

Présence en Corse d'un coléoptère thermophile
appartenant au complexe d'espèces
« *Canthydrus diophthalmus* » à l'Holocène moyen,
possible témoin d'un optimum climatique
vers 6 500 ans BP (île Cavallo, Corse-du-Sud, France)

Philippe PONEL, Yoann POHER,
Frédéric MÉDAIL & Frédéric GUITER



DIRECTEURS DE LA PUBLICATION / PUBLICATION DIRECTORS :
Gilles Bloch, Président du Muséum national d'Histoire naturelle
Étienne Ghys, Secrétaire perpétuel de l'Académie des sciences

RÉDACTEURS EN CHEF / EDITORS-IN-CHIEF: Michel Laurin (CNRS), Philippe Taquet (Académie des sciences)

ASSISTANTE DE RÉDACTION / ASSISTANT EDITOR: Adenise Lopes (Académie des sciences; cr-palevol@academie-sciences.fr)

MISE EN PAGE / PAGE LAYOUT: Audrina Neveu (Muséum national d'Histoire naturelle; audrina.neveu@mnhn.fr)

RÉVISIONS LINGUISTIQUES DES TEXTES ANGLAIS / ENGLISH LANGUAGE REVISIONS: Kevin Padian (University of California at Berkeley)

RÉDACTEURS ASSOCIÉS / ASSOCIATE EDITORS (*, took charge of the editorial process of the article/a pris en charge le suivi éditorial de l'article):

Micropaléontologie/Micropalaeontology

Lorenzo Consorti (Institute of Marine Sciences, Italian National Research Council, Trieste)

Paléobotanique/Palaeobotany

Cyrille Prestianni (Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels)

Métazoaires/Metazoa

Annalisa Ferretti* (Università di Modena e Reggio Emilia, Modena)

Paléoichthyologie/Palaeoichthyology

Philippe Janvier (Muséum national d'Histoire naturelle, Académie des sciences, Paris)

Amniotes du Mésozoïque/Mesozoic amniotes

Hans-Dieter Sues (Smithsonian National Museum of Natural History, Washington)

Tortues/Turtles

Walter Joyce (Universität Freiburg, Switzerland)

Lépidosauromorphes/Lepidosauromorphs

Hussam Zaher (Universidade de São Paulo)

Oiseaux/Birds

Eric Buffetaut (CNRS, École Normale Supérieure, Paris)

Paléomammalogie (mammifères de moyenne et grande taille)/Palaeomammalogy (large and mid-sized mammals)

Lorenzo Rook (Università degli Studi di Firenze, Firenze)

Paléomammalogie (petits mammifères sauf Euarchontoglires)/Palaeomammalogy (small mammals except for Euarchontoglires)

Robert Asher (Cambridge University, Cambridge)

Paléomammalogie (Euarchontoglires)/Palaeomammalogy (Euarchontoglires)

K. Christopher Beard (University of Kansas, Lawrence)

Paléoanthropologie/Palaeoanthropology

Aurélien Mounier (CNRS/Muséum national d'Histoire naturelle, Paris)

Archéologie préhistorique (Paléolithique et Mésolithique)/Prehistoric archaeology (Palaeolithic and Mesolithic)

Nicolas Teyssandier (CNRS/Université de Toulouse, Toulouse)

Archéologie préhistorique (Néolithique et âge du bronze)/Prehistoric archaeology (Neolithic and Bronze Age)

Marc Vander Linden (Bournemouth University, Bournemouth)

RÉFÉRÉS / REVIEWERS: <https://sciencepress.mnhn.fr/periodiques/comptes-rendus-palevol/referes-du-journal>

COUVERTURE / COVER:

Made from the Figures of the article.

Comptes Rendus Palevol est indexé dans / *Comptes Rendus Palevol* is indexed by:

- Cambridge Scientific Abstracts
- Current Contents® Physical
- Chemical, and Earth Sciences®
- ISI Alerting Services®
- Geoabstracts, Geobase, Georef, Inspec, Pascal
- Science Citation Index®, Science Citation Index Expanded®
- Scopus®.

Les articles ainsi que les nouveautés nomenclaturales publiés dans *Comptes Rendus Palevol* sont référencés par /
Articles and nomenclatural novelties published in Comptes Rendus Palevol are registered on:

- ZooBank® (<http://zoobank.org>)

Comptes Rendus Palevol est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris et l'Académie des sciences, Paris
Comptes Rendus Palevol is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris and the Académie des sciences, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / The Museum Science Press also publish:

Adansonia, Geodiversitas, Zoosystema, Anthropolozologica, European Journal of Taxonomy, Naturae, Cryptogamie sous-sections **Algologie, Bryologie, Mycologie.**

L'Académie des sciences publie aussi / The Académie des sciences also publishes:

Comptes Rendus Mathématique, Comptes Rendus Physique, Comptes Rendus Mécanique, Comptes Rendus Chimie, Comptes Rendus Géoscience, Comptes Rendus Biologies.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle

CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)

Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40

diff.pub@mnhn.fr / <https://sciencepress.mnhn.fr>

Académie des sciences, Institut de France, 23 quai de Conti, 75006 Paris.

© This article is licensed under the Creative Commons Attribution 4.0 International License (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)
ISSN (imprimé / print): 1631-0683/ ISSN (électronique / electronic): 1777-571X

Présence en Corse d'un coléoptère thermophile appartenant au complexe d'espèces « *Canthydrus diophthalmus* » à l'Holocène moyen, possible témoin d'un optimum climatique vers 6500 ans BP (île Cavallo, Corse-du-Sud, France)

Philippe PONEL
Yoann POHER
Frédéric MÉDAIL
Frédéric GUITER

Institut méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE),
Aix-Marseille Université, Avignon Université, CNRS, IRD, Technopôle Arbois-Méditerranée,
Bâtiment Villemain, BP 80, F-13545 Aix-en-Provence cedex 04 (France)
philippe.ponel@imbe.fr (auteur correspondant)

Soumis le 30 septembre 2022 | Accepté le 3 avril 2023 | Publié le 30 octobre 2023

[urn:lsid:zoobank.org:pub:F5CB4241-F633-4CBF-AF51-CCC143009B4C](https://zoobank.org/pub:F5CB4241-F633-4CBF-AF51-CCC143009B4C)

Ponel P., Poher Y., Médail F. & Guiter F. 2023. — Présence en Corse d'un coléoptère thermophile appartenant au complexe d'espèces « *Canthydrus diophthalmus* » à l'Holocène moyen, possible témoin d'un optimum climatique vers 6500 ans BP (île Cavallo, Corse-du-Sud, France). *Comptes Rendus Palevol* 22 (31) : 623-633. <https://doi.org/10.5852/cr-palevol2023v22a31>

MOTS CLÉS

Canthydrus,
Noteridae,
Holocène,
île de Cavallo,
Corse,
France.

RÉSUMÉ

La découverte de fragments subfossiles de *Canthydrus* Sharp, 1882 (Coleoptera, Noteridae) dans des sédiments d'âge holocène (c. 6500 ans BP) provenant de l'étang côtier rétro-dunaire du Greco, sur l'île Cavallo (archipel des Lavezzi, Corse-du-Sud, France), constitue la première citation française pour ce genre de coléoptère aquatique thermophile. Des hypothèses pour expliquer sa probable extinction à l'échelle locale sont évoquées.

ABSTRACT

Occurrence in Corsica of a thermophilous Coleoptera belonging to the "Canthydrus diophthalmus" species-complex in the Middle Holocene, possible witness of a climate optimum at c. 6500 yrs BP (Cavallo island, Corse-du-Sud, France).

KEY WORDS

Canthydrus,
Noteridae,
Holocene,
Cavallo island,
Corsica,
France.

The discovery of subfossil fragments of *Canthydrus* Sharp, 1882 (Coleoptera, Noteridae) in Holocene sediments (c. 6500 yrs BP) from the coastal retrodunal Greco pond, on Cavallo island (Lavezzi archipelago, Corse-du-Sud, France), is the first French citation for this thermophilous water beetle genus. This discovery raises issues about the factors that led to the probable extinction of this taxon at a local scale.

ABRIDGED ENGLISH VERSION

The analysis of subfossil macroremains of insects (especially Coleoptera), preserved in certain favourable depositional environments (lakes, marshes, bogs, etc.), is one of the various palaeoecological disciplines that contribute to reconstructing the history of ancient environments and ancient climates. The high sensitivity of many beetle species to particular climatic conditions provides interesting and reliable indicators of paleotemperatures. Thus, knowledge of Quaternary climate changes in Europe has considerably progressed thanks to palaeoclimatic data obtained from the analyses of fossil beetle communities (Atkinson *et al.* 1986). In Corsica, palaeoecological research has considerably progressed over the past fifty years due to numerous pollen analyses carried out by Reille since 1975, but the palaeoentomological aspects were completely ignored. To fill this gap, several projects have been undertaken recently, including a multidisciplinary study of Greco Pond, located on Cavallo Island in the Lavezzi Archipelago, that enabled the reconstruction of the palaeoenvironmental history of the island through the Upper Holocene (Poher 2017; Poher *et al.* 2017a, b; Ponel *et al.* 2017; Médail *et al.* 2017).

The aim of this article is to report the discovery at Cavallo of fossil specimens belonging to the “*Canthydrus diophthalmus*” species complex, discovered during the analysis of the Holocene sedimentary profile extracted from Greco Pond. This water beetle genus has never been reported from France. The fossil locality of Cavallo is located much further north than the previously known localities, so this discovery is of great palaeoclimatological and biogeographical interest.

Cavallo is the largest island of the Lavezzi Archipelago (120 ha), located in the strait of Bouches-de-Bonifacio (41°22'06"N, 9°15'45"E) (Fig. 1). The topography of Cavallo is relatively flat and low, not exceeding 32 m in altitude. The vegetation is dominated by thermo-mediterranean matorrals with *Myrtus communis* L., *Juniperus phoenicea* subsp. *turbinata* (Guss.) Nyman, *Pistacia lentiscus* L., *Cistus monspeliensis* (L.) Besser, *C. salviifolius* L., grasslands, chamaephytic and psammophilous formations (Médail *et al.* 2014; Paradis *et al.* 2017). The island has been strongly urbanized since 1970. The retrodunal Greco Pond (1 m a.s.l.) is located close to the sea in the north of the island (41°22'14.8"N, 9°15'47.8"E). The Greco Pond was cored with a Russian corer (Ø 5 cm) in November 2013 (Fig. 2). The 3.4 m sedimentary profile starts at 1.5 m below water surface and reaches a depth of 4.9 m (Poher *et al.* 2017a, b). The sedimentary profile was cut into 70 subsamples, each 5 cm thick. The extraction of Coleopteran fragments was made following Coope (1986) and the identifications were made by direct comparison with modern specimens.

Among 133 other taxa, several specimens belonging to the “*Canthydrus diophthalmus*” species complex was identified in the sedimentary profile in sample 460–465 cm, approximately dated to 6 500 yrs BP. The fossil material is present in the form of several metacoxal apophyses (Fig. 3), identified by comparison with a modern specimen (Fig. 4). This discovery is especially interesting since this thermophilous

aquatic Coleoptera has never been reported from Corsica or continental France (Bameul & Queney 2014a).

The genus *Canthydrus* Sharp, 1882 (Noteridae) includes about 65 species (Nilsson 2011). So far only *Canthydrus diophthalmus* (Reiche & Saulcy, 1855) has been reported in Mediterranean Europe (Nilsson 2003, 2011), in Spain and Italy. However, a recent revision by Toledo (2022) has split this species into two taxa, *Canthydrus diophthalmus* (Reiche & Saulcy, 1855), present in Southeastern Mediterranean and the Middle East, and *Canthydrus siculus* (Ragusa, 1882), present on the coast of Algeria, Egypt, Sicily, Sardinia, Atlantic and Mediterranean Morocco, Spain (Andalucía, Baleares), both species overlapping in Egypt (Toledo 2022) (Fig. 5). The two species are very similar and can be separated by the study of the aedeagus only, so the identification of our Corsican fossil specimens remains uncertain. However, considering the distribution of the two species, it is highly probable that they correspond to the occidental *Canthydrus siculus* (Ragusa, 1882).

The most recent observations of *Canthydrus siculus* (under the name of *Canthydrus diophthalmus*) in Sardinia are by Cillo *et al.* (2016) (Quirra, Stagno di Murtas) and Meloni (1991) (Foce del Rio Pula). It is also reported from Sicily (Lago de Lentini) (Franciscolo 1979) and Balearic islands (Ibiza, Mallorca) (Montes & Soler 1985). In continental Europe *Canthydrus siculus* is reported from two Spanish localities: Adra (Almería) and Doñana National Park (Millán *et al.* 2005, 2014). The survival of this species in Europe is uncertain since it seems extinct or in the verge of extinction in most of its localities, due to the degradation of its habitat: drainage, agricultural activities, insecticides (Montes & Soler 1985; Millán *et al.* 2005, 2014). *Canthydrus siculus* is typical of coastal lagoons rich in decaying organic matter, sometimes in eutrophic, turbid or brackish water (Millán *et al.* 2014; Cillo *et al.* 2016).

A complete analysis of the Coleopteran and pollen succession on Cavallo was presented in several recent papers (Poher 2017; Poher *et al.* 2017a, b; Ponel *et al.* 2017; Médail *et al.* 2017), and the palaeoenvironmental interpretation drawn from these proxies can be summarized as follow. For the time window that corresponds to the occurrence of *Canthydrus* (7 000 to 6 200 yrs BP, zone IFU-1 [Fig. 6]), Cavallo Island was certainly covered with a dense ligneous vegetation, with a domination of the heather *Erica arborea* L.; more open environments were probably present as suggested by heliophilous Coleoptera. At that time a peak of diversity in aquatic Coleoptera was reached.

The discovery of fossil specimens of *Canthydrus* on Cavallo Island is interesting since this water beetle genus has never been reported from the Lavezzi Archipelago, from Corsica or from continental France (Bameul & Queney 2014a). This discovery raises several issues:

- its occurrence in sediments dated to *c.* 6 500 yrs BP may correspond to the end of the Holocene thermal optimum (Liu *et al.* 2014); since representatives of the “*Canthydrus diophthalmus*” species complex have a very southern distribution, Cavallo being its northernmost outpost, even a subtle temperature lowering may lead to the extinction of this species in the Lavezzi Archipelago;

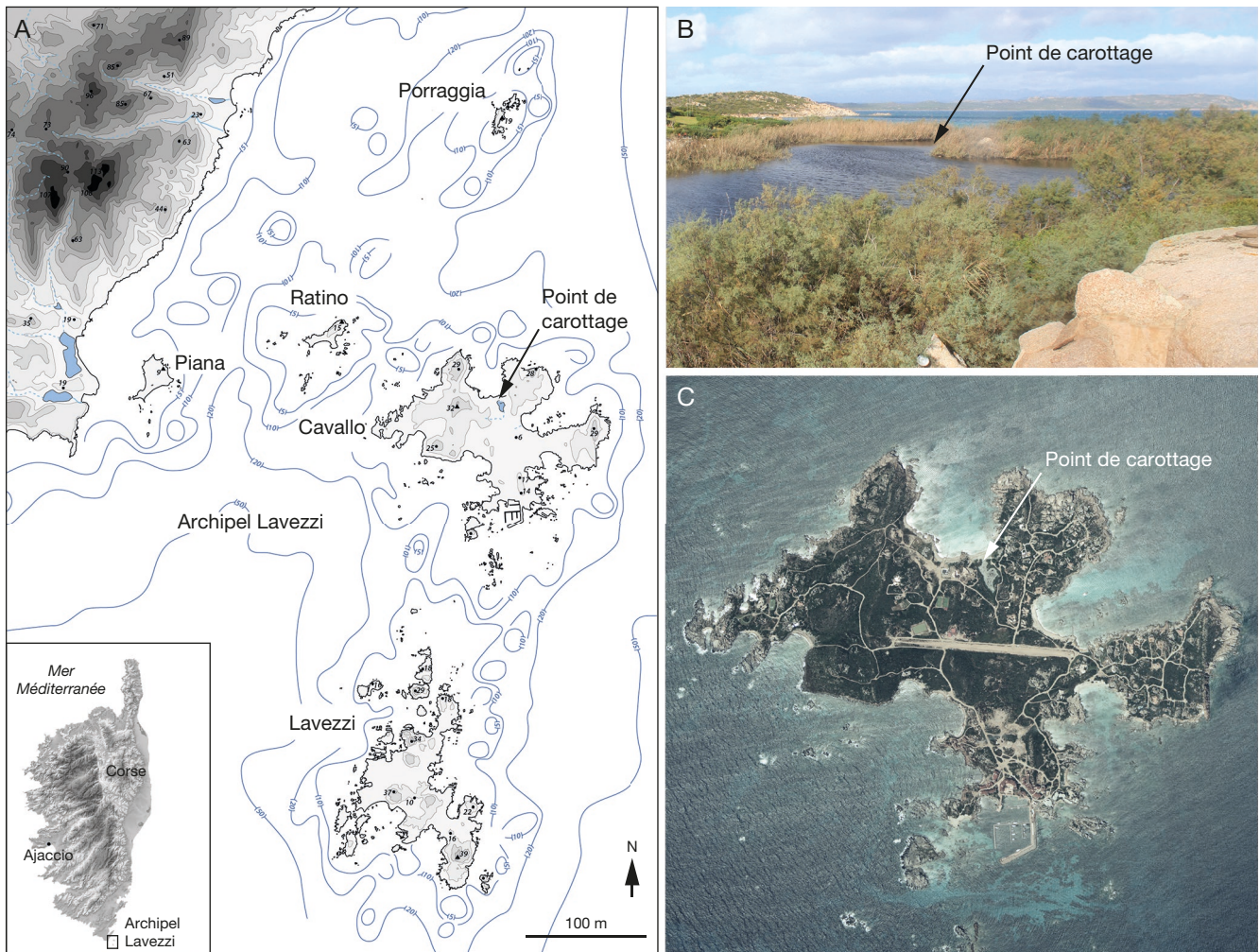


FIG. 1. — Le site d'étude : **A**, archipel Lavezzi ; **B**, l'étang du Greco et la position du point de carottage ; **C**, vue aérienne de l'île Cavallo.

– a strong rise of salinity due to a marine transgression could have led to the local extinction of this aquatic Coleoptera, however this episode is recorded much later in the Greco sequence (c. 4 500 yrs BP, Poher *et al.* 2017a, b). Moreover this species seems not very sensitive to salinity increase (Cillo *et al.* 2016);

– another hypothesis is a rise in water turbidity following an erosion increase due to the destruction of the vegetation cover induced by human agropastoral activities but, again, this vegetation opening is recorded later at Greco (c. 4 700 yrs BP), and even much later in the Central Mediterranean (Di Rita & Magri 2012). Moreover *Canthydrus siculus* seems not very sensitive to water quality and turbidity (Millán *et al.* 2014; Cillo *et al.* 2016).

Hence the most probable hypothesis for the occurrence of a representative of the “*Canthydrus diophthalmus*” species complex at Cavallo is a Holocene climatic optimum at that time, in this region. This species complex with a predominantly southern Mediterranean distribution today had a more northern distribution in the past during this warm period. This interpretation is in agreement with Perry & Hsu (2000) : after a brief ice age recorded at about 6 900 yrs BP, a climatic

improvement took place between 6 500 and 6 000 yrs BP, followed by another small ice age just before another final improvement from 5 000 yrs BP. In the present context of climate warming, the reappearance of *Canthydrus* in Corsica cannot be ruled out.

INTRODUCTION

L'analyse des macrorestes subfossiles d'insectes préservés dans certains milieux de dépôt favorables (lacs, marais, tourbières, etc.) est l'une des diverses disciplines paléoécologiques qui concourent à reconstruire l'histoire des anciens environnements et des anciens climats. Les coléoptères, en particulier, contribuent par la diversité de leurs mœurs, des niches écologiques qu'ils occupent et la rapidité avec laquelle ils répondent aux changements environnementaux, à mieux connaître la composition, le fonctionnement et l'évolution des écosystèmes au cours du temps. Parmi les spécificités des coléoptères, la grande sensibilité de certaines espèces à des conditions climatiques particulières, et leur adaptation à des conditions de températures souvent bien précises, en

fond des indicateurs intéressants et fiables de paléotempératures. Ainsi, la connaissance des changements climatiques au Quaternaire a considérablement progressé grâce aux données paléoclimatiques obtenues à partir des analyses des communautés de coléoptères fossiles (Atkinson *et al.* 1986), grâce aux travaux pionniers de Coope et Lemdahl, principalement menés sur les Îles Britanniques et en Europe du Nord (voir, par exemple, Coope & Lemdahl 1995 ; Coope *et al.* 1998 ; Coope 2010), et de Ponel et coll. en France (voir, par exemple, Ponel & Coope 1990 ; Ponel 1995 ; Ponel *et al.* 2005, 2022).

En Corse, si les recherches paléoécologiques ont beaucoup progressé au cours des cinquante dernières années, c'est surtout grâce aux résultats des nombreuses analyses polliniques réalisées par Reille depuis 1975 (Reille 1975), les aspects paléontologiques étant restés totalement ignorés. C'est dans le but de remédier à cet état de fait que plusieurs missions ont été menées en Corse, plus particulièrement dans l'archipel des Lavezzi (île Cavallo), dans les Agriates (marais de Cannuta) et enfin dans la vallée de l'Asco (Bagliettu). L'étude de la succession des communautés de coléoptères du site de Bagliettu (une tourbière remarquable sur le plan biogéographique et botanique, mais menacée d'assèchement) a ainsi permis de montrer comment la conjonction des perturbations liées au pastoralisme et à l'incision de la rivière a exacerbé la sensibilité de l'écosystème aux changements climatiques, ce qui souligne l'importance de la prise en compte d'une perspective historique dans toute mesure de gestion conservatoire (Brisset *et al.* 2022).

Sur l'île Cavallo, l'objectif principal était de réaliser un sondage paléoécologique destiné à apporter des informations originales sur les anciens paysages insulaires par l'étude de la dynamique des communautés de coléoptères au cours de l'Holocène, et accessoirement de développer les connaissances concernant l'entomofaune actuelle de l'île. Les résultats de ces recherches paléoécologiques à Cavallo ont déjà été exposés en grande partie dans diverses publications (Poher 2017 ; Poher *et al.* 2017a, b ; Ponel *et al.* 2017 ; Médail *et al.* 2017). Sur la période qui couvre les 7 000 dernières années, 133 taxons fossiles de coléoptères ont pu être identifiés. Couplés aux données palynologiques, ces riches assemblages d'insectes montrent que l'île a été occupée par un maquis haut à *Erica arborea* L. plus ou moins ouvert de 7 000 à 6 100 ans BP. De 7 000 à 6 200 ans BP, de nombreux coprophages, puis l'expansion du figuier (marquée par le scolyte *Hypoborus ficus* Erichson, 1836) de 6 100 à 5 750 ans BP, suggèrent des activités humaines locales telles que l'élevage et l'agriculture). À partir de *c.* 5 500 ans BP, une expansion de *Quercus ilex* L. est enregistrée, puis une ouverture du milieu est perceptible à partir de *c.* 4 700 ans BP. Des marqueurs de pastoralisme et d'agriculture suggèrent qu'une action humaine est à l'origine de cette ouverture. Dans le même temps, les communautés de coléoptères enregistrent une remontée relative du niveau marin à l'Holocène : alors que l'étang du Greco correspond à un milieu d'eau douce à partir de 7 000 ans BP, les premières indications de salinisation apparaissent vers *c.* 4 500 ans BP, puis une forte augmentation de la salinité est enregistrée vers

c. 3 700 ans BP alors que la diversité en insectes aquatiques décline. Enfin, une phase de formation dunaire est enregistrée à partir de *c.* 2 000 ans BP.

L'objectif du présent article est principalement de signaler la découverte en Corse à l'état fossile d'un représentant du genre *Canthydrus*, identifié lors de l'analyse du profil sédimentaire holocène extrait lors du carottage paléoécologique réalisé sur l'île Cavallo. Ce genre de coléoptère aquatique Noteridae n'avait jamais été encore signalé de France. La localité fossile de Cavallo se situe largement plus au nord que les localités déjà connues, cette découverte revêt donc un grand intérêt paléoclimatologique et biogéographique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

LE SITE D'ÉTUDE

Avec une superficie de 120 ha, l'île Cavallo (41°22'06"N, 9°15'45"E) est la plus grande des six îles composant l'archipel granitique des Lavezzi, à l'extrême sud de la Corse. Elle se situe à environ 2 300 m de la côte bonifacienne, dans les Bouches de Bonifacio. Entre les îles Cavallo, Lavezzi, Ratino, Porraccia, Piana et Sperduto qui composent l'archipel, les fonds marins sont peu profonds puisqu'ils dépassent rarement l'isobathe 10 m (Fig. 1). La topographie de l'île Cavallo est relativement plane, avec des massifs rocheux ne dépassant pas l'altitude de 32 m. L'ensemble de l'île présente une couverture végétale relativement variée, dominée par des matorrals thermoméditerranéens à *Myrtus communis* L., *Juniperus phoenicea* subsp. *turbinata* (Guss.) Nyman et *Pistacia lentiscus* L., des cistaies à *Cistus monspeliensis* (L.) Besser et *C. salvifolius* L., diverses pelouses et formations chaméphytiques, ainsi que des groupements de sables littoraux relativement bien conservés (Médail *et al.* 2014 ; Paradis *et al.* 2017). Depuis 1970, l'île a été fortement urbanisée et une piste d'atterrissage (aujourd'hui abandonnée) a même été construite. De nombreuses espèces végétales exotiques (introduites principalement dans un but ornemental) sont présentes, certaines, comme les griffes de sorcières *Carpobrotus* spp., montrent une forte dynamique d'expansion. L'érosion du substrat rocheux granitique a créé sur Cavallo deux dépressions naturelles alimentées par des sources d'eau douce, l'étang du Greco et un marais secondaire situé à proximité. Ces dépressions étaient autrefois réunies, mais l'urbanisation et des travaux de terrassement ont fortement endommagé ces milieux, et le marais secondaire a été en grande partie drainé lors de la construction de la piste d'atterrissage. L'étang du Greco (1 m a.s.l.) est situé au nord de l'île (41°22'14.8"N, 9°15'47.8"E) et il est séparé de la mer par une dune.

LES NOUVELLES PROSPECTIONS ET LE CAROTTAGE

L'île Cavallo a été prospectée à trois reprises en novembre 2013, mars 2014 et novembre 2014. Les investigations entomologiques ont été réalisées selon les méthodes habituelles employées pour l'échantillonnage des coléoptères : chasses à vue, au parapluie japonais, au troubleau, par tamisage de litière. Par ailleurs, au cours de la première campagne de prospection de 2013,



FIG. 2. — L'étang du Greco sur l'île Cavallo et les opérations de carottage.

un carottier russe ($\varnothing$ 5 cm) a été utilisé pour échantillonner l'étang du Greco (Fig. 2). Sous la colonne d'eau de 80 cm, les 70 cm de sédiment superficiels, constitués de vases fluides et de sables, n'ont pu être prélevés. Le profil prélevé débute à 1,5 m sous la surface de l'étang et atteint la profondeur de 4,9 m. Le profil de la carotte sédimentaire ainsi obtenue représente donc 3,4 m de sédiment (Poher *et al.* 2017a, b).

L'EXTRACTION DES INSECTES

Le profil sédimentaire a été découpé en 70 sous-échantillons, chacun épais de 5 cm. L'extraction des fragments de coléoptères a été réalisée selon la méthode préconisée par Coope (1986), impliquant une mise en suspension du sédiment dans l'eau, puis un criblage sur tamis de 300 μ m, et enfin une flottation sur pétrole. L'identification des fragments a été faite par comparaison directe avec des spécimens de référence actuels.

RÉSULTATS

DÉCOUVERTE DE *CANTHYDRUS* FOSSILE

Parmi les 133 taxons présents dans la carotte sédimentaire, des restes de *Canthydrus* ont été identifiés dans l'échantillon 460-465 cm, approximativement daté de 6 500 ans BP. Le matériel fossile se présente sous la forme de plusieurs apophyses métacoxales, caractéristiques car très élargies et garnies d'une abondante pilosité (les soies ont disparu sur les fossiles, mais les points sétifères sont encore bien visibles) (Fig. 3). L'identification générique de ces apophyses a été confirmée par comparaison avec un spécimen actuel de *Canthydrus* gra-

cieusement prêté par le Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (Fig. 4). Cette découverte est particulièrement intéressante car ce genre de coléoptère aquatique thermophile n'avait jamais encore été signalé de Corse ou de France continentale (Bameul & Queney 2014a).

Le genre *Canthydrus* (Noteridae) comprend environ 65 espèces (Nilsson 2011). Jusqu'à présent, seul *Canthydrus diophthalmus* (Reiche & Saulcy, 1855) était connu en Europe méditerranéenne (Nilsson 2003, 2011), en Espagne et en Italie. Une récente révision réalisée par Toledo (2022) a montré que *Canthydrus diophthalmus* correspondait en fait à deux espèces très proches, *Canthydrus diophthalmus* (Reiche & Saulcy, 1855), présent dans le sud-est du bassin méditerranéen et au Proche-Orient, et *Canthydrus siculus* (Ragusa, 1882), présent sur les côtes d'Algérie, Égypte, Italie (Sicile, Sardaigne), Maroc atlantique et méditerranéen, Espagne (Andalousie, Baléares), les deux espèces coexistant en Égypte (Toledo 2022). Ces espèces sont très proches et ne peuvent être séparées avec certitude que par l'étude des pièces génitales des mâles ; l'identification des pièces de l'exosquelette découvertes à Cavallo reste donc incertaine. Toutefois, compte-tenu de la distribution actuelle des deux espèces, il paraît fort probable que les restes fossiles de Cavallo doivent être attribués à l'espèce occidentale *Canthydrus siculus* (Ragusa, 1882). Dans le nord de son aire de répartition, la présence de *Canthydrus siculus* se limite à de rares localités isolées (Ribera 1996) (Fig. 5).

La plus récente observation européenne est rapportée par Cillo *et al.* (2016), qui signalent l'espèce d'un étang du sud-est de la Sardaigne près de Villaputzu (Quirra, Stagno di Murtas). Les autres données sardes pour *Canthydrus siculus* sont anciennes :



FIG. 3. — *Canthyrus* Sharp, 1882 de la séquence sédimentaire holocène de Cavallo, apophyses métacoxales fossiles. Échelle : 1 mm.



FIG. 4. — *Canthyrus siculus* (Ragusa, 1882), spécimens actuels (collection du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris). Échelle : 1 mm.

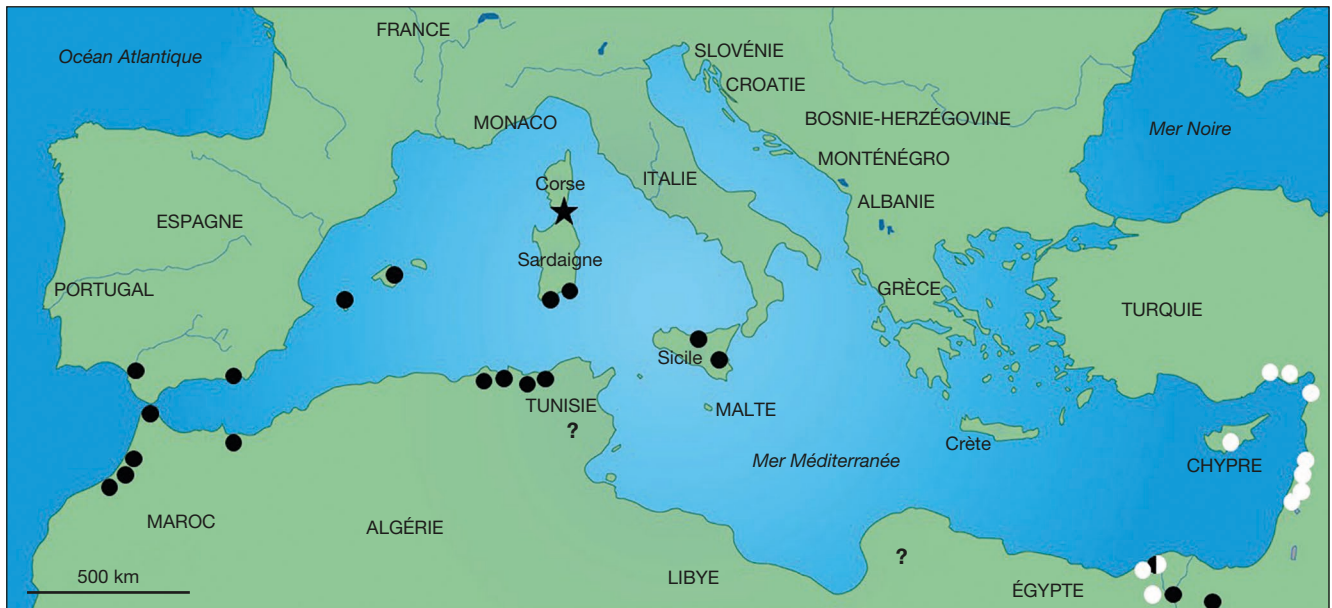


Fig. 5. — Répartition actuelle et fossile des *Canthydrus* Sharp, 1882 dans le bassin méditerranéen, d'après Toledo (2022), modifié. Symboles : ●, *Canthydrus sicularis* (Ragusa, 1882); ○, *Canthydrus diophthalmus* (Reiche & Saulcy, 1855) (pour cette espèce d'autres localités sont connues plus à l'est et au sud-est, au delà de la zone géographique couverte par cette carte); ●, spécimens non vérifiés pouvant correspondre à *C. sicularis* comme à *C. diophthalmus*; ?, localités de *C. diophthalmus* tirées de la littérature; ★, donnée fossile de l'Holocène moyen à l'étang du Greco, île Cavallo (présent article).

îlot de la Vacca près de l'île de Sant'Antioco – localité surprenante, pour ne pas dire douteuse, car l'observation de l'îlot de la Vacca au moyen du système d'information géographique Google Earth ne révèle aucun biotope favorable pour les coléoptères aquatiques, d'ailleurs cette donnée était déjà considérée comme suspecte, voire erronée, par Franciscolo (1979), qui semble l'attribuer plutôt à l'île San Pietro (S.O. Sardaigne) –, ou plus récentes : région de Pula (Foce del Rio Pula), signalé par Meloni (1991). Il existe également une ancienne donnée de Sicile (Lago de Lentini) (Franciscolo 1979). En Europe continentale, l'espèce est connue de deux localités espagnoles : lagunes de Adra (Almería) et Parc national de Doñana (Millán *et al.* 2005, 2014). Elle a été également signalée des Baléares (Ibiza, Mallorca) (Montes & Soler 1985).

Même si les découvertes récentes de *Canthydrus sicularis* dans une nouvelle localité de Sardaigne (Cillo *et al.* 2016), après celle de Doñana (Millán *et al.* 2005), sont encourageantes, la survie de l'espèce en Europe paraît extrêmement précaire puisqu'elle semble éteinte dans la plupart des autres localités connues, aussi bien en Espagne qu'en Italie, en raison de la dégradation de son habitat (Montes & Soler 1985; Millán *et al.* 2005, 2014). En effet, les lagunes côtières qui constituent son habitat favori sont partout menacées par le drainage et le comblement, par le développement des activités agricoles, et peut-être aussi par l'utilisation de produits chimiques anti moustiques.

L'espèce est typique des lagunes côtières, où elle fréquente les eaux permanentes ou temporaires (Millán *et al.* 2014). À Albufera de Adra, en Espagne, l'étang où *Canthydrus sicularis* fut découvert était peuplé d'une ceinture de *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. et recouvert d'un tapis de *Potamogeton pectinatus* L. (synonyme de *Stuckenia pectinata* (L.) Börner)

(Montes & Soler 1985). La population de *Canthydrus* se localisait dans les secteurs les plus riches en matière organique en décomposition, en compagnie d'un autre Noteridae, *Noterus laevis* Sturm, 1834. Ainsi, *Canthydrus* ne répugne pas à coloniser les eaux eutrophisées (Millán *et al.* 2014) ou même saumâtres et à forte turbidité (Cillo *et al.* 2016).

COMMUNAUTÉ CONTEMPORAINE DE COLÉOPTÈRES

Canthydrus n'a pas été observé seul dans l'assemblage 460-465 puisque 28 autres taxons fossiles de coléoptères ont été identifiés. Outre quelques coprophages (*Aphodius* sp., *Onthophagus* spp.), et quelques ripicoles (*Acupalpus* sp., *Ocydromus* sp., *Trepanes octomaculatus* (Goeze, 1777), *Dryops* sp., *Carpelimus* spp., *Stenus* spp.), la communauté aquatique est assez riche, avec :

Agabus bipustulatus (Linnaeus, 1767)
Colymbetes fuscus (Linnaeus, 1758)
Hygrotus sp.
Hygrotus parallellogrammus (Ahrens, 1812)
Ochthebius sp. (nombreux spécimens)
Anacaena sp.
Berosus sp.
Enochrus sp.
Helochares sp.
Hydrochus sp.
Limnoxenus niger (Gmelin, 1790)
Noterus spp.

Tous ces genres et espèces sont des insectes des eaux douces, calmes, souvent peuplées d'une riche végétation hélophytique (c'est le cas en particulier des *Hydrochus*). Certains taxons sont adaptés aux mares très peu profondes et à fond couvert d'une accumulation de plantes aquatiques en décomposition (cas des *Noterus*, qui semblent se nourrir de ce type de débris végétaux).

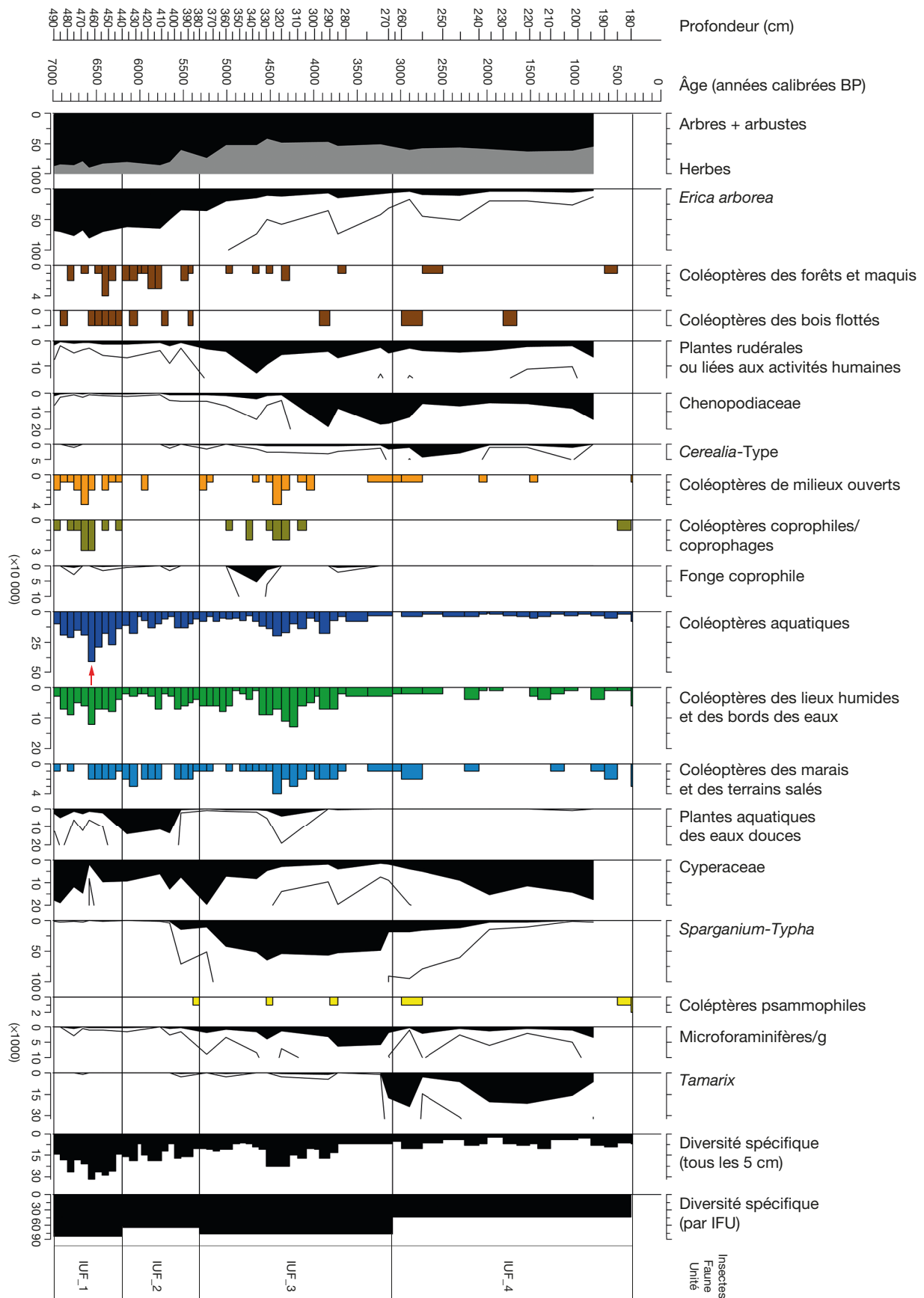


FIG. 6. — Contexte paléoenvironnemental. La **flèche rouge** indique l'échantillon contenant les fragments fossiles de *Canthydrus* Sharp, 1882.

CONTEXTE PALÉOENVIRONNEMENTAL

On se reportera aux divers travaux réalisés (Poher 2017 ; Poher *et al.* 2017a, b ; Ponel *et al.* 2017 ; Médail *et al.* 2017) pour une étude complète de la succession des entomofaunes sur Cavallo, et de leur implication paléoenvironnementale. Toutefois, pour la fenêtre chronologique qui correspond à la présence de *Canthydrus* (période 7 000 à 6 200 ans BP, zone IFU-1 [Fig. 6]), le croisement des données polliniques et entomologiques fossiles a permis de conclure que l'île Cavallo était certainement recouverte d'une végétation ligneuse. Cette couverture végétale était dominée par la bruyère *Erica arborea* L. ; la diversité des coléoptères phytophages et xylophages indique que le couvert arboré pouvait être relativement dense, avec la présence, néanmoins, de zones plus ouvertes, comme en témoignent certains insectes héliophiles. C'est aussi au cours de cette période que le maximum de diversité des coléoptères aquatiques est atteint.

DISCUSSION

La découverte à l'état fossile d'un représentant du genre *Canthydrus* sur l'île Cavallo (étang du Greco) est intéressante car ce coléoptère aquatique extrêmement rare et localisé en Europe n'a jamais été signalé des Lavezzi sous forme de spécimens vivants, bien que l'entomofaune actuelle de l'archipel ait fait l'objet d'études nombreuses. Il n'a d'ailleurs pas été signalé non plus de Corse proprement dite, ou de France continentale (Bameul & Queney 2014a). Cette découverte suscite un certain nombre de réflexions :

- sa présence dans une strate sédimentaire datée de *c.* 6 500 ans BP pourrait correspondre à la fin de l'optimum thermique holocène (Liu *et al.* 2014). Il s'agit, en effet, d'une espèce à répartition très méridionale pour laquelle Cavallo constitue l'avant-poste le plus septentrional par rapport à toutes les localités connues actuellement. Il est possible qu'une baisse de température, même très limitée, ait pu conduire à son élimination de l'archipel des Lavezzi et à la rétraction de son aire de distribution plus au sud, en Sardaigne, où l'espèce est toujours présente ;

- l'extinction locale des coléoptères aquatiques d'eau douce, sous l'effet d'un accroissement de la salinité lié à une transgression marine, est également envisageable. Toutefois, à l'étang du Greco, ce phénomène n'est enregistré que beaucoup plus tard puisque les premiers indices de salinisation n'apparaissent que vers *c.* 4 500 ans BP (Poher *et al.* 2017a, b). Par ailleurs, les observations récentes de *Canthydrus siculus* en Sardaigne (Cillo *et al.* 2016) ont été réalisées dans des eaux saumâtres, ce qui montre que l'espèce est peu sensible à l'augmentation du taux de salinité ;

- l'hypothèse d'une action humaine conduisant à une ouverture de la végétation sous l'effet du pastoralisme et de l'agriculture, et provoquant ainsi un accroissement de l'érosion qui aurait pu altérer les conditions hydrobiologiques de l'étang (augmentation de la turbidité) est peu probable. En effet, dans la séquence étudiée, l'ouverture du milieu n'est perceptible qu'à partir de *c.* 4 700 ans BP. La synthèse de Di Rita & Magri

(2012) montre d'ailleurs que le changement majeur de végétation dans les milieux côtiers de Méditerranée centrale n'est enregistré dans les séquences polliniques que vers 2 000 ans BP, c'est-à-dire seulement à la période romaine. De plus, la plupart des études qui traitent de cette espèce suggère qu'elle n'est pas très sensible à la qualité des eaux (Millán *et al.* 2014 ; Cillo *et al.* 2016).

Ainsi, l'hypothèse la plus probable est que *Canthydrus*, genre de coléoptère très thermophile, pourrait être indicateur d'un optimum climatique holocène en Europe tempérée. La répartition de ce taxon principalement sud-méditerranéen devait être plus étendue durant cette période chaude, avant de connaître une rétraction vers le sud de son aire de distribution sous l'effet d'une péjoration climatique. Cette interprétation est en accord avec Perry & Hsu (2000), qui suggèrent une corrélation des fluctuations climatiques avec les variations de rayonnement solaire, selon un modèle établi à partir de 9 000 ans BP. Selon ces auteurs, après un petit âge glaciaire enregistré vers 6 900 ans BP, le climat a connu une amélioration marquée entre 6 500 et 6 000 ans BP, suivie par un nouveau petit âge glaciaire, avant une amélioration à partir de 5 000 ans BP.

CONCLUSION

Cette étude montre tout l'intérêt de la paléontologie pour mieux cerner la répartition potentielle et la niche écologique de certaines espèces, ou encore les impacts que peuvent avoir d'anciennes modifications d'origine environnementale ou anthropique sur la biodiversité entomologique actuelle. Enfin, la réapparition aujourd'hui en Corse du genre *Canthydrus* (certainement représenté par *Canthydrus siculus*) n'est pas une hypothèse à écarter car il s'agit d'une espèce ailée et douée d'une bonne capacité de dispersion, comme la plupart des coléoptères aquatiques : la découverte récente dans deux lagunes de la côte orientale de la Corse d'un autre coléoptère aquatique thermophile à répartition méridionale, *Chasmogenus livornicus* (Kuwert, 1890) (genre et espèce nouveaux pour la faune française) dans l'étang de Pinarelu (Sainte-Lucie-de-Porto-Vecchio) (Bameul & Queney 2014b ; Queney & Prévost 2021), et dans un étang rétro-dunaire sur la commune de Ventiseri (Ponel, donnée non publiée), est la preuve que des découvertes restent encore à faire dans ce domaine, dans le contexte actuel de réchauffement climatique.

Remerciements

Ils vont à Antoine Mantillieri, du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, pour le prêt de l'exemplaire actuel de *Canthydrus siculus*, ainsi qu'à Ignacio Ribera (†), pour les indications sur la répartition et l'habitat de ce Noteridae. Les deux référés et l'éditrice associée, Annalisa Ferretti, sont également remerciés. Ce travail a été financé par une bourse de l'école doctorale ED 251 (Y. Poher), par le programme DyPaCo : *Dynamique des paléoenvironnements de la Corse* (Office de l'environnement de la Corse (OEC) / Conservatoire

botanique national de Corse) : pilotage F. Médail et L. Hugot, et par le programme *CoP2A : Corsican Palaeoclimate, Palaeoenvironments & Anthropization* (Laboratoire d'Excellence Objectif-Terre Bassin méditerranéen (Labex OT-Med), Aix Marseille Univ) : pilotage F. Guiter). Il a aussi bénéficié du soutien de l'Initiative PIM « Petites Îles de Méditerranée ».

RÉFÉRENCES

- ATKINSON T. C., BRIFFA K. R., COOPE G. R., JOACHIM M. J. & PERRY D. W. 1986. — Climatic calibration of coleopteran data, in BERGLUND B. E. (ed.), *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. Wiley, Chichester: 851-858.
- BAMEUL F. & QUENEY P. 2014a. — Noteridae, in TRONQUET M. (coord.), *Catalogue des Coléoptères de France*. Supplément au tome 23. Revue de l'Association roussillonnaise d'Entomologie, Perpignan: 83-84.
- BAMEUL F. & QUENEY P. 2014b. — Hydrophilidae, in TRONQUET M. (coord.), *Catalogue des Coléoptères de France*. Supplément au tome 23. Revue de l'Association roussillonnaise d'Entomologie, Perpignan: 170-179.
- BRISSET É., GUITER F., POHER Y., MÉDAIL F. & PONEP. 2022. — Contrasted successional trajectories in a Mediterranean wetland due to geomorphic- and human-induced perturbations. *Ecosystems* 26: 597-609. <https://doi.org/10.1007/s10021-022-00780-7>
- CILLO D., DESSI L., ANCONA C. & BAZZATO E. 2016. — Nuovo dato corologico su *Canthydrus diopthalmus* (Reiche & Saulcy, 1855) nella Sardegna sud orientale (Coleoptera, Noteridae). *Revista gaditana de Entomología* 7 (1): 299-304.
- COOPE G. R. 1986. — Coleoptera analysis, in BERGLUND B. E. (ed.), *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. Wiley, Chichester: 703-713.
- COOPE G. R. 2010. — Coleopteran faunas as indicators of interglacial climates in central and southern England. *Quaternary Science Reviews* 29 (13-14): 1507-1514. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.12.017>
- COOPE G. R. & LEMDAHL G. 1995. — Regional differences in Lateglacial climate of northern Europe based on coleopteran analysis. *Journal of Quaternary Science* 10 (4): 391-395. <https://doi.org/10.1002/jqs.3390100409>
- COOPE G. R., LEMDAHL G., LOWE J. J. & WALKLING A. 1998. — Temperature gradients in northern Europe during the last glacial-Holocene transition (14-9 14C kyr BP) interpreted from coleopteran assemblages. *Journal of Quaternary Science* 13 (5): 419-433. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1417\(199809\)13:5%3C419::AID-JQS410%3E3.0.CO;2-D](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1417(199809)13:5%3C419::AID-JQS410%3E3.0.CO;2-D)
- DI RITA F. & MAGRI D. 2012. — An overview of the Holocene vegetation history from the central mediterranean coasts. *Journal of Mediterranean Earth Sciences* 4: 35-52.
- FRANCISCOLO M. E. 1979. — *Coleoptera Haliplidae, Hygrobiidae, Gyrinidae, Dytiscidae*. *Fauna d'Italia*. Vol. 14. Calderini, Bologna, 804 p.
- LIU Z., ZHU J., ROSENTHAL Y., ZHANG X., OTTO-BLIESNER B. L., TIMMERMAN A., SMITH R. S., LOHMANN G., ZHENG W. & TIMMO. E. 2014. — The Holocene temperature conundrum. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (34): 3501-3505. <https://doi.org/10.1073/pnas.1407229111>
- MÉDAIL F., PONEP., BROUSSET L. & POHER Y. 2014. — *Contributions à l'inventaire de la biodiversité terrestre de l'île Cavallo (Archipel Lavezzi, Bonifacio, Corse du Sud)*. Note naturaliste, PIM, Aix-en-Provence, 82 p.
- MÉDAIL F., GUITER F., POHER Y. & PONEP. 2017. — Histoire de l'environnement et des usages anthropiques sur l'île de Cavallo (archipel des Lavezzi, Corse). *Ecologia mediterranea* 43 (2): 5-22. <https://doi.org/10.3406/ecmed.2017.2017>
- MILLÁN A., HERNANDO C., AGUILERA P., CASTRO A. & RIBERA I. 2005. — Los coleópteros acuáticos y semiacuáticos de Doñana : reconocimiento de su biodiversidad y prioridades de conservación. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* 36: 157-164.
- MILLÁN A., SÁNCHEZ-FERNÁNDEZ D., ABELLÁN P., PICAZO F., CARBONELL J. A., LOBO J. M. & RIBERA I. 2014. — *Atlas de los coleópteros acuáticos de España peninsular*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid, 820 p.
- MELONI C. 1991. — Segnalazioni faunistiche italiane : 172 - *Canthydrus diopthalmus* (Reiche & Saulcy, 1855) (Coleoptera Dytiscidae). *Bollettino della Società entomologica italiana* 123 (1): 69.
- MONTES C. & SOLER A. G. 1985. — *Canthydrus diopthalmus* (Reiche & Saulcy, 1855), nuevo Noterinae para el continente europeo (Col. Dytiscidae). *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova* 85: 187-199.
- NILSSON A. N. 2003. — Dytiscidae, in LOBL I. & SMETANA A. (eds), *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. Vol. 1. Apollo Books, Stenstrup, 819 p.
- NILSSON A. N. 2011. — *A World Catalogue of the family Noteridae, or the burrowing water beetles (Coleoptera, Adephaga)*. Version 16.VIII.2011. Available at: <http://www.waterbeetles.eu>.
- PARADIS P., O'DEYE-GUIZIE K. & Médail F. 2017. — Végétation vasculaire actuelle de l'île de Cavallo (archipel des Lavezzi, Corse) : analyse phytosociologique et phytocartographie. *Ecologia mediterranea* 43 (2): 35-102. <https://doi.org/10.3406/ecmed.2017.2019>
- PERRY C. A. & HSU K. J. 2000. — Geophysical, archaeological and historical evidence support a solar-output model for climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97 (23): 12433-12438. <https://doi.org/10.1073/pnas.230423297>
- POHER Y. 2017. — *Dynamique de la biodiversité et changements environnementaux en Corse depuis 7000 ans. éclairages paléontologiques et paléobotaniques*. Thèse de Doctorat, Aix-Marseille Université, Aix-en-Provence, Marseille, 254 p.
- POHER Y., PONEP., MÉDAIL F., ANDRIEU-PONEP. V. & GUITER F. 2017a. — Holocene environmental history of a small mediterranean island in response to sea-level changes, climate and human impact. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 465 Part A: 247-263. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.10.037>
- POHER Y., PONEP., GUITER F., ANDRIEU-PONEP. V. & MÉDAIL F. 2017b. — Erosion of insect diversity in response to 7000 years of relative sea-level rise on small mediterranean island. *Biodiversity and Conservation* 26 (7): 1641-1657. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1322-z>
- PONEP. 1995. — Rissian, Eemian and Würmian Coleoptera assemblages from La Grande Pile (Vosges, France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 114 (1): 1-41. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(95\)00083-X](https://doi.org/10.1016/0031-0182(95)00083-X)
- PONEP. & COOPE G. R. 1990. — Lateglacial and Early Flandrian Coleoptera from La Taphanel, Massif Central, France : climatic and ecological implications. *Journal of Quaternary Science* 5 (3): 235-249. <https://doi.org/10.1002/jqs.3390050306>
- PONEP., COOPE G. R., ANTOINE P., LIMONDIN-LOZOUET N., LEROYER C., MUNAUT A. V., PASTRE J. F. & GUITER F. 2005. — Lateglacial palaeoenvironments and palaeoclimates from Conty and Houdancourt, northern France, reconstructed from beetle remains. *Quaternary Science Review* 24 (23-24): 2449-2465. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2004.12.010>
- PONEP., OGER P. & POHER Y. 2017. — Contribution à l'inventaire de quelques groupes d'Arthropodes de l'île de Cavallo (archipel des Lavezzi, Corse) : insectes (Coléoptères, Hétéroptères aquatiques) et arachnides (Araneae). *Ecologia mediterranea* 43 (2): 185-206. <https://doi.org/10.3406/ecmed.2017.2023>
- PONEP., GUITER F., GANDOUIN E., PEYRON O. & BEAULIEU J.-L. DE 2022. — Late-glacial palaeotemperatures and palaeoprecipitations in the Aubrac Mountains (French Massif Central) reconstructed from multiproxy analyses (Coleoptera, chironomids and pollen). *Quaternary International* 636: 39-51. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2022.02.005>

- QUENEY P. & PRÉVOST P. 2021. — *Clés d'identification des Coléoptères aquatiques (adultes) de France métropolitaine. Tome I : Myxophaga, Polyphaga Hydrophiloidea (y compris espèces terrestres)*. Association des entomologistes de Picardie, Compiègne, 185 p.
- REILLE M. 1975. — *Contribution pollénanalytique à l'histoire holocène de la végétation de la montagne corse*. Thèse de 3^e cycle, Université d'Aix-Marseille III, 206 p.
- RIBERA I., BILTON D. T., AGUILERA P. & FOSTER G. 1996. — A North African-European transition fauna : water beetles (Coleoptera) from the Ebro delta and other Mediterranean coastal wetlands in the Iberian peninsula. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 6 (3): 121-140. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-0755\(199609\)6:3%3C121::AID-AQC187%3E3.0.CO;2-6](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-0755(199609)6:3%3C121::AID-AQC187%3E3.0.CO;2-6)
- TOLEDO M. E. 2022. — The Mediterranean *Canthydrus* Sharp and taxonomic notes on *C. arabicus* Sharp, 1882 (Coleoptera, Noteridae), in VILLASTRIGO A., MILLÁN A., SÁNCHEZ-FERNÁNDEZ D., FRESNEDA J., VALLADARES L. F. (eds), Advances in aquatic and subterranean beetles research: a tribute to Ignacio Ribera. *Boletín de la Asociación española de Entomología* 4: : 50-59.

Soumis le 30 septembre 2022 ;
 accepté le 3 avril 2023 ;
 publié le 30 octobre 2023.