géomorphologie du CNRS de Caen (Lautridou et coll. 1982; Lautridou 1985; Clet 1988) qui soulignaient la présence de deux séquences de période froide head-lœss; la première, saalienne, la seconde, weichselienne, séparées par un lambeau de paléosol attribué au dernier interglaciaire eemien (Van Vliet-Lanoë 1988) (fig. 239).

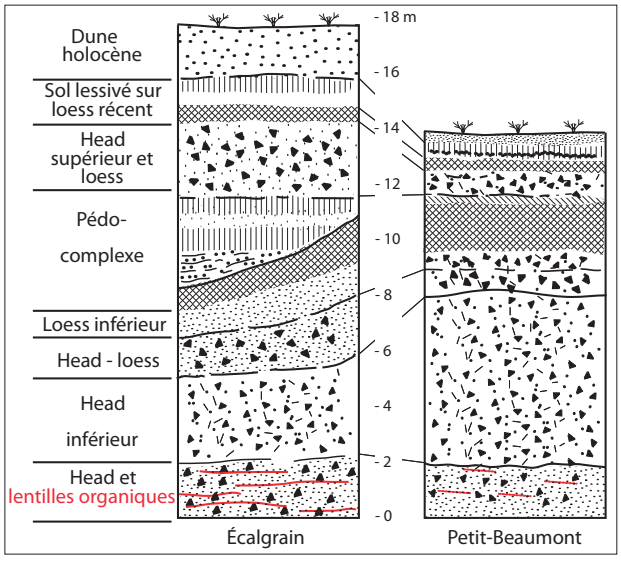




Figure 239 & 240 - Localisation des lentilles organiques ayant livré des insectes dans les coupes sédimentaires d'Écalgrain et de Petit-Beaumont (d'après Lautridou et coll. 1982, modifié) et vue des niveaux organiques dans le bas de la séquence d'Écalgrain (© J.-P. Coutard).
Figure 239 -& 240 Location of organic lenses that have delivered insects in the sedimentary sections at Écalgrain and Petit-Beaumont (after Lautridou et al. 1982, modified) and view of organic levels at the bottom of the Écalgrain sequence (© J.-P. Coutard).

Sur ces trois sites, les prélèvements ont été effectués dans des couches de tourbe ou de boues organiques témoignant de l'établissement de marais littoraux et situées stratigraphiquement entre les restes de plages marines et des apports continentaux de versant liés à un contexte périglaciaire actif. (fig. 240).

L'approche pluridisciplinaire adoptée par les auteurs anglais a permis d'intégrer aux données paléoentomologiques les résultats issus des analyses paléobotaniques, géomorphologiques et stratigraphiques. Ces travaux révèlent une détérioration climatique progressive associée à une régression marine, dans un contexte paléoenvironnemental comparable au passage d'un paysage à forêt mixte sous climat frais à tempéré, à un paysage ouvert évoluant progressivement en une toundra arctique.

En Normandie, les assemblages de Coléoptères fossiles les plus diversifiés ont cependant été fournis par une séquence holocène extraite de la boucle d'Anneville dans la vallée de la Seine (Ponel, non publié). Bien que située en dehors du cadre chronologique de cette synthèse, cette séquence présente un grand intérêt par la diversité de la faune de Coléoptères qu'elle recèle et la variété des informations paléoécologiques qu'il est possible d'en tirer, et illustre donc bien les potentialités considérables de la paléoentomologie en matière de reconstructions environnementales et climatiques. Enfin, il faut citer pour mémoire les travaux archéoentomologiques menés à Touffreville (Ponel *et al.* 2000) et qui portent sur la période de La Tène et la période gallo-romaine.

Saint-Pierre-lès-Elbeuf

À Saint-Pierre-lès-Elbeuf dans la vallée de la Seine, quatre lœss anciens se superposent, avec quatre sols interglaciaires intercalés : Elbeuf I (Eemien), Elbeuf II, Elbeuf III et Elbeuf IV. Le sol le plus ancien (Elbeuf IV) est fossilisé localement par une couche de sables blancs alluviaux et par un tuf calcaire intégrant une association malacologique interglaciaire à Lyrodiscus, maintenant considéré comme marqueur biostratigraphique du stade isotopique 11. L'âge du complexe Elbeuf IV, sables et tuf (environ 400 ka) est en accord avec la stratigraphie et les nouvelles datations OSL J.-J. Puisségur (Lautridou & Puisségur 1977), D.-D. Rousseau (Rousseau *et al.* 1992), puis N. Limondin-Lozouet: *in* Cliquet *et al.* 2009).

Comme le souligne N. Limondin-Lozouet, «des assemblages malacologiques de Saint-Pierre-lès-Elbeuf sont représentatifs des biotopes forestiers qui se sont développés sur le tuf, très probablement en position de berge, et ont pu occasionnellement être touchés par les inondations de la rivière» (Limondin-Lozouet : *in* Cliquet *et al.* 2009) .

Saint-Pierre-lès-Elbeuf (Seine-Maritime): quand un fossile nous livre ses secrets.

Michel MARTINEZ

L'analyse d'un fragment (2mm) d'insectes (fig. 241) surtout lorsqu'il s'agit d'un fossile unique et, de plus, extrêmement fragile, s'apparente à une véritable enquête, difficile mais passionnante, où chaque étape franchie, nous apporte un (ou des) élément nouveau.

L'objectif est d'aller le plus loin possible dans la pyramide (tab. 25) de la classification zoologique. Lorsqu'on est à la base de la pyramide, le degré de ressemblance entre les groupes concernés diminue (exemple: dans le phylum des arthropodes on rencontre aussi bien les crabes, les araignées, les insectes et les milles pattes qui, bien que rangés dans ce groupe, ne se ressemblent pas vraiment entre eux) à l'opposé, lorsque l'on remonte vers le sommet de la pyramide cette notion de ressemblance augmente de sorte que les genres et les espèces présentent une grande ressemblance, à tel point que pour les séparer on a souvent recours à l'examen des organes génitaux (mâle ou femelle).

La première étape, certes assez facile, avec le fragment dont nous disposions, était de l'attribuer à un groupe ou une classe zoologique, en l'occurrence à un insecte. Le thorax quasi complet en dessus et la présence de 3 paires de pattes (ou parties d'entre-elles car parfois seule la cavité coxale est visible), permirent aisément de franchir cette étape. Toutefois dire que ce fossile est celui d'un insecte n'est pas suffisant et nous prive de nombreux éléments sur son identité et sur son mode de vie.

En effet les insectes sont représentés en France par un peu plus de 39.000 espèces qui se répartissent dans 27 ordres. Mais à quel ordre, parmi les 27 connus de France (Coléoptères, Lépidoptères, Diptères, Hyménoptères, Hémiptères,…) appartient cette espèce fossile ? La taille de son thorax (environ 2 mm) et sa sclérification, puis la conformation des pattes permettent d'exclure la plupart des ordres (Odonates, Ephémères, Dermaptères, Thysanoptères, Plecoptères, Siphonaptères, Trichoptères,…) pour n'en retenir que deux : ceux des Diptères et des Hyménoptères.

Ces étapes passées il fallait impérativement aller plus loin car ces 2 derniers ordres représentent, à eux seuls, en France, environ 17.400 espèces dont les biologies, les mœurs et les habitats sont extrêmement diversifiés selon les familles, les genres et les espèces. Cependant, une fois l'ordre trouvé, d'autres étapes (famille, genre et si possible espèce (tab. 25) restaient à franchir.

En tant que Diptèriste je fus donc consulté pour donner mon avis sur ce précieux fossile. De toute évidence l'appartenance de celui-ci à un diptère fut immédiatement affirmée, excluant par la même, l'hypothèse qu'il aurait pu s'agir d'un Hyménoptère. Toutefois l'ordre des Diptères comprend en France pas moins de 123 familles et environ 8.800 espèces. Cependant l'examen du thorax (sur photo), en vue dorsale, montre deux caractères essentiels qui n'échappent pas à un entomologiste et qui plus est à un diptériste. Tout d'abord le thorax est fortement bleuté/métallisé/brillant et le *scutellum* possède 5 épines marginales (2). Rappelons que la taille du thorax est d'environ 2 mm ce qui présume que la longueur de l'insecte (de la tête à l'extrémité abdominale) était de l'ordre de 6,2 à 6,8 mm (selon son sexe).

Dans quelle famille de Diptères a-t'on une telle cette association de caractères ? En réalité bien que l'on trouve des diptères à coloration métallique dans plusieurs familles (Calliphoridae,…) ou d'autres (Tabanidae,…) avec le scutellum épineux (le plus souvent il n'y a que 2 épines), il n'existe en France qu'une seule famille, celle des Stratiomyidae, dont quelques genres et espèces réunissent ces 3 caractères (taille, coloration métallique et plus de 4 épines scutellaires).

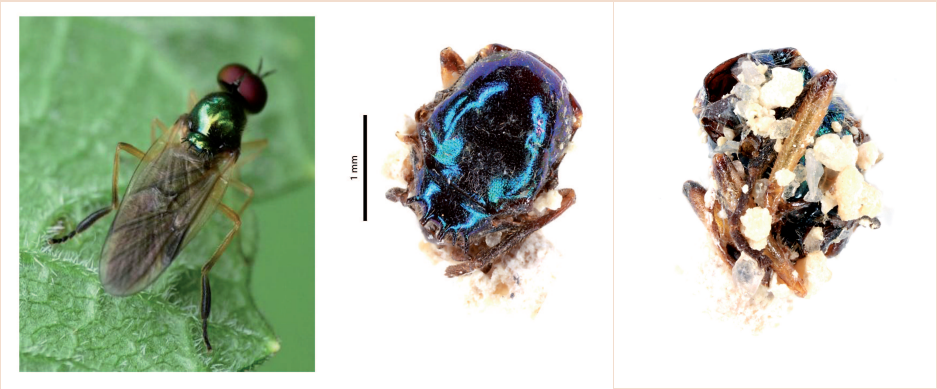


Figure 241 - *Beris fuscipes* (© P. Ponel)
Figure 241 - Beris fuscipes(© P. Ponel).

Les Stratiomyidae sont représentés en France par 83 espèces distribuées dans 8 sous-familles et 24 genres. Seule la sous famille des Antissinae et celle des Beridinae comprennent des genres et des espèces qui possèdent de 4 à 8 épines scutellaires. On remarquera que notre fossile possède 5 épines scutellaire (fig. 241) 3 à droite et 2 à gauche. Il s'agit là d'une anomalie (qui n'est pas rare chez certains insectes) ; en réalité il devrait y avoir 6 épines.

Toutefois, la sous famille des Antissinae ne peut être retenue car l'unique espèce européenne (*Exodontha dubia* (Zetterstedt)) est de taille plus grande (8 à 11 mm) et le thorax est noir avec un léger reflet bleuté. Notre fossile appartient donc à une espèce de la sous famille des Beridinae.

Par un examen comparatif du fossile avec des spécimens de collection et aidé de la littérature appropriée, il a été possible d'écarter 3 des 4 genres retenus à l'étape précédente : il s'agit des genres : Actina car son unique espèce européenne (*A. chalybea* Meigen) a les pattes presque entièrement noires; Chorisops car les épines scutellaires sont jaunes et il y en a invariablement 4 chez les 3 espèces françaises et *Exaireta* car l'unique espèce européenne (récemment introduite) est de grande taille (13 à 15 mm) et possède aussi 4 épines scutellaires. Il s'avère donc que notre fossile appartient au genre *Beris*.

Compte tenu de son origine géologique et de son âge supposé (environ 400 000 ans) il est certain que cette espèce fossile appartient à une espèce actuelle. Les *Beris* compte 9 espèces en Europe dont 7 en France, l'une d'entre-elles devrait donc correspondre à notre fossile mais laquelle est-ce ?

À ce stade une étude plus approfondie de notre fossile fut nécessaire. Il a, en particulier, été examiné: le rapport de la longueur entre le tibia et le basitarse de la 3ème paire de pattes, la coloration des pattes dont certaines parties sont rembrunies, la couleur des calus huméraux et des épines scutellaires, la couleur et la longueur de la pilosité (encore visible en partie sur la fig. 241), la microsculpture thoracique.

Règne	Animalia
Sous-Règne	Eumetazoa
Phylum	Arthropoda
Sous-Phylum	Hexapoda
Classe	Insecta
Sous classe	Pterygota
Division	Holometabola
Super-ordre	Mecopteroidea
Ordre	Diptera
Sous-ordre	Cyclorrhapha
Super-famille	Muscoidea
Famille	Muscidae
Sous-famille	Muscinae
Tribu	Muscini
Genre	*Musca* Linnaeus, 1758
Sous-genre	*Musca* Zanthiev, 1967
Espèce	*domestica* Linnaeus, 1758
Sous-espèces	*Musca domestica domestica* Linnaeus, 1758
	Musca domestica calleva Walker, 1849
	Musca domestica curviforceps Sacca & Rivosecchi, 1957

Tab. 25 - Exemple simplifié de la classification zoologique: (cas de la mouche domestique : *Musca domestica Linnaeus, 1758)*
Tab. 25 - Simplified example of the zoological classification: (case of the house fly: Musca domestica Linnaeus, 1758)

De cette étude il a été possible de déduire que ce reste fossile est celui d'une femelle de *Beris* ! Cette donnée fut importante pour poursuivre nos investigations, car dans le genre *Beris* il y a des différences, morphologiques et chromatiques, notables entre mâle et femelle. C'est à nouveau par le recours aux collections de références et en s'aidant de la littérature la plus précise possible que nous avons pu éliminer 8 des 9 espèces européennes pour n'en retenir qu'une: *Beris fuscipes* Meigen 1820. Cela nous amène à la conclusion qu'il est probable (mais non certain) que ce fossile soit celui d'une femelle de *Beris fuscipes*. Il faut toutefois noter que le thorax de ce fossile est nettement plus bleuté métallique que celui des espèces connues actuellement en Europe et en France, dont le thorax est verdâtre métallique. Il est possible que, vu son âge et les conditions de conservation, la coloration en a été physiquement modifiée.

On ne connaît pas précisément la biologie de *Beris fuscipes* mais d'une façon générale les *Beris* vivent dans les lieux humides ou ombragés riches en végétation, les larves sont parfois semi aquatiques ou vivent aux milieux des feuilles mortes et se nourrissent de végétaux décomposés.

Jersey et le Cotentin

Les gisements du dernier cycle glaciaire – interglaciaire: eemien - weichselien

Les sites insulaires de Fliquet et de Saint Aubin (île de Jersey) ont été étudiés par Coope *et al.* (1980, 1985, 1986).

À Fliquet, un profil tourbeux d'environ 60 cm reposant sur une plateforme rocheuse située vers 6 m au dessus du niveau de la mer a été prélevé pour des analyses polliniques et entomologiques (fig. 242). D'assez riches assemblages totalisant 38 taxons de Coléoptères présentent une intéressante disparité puisque l'unité faunique basale (f-1) est complètement dépourvue des éléments les plus nordiques, qui sont au contraire abondants dans l'unité supérieure (f-2).



Figure 242 - Tourbe conservée sur le platier à Fliquet (© J.-P. Coutard)
Figure 242 - Peat preserved on the coastal platform at Fliquet (© J.-P. Coutard)

L'unité f-1 ne comprend que quelques Coléoptères aquatiques liés aux eaux calmes, comme *Hydrobius fuscipes* ou *Helophorus aquaticus*, et des espèces terrestres eurytopes comme *Pterostichus nigrita*. *Cryptorhynchus lapathi* est un saproxylophage qui suggère que des saules ou des bouleaux étaient présents (fig. 243).

En revanche l'unité f-2 contient peu d'espèces aquatiques, mais contient en revanche 5 espèces de Coléoptères actuellement éteintes dans les îles britanniques, plusieurs d'entre elles étant même repoussées vers les plus hautes latitudes des régions circumpolaires, comme *Diacheila arctica*, *Helophorus sibiricus*, *Pycnoglypta lurida*, *Boreaphilus henningianus*, *B. nordenskioeldi*. La catégorie des Coléoptères phytophages comprend *Notaris aethiops*, un charançon associé aux Cypéracées, et divers taxons polyphages.

Cette séquence d'assemblages entomologiques reflèterait selon Coope *et al.* (1980) une période de rapide détérioration climatique, accompagnée probablement par un abaissement du niveau de la mer, puisque parmi les Coléoptères identifiés figurent deux espèces d'*Otiorhynchus*, insectes lourds et aptères dont la présence sur l'île de Jersey s'explique mieux par une colonisation volontaire "à pied" depuis le continent que par un apport accidentel. Cette interprétation n'est recevable que dans l'hypothèse d'un abaissement du niveau marin de l'ordre de 15 m par rapport à l'Actuel. Pour Coope *et al.* (1980), les tourbes de Fliquet pourraient s'être déposées à la transition entre l'interglaciaire eemien et le début du Weichselien.

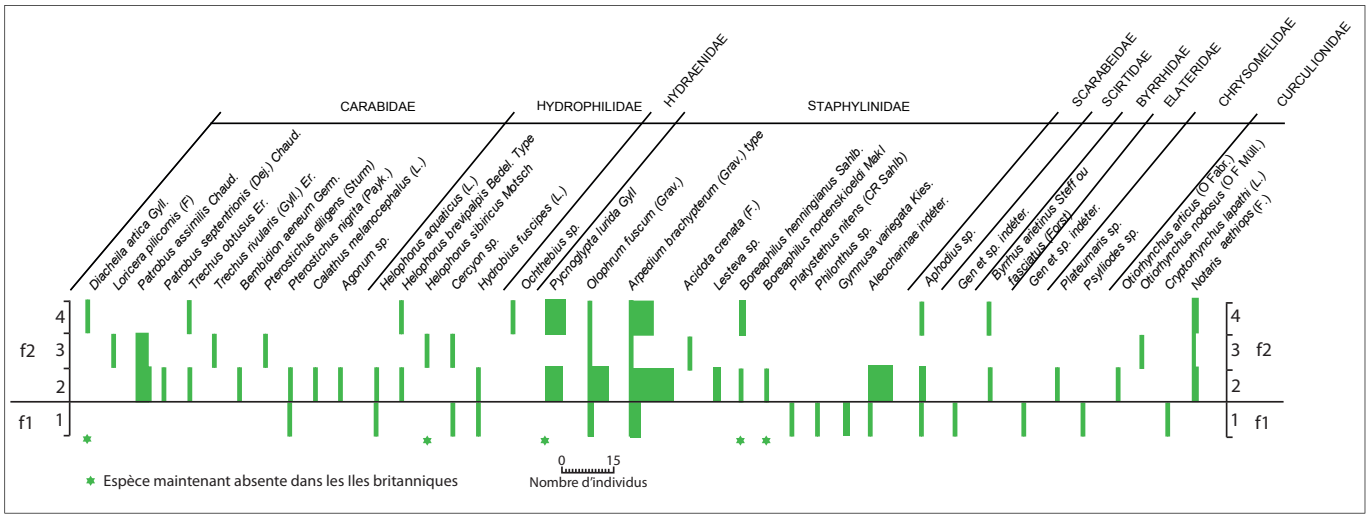


Figure 243 - Occurrences des Coléoptères collectés dans les niveaux organiques du site de Fliquet (d'après Coope *et al.* 1980; D.A.O. B. Fauq, MC).
Figure 243 - Occurrences of Coleoptera collected in the organic levels of the Fliquet site (by Coope et al. 1980; D.A.O. B. Fauq, MC).

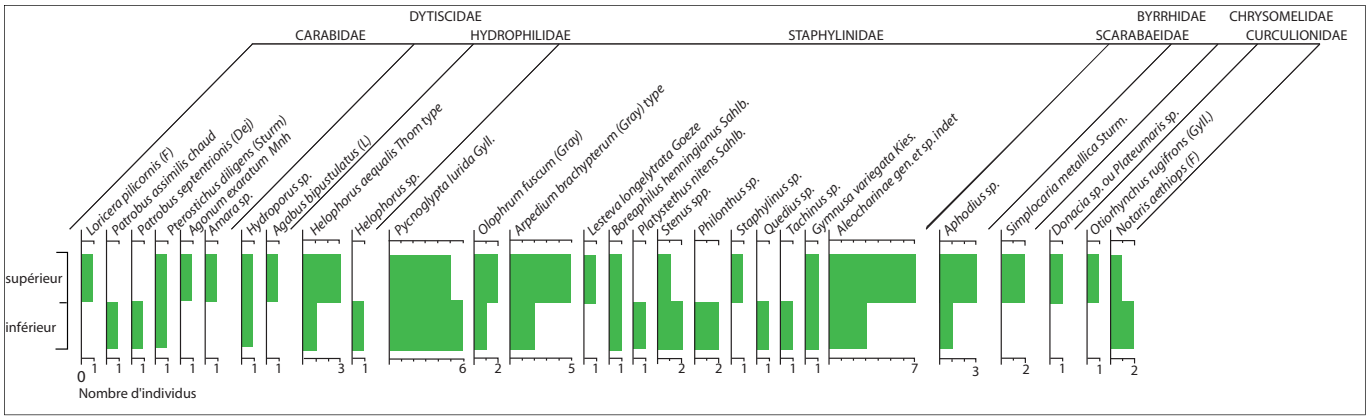


Figure XX - Occurrences des Coléoptères collectés dans les niveaux organiques du site de Saint Aubin (d'après Coope *et al.* 1985; D.A.O. B. Fauq, MC).
Figure XX - Occurrences of Coleoptera collected in the organic levels of the Saint-Aubin's Bay(by Coope et al. 1985; D.A.O. B. Fauq, MC).

À Saint Aubin, une autre séquence littorale tourbeuse d'environ 30 cm d'épaisseur, dégagée par l'action des tempêtes, a été prélevée et analysée par Coope *et al.* (1985). Les deux assemblages de Coléoptères extraits de cette séquence évoquent fort ceux de Fliquet par la bonne représentation des éléments boréaux et boréoalpins: sur un total de 28 taxons identifiés, quatre sont aujourd'hui éteints dans les îles britanniques (*Agonum exaratum*, *Pycnoglypta lurida*, *Boreaphilus henningianus* et *Simplocaria metallica*), et quatre autres n'atteignent que l'extrême nord des îles britanniques (*Patrobus septentrionis*, *Arpedium brachypterum*, *Olophrum fuscum* et *Notaris aethiops*) (fig. 244). *Agonum exaratum* est une espèce circumpolaire qui peuple les hautes latitudes de la Russie arctique à l'Alaska, sa présence évoque des conditions climatiques très rudes avec des températures moyennes estivales inférieurs ou égales à 10°C (Coope *et al.* 1985). L'interprétation paléoenvironnementale des assemblages de Saint Aubin est donc très proche de celle de Fliquet et il est possible que ces faunes typiques de milieux très froids, comparables à une toundra arctique, se soient déposées à peu près lors de la même période de refroidissement rapide.

Au Rozel, sur la côte ouest du Nord-Cotentin, des vestiges de charançons (*Othiorynchus singularis*) ont été mis au jour dans la dune weichselienne (fig. 245 & 246). Ces sables conservent plusieurs niveaux d'occupations anthropiques datés autour de 80 ka liés à des activités de boucherie (Cliquet *et al.* 2003; Van Vliet-Lanoë *et al.* 2006).

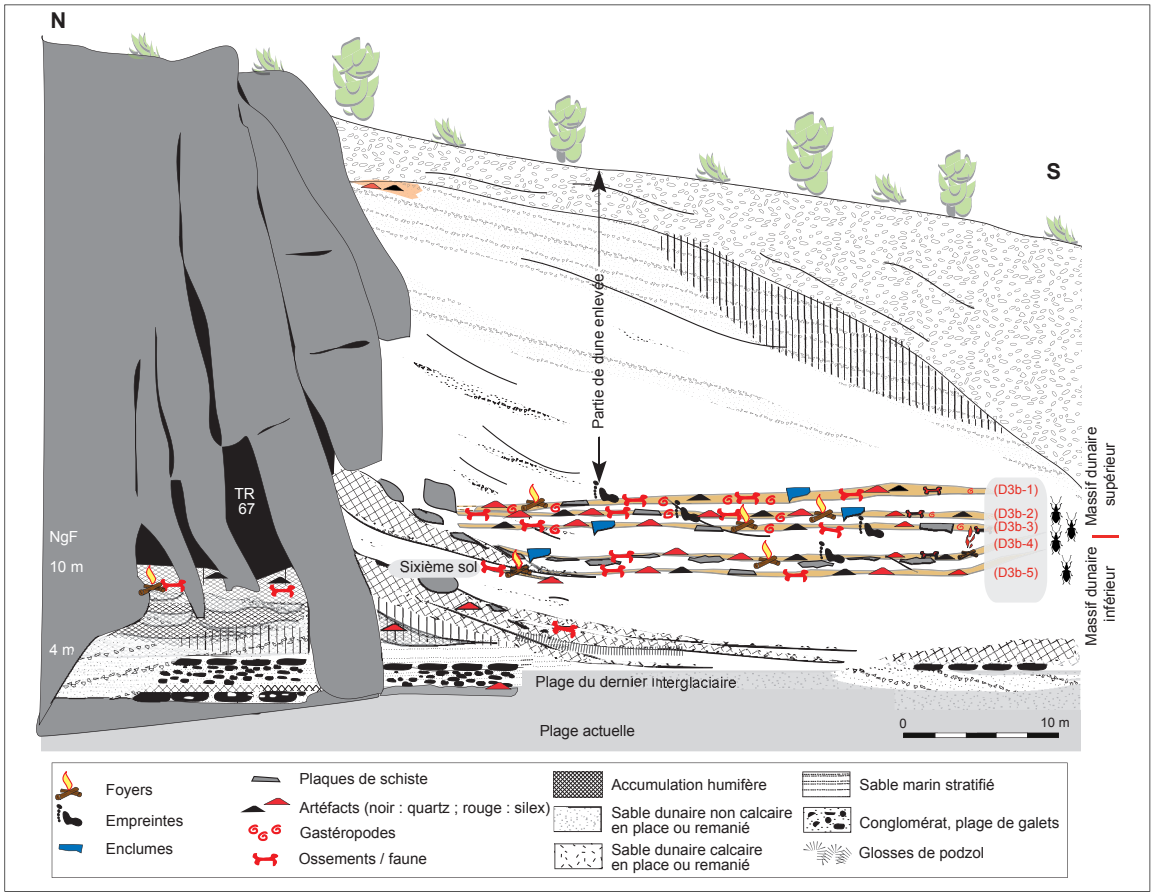


Figure 245 - Le Rozel: coupe synthétique des dépôts sédimentaires et des niveaux anthropiques, dont certains ont livré des insectes (d'après Van Vliet-Lanoë *et al.* 2006, modifié).
Figure 245 - Le Rozel: synthetic section of sedimentary deposits and anthropogenic levels, some of which have yielded insects (after Van Vliet-Lanoë et al. 2006, modified).

À Omonville-la-Rogue, côte nord de la Hague, un assemblage très réduit puisque limité à 7 taxons de Coléoptères a pu être identifié. Il s'agit essentiellement d'espèces aquatiques, l'une d'entre elles au moins (*Ochthebius marinus*) étant associée aux eaux salées, elle affectionne en particulier aujourd'hui les marais salants. En revanche, une espèce terrestre comme *Pycnoglypta lurida* est plus significative sur le plan climatique car sa distribution est limitée aux régions froides du nord de l'Europe. L'autre staphylin présent, *Olophrum fuscum*, est bien moins nordique, même si en France il est absent des régions méditerranéennes, il est en revanche typique des tourbières froides de plaine.



Figure 247 - Le Rozel, vestiges d'*Otiorhynchus singularis* dans un sol anthropisé (© J. Guériel).
Figure 247 - Figure 247 - Le Rozel, remains of Otiorhynchus singularis in anthropized soil (© J. Guériel).



Figure 246 - Le Rozel, vestiges d'*Otiorhynchus singularis* et insecte actuel (© P. Ponel).
Figure 246 - Le Rozel, remains of Otiorhynchus singularis and current insect (© P. Ponel).

Stade 5	taille en mm	Site	Climat tempéré	Végétaux
Hydrobius fuscipes	**6-8 mm**	Fliquet Bay F1	aquatique, eaux calmes	
Helophorus aquaticus	**4-5,5 mm**	Fliquet Bay F1	aquatique, eaux calmes	
Pterostichus nigrita	**8,8-12,8 mm**	Fliquet Bay F1	terrestre eurytope, lieux humides	
Cryptorhynchus lapathi	**5-8 mm**	Fliquet Bay F1	xylophage bois mort	saules, bouleaux
Ochthebius marinus	**1,8-2,1 mm**	Omonville-la-Rogue	aquatique, eaux calmes et salées	
Otiorhynchus singularis	**6-7,9 mm**	Le Rozel	phytophage eurytope	surtout sur les conifères
Stade 5	**taille en mm**	**Site**	**Climat froid**	**Végétaux**
Diacheila arctica	**7-9 mm**	Fliquet Bay F2	ripicole, bord des eaux stagnantes, toundra	
Helophorus sibiricus	**4,7-5,8 mm**	Fliquet Bay F2	aquatique, eaux calmes	
Pycnoglypta lurida	**2,5-3 mm**	Fliquet Bay F2 /St Aubin's Bay / Omonville-la-Rogue	débris végétaux, lieux humides	
Boreaphilus henningianus	**2,5-3 mm**	Fliquet Bay F2 /St Aubin's Bay	débris végétaux, lieux humides	
Boreaphilus nordenskioeldi	**?**	Fliquet Bay F2	débris végétaux, lieux humides	
Notaris aethiops	**6-7 mm**	Fliquet Bay F2 /St Aubin's Bay	phytophage hygrophile, tourbières et marais à carex	
Agonum exaratum	**5,2-6,5 mm**	St Aubin's Bay	ripicole, bord des eaux stagnantes, toundra	
Simplocaria metallica	**3,1-3,5 mm**	St Aubin's Bay	mousses	
Patrobus septentrionis	**7,4-10 mm**	St Aubin's Bay	ripicole, bord des eaux stagnantes, toundra	
Arpedium brachypterum	**2,5-4 mm**	St Aubin's Bay	débris végétaux, lieux humides	
Olophrum fuscum	**3,8-5,5 mm**	St Aubin's Bay	débris végétaux, lieux humides	

Tab. 26 - Environnements et tailles des coléoptères trouvés dans les sites du stade isotopique 5 de Jersey et du Cotentin.
Tab. 26 - Environments and sizes of beetles found in the isotopic stage 5 sites at Jersey and Cotentin peninsula.



Figure 248 - Paysage d'environnement tempéré du Cotentin: étang de Gattemare (© D. Cliquet).
Figure 248- temperate landscape of Cotentin peninsula: pond of Gattemare(© D. Cliquet).

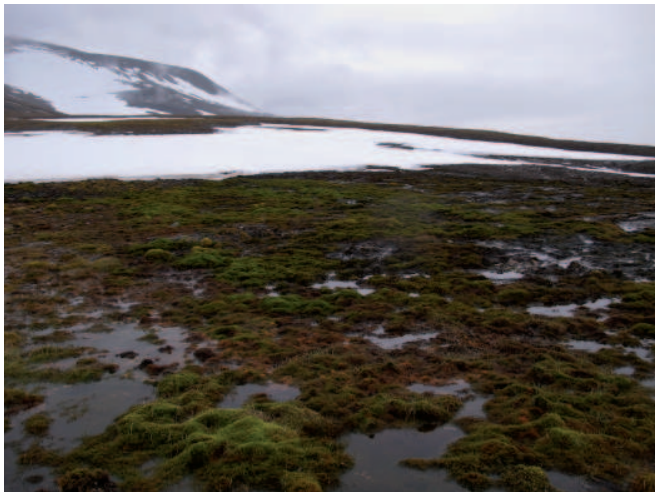
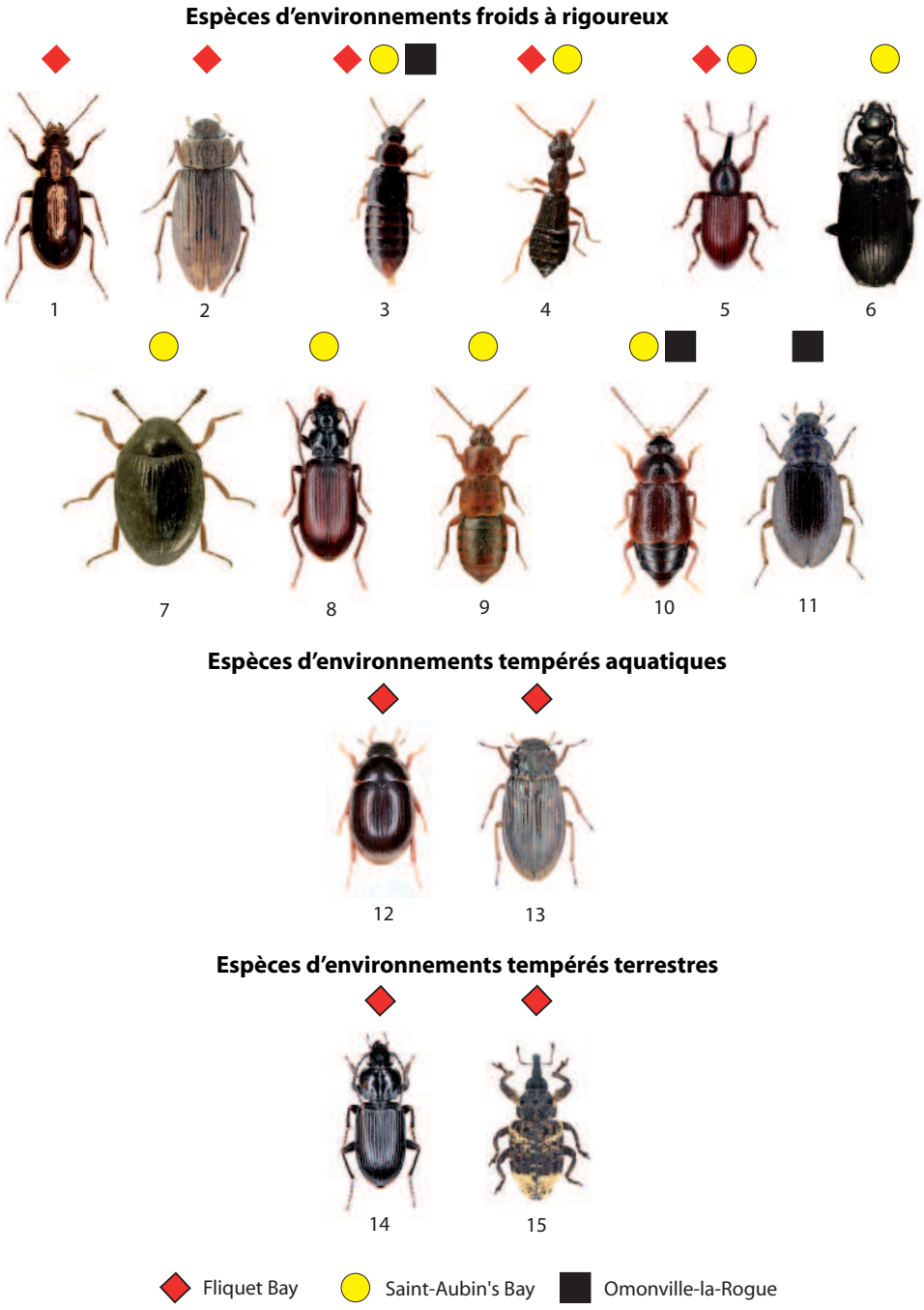


Figure 249 - Paysage d'environnement froid et humide du Spitzberg (© L. Juhel).
Figure 249 - Landscape of cold and humid environment of Spitsbergen (© L. Juhel).



1: *Diacheila arctica* (© Creative Commons Attribution-Share Alike 4.0 International), 2: *Helophorus sibiricus* (© M. Fikáček), 3: *Pycnoglypta lurida* (© naturbasen.dk), 4: *Boreaphilus henningianus* (© Tom Murray), 5: *Notaris aethiops* (© L. Borowiec), 6: *Agonum exaratum* (©SEM-UBC COL-15461), 7: *Simplocaria metallica* (© L. Borowiec), 8: *Patrobus septentrionis* (© 2014 carabidae.org / A. Sedláček), 9: *Arpedium brachypterum* (© L. Borowiec), 10: *Olophrum fuscum* (© U. Schmidt), 11: *Ochtebius marinus* (© U. Schmidt), 12: *Hydrobius fuscipes* (© A. Berly), 13: *Helophorus aquaticus* (©L. Borowiec), 14: *Pterostichus nigrita* (© K. Makarov) & 15: *Chryptorhynchus lapathi* (© U. Schmidt).

Fig. 250 - Coléoptères trouvés dans les sites du stade isotopique 5 de Jersey et du Cotentin.
Fig. 250 - Coleoptera found in the isotopic stage 5 sites of Jersey and Cotentin. peninsula.

Les gisements de l'avant dernier cycle glaciaire – interglaciaire : la fin du Saalien

Les sites continentaux du littoral normand se concentrent aux abords du Cap de la Hague. Seuls les sites Écalgrain, Herquemoulin et Petit-Beaumont ont fourni des assemblages de Coléoptères identifiables (Coope *et al.* 1987) (fig. 251).

Le site «A» d'Écalgrain a fourni un assemblage plus riche mais qui ne contient pas d'espèces très informatives sur le plan climatique. Il se dégage de ce petit assemblage d'une douzaine de taxons une impression de climat plutôt tempéré et océanique, avec au moins une espèce ouest-européenne comme *Trechus fulvus*. Les autres taxons sont aquatiques ou ripicoles, associés aux accumulations de débris végétaux humides. L'abondance particulière de *Cercyon depressus* est toutefois à souligner, car il s'agit aussi d'une espèce liée aux accumulations de débris végétaux, mais toujours limitée au littoral maritime. L'échantillon a d'ailleurs aussi fourni un assemblage de macrorestes végétaux contenant de très nombreux fragments d'algues (*fucus*), ce qui

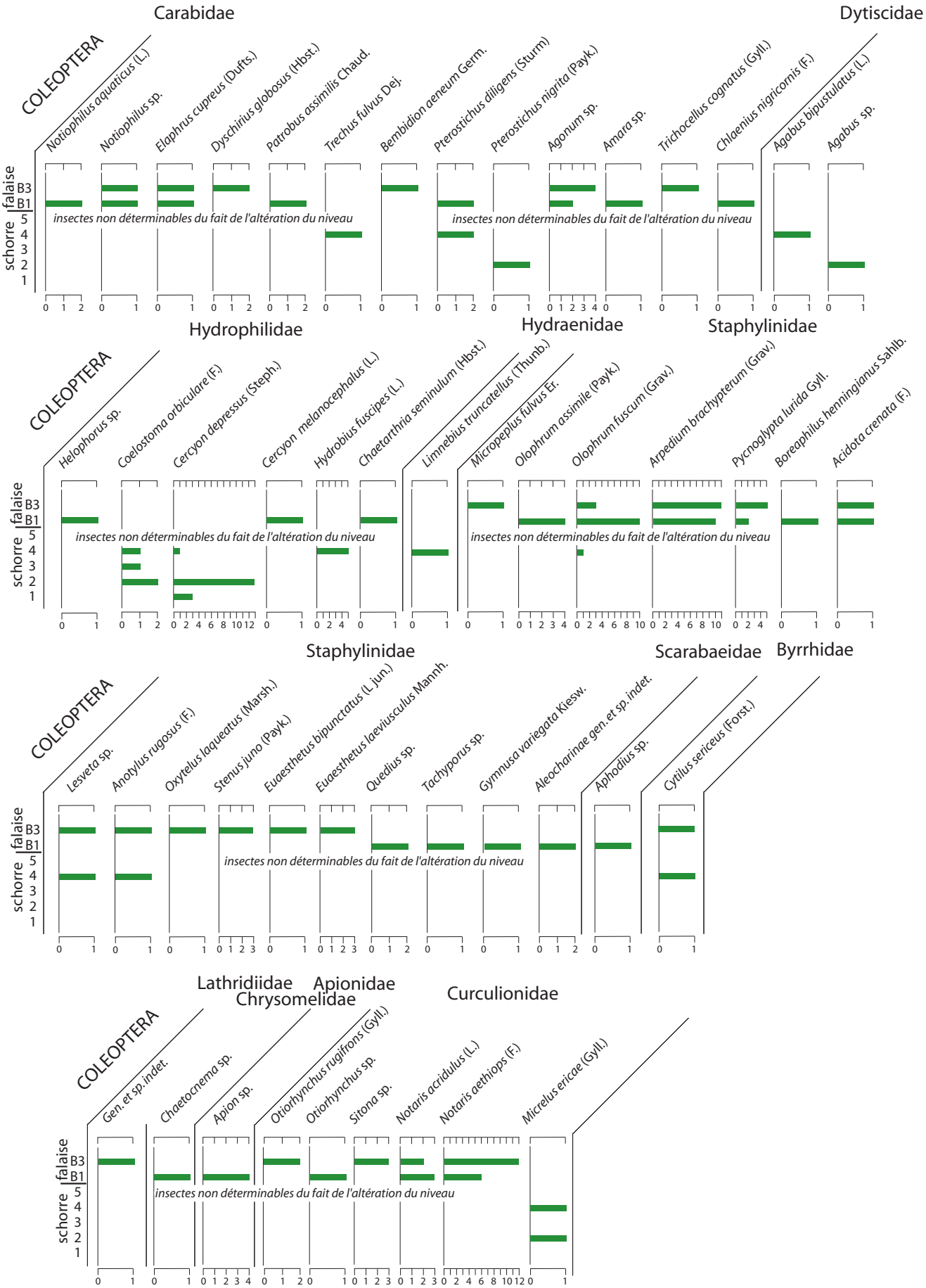


Figure 251- Occurrences des Coléoptères collectés dans les niveaux organiques des sites d'Écalgrain (d'après Coope *et al.* 1987; D.A.O. B. Fauq, MC).

Figure 251 - Occurrences of Coleoptera collected in the organic levels of the Ecalgrain sites (after Coope et al. 1987; D.A.O. B. Fauq, MC).

stade 6/7	taille en mm	Site	Climat tempéré	Végétaux
Trechus fulvus	**4,8-5,7 mm**	Écalgrain A	rochers maritimes	
Cercyon depressus	**2,2-2,6 mm**	Écalgrain A	débris végétaux marins	
Micrelus ericae	**1,5-1,8 mm**	Écalgrain A	phytophage, landes à bruyères	

stade 6/7	taille en mm	Site	Climat froid	Végétaux
Pycnoglypta lurida	**2,5-3 mm**	Écalgrain B / Herquemoulin D / Petit-Beaumont	débris végétaux, lieux humides	
Arpedium brachypterum	**2,5-4 mm**	Écalgrain B / Herquemoulin D / Petit-Beaumont	débris végétaux, lieux humides	
Boreaphilus henningianus	**2,5-3 mm**	Écalgrain B / Herquemoulin D	débris végétaux, lieux humides	
Notaris aethiops	**6-7 mm**	Écalgrain B / Petit-Beaumont	phytophage hygrophile, tourbières et marais	Carex
Notaris acridulus	**3,7-5 mm**	Écalgrain B	phytophage hygrophile, tourbières et marais	Glyceria
Rhynchaenus foliorum	**1,5-1,7 mm**	Écalgrain B	phytophage frondicole	saules
Simplocaria semistriata	**2,5-3 mm**	Herquemoulin D	mousses	
Agonum exaratum	**5,2-6,5 mm**	Herquemoulin D / Petit-Beaumont	ripicole, bord des eaux stagnantes, toundra	

stade 6/7	taille en mm	Site	Climat très froid / froid	Végétaux
Helophorus glacialis	**2,5-4,0 mm**	Petit-Beaumont	milieu de toundra et névés	
Diacheila arctica	**7-9 mm**	Petit-Beaumont	ripicole, bord des eaux stagnantes, toundra	
Boreaphilus nordenskioeldi	**?**	Petit-Beaumont	débris végétaux, lieux humides	
Cryptorhynchus lapathi	**5-8 mm**	Petit-Beaumont	xylophage bois mort	saules, bouleaux
Olophrum fuscum	**3,8-5,5 mm**	Petit-Beaumont	débris végétaux, lieux humides	tourbières froides

Tab. 27 - Environnements et tailles des coléoptères trouvés dans les sites des stades isotopiques 6/7 du Cotentin.
Tab. 27 - Environments and sizes of beetles found in the isotopic stages 6/7 5 sites at Cotentin. peninsula.

confirme la présence d'un habitat correspondant à des accumulations de laisses de mer sur l'arrière-plage. Parmi les insectes phytophages, une seule espèce suggère un environnement végétal particulier, puisque le charançon *Micrelus ericae* associé aux bruyères pourrait indiquer la présence d'une lande à proximité du site de dépôt (fig. 252).



Figure 252 - Évocation d'un environnement de haut de plage en contexte frais (© A. Gilles).
Figure 252 - Evocation of an upper beach environment in a cool context (© A. Gilles).

Le site «B» d'Écalgrain est celui qui contient l'assemblage de Coléoptères le plus diversifié, avec 40 taxons évoquant un milieu ouvert marécageux à riche végétation palustre au sein d'un paysage très ouvert, dont une série d'espèces indicatrices de climat bien plus froid que l'actuel, comme *Pycnoglypta lurida*, *Arpedium brachypterum*, *Boreaphilus henningianus* et *Notaris aethiops*, tous boréo-alpins à l'heure actuelle. Les espèces phytophages indicatrices de plantes particulières sont représentées par *Notaris aethiops* (un charançon des marécages à Carex) et *Notaris acridulus* (autre charançon plutôt lié à *Glyceria aquatica*). La seule indication qui pourrait renseigner sur la présence d'arbres est la présence du minuscule *Rhynchaenus foliorum/flagellum*, qui vit sur les saules, mais qui peut s'accommoder aussi bien des saules arborescents que des saules nains qui poussent sous des climats très froids.

Parmi les assemblages obtenus à Herquemoulin, le site «D» est le seul à avoir fourni un assemblage significatif de Coléoptères, les sites Herquemoulin «A», «B» et «C» ne contenaient que des débris corrodés non identifiables, probablement pour des raisons taphonomiques. Ce petit assemblage d'une vingtaine de taxons est marqué par l'absence de phytophages indicateurs de plantes particulières, on note seulement *Simplocaria semistriata* qui est aujourd'hui associé aux mousses, et deux charançons du genre Otiorhynchus, qui sont connus pour être polyphages. Le groupe des taxons dépendants des accumulations de feuilles mortes et autres débris végétaux est bien plus nombreux, mais surtout il comporte un certain nombre d'espèces très «cryophiles», en particulier *Agonum exaratum* qui est un petit Coléoptère Carabidae à répartition extrêmement nordique puisqu'il atteint au plus près la péninsule de Kola en Russie arctique. On note aussi des espèces déjà rencontrées dans les autres sites normands, comme *Pycnoglypta lurida*, *Arpedium brachypterum*, *Boreaphilus henningianus*, qui sont toutes dépendantes de conditions climatiques très rudes et qui évoquent clairement un environnement alpin ou de type toundra arctique.

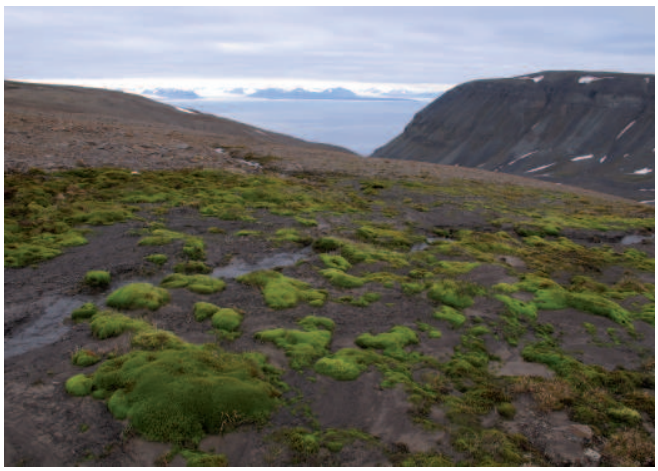


Figure 253 - Évocation d'un environnement froid à très foid: Spitzberg (© L. Juhel).
Figure 253 - Evocation of a cold to very cold environment: Spitsbergen (© L. Juhel).

Le site de Petit-Beaumont a livré un assemblage de Coléoptères à diversité assez limitée, mais parfois représentés par de nombreux individus. La présence de beaucoup d'espèces très «cryophiles» est à souligner, avec en particulier *Helophorus glacialis*, classique-

ment rencontré dans les sédiments quaternaires déposés sous conditions climatiques extrêmes. Il s'agit en effet d'un Coléoptère très sténotope, dont le cycle biologique ne peut s'accomplir qu'en présence de neiges fondantes puisque sa larve se développe dans la frange de boue imbibée d'eau glacée qui entoure les névés au printemps et en été. Cet insecte est un élément boréo-alpin répandu depuis le nord de la Scandinavie, où il atteint le niveau de la mer, jusqu'aux sommets du sud de l'Europe où il se cantonne aux altitudes les plus élevées (toujours au dessus de 2000 m d'altitude). Il indique des températures moyennes estivales ne dépassant pas les 10°C, dans un contexte environnemental complètement ouvert, comparable à une toundra arctique ou à une pelouse alpine. Plusieurs autres espèces sont également indicatrices de conditions climatiques extrêmement rudes, comme *Diacheila arctica*, *Agonum exaratum* et *Boreaphilus nordenskioeldi*, Coléoptères à distribution circumpolaire restreinte aux très hautes latitudes. L'assemblage de Petit-Beaumont contient aussi quelques espèces phytophages qui apportent quelques indications sur la végétation locale: *Notaris aethiops* recherche surtout les Cyperacées, *Cryptorhynchus lapathi* est un saproxylophage qui creuse ses galeries dans le bois de *Salix* (saule) ou de *Betula (bouleau)*. La faune de petits staphylins associés aux accumulations de débris végétaux est assez riche en espèces et en individus: *Olophrum fuscum*, *Arpedium brachypterum* et *Pycnoglypta lurida* abondent. L'environnement qu'évoque ainsi ce petit assemblage est clairement comparable à un marécage ou à une tourbière, dans un milieu complètement ouvert de type toundra, mais où subsistaient quelques ligneux, probablement des saules ou des bouleaux.

Pour conclure sur le Pléistocène …

La majorité des sites de Jersey et du Cotentin, en particulier Fliquet, Saint Aubin, Herquemoulin et Petit-Beaumont, est donc caractérisée par des assemblages de Coléoptères dont beaucoup sont complètement étrangers à la faune tempérée présente actuellement en Normandie. Il s'agit d'espèces essentiellement adaptées à des climats très rudes, souvent cantonnées aux hautes latitudes et aux hautes altitudes, et qui traduisent un environnement comparable à une toundra arctique, presque complètement dépourvu d'arbres, marqué par des températures moyennes estivales inférieures ou égales à 10°C.

Si les datations radiocarbone directes anciennes sur ces sites ne sont pas concluantes du fait qu'il s'agit incontestablement de séquences sédimentaires déposées au-delà de la limite de validité des dates C14, les datations radionumériques IRSL récentes sont plus cohérentes.

L'ensemble des données entomologiques, botaniques, géologiques et géomorphologiques avait conduit Coope *et al.* (1986) à envisager pour ces assemblages une période de dépôt vraisemblablement à la transition entre l'interglaciaire eemien et le début de la glaciation weichselienne, dans un contexte de refroidissement climatique rapide et d'abaissement marqué du niveau moyen de la mer. Fort des nouveaux éléments acquis, il semblerait que les deux gisements jersiais de Fliquet et de Saint-Aubin se rapportent au début du dernier glaciaire weichselien, alors que les trois gisements cotentinais, Écalgrain, Herquemoulin et Petit-Beaumont, s'inscrivent, quant à eux, dans la pénultième glaciation, le Saalien.

Épilogue : Une succession holocène de Coléoptères fossiles de la boucle d'Anneville

Une séquence sédimentaire tirée d'un méandre de la Seine, la boucle d'Anneville en aval de Rouen, a fourni des assemblages de Coléoptères datés approximativement de 6200 BP à 2600 BP, soit de la fin de l'Atlantique au début du Subatlantique, selon la chronozonation pollinique traditionnelle (fig. 254 & 255). Les 36 échantillons analysés ont permis d'identifier 163 taxons, dominés par des Coléoptères aquatiques et des Coléoptères hygrophiles. Cette richesse remarquable des assemblages holocènes de Coléoptères d'Anneville dont beaucoup apportent des indications originales sur la nature du cours d'eau, le type de substrat, la végétation locale, le climat, l'action humaine, est une bonne opportunité pour illustrer la diversité des informations paléoenvironnementales et paléoclimatiques qu'il est possible de tirer des insectes fossiles.

Les assemblages de Coléoptères d'Anneville sont relativement stables au cours de cette période, mais on note cependant une représentation bien moindre des taxons forestiers dans la moitié supérieure de la séquence (fig. 3). La reconstruction des habitats aquatiques à partir des Coléoptères Dytiscidae, Hydraenidae et Hydrophilidae suggère des milieux d'eau calme à riche végétation de type lac, étang, zone calme de grand cours d'eau, bras mort de rivière.

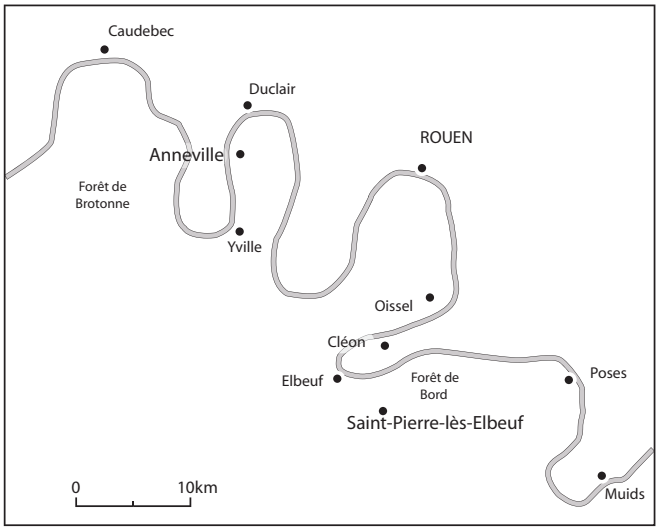


Figure 254 - Localisation du site d'Annevile (Seine-Maritime) dans la vallée de la Seine (D.A.O. B. Fauq, MC).
Figure 254 - Location of the Annevile site (Seine-Maritime) in the Seine valley (D.A.O. B. Fauq, MC).

Une faune très variée de Coléoptères phytophages, c'est-à-dire essentiellement de chrysomèles et de charançons dont beaucoup d'espèces oligophages associées à des plantes hôtes particulières (Fig. 3), indique que la riche végétation hygrophile devaient être dominée par des hélophytes comme *Glyceria, Scirpus*, *Carex*, *Sparganium*, *Typha*, de grandes Ombellifères comme *Oenanthe phellandrium*, *Cicuta virosa*, *Sium latifolium*. *Iris pseudacorus* et *Equisetum arvense* étaient certainement présents aussi. L'eau devait être recouverte par endroits de *Lemna* (lentilles d'eau), petite plante aquatique flottante dont les frondes vertes et circulaires finissent par recouvrir complètement la surface des eaux les plus eutrophisées (fig. 257).

Parmi les non phytophages, de très nombreux taxons de carabiques et de staphylins prédateurs sont associés aux lieux humides

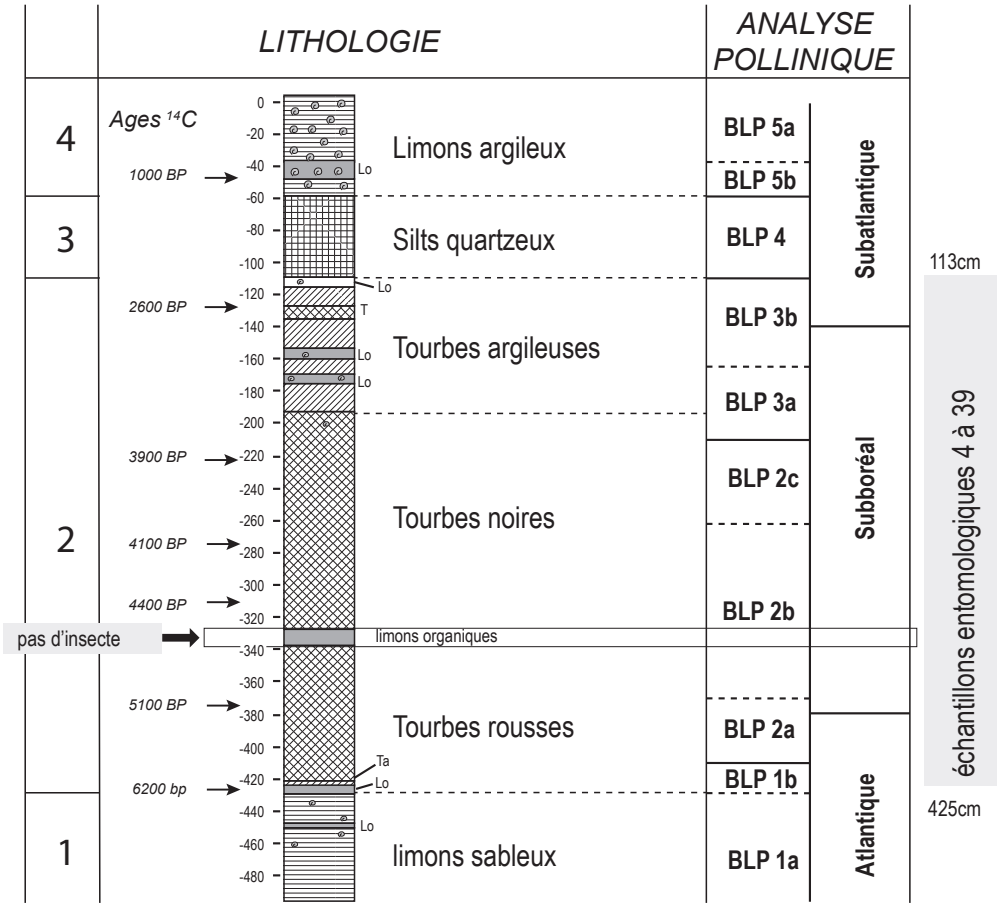


Figure 255 - Lithologie de la séquence sédimentaire de la boucle d'Anneville et position des échantillons entomologiques (adapté de Sebag 2012), D.A.O. B. Fauq, MC).

Figure 255 - Lithology of the sedimentary sequence of the Anneville loop and position of the entomological samples (adapted from Sebag 2012), D.A.O. B. Fauq, MC).

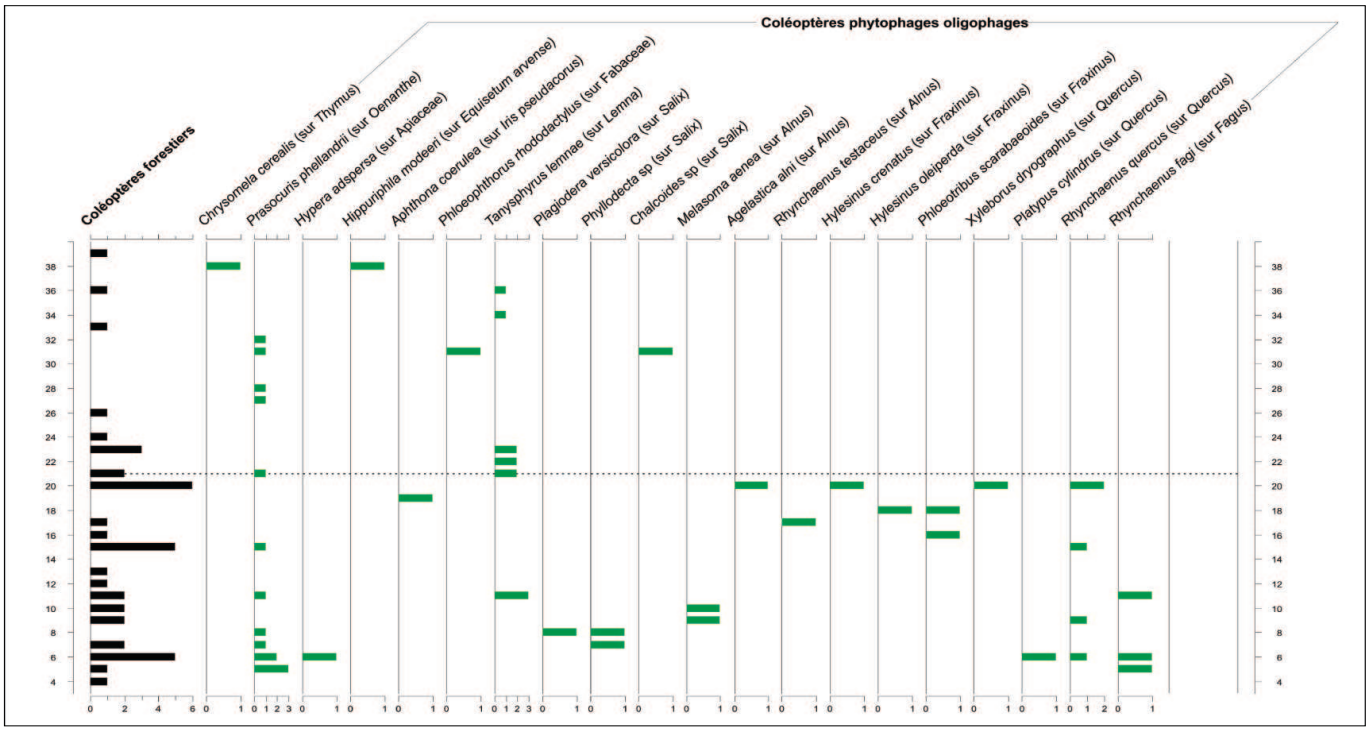
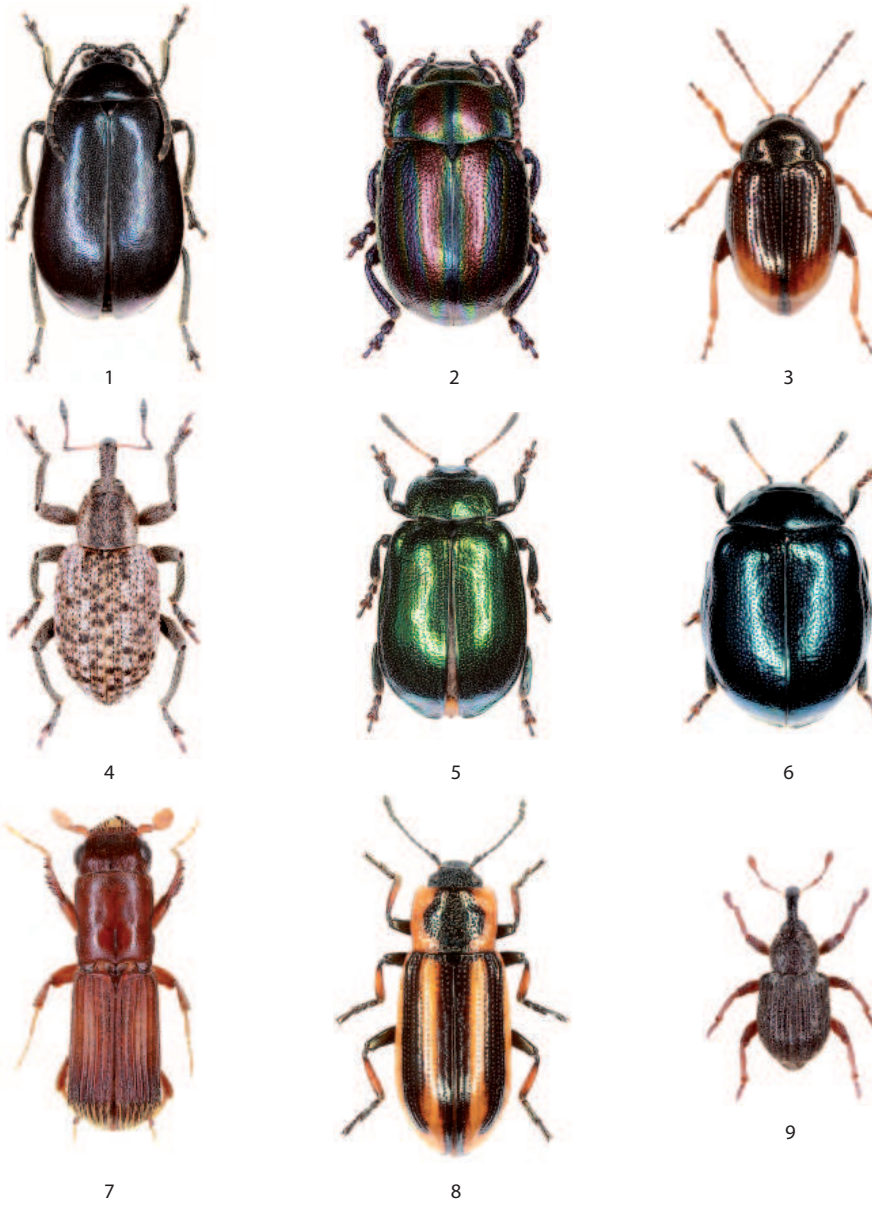


Figure 256 - Occurrences des Coléoptères forestiers et des Coléoptères phytophages oligophages dans la séquence de Coléoptères fossiles de la boucle d'Anneville. La ligne horizontale tiretée matérialise la transition entre les assemblages anciens contenant une faune forestière diversifiée et les assemblages plus récents dominés par des taxons associés aux plantes herbacées. Figure réalisée avec le logiciel C2 (Juggins, 2007).

Figure 256 - Occurrences of Forest Coleoptera and Oligophagous Phytophagous Coleoptera in the sequence of Fossil Coleoptera from the Anneville Loop. The dashed horizontal line materializes the transition between the old assemblages containing a diverse forest fauna and the more recent assemblages dominated by taxa associated with herbaceous plants. Figure produced with C2 software (Juggins, 2007).



1: *Agelastica alni*, 2: *Chrysomela cerealis*, 3: *Hippuriphila modeeri*, 4: *Hypera adspersa*, 5: *Melasoma aenea*, 6: *Plagiodera versicolor*, 7: *cylindricus*, 8: *Prasocuris phellandrii* & 9: *Tanysphyrus lemnae* (© P. Ponel).

Figure 257 - Insectes colectés sur le site holocène d'Annoville.
Figure 257 - Insects collected at the Holocene site of Annoville..

et au bord des eaux. Ils évoquent des milieux comparables à des prairies humides, des forêts de feuillus en bord de rivière et de lacs (comme par exemple des aulnaies riveraines), des sols boueux couverts d'une dense végétation, des mares forestières ombragées… ils suggèrent aussi la présence d'épaisses accumulations de débris végétaux (litières de feuilles mortes).

Il existe cependant aussi un petit groupe d'espèces qui évoquent des milieux secs et ouverts, et qui reflètent certainement la présence d'habitats plus éloignés du bord de la rivière et de la ripisylve, comme la chrysomèle *Chrysomela cerealis* qui est une espèce phytophage liée aux thymaies des pelouses xériques. On peut imaginer qu'au-delà du milieu particulier formé par le bord du cours d'eau, la forêt riveraine et ses abords immédiats, des zones plus élevées et plus sèches devaient héberger une faune de Coléoptères complètement différente, plus adaptée aux pelouses sèches qu'à la végétation exubérante des lieux humides.

Il existe aussi dans ces assemblages divers Coléoptères liés aux arbres (fig. 256 & 257). Il s'agit essentiellement de phyllophages (encore des chrysomèles et des charançons) et de foreurs de bois (scolytes). C'est le cas de *Plagiodera versicolora*, *Phyllodecta*, *Chalcoides*, liés aux saules, de *Melasoma aenea*, *Agelastica alni*, *Rhynchaenus testaceus*, liés aux aulnes, de *Hylesinus crenatus*, *Hylesinus oleiperda*, *Phloeotribus scarabaeoides*, liés aux frênes, de *Xyleborus dryographus*, *Platypus cylindrus*, *Rhynchaenus quercus*, liés aux chênes, de *Rhynchaenus fagi* lié au hêtre. Il est intéressant de signaler que toutes ces espèces de Coléoptères phytophages monophages liées aux arbres sont localisées dans la moitié inférieure de la séquence (du niveau 4 au niveau 20 inclus).

D'autres espèces sont des saproxylophages liés au bois plus ou moins décomposé des souches pourries, des troncs cariés et des vieux arbres, comme par exemple *Melasis buprestoides* et *Dromaeolus barnabita*. Enfin, un certain nombre d'espèces sont des forestières «indirectes» comme le silphe prédateur *Xylodrepa qua-*

dripunctata qui s'attaque à diverses larves et chenilles arboricoles, surtout liées aux chênes.

Le paléoenvironnement reconstruit à partir des assemblages de Coléoptères fossiles de cette séquence était donc comparable à un bras mort de rivière ou à une anse tranquille au bord d'une rivière à courant lent. Tous les indices entomologiques suggèrent qu'une abondante végétation aquatique était présente. L'absence de courant est confirmée par la présence d'insectes liés aux lentilles d'eau. Les plantes ligneuses de la ripisylve étaient représentées par des saules, des aulnes et des frênes dont les peuplements denses généraient une ombre épaisse. Sous cette couverture arborée le sol était certainement recouvert d'une épaisse couche de débris végétaux plus ou moins décomposés.

Au-delà de la ripisylve, la forêt de chênes et de hêtres prédominait. La présence de certains insectes suggère cependant que des clairières ou des terrains cultivés devaient se trouver à proximité, et il est même fort possible que des affleurements rocheux supportant des pelouses sèches étaient présents à une certaine distance, comme en témoigne l'occurrence isolée et insolite de la chrysomèle du thym.

L'absence d'évolution nette des assemblages d'insectes suggère que le milieu est resté stable (à moins que la séquence ne se soit déposée sur une très courte période, mais la richesse des assemblages ne plaide pas en faveur de cette hypothèse), bien qu'une représentation moindre des taxons forestiers soit sensible dans la moitié supérieure de la séquence. Incontestablement, le couvert forestier subit une rétraction entre le niveau 21 et le sommet de la séquence, approximativement à partir de 4000 BP. On peut imaginer que cet événement n'est pas une conséquence d'un éventuel changement climatique mais plutôt d'une action humaine sur le couvert forestier, associée à l'expansion du pastoralisme et de l'agriculture à la période Néolithique. L'impact du Néolithique sur les faunes de Coléoptères saproxylophages, révélateur de la destruction à grande échelle de la couverture forestière a d'ailleurs été amplement mis en évidence dans les Iles britanniques (Whitehouse 2006).

En ce qui concerne le climat, certains indices suggèrent des paléotempératures un peu plus élevées que les températures actuelles. L'un de ces indices est fourni par les occurrences régulières du charançon *Stenoscelis submuricatus*, à différents niveaux de la séquence. Cette espèce saproxylophage corticole liée au bois mort de divers feuillus (peupliers, saules, hêtre) ne se trouve en France que dans la moitié méridionale du pays, Corse incluse; sa limite nord semblant se situer actuellement à la latitude de la région de Bordeaux. Il s'agit selon Coope (1990) d'une espèce méditerranéenne qui a envahi les Iles britanniques lors des précédents interglaciaires, en particulier à l'Eemien et au Holsteinien. Un autre indice de conditions thermiques un peu plus chaudes qu'aujourd'hui est fourni par la présence dans la séquence de l'Hyménoptère Formicidae *Dolichoderus quadripunctatus*. C'est une espèce de fourmi arboricole, méridionale, qui, même dans le sud de son aire de répartition, est cantonnée dans les lieux les plus chauds comme les vallées fluviales (Seifert 1996). Elle n'atteint ni les Iles britanniques ni la Scandinavie (Collingwood 1979).

Bibliographie

Aaby B. & Digerfeldt G. (1986) - Sampling techniques for lakes and bogs. In: B.E. Berglund (ed) Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology. Wiley & Sons, Chichester, 181-194.

Buckland P.C. & Coope G.R. (1991). - A Bibliography and Literature Review of Quaternary Entomology. J.R. Collis Publications, Department of Archaeology & Prehistory, University of Sheffield, Sheffield, 85 p.

Clet-Pellerin M. (1988) – Étude de séquences marines interglaciaires en Normandie corrélables aux stades isotopiques 7 et 5. In: Actes Xè Symposium APLF, Bordeaux, 1987. Institut Français de Pondichéry, Section Sci. et Tech., 25, 151-168.

Cliquet, D., Auguste, P., Coutard, J.-P., Dupret, L., Duveau, J., Garnier, N., Jamet, G., Laisné, G., Marcoux, N., Mercier, N., Ponel, P., Roupin, Y., Sévêque, N., Stoetzel, E., Van Vliet-Lanoë, B. (2018) - Le site paléolithique moyen du « Pou » au Rozel (Manche) : des aires de travaux spécialisés et des habitats vieux d'environ 80 000 ans. Un premier bilan. Journées archéologiques de Normandie, Rouen, 30 septembre-1er octobre 2016. Presses universitaires de Rouen-Le Havre, 13-35.

Cliquet D., Lautridou J.-P., Lamothe M., Mercier N., Schwenninger J.-L., Alix P. & Vilgrain G. (2009) - Nouvelles données sur le site majeur d'Écalgrain : datations radiométriques et occupations humaines de la Pointe de la Hague (Cotentin, Normandie). Quaternaire, 20, 3, 345-360.

Cliquet D., Lautridou J.-P., Antoine P., Lamothe M., Leroyer M., Limondin-Lozouet N. & Mercier N. (2009) - La séquence lœssique de Saint-Pierre-lès-Elbeuf (Normandie, France) : nouvelles données archéologiques, géochronologiques et paléontologiques. In : Quaternaire, 20, 3, p. 321-343.

Collingwood C.A. (1979) - The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark, Fauna Entomologica Scandinavica 8. Scandinavian Science Press Ltd., Klampenborg, 174 p.

Coope G.R. (1986) - Coleoptera analysis. In: B.E. Berglund (ed) Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology. Wiley & Sons, Chichester, 703-713.

Coope G.R. (1990) - The invasion of Northern Europe during the Pleistocene by Mediterranean species of Coleoptera. In: F. di Castri, A.J. Hansen & M. Debussche (eds) Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin. Kluwer, Dordrecht, 203-215.

Coope G.R., Jones R.L. & Keen D.H. (1980) - The palaeoecology and age of peat at Fliquet Bay, Jersey, Channel Islands. Journal of Biogeography, 7, 187-195.

Coope G.R., Jones R.L. & Keen D.H. (1982) - The fauna and flora of late interglacial deposits in the Cotentin Peninsula. Philosophical Transactions of the Royal Society, London, B, 50-61.

Coope G.R., Jones R.L., Keen D.H. & Waton P.V. (1985) - The flora and fauna of Late Pleistocene deposits in St Aubin's Bay, Jersey, Channel Islands. Proc. Geol. Assoc., 96, 315-323.

Coope G.R., Dickson J.H., Jones R.L. & Keen D.H. (1986) - Late Pleistocene Palaeoenvironments of the Channel Islands and Lower Normandy. Bulletin de l'Association française pour l'étude du Quaternaire, 1/2, 110-114.

Coope G.R., Dickson J.H., Jones R.L. & Keen D.H. (1987) - The flora and fauna of late Pleistocene deposits on the Cotentin Peninsula, Normandy. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B 315: 231-265.

Elhaï H. (1963) - La Normandie occidentale entre la Seine et le golfe normand-breton. Étude morphologique. Bordeaux, Bière imp., 624 p. (thèse de Doctorat d'état ès Lettres, Paris-Sorbonne, 1963).

Elias S.A. (1994) - Quaternary Insects and Their Environments. Smithsonian Institution Press, Washington, 284 p.

Fikáček M., Prokin A. & Angus R.B. (2011) - A long-living species of the hydrophiloid beetles: Helophorus sibiricus from the early Miocene deposits of Kartashevo (Siberia, Russia). In: Shcherbakov D.E., Engel M.S., Sharkey M.J. (Eds) Advances in the Systematics of Fossil and Modern Insects: Honouring Alexandr Rasnitsyn. ZooKeys 130: 239–254.

Juggins S. (2007) - C2 Version 1.5 User guide. Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualisation. Newcastle University, Newcastle upon Tyne, UK, 73 p.

Lautridou J.-P. & Puisségur J.-J. (1977) - Données nouvelles sur les microfaunes malacologiques et sur les rongeurs du Pléistocène continental de la Basse-Seine. Bulletin de la Société géologique de Normandie, LXIV (4), 119-128.

Lautridou J.-P. (1985) - Le cycle périglaciaire pléistocène en Europe du nord-ouest et plus particulièrement en Normandie. Caen, Centre de géomorphologie du C.N.R.S., 2 vol., 907 p. (thèse de Doctorat d'état ès Lettres, Caen, 1984).

Lautridou J.-P. et coll. (1982) - The Quaternary of Normandy. Bulletin du Centre de Géomorphologie du CNRS, Caen, n° 26, 88 p.

Martinez M. & Gauvrit B. (1997) - Combien y a-t- il d'espèces d'Insectes en France ? Bulletin de la Société entomologique de France 102 (4): 319-332.

Ødegaard F. (2000) - How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. Biological Journal of the Linnean Society 71 (4): 583-597.

Paulian R. (1988) - Biologie des Coléoptères. Lechevalier, Paris, 720 p.

Ponel P., Matterne V., Coulthard N. & Yvinec J.-H. (2000) - La Tène and Gallo-Roman natural environments and human impact at the Touffréville rural settlement, reconstructed from Coleoptera and plant macroremains (Calvados, France). Journal of Archaeological Science 27: 1055-1072.

Rousseau D.-D., Puisségur J.-J. & Lécolle F. (1992) - West-European terrestrial molluscs assemblages of isotopic stage 11 (middle Pleistocene): climatic implications. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 92 (1992), 15-29.

Sebag D. (2012) - Paléoenvironnements holocènes de la Basse Vallée de la Seine : apports de la matière organique pour reconstituer les conditions hydrologiques locales et les environnements de dépôt. Editions Universitaires Européennes, Saarbrücken. 338 p. ISBN : 978-3-8381-8077-9.

Seifert B. (1996) - Ameisen: beobachten, bestimmen. Naturbuch-Verl., Augsburg, 352 p.

Van Vliet-Lanoë B. (1988) - Le rôle de la glace de ségrégation dans les formations superficielles de l'Europe de l'Ouest. Processus et héritages. Editec, Caen, 1988, 2 vol., 854 p.

Van Vliet-Lanoë B. Cliquet D., Auguste P., Folz E., Keen D., Schwenninger J.-L., Mercier N., Alix P., Roupin Y., Meurisse M. & Seignac H. (2006) - L'abri sous-roche du Rozel (France, Manche) : un habitat de la phase récente du Paléolithique moyen dans son contexte géomorphologique. Quaternaire, 17, (3): 207-258.

Whitehouse N. (2006) - The Holocene British and Irish ancient forest fossil beetle fauna: implications for forest history, biodiversity and faunal colonisation. Quaternary Science Reviews 25: 1755-1789.