

N LE NATURALISTE V VENDÉEN

En ligne ISSN 2800-4353 n° 15 : 55-79



**Inventaire des balanes (Crustacea Cirripedia)
des faluns néogènes de la collection Pichaud**

Georges PICHAUD, Michel COUGNON & Yves GRUET
avec la collaboration de Paul CHAMPAIN†



Revue numérique apériodique

ISSN 2800-4353

publiée par l'association
Les Naturalistes Vendéens

N° 15 : 55-79

Éditeur : LES NATURALISTES VENDÉENS, association régie par la loi du 1^{er} juillet 1901,
SIRET n° 498 774 447 00029.

Siège social : boîte 135, pôle associatif, 71 boulevard Aristide Briand
85000 LA ROCHE-SUR-YON.

Courriel : contact@naturalistes-vendeens.org

Site Web : <https://naturalistes-vendens.org>

Directeur de la publication : Christian GOYAUD.

Mis en ligne le : 12-09-2026.

Dépôt légal : septembre 2026.

Prix du numéro : publication gratuite, en libre accès sur <https://naturalistes-vendens.org>

Comité de lecture : Patrick BOHAIN, Marie-Odile BOULAIS, Pascal BOUTON, Anne-Lise CHARPENTIER, Christian GOYAUD, Jean-Paul PAILLAT, Eva POILVÉ.

Maquette et mise en page : C. GOYAUD.

Illustration de couverture : Pièce de la muraille d'une balane ayant des caractères d'*Actinobalanus* sp. (photo : Michel COUGNON).



Article publié sous la licence Creative Common CC-by-nc-sa 4.0 qui autorise le partage dans les mêmes conditions, la copie, la distribution et la communication de tout ou partie de l'article dans sa version PDF éditeur, sauf à des fins commerciales, avec l'obligation de mentionner les auteurs, l'année de publication, le titre et le nom de la revue



Les opinions exprimées dans la revue n'engagent que leurs auteurs

INVENTAIRE DES BALANES (CRUSTACEA CIRRIPEDIA) DES FALUNS NÉOGÈNES DE LA COLLECTION PICHAUD

Georges PICHAUD¹, Michel COUGNON² & Yves GRUET³
avec la collaboration de Paul CHAMPAIN†

Résumé : Un examen détaillé des Crustacés Cirripèdes de la collection Georges Pichaud nous a permis de les déterminer et d'en réaliser un inventaire. Celui-ci fait apparaître un grand nombre de *Megabalanus dolfusii*, espèce actuellement éteinte. Le Cirripède *Concavus concavus* est assez bien représenté par des scuta. Des balanes encore présentes dans la faune actuelle comme *Balanus spongicola* et *Megabalanus tintinnabulum* sont avérées. Faute de pièces operculaires (scutum ou tergum), les Actinobalanidae n'ont pas pu être déterminées spécifiquement.

Mots-clés : Cirripèdes, balanes, inventaire, faluns, Néogène, *Megabalanus dolfusii*, *Megabalanus tintinnabulum*, *Balanus spongicola*, *Concavus concavus*, Actinobalanidae.

Abstract: Crustacea Cirripedia of the Georges Pichaud collection are examined in detail and inventoried. We found numerous *Megabalanus dolfusii*, a barnacle today disappeared. The Cirriped *Concavus* is inventoried and described by its scuta. Actual species as *Balanus spongicola* and *Megabalanus tintinnabulum* are also inventoried. The lack of opercular pieces (scutum or tergum) is a brake to specific determination of Actinobalanidae.

Key-words: Cirripedia, barnacles, inventory, shelly sand, Neogene, *Megabalanus dolfusii*, *Megabalanus tintinnabulum*, *Balanus spongicola*, *Concavus concavus*, Actinobalanidae.

INTRODUCTION

Les faluns néogènes d'Anjou-Touraine, Poitou et Bretagne sont bien connus par une vaste littérature pour leur grande richesse en organismes. L'essentiel est repris par les synthèses des guides ou cartes géologiques [ALCAYDE *et al.*, 1990 ; BAMBIER *et al.*, 1983 ; FORESTIER *et al.*, 1982 ; GABILLY *et al.*, 1978 ; GODARD *et al.*, 2010 ; LAHONDÈRE *et al.*, 2009]. Par contre, les nombreuses lentilles fossilifères du bassin Nantais, en particulier celles du domaine de Clisson et de Montaigu, n'ont pas suscité l'intérêt qu'elles méritent auprès des paléontologues. Ces gisements exigus et situés en terrain privé ne sont accessibles que lorsque la nappe phréatique est

basse. Les collectes s'y étalent durant plusieurs années. Comme dans l'ensemble du bassin sédimentaire du Nord-Ouest de la France, l'origine de ces gisements est liée aux incursions marines qui ont envahi notre région au Miocène puis au Pliocène. Ces invasions marines successives, qui résultent d'interactions entre des phénomènes tectoniques et climatiques, ont eu des extensions différentes. À chaque fois que la mer s'est retirée, elle a laissé derrière elle des couches importantes de sédiments qui ont connu dès lors l'érosion de la pluie, du vent, du gel ainsi que l'action des cours d'eau. Seuls des lambeaux de falun, protégés au creux des rochers ou de petites dépressions du socle granitique de la région de Clisson et Montaigu, ont subsisté. Les

¹ Paléontologue amateur – odile.pichaud@orange.fr

² Biologiste – michel.cougnon@orange.fr

³ Océanographe biologiste – achil.lemeur@wanadoo.fr

Mis en ligne le 12 septembre 2026.

Citation : PICHAUD G., COUGNON M. & GRUET Y., 2026. – Inventaire des balanes (Crustacea Cirripedia) des faluns néogènes de la collection Pichaud. *Le Naturaliste Vendéen*, 15 : 55-79.

Invertébrés abondent : des microfossiles Foraminifères et Ostracodes, des Bryozoaires, des Mollusques, des Échinodermes, des Madréporaires, des Crustacés. Chez les Vertébrés figurent surtout des restes de Chondrichthyens ou d'Ostéichthyens et dans une moindre mesure de Mammifères marins. Les balanes appartenant à la sous-classe des Cirripèdes, collectées localement dans les faluns du Miocène supérieur et du Pliocène, sont inventoriées et décrites dans cet article.

1. LES FALUNS ET LEUR FORMATION

Avant d'examiner les Crustacés Cirripèdes de la collection Georges Pichaud rappelons quelques généralités sur le falun qui les contenait. C'est une roche sédimentaire détritique non consolidée composée de nombreux débris coquilliers, donc essentiellement calcaires. Mais, la matrice,

c'est-à-dire la masse qui englobe les débris coquilliers est sableuse ou argilo-sableuse [FOUCAULT *et al.*, 2014]. Les auteurs s'accordent sur le fait que ce sont des dépôts qui ont sédimenté dans des mers épicontinentales, donc situées en bordure d'un continent et au-dessus de la plate-forme continentale [GAGNAISON *et al.*, 2017], c'est-à-dire sur des fonds marins de 150 à 100 m de profondeur. En effet cette faune marine est infralittorale de milieu peu profond mais l'interprétation paléoécologique des fossiles reste difficile du fait de la mise en évidence de plusieurs cycles de transgressions et régressions [HAQ *et al.*, 1988].

Ces mers des faluns (fig. 1) occupaient vers l'est le Val de Loire actuel entre Nantes (Angers, Tours) et Orléans [ALCAYDE *et al.*, 1990, p. 22]. Elles s'ouvraient vers l'océan à l'ouest sur environ 100 km entre Saint-Gilles-Croix-de-Vie au sud

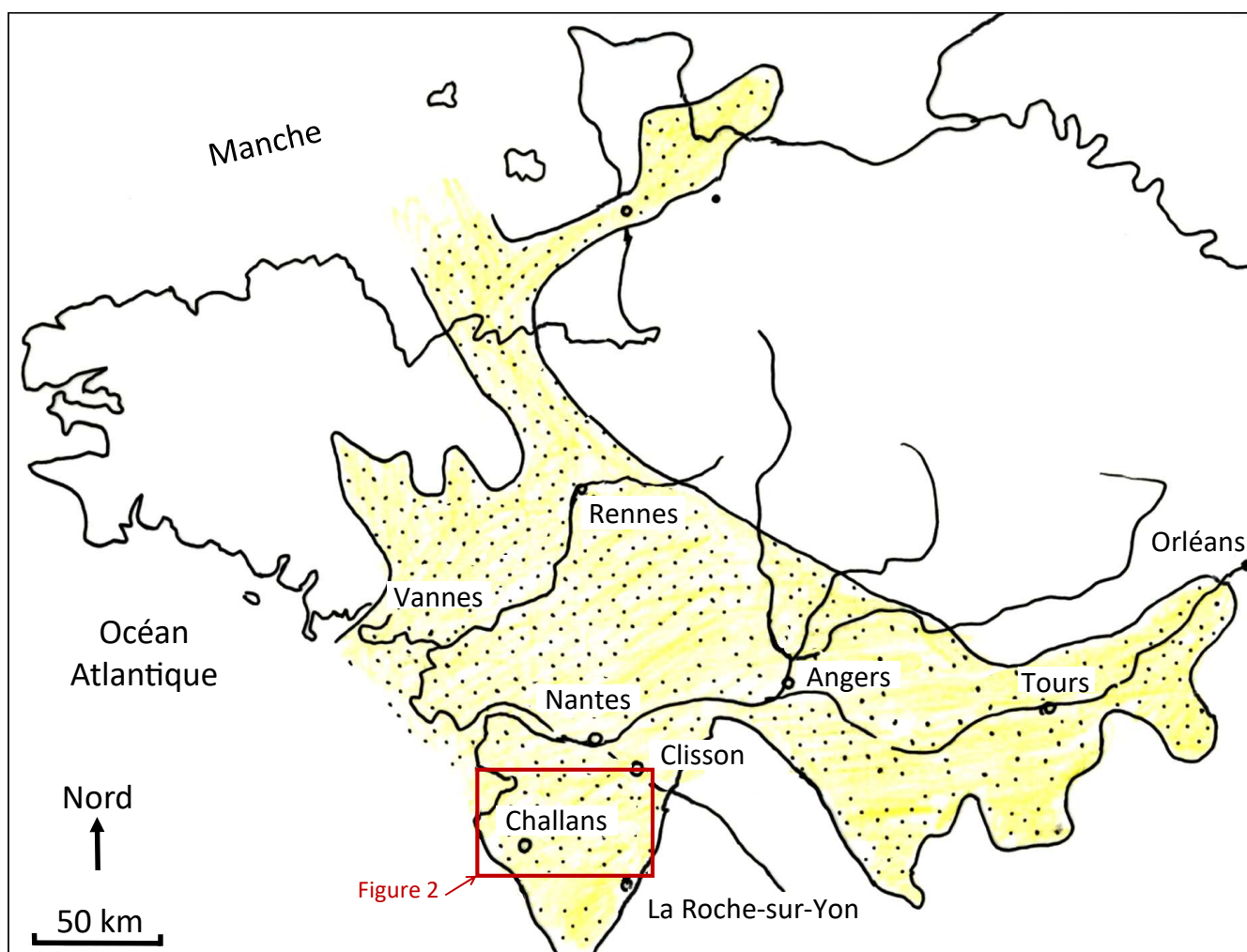


Fig. 1 – Carte de l'extension maximale de la mer des faluns au Miocène moyen soit autour de 15 à 16 millions d'années, d'après Dollfus et Lecointre in NICOLLEAU, VADET & PICHAUD [2021], modifiée

Numéros des sites	Lieu-dit	Commune et département	Références bibliographiques
90 (GP)	Montaigu	Montaigu 85600	GODARD <i>et al.</i> , 2010 GRUET & PICHAUD, 2024
98 (GP)	L'Angibert	Saint-Hilaire-de-Clisson 44190	GAGNAISON <i>et al.</i> , 2017
99 (GP)	Le Mortier de la Vintière	Saint-Hilaire-de-Clisson 44190	GAGNAISON <i>et al.</i> , 2017
113 (GP)	Gorges	Gorges 44064	VIAUD, 1979 BAMBIER <i>et al.</i> , 1983
118 (GP & PC)	Les Cléons	La Bruffière 85530	BAMBIER <i>et al.</i> , 1983

Tab. 1 – Les sites des collections Georges Pichaud (GP) et Paul Champain (PC), ainsi que les références bibliographiques

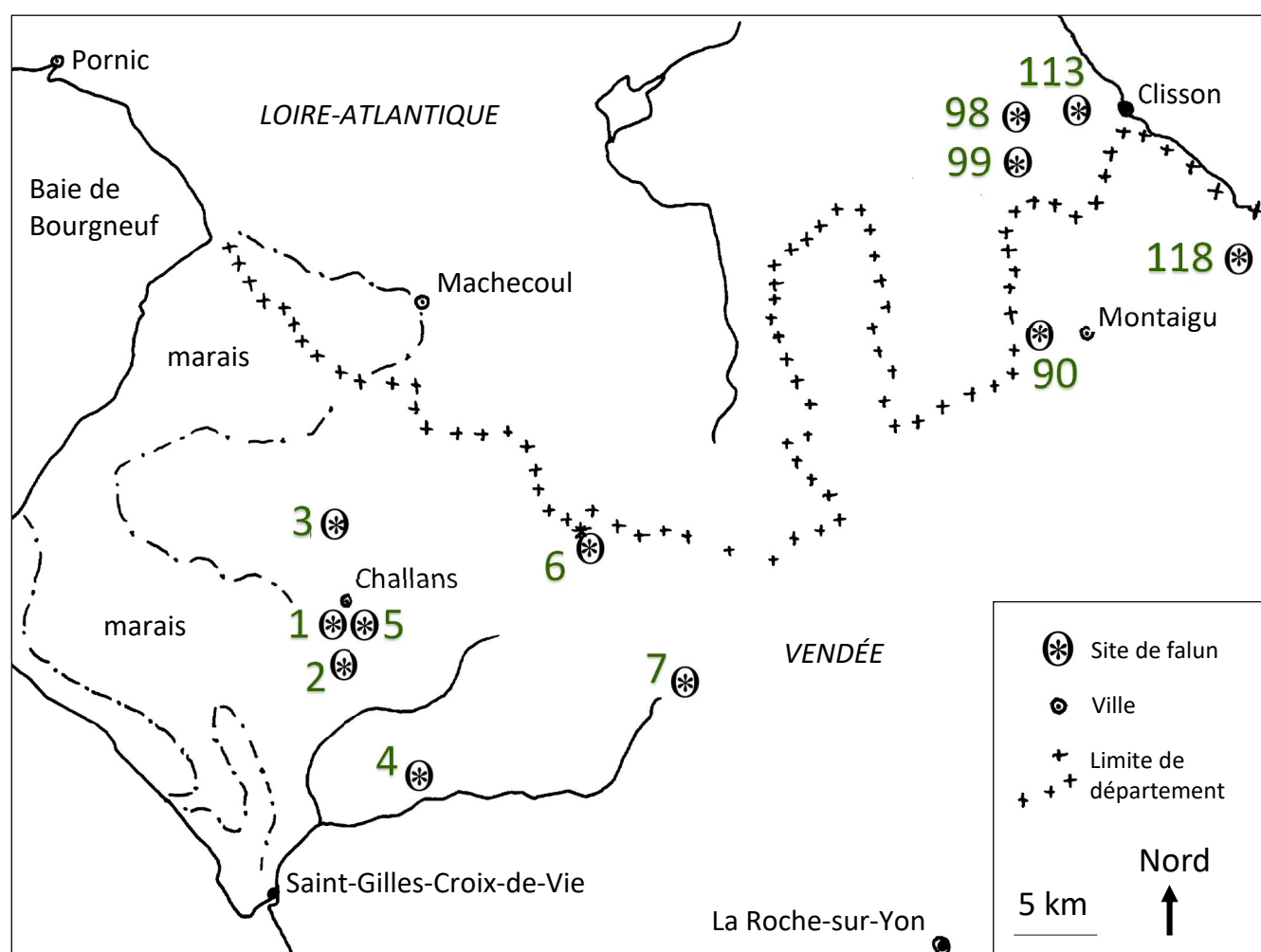


Fig. 2 – Carte situant les sites 90 Montaigu ; 98 et 99 Saint-Hilaire-de-Clisson ; 113 Gorges et 118 La Bruffière des collections G. Pichaud et P. Champain au nord-est et ceux de CARRIOL [1992], de 1 à 7, à l'ouest

et la Vilaine au nord [DURAND & LARDEUX, 1985]. De là jusqu'au nord de Rennes la mer des faluns occupait aussi une partie de la Normandie avec les sites de Saint-Georges-de-Benon [CARRIOL, 1992] dans la Manche et de Cricqueville-en-Bessin [CARRIOL, 1996] dans le Calvados.

Les morceaux de Cirripèdes étudiés proviennent de cinq sites (tabl. 1 et fig. 2) situés au sud de la Loire-Atlantique et au nord de la Vendée : les sites 90, 98, 99 et 113 de la collection "*fossiles de la mer des faluns du secteur de Clisson-Montaigu*", propriété de Georges Pichaud. S'y

ajoutent quelques exemplaires de la collection Paul Champain[†] provenant du gisement des Cléons (site 118) sur la commune de La Bruffière.

Le bassin nantais s'intègre dans les sédiments miocènes du Nord-Ouest de la France, où se sont succédées plusieurs incursions marines aussi bien au Miocène qu'au Pliocène. De cette mer et de ses dépôts subsistent des roches calcaires ou des sables coquilliers préservés de l'érosion dans les failles ou les dépressions du socle qui sont d'anciennes rias [LAHONDÈRE *et al.*, 2009] ou qui sont effondrés par des failles à l'exemple du gisement du Cléon Gautret près de Montaigu [GODARD *et al.*, 2010]. Une étonnante richesse d'organismes y vivait. On reconnaît de rares végétaux (bois et algues rouges marines), ainsi que de très nombreux groupes zoologiques : Foraminifères, Coraux, Bryozoaires, Brachiopodes, Annélides, Arthropodes, Mollusques, Échinodermes, Chondrichthyens, Ostéichthyens, Reptiles et Mammifères.

Les faluns de cette étude

Si les lambeaux faluniens du sud de la région nantaise sont connus depuis le début du 19^e siècle, ils ont paradoxalement peu retenu l'attention des paléontologues, en particulier en ce qui concerne le secteur de Clisson-Montaigu. Toutefois, les cartes et guides géologiques [GABILLY *et al.*, 1978] les situent et en 1979 Jean-Marc VIAUD réalise une synthèse sur "*des dépôts tertiaires dans la région de Saint-Hilaire-de-Clisson (44)*". Il situe et date, dans la mesure du possible, les gisements des sites 100 à 113. Cette numérotation des sites (gisements) du Néogène a débuté avec l'article de LAURIAT-RAGE *et al.* [1989], sans que ces auteurs en donnent une signification particulière si ce n'est une cartographie plus aisée. Plus récemment BOUTON *et al.* [2020] en signalent "*autour de Challans, Palluau et Montaigu*" en Vendée parmi les curiosités géologiques.

Néanmoins, cette région reste peu étudiée et afin de combler ce vide, des amateurs passionnés essaient de faire avancer les connaissances relatives aux fossiles de ce secteur, comme le présent article qui s'attache à inventorier les balanes, Arthropodes Crustacés Cirripèdes.

2. OBJECTIF, MATÉRIEL ET MÉTHODES

But de cette étude

La connaissance des balanes fossiles a largement progressé en France avec les travaux de CARRIOL [1992, 1996, 2005, 2008, 2011]. Mais les difficultés ne manquent pas. En effet, certaines espèces regroupent de nombreuses variétés ou sous-espèces. Par exemple récemment, HENRY DORA & MCLAUGHLIN PATSY [1986] sont revenus sur les espèces actuelles qui étaient rapportées à *Balanus (Megabalanus) tintinnabulum* pour en dégager six.

L'objectif de cet article est d'inventorier les balanes fossiles rassemblées par Georges Pichaud dans sa collection de "*Fossiles de la mer des faluns du secteur de Clisson-Montaigu*".

Origine du matériel (tab. 1 et fig. 2)

Le falun occupe des "trous d'eau" creusés par l'homme qui se réduisent ou même s'assèchent en été.

Ces sites, souvent petits, sont néanmoins répertoriés sur la carte géologique [FORESTIER *et al.*, 1982] et dans les guides géologiques [GABILLY *et al.*, 1978]. Les fossiles sont ramassés "à vue" ce qui, pour les balanes, aboutit à de gros individus. Pour une collecte plus étendue le sédiment prélevé à la pelle est tamisé dans l'eau à des mailles de 1 cm à 0,18 cm. Enfin, des échantillons sont tamisés à une maille très fine de 370 microns environ ce qui permet de récolter de très petites espèces. Les méthodes d'échantillonnage diffèrent ce qui rend une analyse statistique difficile. De plus, les temps de prospection ne sont pas comptabilisés. Il faut néanmoins remarquer l'absence presque totale de restes de balanes dans le site 98.

Nettoyage et examen du matériel

L'échantillon est nettoyé au pinceau et passé sous l'eau du robinet, parfois laissé un moment dans de l'eau oxygénée à 10 volumes pour détruire la matière organique, puis rincé. Il est dessiné sous la loupe binoculaire ; puis photogra-

phié. Les pièces de la muraille de certaines balanes ont été dissociées après destruction de la matière organique dans l'eau oxygénée.

3. MORPHOLOGIE DES CRUSTACÉS CIRRIPIÈDES BALANIDÉS

Ces animaux marins sont connus scientifiquement depuis longtemps, dès le 18^e siècle. Nous retiendrons au 19^e siècle, les premières monographies réalisées par DARWIN [1851, 1854]. Les balanes sont des animaux marins à squelette externe calcaire (coquille ou test) qui peuvent abonder sur nos estrans rocheux et en zone sous-

marine. En général de petite taille (1 cm ou moins), elles sont fixées sur des substrats durs comme des rochers, des coquilles (moules, huîtres, éventuellement crabes) ou même sur des algues. Certaines ont un support très spécifique comme une éponge, une gorgone, un corail, une tortue ou un cétacé. Ce sont des Crustacés (classe) de la sous-classe des Cirripèdes qui, sur les côtes européennes [SOUTHWARD, 2008], comprend trois superordres. Nous nous limiterons aux fossiles de la famille des Balanidae, à priori seuls présents sur l'ensemble des sites.

Les géologues [DAVADIE, 1963] ou les archéozoologues ne travaillent que sur les pièces dures, c'est-à-dire celles de la muraille ou de l'opercule. La présence de balanes dans les faluns, sans autre précision, est indiquée dans les notices des cartes géologiques de Challans [TERS & VIAUD, 1983], de Clisson [BAMBIER *et al.* 1983], de Pal-luau [LAHONDÈRE *et al.* 2009] et de Montaigu [GODARD *et al.* 2010]. Mais, seul le travail de CARRIOL de 1992 sur les "*Balanoidea du Néogène de Vendée*" apporte des déterminations spécifiques. La morphologie générale d'une balane est rappelée ainsi que la terminologie des différentes pièces dures (fig. 3, 4 et 5).

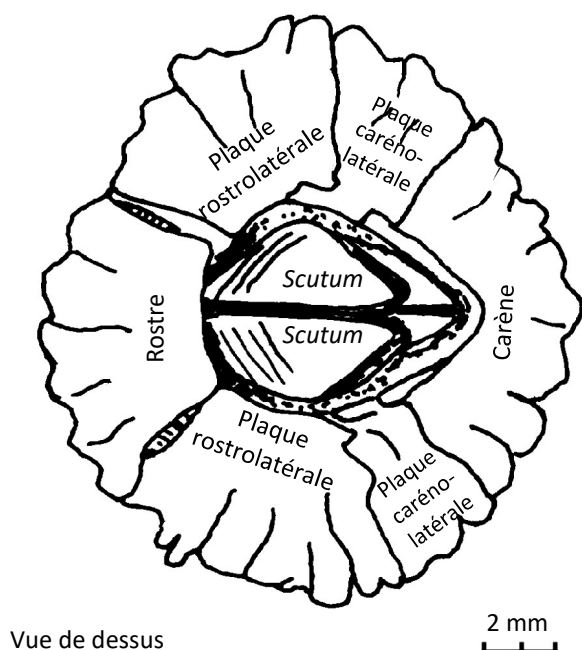
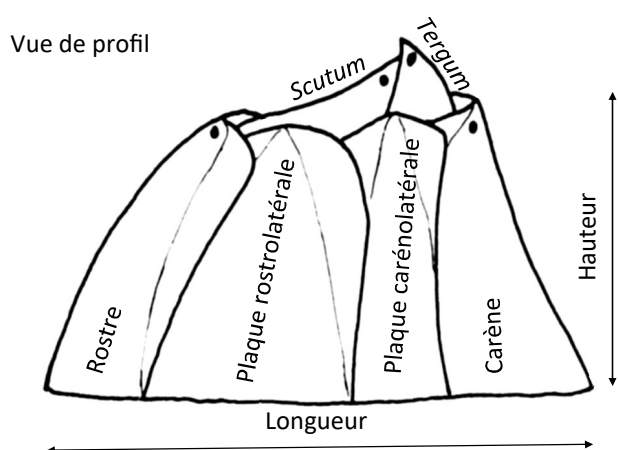


Fig. 3 – *Balanus crenatus* Bruguière, 1789. Ces deux vues montrent les pièces de l'**opercule** : *scuta* et *terga* et les pièces de la **muraille** : carène, plaques caréno-latérales, plaques rostrolatérales et rostre

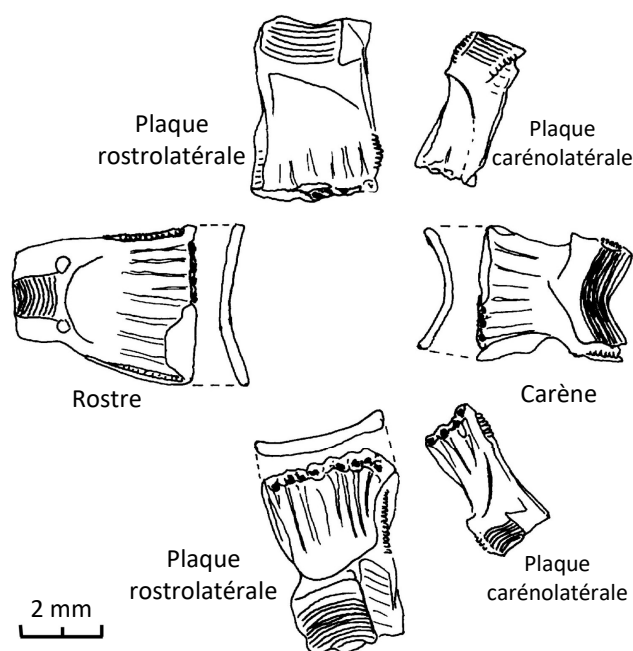


Fig. 4 – Pièces de la muraille d'une *Balanus crenatus* Bruguière, 1789 [GRUET *et al.*, 2023] (dessins : Y. Gruet)

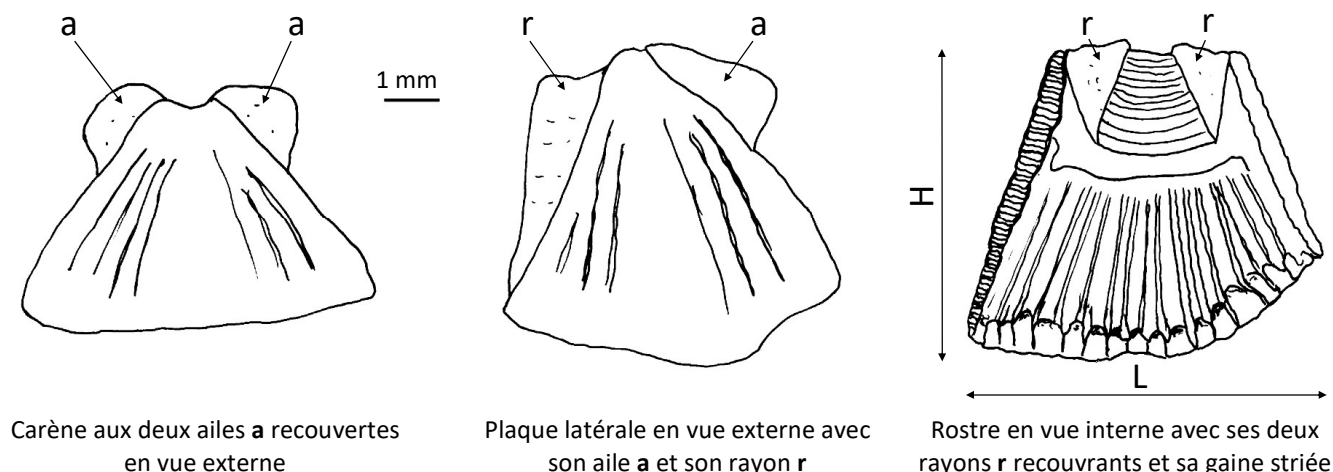


Fig. 5 – Schémas des pièces de la muraille d'une *Balanus amphitrite* Darwin, 1854 (schémas : Y. Gruet)

Les Cirripèdes Operculés possèdent un test comprenant trois parties : la muraille ou paroi, la base et l'appareil operculaire. La dénomination des plaques de la balane varie selon les auteurs. Nous utilisons des ouvrages sur les Cirripèdes actuels : GRUVEL 1905, NEWMAN & ROSS 1976, RELINI 1980, SOUTHWARD 2008 et sur les balanes fossiles : DAVADIE 1963, CARRIOL 1996, 2005 ; CHAN BENNY *et al.* 2021, GALE 2021. En complément, des mesures au pied à coulisse ou à partir de dessins, de longueurs, d'angles permettent des comparaisons avec les mesures réalisées sur des fossiles [GRUET & PICHAUD, 2024] et des collections anciennes du muséum d'histoire naturelle de Nantes comme celles de Louis Bureau et Frédéric Caillaud [CAILLAUD, 1865].

La muraille (fig. 3, 4 et 5) comprend des pièces symétriques avec le rostre antérieur et la carène postérieure. Entre ces deux pièces axiales se situent la latérale 1 antérieure (rostrolatérale) et la latérale 2 postérieure (carénolatérale). Ces pièces calcaires de la paroi se prolongent de chaque côté en parties plus fines qui sont soit recouvertes (les ailes ou *alii*), soit recouvrantes (les rayons ou *radii*). Le rostre possède deux rayons (symétriques), la carène a 2 ailes symétriques et les pièces latérales chacune une aile et un rayon. Généralement, dans nos mers tempérées, la muraille est formée de 6 pièces calcaires (plaques) se recouvrant les unes les autres : le rostre (antérieur), la carène (postérieure), les rostro-latérales côté du rostre et les carénolatérales (côté carène). L'arrangement et la taille relative

des plaques varient selon deux groupes [SOUTHWARD, 2008]. Chez les Balanoidés la plaque carénolatérale est plus étroite que les autres, le rostre (en réalité rostre plus rostro-latérales) est recouvrant (deux *radii* ou rayons), la carène est recouverte (deux *alii* ou ailes), les rostro-latérales (en réalité latérales) et carénolatérales sont recouvrantes et recouvertes. Les balanes inventoriées sont toutes symétriques, à base calcaire ou membraneuse, avec 4 ou 6 plaques latérales à la muraille.

Les bases sont circulaires (Longueur L = largeur l ou rapport L/l voisin de 1) ou elliptiques (ovales, longueur nettement supérieure à la largeur, rapport L/l nettement supérieur à 1).

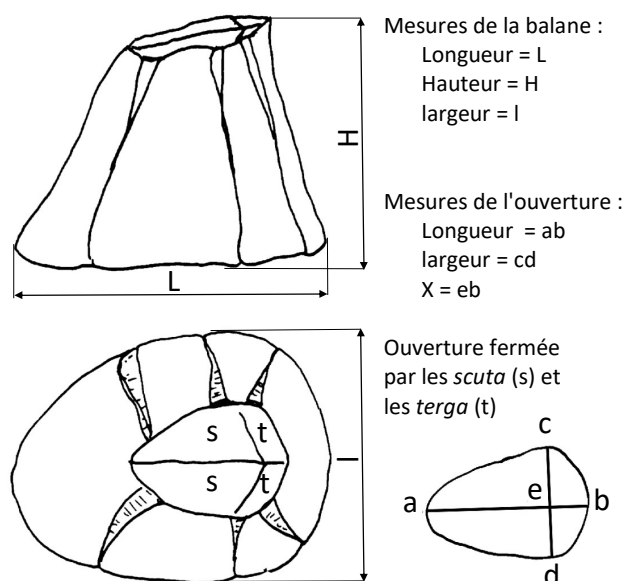
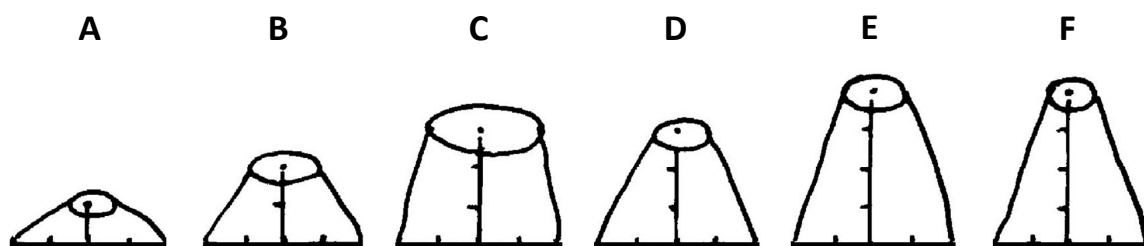


Fig. 6 – Mensurations d'un Cirripède Balanidé



L/H	4	4	1,33	1,33	1	1
L/o	4	2	1,33	2,66	2,66	4
Forme	Aplatie	Moyennement aplatie	Cylindrique	Conique	Conique effilée	Conique effilée

Fig. 7 – Formes des profils de différents types de balanes. Ces balanes ont une même longueur L de 4 unités
Les hauteurs vont de 1 (en A) à 5 unités (en E et F). Les ouvertures varient entre L/4 et plus de L/2

Superfamilles sous-ordres ou ordres	Familles	Sous-familles	Genre et espèces
Ordre des Verrucomorpha	Verrucidae		<i>Verruca stroemia</i> (O.F. Müller, 1776)
Superfamille des Chthamaloidea	Chthamalidae		<i>Chthamalus stellatus</i> (Poli, 1791) <i>Chthamalus montagui</i> Southward, 1976 <i>Microeuraphia depressa</i> (Poli, 1791)
Coronuloidea	Chelonibiidae		<i>Chelonibia</i> Leach, 1817
Sous-ordre des Balanomorpha Superfamille des Balanoidea	Archaeobalanidae	Archaeobalaninae	<i>Conopea calceola</i> (Ellis, 1758) <i>Solidobalanus fallax</i> (Broch, 1927)
		Acastinae	<i>Acasta spongites</i> (Poli, 1791)
		Elminiinae	<i>Austrominius (Elminius) modestus</i> (Darwin, 1854)
		Semibalaninae	<i>Semibalanus balanoides</i> (Linnaeus, 1758)
	Pyrgomatidae	Megatreminae	<i>Megatrema anglicum</i> (Sowerby, 1823) = <i>Adna anglica</i> Sowerby, 1823
	Balanidae	Balaninae	<i>Balanus balanus</i> (Linnaeus, 1758) <i>Balanus crenatus</i> Bruguière, 1789 <i>Balanus spongicola</i> Brown, 1844 <i>Balanus trigonus</i> Darwin, 1854
		Amphibalaninae	<i>Amphibalanus amphitrite</i> (Darwin, 1854) <i>Amphibalanus eburneus</i> (Gould, 1841) <i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)
		Concavinae	<i>Perforatus perforatus</i> (Bruguière, 1789) <i>Concavus concavus</i> (Bronn, 1831), espèce fossile
		Megabalaninae	<i>Megabalanus tintinnabulum tintinnabulum</i> (Linnaeus, 1758)
			<i>Megabalanus dolfusii</i> (De Alessandri, 1907) Espèce disparue

Tab. 2 – Principales familles de Cirripèdes actuelles [SOUTHWARD, 2008] et pour certaines rencontrées dans les faluns d'après ALESSANDRI [1906, 1907a, 1907b, 1907-1908] et CARRIOL [1992, 1996, 2005, 2008]

4. DÉTERMINATION DES CRUSTACÉS CIRRIPOÈDES BALANIDÉS

4.1 Détermination des balanes d'après la forme générale et la taille

Les balanes se développent selon une forme spécifique lorsqu'elles vivent isolées. NEWMAN et ROSS [1976] séparent différentes formes. La morphologie générale d'un Cirripède Balanoidea (fig. 2, 3, 4 et 6) vue de dessus montre les plaques de la muraille (carène, plaque carénolaterale, plaque rostrolaterale et rostre) et les pièces operculaires *scuta* et *terga*. Ces dernières se retrouvent éparpillées dans les sites fossilifères. Nous définissons 6 formes communes des balanes vues de profil (fig. 7, 8 et 9).

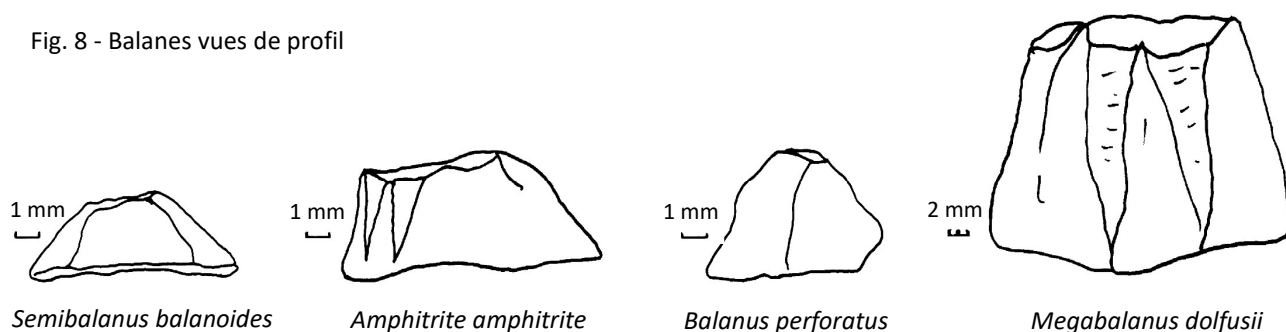
Plusieurs rapports sont utilisés. Le premier entre la longueur et la hauteur L/H donne une idée sur l'aplatissement ou l'élancement des ba-

lanes. Il a été appliqué aux balanes *M. dolfusii* du site 90 pour lequel nous avons vu [GRUET & PICHAUD, 2024] que 67 % des balanes mesurables sont de type B ou C pour le rapport L/H et 74 % de ces mêmes types pour le rapport L/o (tab.3).

Le second rapport L (longueur) sur o (longueur de l'ouverture) donne une idée sur l'aspect plus ou moins conique de la balane. Il est élevé (3,6) pour *Balanus perforatus* qui est donc conique effilée. Les balanes plates sont typiquement les *Chthamalus* (L/H = 2,06) et les Verrucidae (*Verruca*).

Le troisième rapport ab (ouverture) sur la longueur eb fournit un indice sur la forme de l'ouverture : en poire, ovale à circulaire (tab.3). La valeur extrême de ce rapport est de 4,8 pour *Balanus trigonus*, puis de 3,6 pour *Megabalanus dolfusii*. Enfin, la majorité des autres espèces ont un rapport inférieur à 3 (2,6 pour *Amphitrite amphitrite* ; 2,4 pour *Balanus crenatus* et *B. improvisus* ; 2,36 pour *Elminius modestus*).

Fig. 8 - Balanes vues de profil



Espèce	L/H	Écart-type et N		L/o	Écart-type et (N)	ab/eb	Écart-type et N	
<i>Megabalanus dolfusii</i>	1,15	0,26	N = 40	1,32	0,2 (N =35)	3,65	0,92	N = 35
<i>Balanus spongicola</i>	0,8					4,6		
<i>Semibalanus balanoides</i>	3,07	0,58	N = 11			2,1	0,18	N = 11
<i>Amphitrite amphitrite</i>	1,9	0,398	N = 17			2,64	0,21	N = 17
<i>Balanus perforatus</i>	1,81	0,29	N = 15	3,6	0,78 (N =15)			
<i>Balanus improvisus</i>	1,93	0,19	N = 6			2,42	0,25	N = 18
<i>Balanus trigonus</i>						4,81	1,46	N = 6
<i>Chthamalus montagui</i>	2,06	0,24	N = 5					
<i>Elminius modestus</i>	2,17	0,31	N = 11			2,44	0,19	N = 11

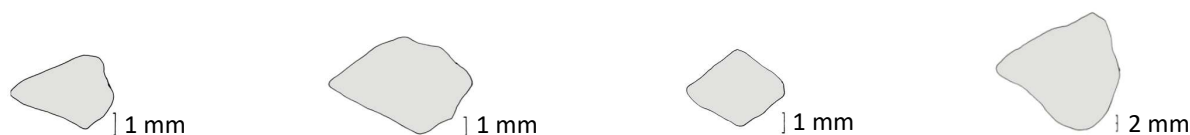
Tab. 3 – Tableau de valeurs moyennes de rapports entre L longueur totale et H hauteur ; entre L longueur totale et o longueur de l'ouverture ; entre la longueur ab et la largeur eb de l'ouverture pour des balanes actuelles et la balane fossile *Megabalanus dolfusii*

4.2 Détermination des balanes d'après la forme de l'ouverture et la structure des plaques de la muraille (fig. 9)

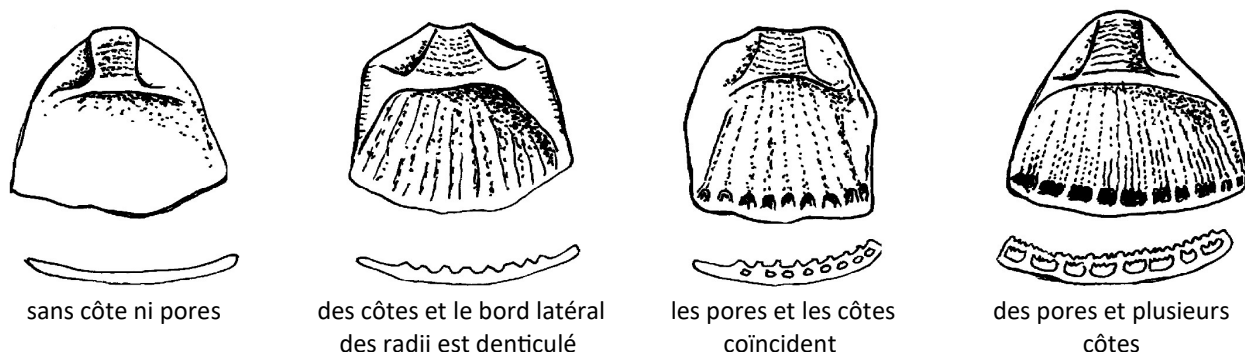
La forme de l'ouverture et surtout la structure des plaques de la muraille [Bassindale, 1966 in SOUTHWARD, 2008 ; GALE, 2021] permettent de séparer 4 groupes de types de muraille en vue in-

terne : A : plaques sans côte ni pores ; B : plaques avec des côtes et le bord latéral des radii denticulé ; C : les pores et les côtes coïncident ; D : des pores et plusieurs côtes.

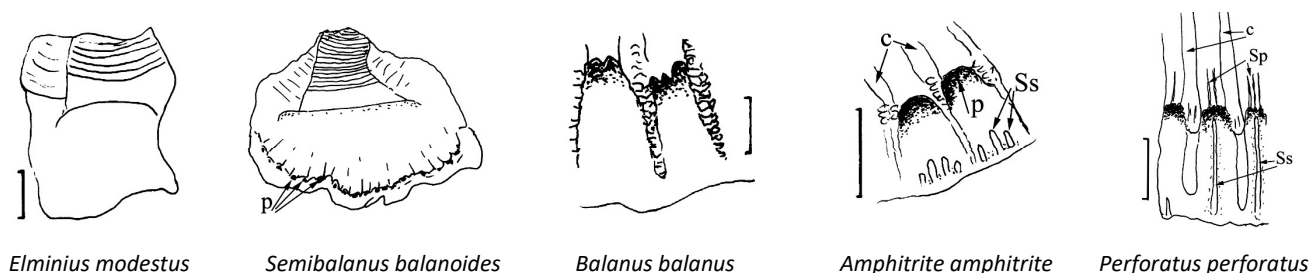
Le détail des ouvertures et des pores à la base des pièces de la muraille (fig. 9) est à considérer. La présence de septums primaires ou secondaires permet d'affiner la détermination.



Dessins des ouvertures des balanes ci-dessus



Structure des plaques de la muraille d'après SOUTHWARD [2008, fig. 6], repris de BASSINDALE (1966)



Exemples de pièces de la muraille en vue interne d'après GALE [2021] et SOUTHWARD [2008] (dessins Y. Gruet)
c : côte ; Sp : septum primaire ; Ss : septum secondaire ; p : pore (échelles 1 mm)

Fig. 9 - Éléments pour la détermination des balanes d'après la forme de l'ouverture et la structure des plaques de la muraille

4.3 Détermination des balanes d'après les pièces operculaires (fig. 10 à 12 ; fig. 18 à 20)

Même si SOUTHWARD [2008, p. 10] précisait que « *beaucoup d'espèces de balanes peuvent être identifiées par les seules plaques de la coquille* », il reste que la morphologie des terga et scuta constitue l'élément le plus sûr pour la détermination [DAVADIE, 1963 ; SOUTHWARD, 2008 ; GALE, 2021]. Les scuta de *Megabalanus dolfusii* sont abondants et nous les avons détaillés dans un article précédent [GRUET & PICHAUD, 2024].

5 - CLASSIFICATION ET ÉVOLUTION DES CRUSTACÉS CIRRIPEDES

La classification des Crustacés Cirripèdes a été modifiée depuis les travaux de DARWIN [1851, 1854] qui restent néanmoins la référence. Plus récemment les auteurs NEWMAN & ROSS [1976] et CHAN *et al.* [2021] traitent de l'évolution des balanes actuelles et fossiles selon différents schémas. Pour cette étude la classification donnée par SOUTHWARD [2008] est celle résumée dans le tableau 2.

Gisements	90	98 et 99	113	118
Altitudes	34 m	35 m	35 m	75 m
Nature du sédiment	Argile et sable mélangés avec des cailloux pluri-centimétriques	Sédiment calcaire et blocs de calcarénite	Sédiment calcaire et blocs de calcarénite	Sédiment calcaire et blocs de calcarénite
Puissance	4 m environ	2 m	3 à 4 m ?	1 m
Faciès	Faciès redonien	Savignéen	Savignéen	Savignéen
Datation	Tortonien à Zancéen	Serravalien à Zancéen	Miocène supérieur	Miocène moyen à supérieur
Nature du socle	Schiste métamorphique	Granite et filons de quartz	Granite	Granite
Morphologie du gisement	Dépression au sein du socle hercynien	Idem	Idem	Idem
Richesse en faune marine	Quelques coraux	Idem	Idem	Idem
	Quelques Bryozoaires	Nombreux Bryozoaires	Nombreux Bryozoaires	Nombreux Bryozoaires
	Brachiopodes : térébratules souvent entières	Quelques térébratules	Quelques térébratules	Quelques térébratules
	Crustacés : fragments	Fragments	Fragments	Fragments
	Mollusques nombreux	Quelques Bivalves Gastéropodes : moulages internes	Bivalves assez nombreux Moulages de Gastéropodes	Moulages de Gastéropodes
	Echinodermes : radioles	Oursins assez diversifiés	Oursins assez diversifiés	Oursins assez diversifiés
	Ostéichtyens Chondrichtyens : Peu de dents	Très nombreuses dents	Peu de dents	Assez nombreuses dents
	Rares restes de Mammifères marins	Belle faune de Mammifères marins	Rares Mammifères marins	Rares Mammifères marins

Tab. 4 - Quelques caractéristiques des sites inventoriés d'après Georges Pichaud (inédit)

La famille des Verrucidae avec le genre *Verruca* présente des balanes asymétriques. Les autres familles sont symétriques avec 4 plaques à la muraille (Elminiinae) ou 6 plaques. Les Chthamalidae et les Semibalaninae ont une base membraneuse qui ne fossilise pas ou peu. Les autres groupes ont des bases calcaires planes ou concaves et convexes chez les Acastinae. Les Chelonibiidae se fixent généralement sur des tortues. Les individus inventoriés sont tous symétriques, à base calcaire et avec 6 plaques latérales à la muraille (Balanidae Hexaméridés).

6 - RÉSULTATS SITE PAR SITE

Au préalable donnons quelques caractères des différents sites. Le tableau (tab. 4) a été réalisé en tenant compte à la fois des cartes géologiques de Clisson et de Montaigu [BAMBIER *et al.*, 1983 ; GODARD *et al.*, 2010], de l'étude sédimentologique de Cyril GAGNAISON [2017] portant sur le gisement n°98 et surtout à partir d'observations de terrain (Georges Pichaud). Les gisements de récoltes se situent à la même altitude d'environ 35 m NGF, sauf le site 118 qui est nettement plus haut, à 75 m.

6.1 Les balanes du site 90

a) *Megabalanus dolfusii* (de Alessandri, 1907) espèce disparue

Les scuta : pièces operculaires 90Cir2, 90Cir4 à Cir7, 90Cir20 à Cir27, 90Cir44 à Cir56, 90Cir60, 90Cir64 soit 28 scuta de *Megabalanus dolfusii* (de Alessandri, 1907). Les scuta (fig. 10) sont caracté-

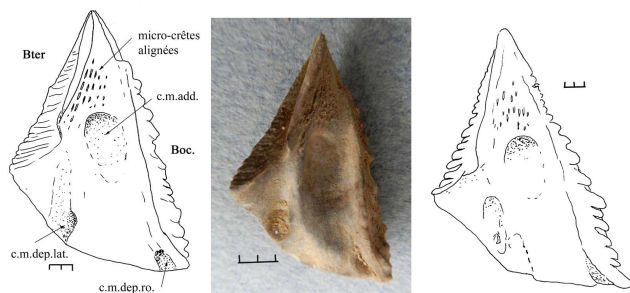


Fig. 10 – À gauche : dessin d'un scutum de *Megabalanus dolfusii* (90Cir4). Au centre photographie d'un scutum de *M. dolfusii* (90Cir4) et à droite dessin d'un scutum 90Cir21 (échelles 2 mm).

ristiques avec des micro-crêtes disposées entre l'apex et l'empreinte musculaire du muscle adducteur [Gruet & Pichaud, 2024].

Un seul grand tergum (90Cir43) a été trouvé. Son éperon est brisé. Du côté extérieur le sillon est fermé ou très étroit ; du côté interne des micro-rides s'étalent entre l'apex et le bord ventral (fig. 11). Ce détail n'avait pas été souligné par CARRIOL [1992] qui décrivait pour la première fois un tergum de *M. dolfusii*.

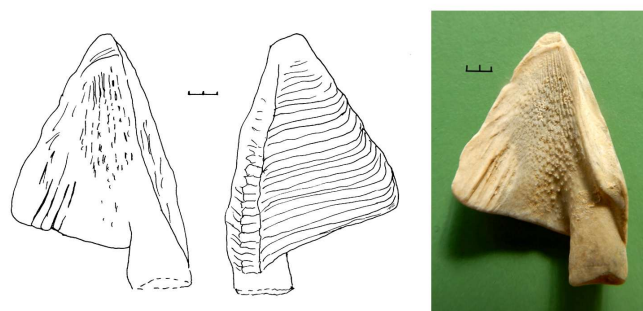


Fig. 11 – À gauche tergum en vue interne et externe (90Cir43). À droite photographie du même tergum en vue interne (échelle 2 mm).

Des scuta et terga (90Cir19a et Cir19b) ont été trouvés dans une petite balane coincée sous une grosse (fig. 12). Le sillon de ce petit tergum est peu profond mais ouvert ce qui pourrait être un caractère juvénile.

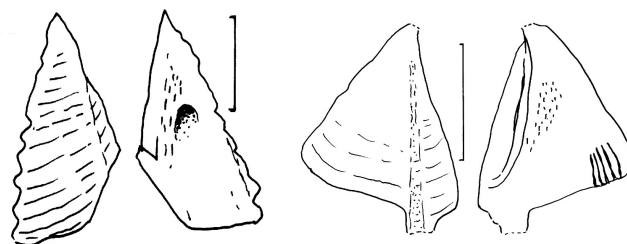


Fig. 12 – Scutum 90Cir19a (à gauche) et tergum 90Cir19b (à droite) d'une petite *Megabalanus dolfusii* (échelles 1 mm).

La morphologie externe et interne de la muraille a permis d'y ajouter environ 50 individus (tab. 6 et tab. 7). Cette espèce atteint des tailles moyennes ou importantes avec plus de la moitié entre 3 cm et 5 cm (fig. 13).

La longueur des *Megabalanus* a pu être mesurée directement ou calculée d'après les longueurs des scuta avec la fonction affine $y = 5277x + 0,5791$ ($r^2 = 0,9$) [Gruet & Pichaud, 2024].

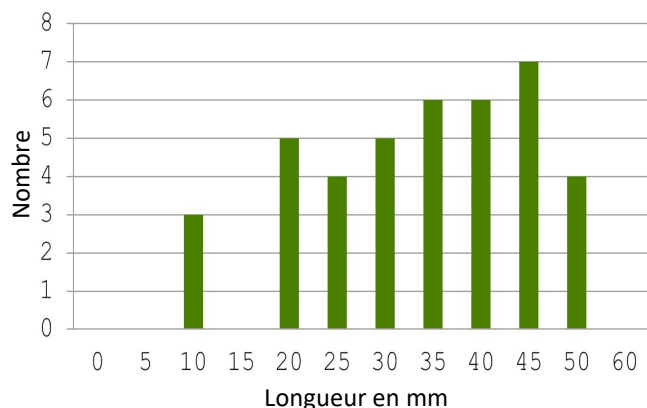


Fig. 13 – Histogramme de distribution de 42 longueurs des *Megabalanus dolfusii* mesurables du site 90.

Megabalanus dolfusii atteint des longueurs entre 2 cm et 5 cm. Le rapport H/L varie entre 0,6 et 1,2 pour 82 % des 39 individus mesurés, ce qui indique des balanes cylindriques (fig. 9 et tab. 3). Le rapport de la longueur de la balane L sur la longueur de l'ouverture o ($L/o = 1,32$; tab. 3) complète la donnée précédente et indique aussi une balane plus ou moins cylindrique. La forme de l'ouverture est donnée par les rapports Lo/lo (entre 1 et 1,5 pour 91 % des exemplaires).

Les caractéristiques de cette espèce se voient au fait qu'elle a une costulation externe typique (fig. 14), au fait que les côtes (ss) internes ne remontent pas jusqu'à la gaine (fig. 15). Par ailleurs les scuta, en vue interne montrent des micro-rides entre l'empreinte musculaire et l'apex [GRUET & PICHAUD, 2024].

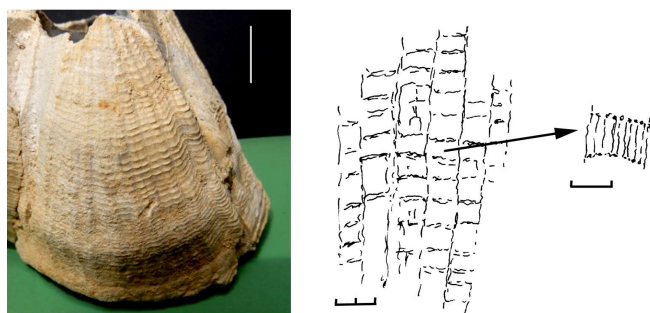


Fig. 14 – Photographie des côtes externes de *M. dolfusii* et dessins de côtes érodées des pièces de la muraille [GRUET & PICHAUD, 2024].

Une forte usure peut effacer ces reliefs de la muraille des scuta et compromettre la sureté de la détermination.

Autres caractères : la muraille extérieure est plissée et la base est perforée.

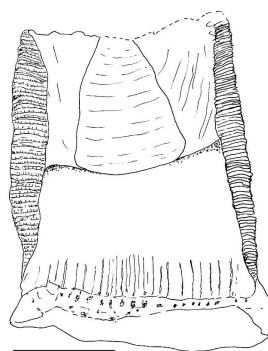


Fig. 15 – Pièce de la muraille de *M. dolfusii* 90Cir11a en vue interne [GRUET & PICHAUD, 2024]. (dessin et photographie Y. Gruet) (échelles : 1 cm).

b) *Concavus concavus* (Bronn, 1831)

En 1976, le groupe de *Balanus concavus* [NEWMAN & ROSS, 1976] est inventorié avec plus d'une quinzaine d'espèces ou sous-espèces. En 1982, NEWMAN réalise "A Review of Exant Taxa of the « Group of *Balanus concavus* » (Cirripedia, Thoracica) and a Proposal for Genus-Group Ranks." Dans ce sous-genre *Concavus* nov. Il sépare un sous-genre *Menesincella* nov., une *Concavus* (M.) *aquila*, une *Concavus* (M.) *regalis* et aussi un autre sous-genre *Arossia* avec *Concavus* (A.) *panamensis*, *Concavus* (A.) *panamensis panamensis*, *Concavus* (A.) *panamensis cyerdami*, *Concavus* (A.) *henrye*.

Enfin, plus récemment, le genre *Concavus* a été révisé par ZULLO [1992].

La balane 90Cir91 est une balane *Concavinae* du genre *Concavus* (fig. 16).

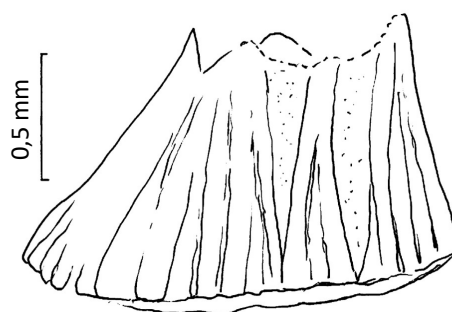


Fig. 16 – Balane 90Cir91 vue de profil.

D'autres pièces de la muraille comme 90Cir82 ont les caractères du genre *Concavus* avec leur forme conique et des bandes colorées blanches (fig. 17). La gaine est lisse. Les pièces de la muraille (90Cir71) pourraient appartenir à ce genre.

L'absence de pièces operculaires nous contraint à rester prudent et à ne pas donner de nom d'espèce.

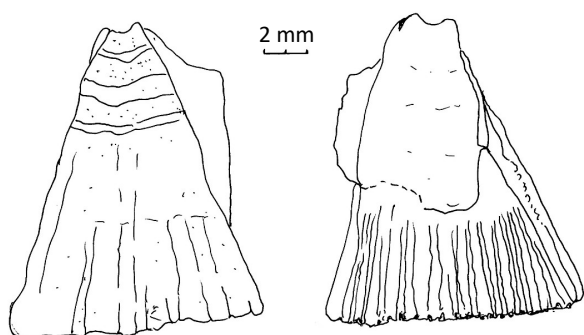


Fig. 17 – Pièces de la muraille de *Concavus* sp. (90Cir82)

Les scuta 90Cir7, 90Cir60, 90Cir92 et 90Cir93 appartiennent à *Concavus* d'après DAVADIE [1963] et DE ALESSANDRI [1906, 1907a, 1907b]. Les caractères du scutum 90Cir92 (fig. 18 et 19) sont bien ceux retenus par l'auteur pour *Concavus concavus* (Bronn, 1831) qui précise : « As restricted, this species is most readily recognized by its scutum whose exterior is coarsely nodose except for a narrow, smooth or lightly striate band along the occludent margin ».

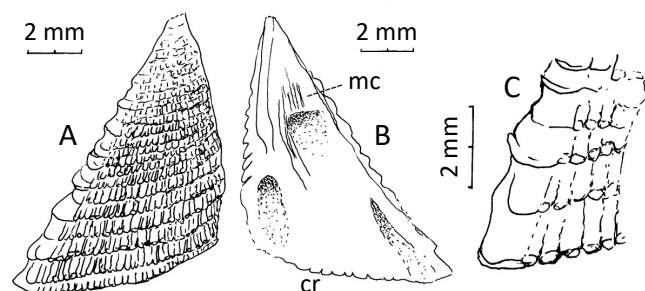


Fig. 18 – Dessins du scutum de *Concavus* (90Cir92) en vue externe à gauche (en A) et interne à droite (en B). En C détail du bord occlusif à sa partie postérieure. cr = crénulations ; mc = micro-crêtes.

Les scuta examinés ont des caractères de *Concavus concavus*, mais aussi de *C. sendaicus* telles qu'elles sont décrites par Carriol (1992). Ainsi, leur bord ventral est légèrement crénelé "cr" comme noté par Carriol (1992) chez *Concavus sendaicus* (fig. 18 en B). De plus nous remarquons la présence de petites crêtes "mc" au-dessus de l'empreinte du muscle adducteur (fig. 18 et 19).

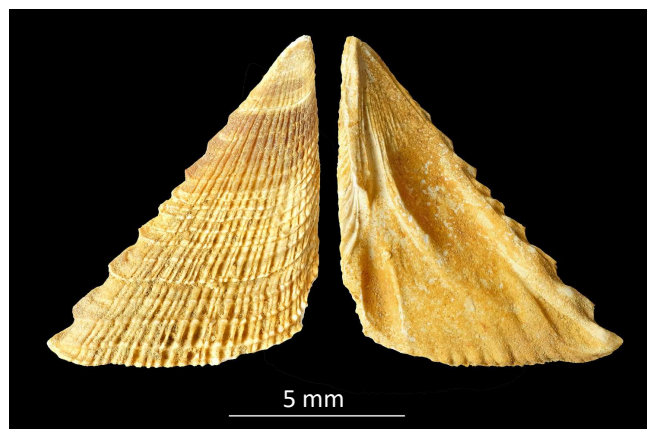


Fig. 19 – Scutum de *Concavus* 90Cir3 (Photo : M. Cougnon)

c) - *Balanus spongicola* Brown, 1844

Le scutum 90Cir79 est typique de la petite balane *Balanus spongicola* (fig. 20). Quelques pièces de la muraille sont probablement à rapporter à cette espèce et ont été comparées à des restes actuels (collection Y. Gruet de Cirripèdes actuels).

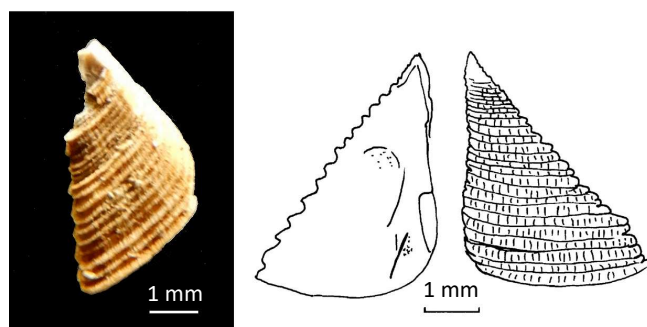


Fig. 20 – À gauche, scutum du site 90 (90Cir79). À droite scutum actuel de *Balanus spongicola*.

d) - *Semibalanus balanoides* (Linnaeus, 1767) ?

Cette espèce de balane pourrait être représentée par une petite pièce (H = 5 mm) de la muraille (90Cir65), extérieurement costulée à sa base (fig. 21). Cette muraille est aussi perforée. Mais, d'autres échantillons et des pièces operculaires seront nécessaires pour l'affirmer.

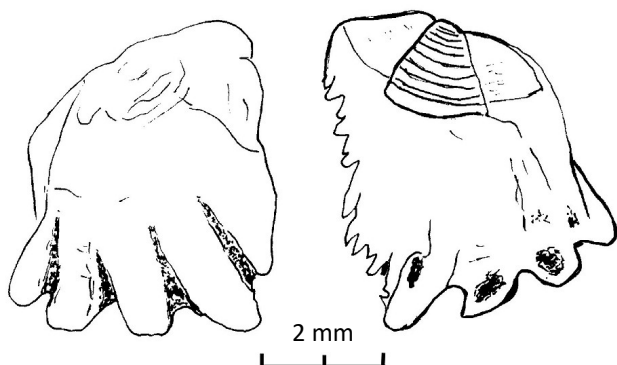


Fig. 21 – Pièce de la muraille 90Cir65 en vue interne et externe d'une balane proche de *Semibalanus balanoides*.

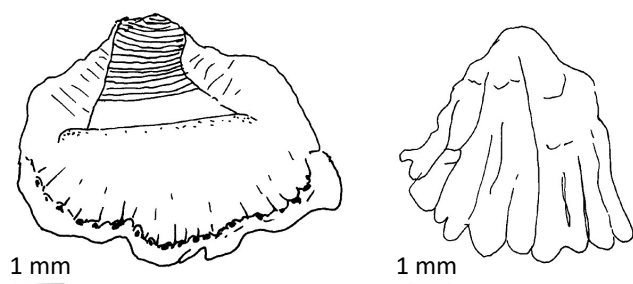


Fig. 22 – Pièces de la muraille de *Semibalanus balanoides* actuelle.

e) - Des balanes de la famille des *Actinobalanidae* et de la sous-famille des *Archaeobalaninae* *Actinobalanus* sp.

Une pièce de la muraille 90Cir86 (fig. 23) en vue externe et interne est conforme aux photographies de CARRIOL [1992, pl. 1]. Une autre pièce 90Cir11c y ressemble. ZULLO & PERREAULT [1989] présentent une « *Review of Actinobalanus moroni (Cirripedia, Archaeobalanidae), with the description of new miocene species from Florida and Belgium* ». En 2008, CARRIOL revient sur les *Actinobalanus* des faluns de Touraine où il pourrait y avoir *Actinobalanus bisulcatus* [DARWIN, 1854] et *Actinobalanus collinzi* [ZULLO & Perreault, 1989]. Il signale aussi *Paractinus moronii* sp. nov.

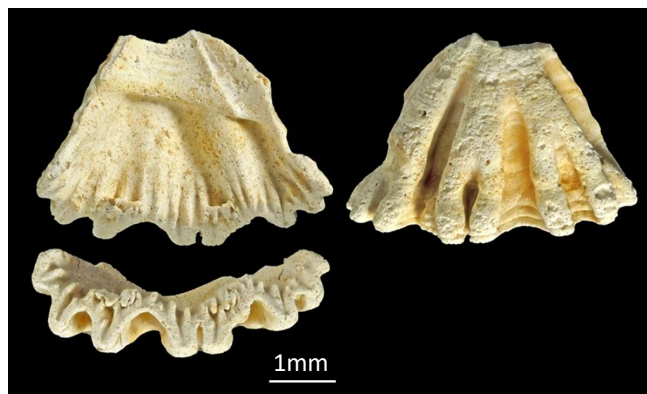


Fig. 23 – La pièce de la muraille (90Cir86) a des caractères d'*Actinobalanus* sp. [CARRIOL, 1992] (Photo : M. Cougnon).

Actinobalanus ou *Paractinobalanus* gen. Nov. [CARRIOL, 2008, p. 42]

Les échantillons 90Cir87 et 90Cir88 pourraient appartenir à ces genres de la sous-famille des *Archaeobalaninae*. Mais, l'absence de pièces operculaires et la forte usure due au temps passé dans l'eau, rendent quasi impossible la détermination.

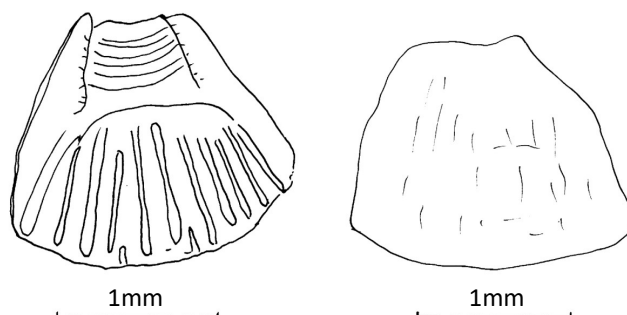


Fig. 24 – Pièce de la muraille 90Cir87 : rostre.

6.2 Les balanes du site 98

a) *Megabalanus dolfusii* (de Alessandri, 1907) ?

Les échantillons 98Cir8 et 98Cir9 sont des éléments de balanes très fragmentées et usées. Des restes de scuta montrent une forte usure et brisure. En vue externe ces scuta sont treillisés, ce qui pourrait indiquer qu'il s'agirait de *Megabalanus dolfusii*.

Le scutum 98Cir1 pourrait peut-être appartenir à *M. dolfusii*, mais il est très usé. Le tergum 98Cir11 (fig. 24) pourrait appartenir à *M. dolfusii*. L'usure a pu faire disparaître de micro-crêtes sur la face interne de ce tergum. Par ailleurs la gouttière tergale en vue externe est fermée. Il

pourrait s'agir de l'espèce *Megabalanus dolfusii* telle que nous l'avons redécrite [Gruet & Pichaud, 2024] à la suite de Carriol [1992] : le "tergum est pointu dépourvu de bec", son "sillon longitudinal est fermé sauf au niveau de l'éperon" et "les crêtes du muscle dépresseur sont bien marquées".

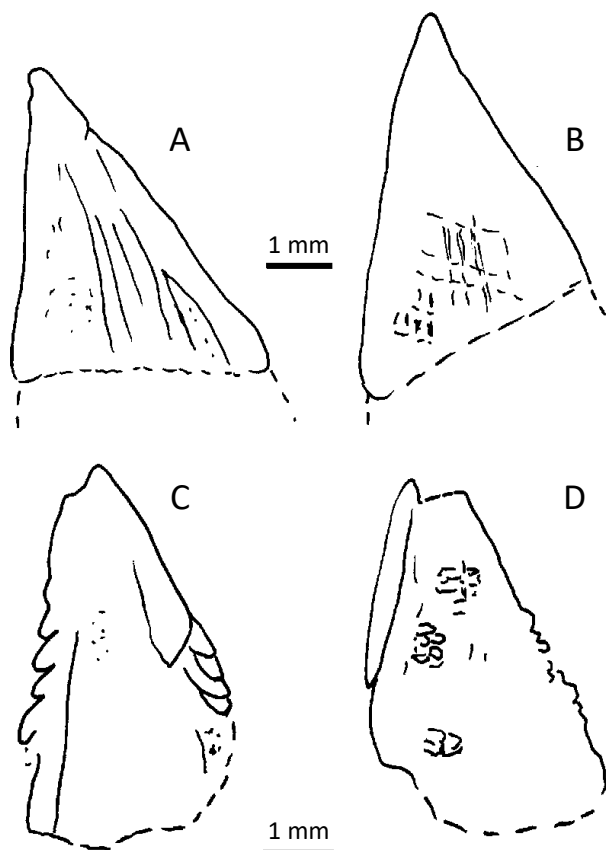


Fig. 25 – Morceaux de scuta 98Cir8 (A, B) et 98Cir9 (C, D).

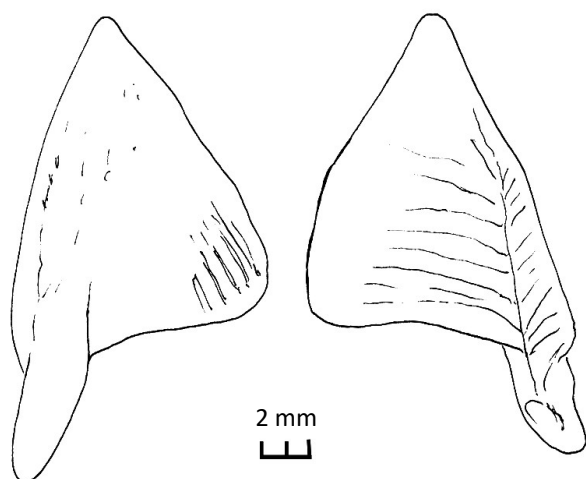


Fig. 26 – Le tergum 98Cir11 en vue externe a son canal fermé vers sa base.

b) - Balane sp., dans le petit bloc 98Cir2

Plusieurs balanes sont regroupées côte à côte. La morphologie de leur ouverture les distingue de celle des *M. dolfusii*. Mais, l'état d'usure des bords de l'ouverture pourrait être à l'origine de cette différence ? Ce bloc comprend 6 ouvertures de balanes, dont 4 mesurables et pour lesquelles la longueur calculée serait comprise entre 2 cm et 3 cm en utilisant la formule établie [Gruet & Pichaud, 2024].

6.3 Les balanes du site 99

Megabalanus dolfusii ?

Un scutum (99Cir1) très usé a les caractères morphologiques de *M. dolfusii* malheureusement sans les microcrêtes entre l'apex et l'empreinte musculaire.

6.4 Les balanes du site 113

Megabalanus dolfusii ?

Le scutum 113Cir1, bien que très usé, a les caractères morphologiques de *M. dolfusii*. Les microcrêtes entre l'apex et l'empreinte du muscle sont discernables avec un éclairage rasant.

6.5 Les balanes du site 118

a) - *Megabalanus dolfusii* ?

La balane 118Cir2 en a des caractères.

b) - *Concavus concavus* (Bronn, 1831).

Les balanes 118Cir1 et 118Cir4 (fig. 27). Ces balanes ont une base calcaire. Elles sont légèrement coniques. Leur base et les parois sont perforées [Davadie, 1963]. La muraille montre des côtes très irrégulières usées. A l'intérieur la gaine est striée, une costulation ne paraît que partiellement du fait de l'usure.

c) - *Megabalanus tintinnabulum* (Linné, 1758)

118Cir2 : s'agit-il de *Megabalanus tintinnabulum* ?

118Cir3 : quatre balanes forment un petit bloc (fig. 28 et tab. 5).

Quatre balanes colorées (a, b, c, d). Ces grosses balanes étaient souvent attribuées à l'es-

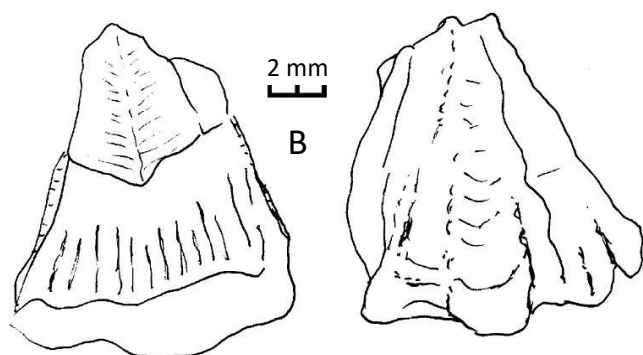
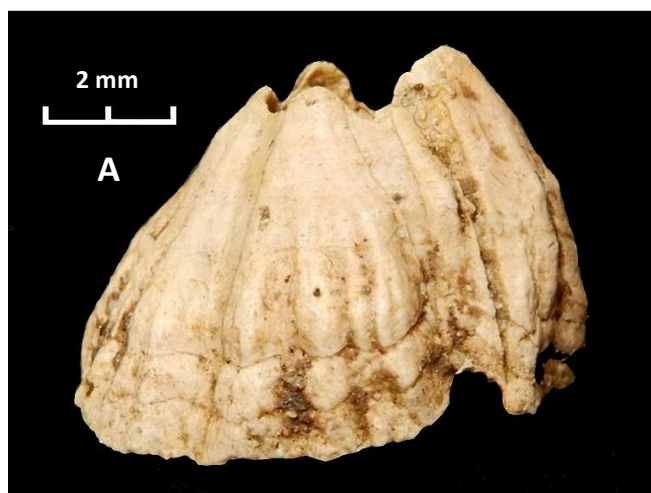


Fig. 27 – Balane 118Cir4 vue de profil (en A) ; pièce de la muraille (carène) en B.

pièce *Megabalanus tintinnabulum* (Linnaeus, 1758), par exemple par DAVADIE [1963]. Mais, les Balanomorphes ont été revues par NEWMAN & ROSS en 1976. Puis, en 1986, HENRY & McLAUGHLIN publient sur les espèces récentes de *Megabalanus* avec un développement spécial pour *Megabalanus tintinnabulum* (Linnaeus, 1758) sensu lato. Ces derniers auteurs établissent

	H	L	H/L	H/Lo	Lo/lo	ab/eb
118Cir3a	> 28	28	> 1	1,03	1,32	2,6
118Cir3b	> 41	25	1,64	1,04	1,17	3,5
118Cir3c	40	25	1,6	1,14	1,22	2,62
118Cir3d	30,5	31	> 0,98	x	xx	xx
moyenne						2,9
Écart-type						0,51

Tab. 5 – Quelques mesures en mm des quatre *Megabalanus* de l'échantillon 118Cir3

une clé dichotomique pour les espèces récentes de *Megabalanus*. Mais, cette clé est essentiellement basée sur l'examen détaillé des pièces operculaires. Il sera donc plus prudent actuellement de ne pas donner de nom d'espèce.

Nous avons pu avoir accès à des *Balanus tintinnabulum* actuelles au Muséum d'Histoire naturelle de Nantes, grâce à Eric Guiho que nous remercions. Les pièces operculaires (fig. 29) ont été dessinées et photographiées. Il faudra en trouver de semblables pour confirmer l'espèce fossile du site 118 (118Cir3).

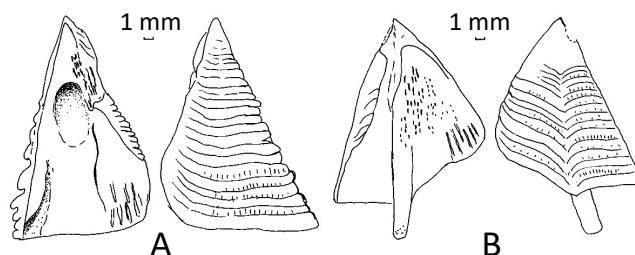


Fig. 29 – Dessin du scutum (A) et du tergum (B) de *Megabalanus tintinnabulum* d'un échantillon actuel du muséum d'histoire naturelle de Nantes (MHNN-Z-35345) aimablement confié par Éric Guiho responsable des collections (dessins Y. Gruet).

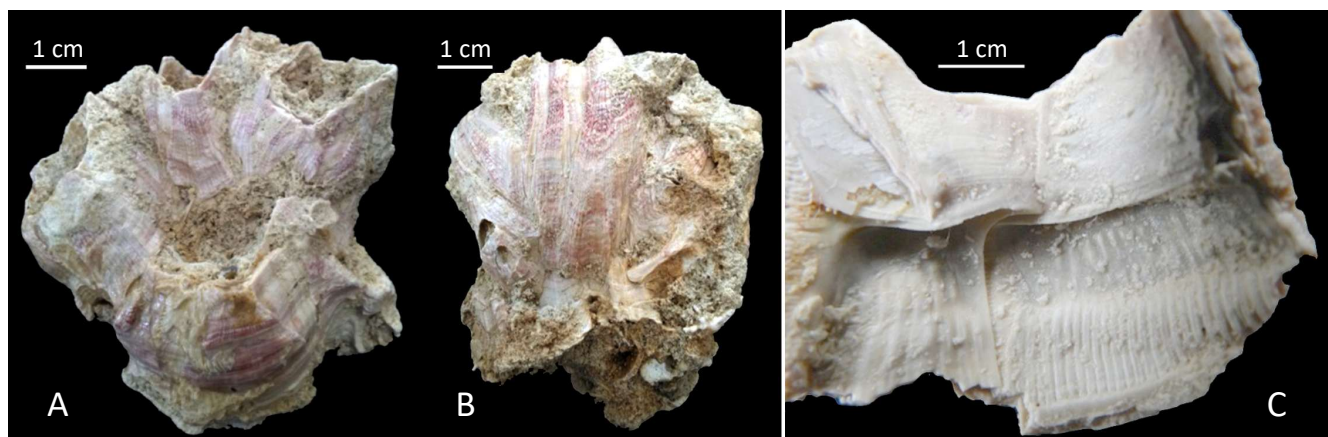


Fig. 28 – Balanes colorées *Megabalanus tintinnabulum* ? 118Cir3n en A et B.
Vue interne des parois d'une autre balane du groupe 118Cir3 en C. Remarquez les côtes sur la paroi interne.

7 - INVENTAIRE DES BALANES (CRUSTACÉS CIRRIPÈDES) DE LA COLLECTION G. PICHAUD

L'inventaire arrêté à la date d'avril 2025 va être présenté succinctement après examen, photographie et éventuellement dessin du matériel. Un numéro d'inventaire a été retenu selon les modalités suivantes : le numéro du site suivi de l'abréviation du groupe zoologique (Cir pour Cirripède) et d'un chiffre débutant à 1. Par exemple 90Cir1 : 2 balanes imbriquées. Pour séparer les deux balanes l'une sera appelée a et l'autre b. Toutes les balanes sont sans leurs pièces operculaires, sauf indication contraire.

La détermination des espèces a été faite pour les grosses balanes qui sont des *Megabalanus dolfusii* d'après la plupart des scuta. D'autres *Megabalanus* sont dites de type Dc d'après la présence de côtes typiques des gros individus *M. dolfusii*. Une autre espèce de balane a été déterminée d'après un petit scutum, c'est *Balanus spongicola* qui vit actuellement dans des éponges sur la côte atlantique du golfe de Gascogne [GRUET *et al.*, 2023]. Pour d'autres enfin il restera à les examiner de plus près, à désolidariser les plaques de la muraille. Pour l'instant nous les nommons "Voir". Les indéterminables sont nommées indét.

N° d'inventaire		Balane	remarques	dessin	photo	espèce
90	Cir1	balanes	2 balanes imbriquées			<i>M. dolfusii</i>
90	Cir 2	Scutum 1	entier	dessin	photo	<i>M. dolfusii</i>
90	Cir 3	balane	3 petites, sur Pectinidé	dessin	photo	Voir
90	Cir4	Scutum 2	Grand, complet, bon état	dessin	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir5	Scutum 3	Moyen, sommet cassé	dessin	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir6	Scutum 4	Petit, sommet cassé	dessin	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir7	Scutum 5	Petit, entier	dessin	photo	<i>Concavus concavus</i>
90	Cir8	balane		dessin	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir9	balane		schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir10	balane		schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
90	Cir11	balane	Groupe de 4 grosses balanes	schéma	photo	2 <i>M. dolfusii</i> 2 voir
	Cir12	balane	Groupe de 3 balanes sur Cir11	schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir13	balane	Groupe de 6 balanes	schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
90	Cir14	balane	Groupe de 6 balanes	schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir15	balane	Groupe de 10 balanes	schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
90	Cir16	balane	Groupe de 4 balanes	schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir17	balane	Groupe de 2 balanes	schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir18	balane		schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir19	balane	Petites balanes	schéma	photo	Voir 3 <i>dolfusii</i> 1 <i>Concavus</i>
	Cir20	Scutum 6		dessin	photo	<i>M. dolfusii</i>
90	Cir21	Scutum 7		dessin	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir22	Scutum 8	Cassé en partie	dessin	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir23	Scutum 9		dessin	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir24	Scutum 10		dessin	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir25	Scutum 11		dessin	photo	<i>M. dolfusii</i>

N° d'inventaire		Balane	remarques	dessin	photo	espèce
90	Cir26	Scutum 12		dessin	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir27	Scutum 13	cassé	dessin	photo	M. dolfusii.
	Cir28	balane	Groupe de 3 balanes usées, sur Pectinidé	schéma	photo	voir
	Cir29	balane		schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir30	balane	1 balane sur coquille	schéma	photo	Indet.
	Cir31	balane	Taille moyenne	schéma	photo	<i>Concavus</i>
	Cir32	balane	Petite balane	schéma	photo	<i>Concavus</i>
90	Cir33	balane	Groupe de 4 balanes	schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir34	balane	Petite balane ; très usée	schéma	photo	Indét.
	Cir35	balane	A et b	schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir36	balane	Grosse balane démontée	schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir37	balane	Pièce de la muraille	schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir38	balane	Pièce de la muraille	schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
90	Cir39	balane		schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir40	balane	2 balanes	schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir41	balane	1 balane	schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir42	balane	Groupe de 2 balanes	schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
90	Cir43	Tergum 1		schéma	photo	Voir <i>dolfusii</i>
	Cir44	Scutum 14	Jeune <i>dolfusii</i>	schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir45	Scutum 15		schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir46	Scutum 16		schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir47	Scutum 17		schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir48	Scutum 18		schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir49	Scutum 19		schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir50	Scutum 20		schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir51	Scutum 21		schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir52	Scutum 22		schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir53	Scutum 23		schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir54	Scutum 24		schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir55	Scutum 25		schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir56	Scutum 26		schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir57	balane	Petite sur valve de <i>Chlamys</i>	schéma	photo	<i>Concavus</i> ?
	Cir58	balane	Petite balane (L de 9,7 mm)	schéma	photo	<i>Concavus</i> ?
	Cir59	balane	Petite balane (L= 8,3 mm), sur <i>Chlamys</i>	schéma	photo	<i>Concavus</i> ?
	Cir60	Scutum 27	Petit scutum cassé en deux	schéma	photo	<i>Concavus concavus</i>
	Cir61	balane	Moyenne L de 41 mm de long	schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir62	balane	3 morceaux indéterminables	schéma	photo	Indéterminable.

N° d'inventaire		Balane	remarques	dessin	photo	espèce
90	Cir63	balane a	Groupe de 10 balanes	schéma	photos	<i>M. dolfusii</i>
		Balane b				<i>M. dolfusii</i>
		Balane c				<i>M. dolfusii</i>
		Balane d				<i>M. dolfusii</i>
		Balane e				<i>M. dolfusii</i>
		Balane f				<i>M. dolfusii</i>
		Base g				<i>M. dolfusii</i>
		Base h				<i>M. dolfusii</i>
		Base i				<i>M. dolfusii</i>
		Base j				<i>M. dolfusii</i>
90	Cir64	scutum 28		schéma	photo	<i>M. dolfusii</i>
90	Cir65	muraille	Sachet 1- Nouvelle cf Carriol	schéma	photo	<i>Semibalanus</i> ?
	Cir66	tergum 2	Sachet 1- Très usé	schéma	photo	Indét.
	Cir67	muraille	Sachet 1	schéma	photo	voir
	Cir68	muraille	Sachet 1	schéma	photo	voir
	Cir69	muraille	Sachet 1	schéma	photo	<i>Concavus</i>
	Cir70	morceaux	Sachet 1- 3 morceaux indéterminables	schéma	---	Indét.
90	Cir71	muraille	Sachet 2	schéma	photo	<i>Concavus</i> ??
	Cir72	muraille	Sachet 2	schéma	photo	voir
	Cir73	muraille	Sachet 2	schéma	photo	voir
	Cir74	muraille	Sachet 2	schéma	photo	Voir
	Cir75	muraille	Sachet 2	schéma	photo	voir
	Cir76	balane	Sachet 2- 3 morceaux indéterminables	---	---	Indét.
	Cir77	muraille		schéma	photo	Voir
	Cir78	muraille		schéma	photo	voir
90	Cir79	scutum 29	Sachet 3, Petit, cassé	schéma	photo	<i>B. spongicola</i>
	Cir80	muraille	Sachet 3	schéma	photo	voir
	Cir81	morceaux	Sachet 3, 3 morceaux ind.	---	---	indéterminés
90	Cir82	muraille		schéma	photo	Voir <i>Concavus</i>
	Cir83	muraille		schéma	photo	Voir <i>spongicola</i>
	Cir84	muraille		schéma	photo	voir
	Cir85	morceau	1 gros morceau, <i>M. dollfusi</i>	---	photo	Type Dc
90	Cir86	MC1		schéma	Photo	Actinobalaninae ?
90	Cir87	MC2		schéma	Photo	Actinobalaninae ?
90	Cir88	MC3		schéma	Photo	Actinobalaninae ?
90	Cir89	MC4		schéma	Photo	Actinobalaninae ?
90	Cir90	MC5				Actinobalaninae ?
90	Cir91	balane				<i>Concavus</i>
90	Cir92	scutum		dessin	photo	<i>Concavus concavus</i>

N° d'inventaire	Balane	remarques	dessin	photo	espèce
90	Cir93	scutum	dessin	photo	<i>Concavus concavus</i>
90	Cir94	muraille	4 balanes, 2 bases		<i>Concavus ?</i>
90	Cir95	scutum			<i>M. dolfusii</i>
90	Cir96	balane	2 balanes sur galets		<i>M. dolfusii</i>
90	Cir97		2 balanes		<i>M. dolfusii</i>
90	Cir98		5 balanes		2 <i>M. dolfusii</i> 3 <i>Concavus ?</i>
90	Cir99		6 scutums		<i>M. dolfusii</i>
90	Cir100		1 tergum cassé		<i>M. dolfusii ?</i>
90	Cir101		11 scuta		<i>M. dolfusii</i>

Tab. 6 - Inventaire des restes de Cirripèdes du site 90 (collection Pichaud)

N° d'inventaire		balane	Remarques	dessin	photo	espèce
98	Cir1	scutum		dessin	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir2	6 balanes	mauvais état	schéma		Voir
98	Cir3	m. scutum	mauvais état			indéterminable
98	Cir4	m. scutum	mauvais état			indéterminable
98	Cir5	morceau	mauvais état			indéterminable
98	Cir6	morceau	mauvais état			indéterminable
98	Cir7	morceau	mauvais état			indéterminable
98	Cir8	m. scutum	mauvais état	dessin		indéterminable
98	Cir9	m. scutum	mauvais état	dessin		indéterminable
98	Cir10	3 balanes a, b et c		schéma		<i>M. dolfusii</i>
98	Cir11	tergum	bon état	dessin	photo	Voir <i>M. dolfusii</i>
99	Cir1	scutum usé		dessin	Photo	<i>M. dolfusii</i>
113	Cir1	scutum		dessin	photo	<i>M. dolfusii</i>
	Cir2	Base plus ??		schéma		indéterminable
118	Cir1	2 balanes	accolées	schéma		<i>Concavus ?</i>
118	Cir2	P. Champain			photo	<i>M. dolfusii</i>
118	Cir3	colorées		schéma	photo	<i>Megabalanus tintinnabulum</i>
118	Cir4			dessin	photo	Jeune <i>M. tintinnabulum</i> ??

Tab. 7 - Les stations à balanes autres que le site 90 : morceaux de balanes et scutums des stations 98, 99, 113 et 118

8 - CONCLUSIONS ET DISCUSSION

Les Cirripèdes Thoraciques évoluent à partir du Jurassique inférieur, mais les Balanomorphes seulement à la fin du Crétacé et surtout au Paléogène et Néogène [CHAN *et al.*, 2021]. Au Crétacé supérieur, JAGT & COLLINS [1989] signalent des Cirripèdes peu évolués des Scalpellidés et des Verrucidés. Les Cirripèdes de la collection Georges Pichaud appartiennent en grande majorité au sous-ordre des Balanomorpha (fig. 7) avec plusieurs espèces encore actuelles.

Nous nous heurtons à plusieurs difficultés. D'abord l'état d'usure des échantillons peut en modifier la morphologie. Il est la conséquence de l'action de la mer sur des pièces souvent échouées. Le temps écoulé avec l'action de l'eau et de l'air agit sur la dégradation. Enfin, le petit nombre d'individus disponibles constitue un frein à une analyse statistique.

Pour les déterminer, la morphologie générale d'individus isolés vus de profil et vus de dessus est examinée. Lorsque cela est possible les échantillons fossiles sont comparés aux formes

actuelles. Le manque de données chiffrées limite cette première analyse. Puis, avec des pièces isolées de la muraille, nous constatons la présence (ou absence) de perforations, la présence (ou absence) de septums secondaires, etc. [GALE, 2021]. Les ouvrages de DAVADIE [1963], de RELINI [1980], de SOUTHWARD [2008] et les travaux de CARRIOL nous amènent en général au genre et à l'espèce lorsqu'il y a des pièces operculaires. Récemment GALE [2021] fait la liste d'une série de 24 caractères utilisés dans l'analyse cladistique des balanomorphes. Il en résulte une clé qui peut être appliquée à certains genres ou espèces de balanes des faluns.

Cet inventaire des tests de Cirripèdes de la collection G. Pichaud a été l'occasion de revoir en détail plus de 111 balanes ou morceaux de balanes parmi lesquels des scuta et de rares terga (tableaux 7 et 8). Il en est résulté plusieurs remarques.

a - Cet inventaire est l'occasion de rectifier des erreurs commises dans notre article GRUET & PICHARD [2024]. Nous y avons signalé, par erreur, des balanes comme pouvant être "de jeunes *Megabalanus*". En fait il s'agit de *Concavus*. De même le scutum figuré [GRUET & PICHARD 2024, 90Cir7, fig. 6 et fig. 7] appartient à un *Concavus*.

b - Toutes ces espèces de balanes sont connues de la région nord vendéenne [CARRIOL, 1992] à l'exception de *Megabalanus tintinnabulum* et de *Semibalanus balanoides*.

Comme l'a montré CARRIOL [1996], les Cirripèdes sont des marqueurs paléobiologiques. La présence possible d'une pièce de la muraille de *Semibalanus balanoides* dans le site 90 indiquerait un "climat marin" tempéré et une faune d'estran. Mais, il faudrait le confirmer avec des éléments plus nombreux. Les autres balanes vivaient en "eaux assez chaudes" [CARRIOL, 1996].

c - Ces Crustacés, les balanes, filtrent l'eau pour se nourrir. Elles émettent des larves qui transportées par les courants se fixeront sur un substrat dur.

Dans le site 90 il a été trouvé des *Megabalanus* fixées sur un conglomérat qui pourrait être

interstratifié ou simplement faire partie par place du substrat rocheux local, comme le décrivent NOMURA & HARUYOSHI [2008]. Cela pourrait être aussi l'indice d'un net courant de fond. D'autres balanes se sont fixées sur des valves de Pectinidés (*Chlamys* notamment), là encore indiquant un léger courant.

d - Les espèces rencontrées et leur écologie

Les différentes espèces sont de milieux rocheux. La plupart sont proches des balanes épifaune des coquilles d'huîtres, substrats rocheux [PLAZIAT & CAVELIER, 1973]. Certaines sont particulières par leur association à d'autres organismes.

La balane *Megabalanus dolfusii*

Cette grosse balane est connue dans la région de Montaigu (Vendée) depuis longtemps par la collection de Gustave F. Dollfus (1907) et décrite par DE ALESSANDRI [1906 et 1907]. Déposées au muséum de Nantes, les spécimens ont rejoint la collection Louis Bureau. Nous avons récemment ajouté à leur description le caractère constant des scuta à savoir la présence de micro-crêtes en vue interne entre l'apex du scutum et l'empreinte du muscle adducteur [GRUET & PICHARD, 2024]. Les terga montrent aussi des micro-crêtes en vue interne entre l'apex et le muscle adducteur (fig. 10 et fig. 11). Cette espèce de balane "semble endémique du Nord-Ouest de la France" [CARRIOL, 1992].

La balane *Balanus spongicola*

Cette espèce est signalée par CARRIOL en Vendée [Carriol, 1992], en Touraine [DE ALESSANDRI, 1906-1907] et en 1996 par CARRIOL dans un sondage à Marchésieux (50289 Manche) en même temps que *B. perforatus* (*Perforatus perforatus* actuelle) et *Megabalanus dolfusii*.

La petite balane *Semibalanus balanoides* pourrait peut-être être présente sur le site 90. Elle est absente en Algérie [DAVADIE-SUAUDAU, 1952] et en Italie. Elle est rarement signalée si ce n'est dans le Pliocène de Portland en Angleterre [DAVADIE, 1963, p. 70]. Cette présence devra être confirmée. Surtout, cette balane ne pourrait-elle

pas provenir de sédiments pliocènes ?

Actuellement, certaines espèces nordiques comme *Semibalanus balanoides* ou *Balanus crenatus* tendent à disparaître des côtes méridionales du Massif armoricain. Le net recul vers le nord de ces deux espèces est avéré par nos observations sur la côte vendéenne depuis 1977 [GRUET, 1977 ; Gruet inédit].

Les balanes du groupe *Concavus* [NEWMAN, 1982]

Les *Concavus* rencontrées et déterminables appartiennent à l'espèce *Concavus concavus* en remarquant un caractère de *Concavus sendaicus* tel que cette espèce a été décrite par CARRIOL [1992]. Actuellement les *Concavus* du Pacifique vivent dans des eaux chaudes tropicales [NEWMAN, 1982]. Les implications biogéographiques de la présence (ou absence) de certaines espèces de balanes sont importantes.

La balane colorée *Megabalanus (Balanus) tintinnabulum*.

Sa présence effective sera à confirmer avec des pièces operculaires dont nous avons pu faire un dessin et des photographies à partir d'échantillons actuels (19^e siècle) de la Collection Caillaud du muséum d'histoire naturelle de Nantes. Cette espèce n'est présente que dans le site 118 qui est particulier par son altitude de 75 m NGF au lieu de 35 m NGF pour les autres sites et pour sa moindre fréquentation par les chercheurs de fossiles. Actuellement, cette balane d'eau chaude, est considérée comme "autochtone" en Europe jusqu'aux Pays-Bas [BUIZER, 1980].

L'inventaire des balanes des sites 90, 98, 99, 113 et 118 résulte du cumul de données disparates, notamment par les méthodes d'échantillonnage qui diffèrent. Une analyse statistique n'est donc pas possible. Le gros Cirripède *Megabalanus dolfusii* représente plus de 80 % des restes de balanes collectés.

Suite à la parution de cet article, la totalité du matériel fossile ainsi que l'ensemble du travail d'étude seront légués au muséum d'histoire naturelle de Nantes.

REMERCIEMENTS

À Éric Guiho (biologiste) qui nous a laissé accéder aux balanes de la collection Caillaud du muséum d'histoire naturelle de Nantes, ainsi qu'à Denis Demarque, géologue, qui nous a permis de voir des balanes de la collection Bureau du même muséum. Madame Aude Picard de la Bibliothèque scientifique du muséum d'histoire naturelle de Nantes nous a obtenu des articles sur les balanes. Aurélia Borvon a relu le texte. Nous les remercions.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALCAYDE G., BROSE R., LORENZ C., LORENZ J. & RASPLUS L., 1990. – *Val de Loire : Anjou, Touraine, Orléanais, Berry*. Collection "Guides géologiques régionaux". 2^e édition, Masson, Paris, 199 p. ISBN 222581659X.
- ALESSANDRI (DE) G., 1906. – Observationi sopra alcuni Cirripedia fossili della Francia. *Atti. Soc. ital. Sci. nat.*, **45** : 251-291, 1 pl.
- ALESSANDRI (DE) G., 1907a. – Observations sur les Cirripèdes fossiles de la France. *Feuille des jeunes naturalistes*, 4^e série, 37^e année, **441** : 169-176.
- ALESSANDRI (DE) G., 1907b. – Observations sur les Cirripèdes fossiles de la France. *Feuille des jeunes naturalistes*, 4^e série, 37^e année, **442** : 193-197.
- ALESSANDRI (DE) G., 1907-1908. – Les formes diverses de la vie dans les Faluns de la Touraine. Cirripèdes Fossiles des Faluns de Touraine. Collection de la Comtesse F. Lecointre. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, 38^e année, **455** : 218-221, 2 pl.
- BAMBIER A., FLAGEOLET J.-C., FORESTIER F.-H. & VIAUD J.-M., 1983. – *Notice explicative de la feuille de Clisson au 1/50 000* ; BRGM, service géologique national, Orléans, 38 p.
- BASSINDALE R., 1966. – *British Barnacles*. The Linnean Society of London Synopses of the British Fauna, 14. London : Linnean Society.
- BOUTON P., ROY C. & VIAUD J.-M., 2020. – *Curiosités géologiques des plaines et bocages de Vendée*. BRGM éditions, 120 p.

- BUIZER D.A.G., 1980. – *Balanus tintinnabulum* (Linnaeus, 1758) autochthonous in the Netherlands, with notes on size and growth rate of other operculate barnacles (Cirripedia, Balanomorphia). *Bulletin Zoologisch Museum, Universiteit van Amsterdam*, **7**(15) : 149-154.
- CAILLAUD F., 1865. – *Catalogue des Radiaires, des Annélides, des Cirrhipèdes et des Mollusques marins, terrestres et fluviatiles recueillis dans le département de la Loire-Inférieure*. Imprimerie Mellinet, Nantes, 323 p.
- CARRIOL R.-P., 1992. – Balanoidea du Néogène en Vendée (France). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, 4^e série, **14**(2) : 141-155.
- CARRIOL R.-P., 1996. – Les Cirripèdes du nord-ouest de la France : marqueurs paléobiologiques du Néogène du domaine atlantique. *Géologie de la France*, **3** : 56-59.
- CARRIOL R.-P., 2005. – Re-examination and new species of Cirripedes (Thoracica, Tetraclitidae, and Balanidae) from the Middle Miocene of the faluns of Touraine (France). *Annales de Paléontologie*, **91**(1) : 117-126.
- CARRIOL R.-P. & CAHUZAC B., 2001. – Concavinae (Cirripedia, Thoracica) from the Lower and Middle Miocene of the Aquitaine Basin (France), with the description of a new genus and a new species. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, **2001**(3) : 157-167.
- CARRIOL R.-P., 2008. – New genus and new species of Cirripedia (Chthamalidae, Tetraclitidae, Archaeobalanidae and Balanidae) from the Middle Miocene of the faluns of Touraine (France). *Zootaxa* **1675** : 31-48.
- CARRIOL R.-P., CAHUZAC B., & LESPORT J.-F., 2011. – New species of *Acasta* and *Balanus* (Balanoidea : Acastinae, Balaninae) from the Early Miocene (Burdigalian) of the Aquitaine Basin, France. *Zootaxa* **3109** : 60-68.
- Chan Benny K.K., Dreyer N., Gale Andy S., Glenner H., Ewers-Saucedo C., Perez-Losada M., Kolbasov G.A., Crandall K. A. & Høeg J.T., 2021. – The evolutionary diversity of barnacles, with an updated classification of fossil and living forms. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **193** : 789-846, 11 figures. DOI: 10.1093/zoolinnean/zlaa160.
- CHAVANON S., MARTIN M. & SAUBADE A.-M., 1977. – *But et méthode en Paléoécologie. Le falun de Pont-Pourquey, Saucats (Gironde)*. CNDP, CRDP de Bordeaux 156 p.
- DARWIN C.R., 1851 (=1852). – *A Monograph of the sub-class Cirripedia, with figures of all species. The Lepadidae, or, pedunculated cirripedes*. Vol. 1, London, The Ray Society. (John van Wyhe ed., 2002. *The complete Work of Charles Darwin Online*, <https://darwin-online.org.uk/>).
- DARWIN C.R., 1854. – *A Monograph on the sub-class Cirripedia. The Balanidae, (or sessile cirripedes) ; the Verrucidae*. Vol. 2, London, The Ray Society, 684 p., 30 pl. (John van Wyhe ed., 2002. *The complete Work of Charles Darwin Online*, <https://darwin-online.org.uk/>).
- DAVADIE-SUAUDAU C., 1952. – Contribution à l'étude des Balanidés Tertiaires de l'Algérie. *Bull. Service de la Carte Géologique de l'Algérie*, **14** : 110 p.
- DAVADIE C., 1963. – *Systématique et structure des balanes fossiles d'Europe et d'Afrique*. Éditions du CNRS, Paris, 146 p., 55 pl.
- DRÈVÈS L. 2001. – Effets climatiques sur les écosystèmes marins. Exemple du recrutement des Crustacés Cirripèdes sur la côte ouest du Cotentin. *Hydroécol. Appl.* **13**(1) : 101-112.
- DURAND S. & LARDEUX H. (coordonnateurs), 1985. – *Guides géologiques régionaux : Bretagne* (2^e éd.). Éditions Masson, Paris, 209 p.
- FORESTIER F.-H., LASNIER B., BURG J.-P., FLAGEOLLET J.-C. & J.-M. VIAUD, 1982. – *Carte géologique de la France au 1/50 000. Clisson (509), feuille n°1324*. Éditions du BRGM, Orléans.
- FOUCAULT A., RAOULT J.-F., CECCA F. & PLATEVOET B. 2014. – *Dictionnaire de Géologie*. 8^e édition. Éditions Dunod, Paris, 396 p.
- GABILLY J., BRILLANCEAU A., CARIOU E., DUCLOUX J., DUPUIS J., HANTZPERGUE P., MOREAU P., SANTALLIER P. & TERS M., 1978. – *Guides géologiques régionaux : Poitou, Vendée, Charentes*. Éditions Masson, Paris, 200 p.
- GAGNAISON C., PICHAUD G., GELOT V., ROUSSELOT N., VANHERSECKE A., BITAULT H., GUEMARD-LE CORRE M. & GAGNAISON J.-C., 2017. – Contexte géologique du site paléontologique de l'Angibert (Saint-Hilaire-de-Clisson, France). *Symbioses*, nouvelle série **35-36** : 61-63.

- GALE A.S., 2021. – Acorn barnacles (Crustacea, Thoracica, Balanomorphia) from the Eocene and Oligocene of the isle of Wight and Hampshire (United Kingdom) and Manche, northern France. *Acta Geologica Polonica*, **71**(2) : 153-174.
- GODARD G., BOUTON P. & PONCET D., 2010. – *Notice explicative de la feuille de Montaigu au 1/50 000* ; avec la collaboration de Guerrot C., Roy C., Thiéblemont D. & Chèvremont P. BRGM, service géologique national, Orléans, 171 p.
- GRUET Y., 1977. – Peuplements de la côte rocheuse de Sion-sur-l'Océan (Vendée) et faune associée aux récifs d'hermelles (*Sabellaria alveolata* (Linné), Annélide Polychète). *Bull. Ecol.*, **8**(1) : 37-55.
- GRUET Y., VIMPÈRE J. & J.M. VIAUD, 2013. – Étude de la faune marine des hauts fonds de Rochebonne au large de la Vendée à partir de blocs de roche ramenés par des chalutiers. *Le Naturaliste Vendéen*, **11** : 95-124.
- GRUET Y. & PICHAUD G., 2024. – Le Crustacé Cirripède *Megabalanus dohrnii* (de Alessandri, 1907) des faluns de la collection Georges Pichaud. *Bulletin de la Soc. Sci. nat. Ouest France*, **46**(3-4) : 120-141.
- GRUET Y., DUPONT C. & VIMPÈRE J., 2023. – Les espèces de balanes (Crustacés Cirripèdes Thoraciques Sessiles) des estrans de la Manche et de l'Atlantique français. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France* (NS), **45** (3-4) : 81-124.
- GRUVEL A., 1905. – *Monographie des Cirrhipèdes ou Thécostracés*. Masson et Cie éditeurs, Paris, 472 p. et 427 fig. (réédité en 1965).
- HAQ B.U., HARDENBOL J. & VAIL P., 1988. – Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level change. *SEPM Special Publication* **42** : 71-107.
- HENRY DORA P. & MCLAUGHLIN PATSY A., 1986. – *The recent species of Megabalanus (Cirripedia: Balanomorphia) with special emphasis on Balanus tintinnabulum (Linnaeus) sensu lato*. Zoologische Verhandelingen, Leiden, 69 p.
- JAGT J.W.M. & COLLINS J.S.H., 1989. Upper Cretaceous cirripedes from N.E. Belgium. *Proc. Geol. Ass.*, **100** (2) : 183-192.
- LAHONDÈRE D., CHÈVREMONT P., BÉCHENNEC F., BOUTON P., GODARD G. & STUSSI J.-M., 2009. – *Notice explicative de la feuille Palluau au 1/50 000*. BRGM éditions, Orléans, 173 p.
- LAURIAT-RAGE A., BRÉBION P., BUGE E., CHAIX C., CHEVALIER M., MARGEREL J.-P., PAJAUD D., POUIT D., ROMAN J. & VIAUD J.-M., 1989. – Le gisement redonien (pliocène) de la Marnière (La Limouzinière, Loire-Atlantique). Biostratigraphie, paléobiologie, affinités paléobiogéographiques. *Géologie de la France*, **1-2** : 117-152, 2 fig., 7 tabl., 8 pl.
- NEWMAN W.A., 1982. – A Review of Extant Taxa of the "Group of *Balanus concavus*" (Cirripedia, Thoracica) and a Proposal for Genus-Group Ranks. *Crustaceana*, **43**(1) : 25-36.
- NEWMAN W. A. & ROSS A., 1976. – Revision of the balanomorph barnacles; including a catalogue of the species. *San Diego Society of Natural History Memoir*, **9**: 1-108.
- NICOLLEAU P., VADET A. & PICHAUD G., 2021. – Les Oursins du Miocène des environs de Clisson (Loire-Atlantique) taxinomie et biostratigraphie. *Annales de la Soc. d'Hist. Naturelle du Boulonnais*, **XX**(2), 32 p.
- NOMURA S. & HARUYOSHI M., 2008. – Significance of autchtonous fossil barnacles from the Miocene Natori group at the Moniwa-Goishi area, northeast Japan. *Paleontological Research*, **12**(1) : 63-79.
- PLAZIAT J.-C. & CAVELIER C., 1973. L'apparition des balanes dans le Bassin de Paris. Répartition dans l'Eocène supérieur et l'Oligocène, intérêt paléo-écologique. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **276** : 2875-2877.
- RELINI G., 1980. – *Cirripedi toracici. Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque lagunari e costiere italiane*. AQ/1/91, vol 2. Éd. Consiglio Nazionale delle Ricerche (CNR), 116 p., 22 pl.
- SOUTHWARD A.J., 2008. – *Barnacles. Keys and notes for the identification of british species. Synopses of the British Fauna (New series)*. The Linnean Society of London and the Estuarine and Coastal Sciences Association, 144 p.

- TERS M. & VIAUD J.-M., 1983. – *Notice explicative de la feuille Challans au 1/50 000*. Éditions du BRGM, Orléans, 99 p.
- VIAUD J.-M., 1979. – Contribution à l'étude des dépôts tertiaires dans la région de Saint-Hilaire-de-Clisson (44). *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest de la France* : 146-162.
- WORMS., (2025). – World Register of Marine Species. *Megabalanus dolfusii* (De Alessandri, 1907). <https://www.marinespecies.org>
- ZULLO V.A., 1992. – Revision of the balanid barnacle genus *Concavus* Newman, 1982, with the description of a new subfamily, two new genera, and eight new species. *Palaeontological Society Memoir*, **27** : 1-46 (Supplement to **66**(6) of the *Journal of Paleontology*).
- ZULLO V.A. & PERREAULT RAY T., 1989. – Review of *Actinobalanus moroni* (Cirripedia, Archaeobalanidae) with the description of new Miocene species from Florida and Belgium. *Tulane studies in Geology and Paleontology*, **22**(1) : 1-12.
- ZULLO V.A. & PORTELL R.W., 1991. Balanoid barnacles from the early Miocene Parachucla and Penney farms formations, northern Florida. *Tulane studies in geology and paleontology*, **24** : 79-86.

COLLECTIONS DE RÉFÉRENCES

Collection Louis Bureau, muséum d'histoire naturelle de Nantes.

Collection Yves Gruet, non déposée, Cirripèdes actuels de la Manche et de l'Atlantique.