

naturae

2020 • 8



COLLOQUE NATIONAL DE MALACOLOGIE CONTINENTALE,
NANTES, 6 ET 7 DÉCEMBRE 2018

Édité par Lilian LÉONARD

Diversité et répartition des faunes de Mollusques continentaux de France : l'héritage du Quaternaire

Nicole LIMONDIN-LOZOUET

art. 2020 (8) — Publié le 28 septembre 2020
www.revue-naturae.fr

PUBLICATIONS
SCIENTIFIQUES



DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Bruno David,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Jean-Philippe Siblet

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Luc Abbadie (UPMC, Paris)
Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colesbert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Vincent Boulet (Expert indépendant flore/végétation, Frugières-le-Pin)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Patrick De Wever (MNHN, Paris)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Olivier Gilg (Réserves naturelles de France, Dijon)
Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent-sur-Vernisson)
Patrick Haffner (UMS PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (OPIE, Guyancourt)
Isabelle Leviol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Picardie, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Olivereau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (UMS PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (AFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (UMS PatriNat, Paris)
Laurent Tillon (ONF, Paris)
Julien Touroult (UMS PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER*:

Coupe du tuf interglaciaire de La Celle (Seine-et-Marne) daté du MIS 11 (400 ka). Crédit photo: N. Limondin-Lozouet.



Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish:*
Adansonia, Zoosystema, Anthropozoologica, European Journal of Taxonomy, Geodiversitas, Cryptogamie sous-sections *Algologie, Bryologie, Mycologie, Comptes Rendus Palevol.*

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 / <http://sciencepress.mnhn.fr>

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2020
ISSN (électronique / *electronic*): 1638-9387

Diversité et répartition des faunes de Mollusques continentaux de France : l'héritage du Quaternaire

Nicole LIMONDIN-LOZOUET

Laboratoire de Géographie Physique, CNRS, Université Paris I, UPEC,
1 Place A. Briand F-92195 Meudon (France)
nicole.limondin@lgp.cnrs.fr

Soumis le 25 avril 2019 | Accepté le 14 novembre 2019 | Publié le 28 septembre 2020

Limondin-Lozouet N. 2020. — Diversité et répartition des faunes de Mollusques continentaux de France : l'héritage du Quaternaire, in Léonard L. (éd.), Colloque national de malacologie continentale, Nantes, 6 et 7 décembre 2018. *Naturae* 2020 (8): 131-141. <https://doi.org/10.5852/naturae2020a8>

RÉSUMÉ

Les études de malacofaunes continentales pour la reconstitution des paléoenvironnements quaternaires se sont beaucoup développées en France au cours des dernières décennies. La constitution d'un corpus important de données permet aujourd'hui de proposer des synthèses sur l'évolution de la répartition des espèces et de la diversité du groupe depuis 2,5 millions d'années, pour la partie nord du territoire. À l'échelle des centaines de milliers d'années la cyclicité climatique (alternance des phases glaciaires et interglaciaires) s'avère être un facteur majeur de la distribution des Mollusques continentaux. Nombres de disjonctions d'aires de distribution ou de répartitions limitées actuellement sont directement héritées des effets de la cyclicité climatique quaternaire. La comparaison des périodes tempérées, les plus riches en diversité spécifique, montre une baisse significative du nombre d'espèces, en particulier des forestières, depuis le Pléistocène moyen. Au cours de la dernière phase tempérée, l'Holocène, l'impact plurimillénaire de l'anthropisation est enregistré par les successions malacologiques dès 4500 av. J.C. Il se marque dans la composition des cortèges par l'essor des espèces de milieu ouvert et une forte baisse de la diversité spécifique qui se généralise dans les vallées à partir de 1500 av. J.C. Par ailleurs peu d'expansions d'aires de distribution d'espèces, liées à l'anthropisation des paysages, sont détectées avant l'ère industrielle.

ABSTRACT

Diversity and distribution of continental mollusc fauna in France: the Quaternary heritage.

Studies of continental malacofauna for the reconstruction of Quaternary palaeoenvironments have developed considerably in France in recent decades. The creation of a database now makes it possible to provide synthesis of the evolution of the group distribution and diversity over the past 2.5 million years for the northern part of the territory. Over hundreds of thousands of years, climatic cyclicity (alternating glacial and interglacial phases) has proved to be a major factor in the distribution of continental molluscs. Many of the currently disjuncted areas or limited distributions are directly inherited from the effects of Quaternary climatic cyclicity. The comparison of temperate periods, which are the richest in specific diversity, shows a significant decrease in the number of species, particularly forest snails, since the Middle Pleistocene. During the last temperate phase, the Holocene, the multi-millennial impact of anthropization was recorded by malacological successions as early as 4500 BC. It was marked in the composition of the assemblages by the development of open environment species and a sharp decline in specific diversity. These characteristics, became dominant in valley bottom malacofauna from 1500 BC onwards. Besides, few expansions of species distribution areas, linked to the anthropization of landscapes, were detected before the industrial era.

MOTS CLÉS

Cycles climatiques,
impact anthropique,
recolonisation,
fragmentation des
habitats,
Pléistocène,
Holocène,
base de données
malacologiques
quaternaires.

KEYS WORD

Climatic cycles,
Anthropogenic impact,
Recolonization,
Habitat fragmentation,
Pleistocene,
Holocene,
Quaternary Molluscan
Database.

INTRODUCTION

La période Quaternaire qui couvre les 2,6 derniers millions d'années (Cohen *et al.* 2013) est caractérisée par la cycli- cité du climat. Chaque cycle climatique est composé d'un interglaciaire court et d'une phase glaciaire longue. Depuis 1 Ma (million d'années) les cycles suivent une périodicité de 100 ka (millier d'années) et le rapport de durée dans le couple interglaciaire/glaciaire est de l'ordre de 1/6. Au cours des phases glaciaires, l'extension de l'inlandsis scandinave et des glaciers de montagne a repoussé les limites de distribution de nombreux organismes, dont les Mollusques continentaux, vers des territoires plus méridionaux. À l'inverse, les périodes interglaciaires ont favorisé la restauration des biocénoses tempérées et la recolonisation malacologique dans les zones septentrionales. Les faunes européennes ont été particulièrement impactées par l'alternance climatique et la répartition actuelle des espèces de Mollusques continentaux est en grande partie liée aux cycles quaternaires (Fig. 1).

Les coquilles de mollusques se conservent bien dans tous les dépôts carbonatés qui constituent une grande partie des archives sédimentaires quaternaires. Leurs caractères conchologiques spécifiques autorisent dans la plupart des cas des déterminations précises, c'est-à-dire à l'espèce, qui permettent d'accéder à une information pointue sur les conditions écologiques contemporaines des assemblages récoltés dans les dépôts. L'objectif premier des études de malacofaunes quaternaires est la reconstitution des paléoenvironnements et sa réalisation s'appuie sur les observations des habitats actuels des espèces fournies par les biologistes (Kerney & Cameron 1979; Welter-Schultes 2012). Ce rapport de l'actuel au passé pour restituer les paysages et climats quaternaires a été compris très tôt par les malacologues français (Tournouër 1874; Germain 1923). Les préhistoriens ont également cherché des collaborations malacologiques pour reconstituer les conditions environnementales contemporaines des occupations humaines au travers des restes coquilliers contenus dans les dépôts (Breuil 1952; Bourdier *et al.* 1969). Cependant c'est à partir des années 1970 que l'ouvrage de J. J. Puisségur (1976) pose les fondements d'une méthode d'analyse et fournit un premier bilan de l'évolution des faunes françaises à l'échelle du Quaternaire. Depuis, les études de malacofaunes quaternaires n'ont cessé de se développer, tant d'un point de vue documentaire que méthodologique, pour exploiter le potentiel informatif des faunes de mollusques en tant qu'enregistreur des variations environnementales et climatiques du Quaternaire. Différentes pistes ont été explorées, la variabilité morphologique des coquilles en réponse aux conditions de température (Rousseau 1997), l'identification d'associations constituant des repères biostratigraphiques (Limondin-Lozouet 2001, 2017), la reconstitution quantitative des paramètres climatiques (Rousseau *et al.* 1994; Moine *et al.* 2002) ou la reconnaissance d'indicateurs d'anthropisation des milieux (Martin 2004; Granai 2014). Dans leur grande majorité les études ont été orientées sur l'étude des variations environnementales à des échelles spatiales et temporelles différentes. Elles ont produit des listes de faunes et des comptages, associés à un cadre chronologique fourni par des données stratigraphiques, morphologiques, archéologiques et des datations absolues (e.g. Rousseau *et al.* 1992;

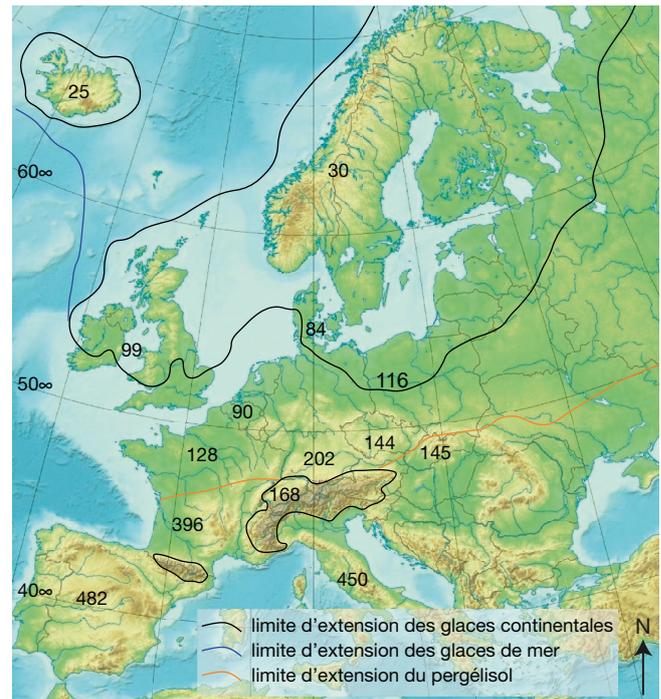


Fig. 1. — Richesse des malacofaunes actuelles d'Europe du Nord-Ouest en nombre de Gastéropodes terrestres (hors limaces). Le gradient dégressif du sud vers le nord est une conséquence directe des variations d'aires de répartition des espèces en réponse à la cycli- cité climatique quaternaire. Les limites d'extension des glaces correspondent au dernier maximum glaciaire.

Magnin 1993; Limondin-Lozouet *et al.* 2006; Moine 2008; Martin 2014; Granai & Limondin-Lozouet 2014). Cette masse d'informations commence à être organisée en base de données. Elle est encore très inégale dans le temps et dans l'espace, mais permet de dresser un premier bilan de l'évolution générale de la richesse des faunes de France, au moins pour sa partie nord, au cours du Quaternaire et d'établir des comparaisons avec les cortèges actuels. En effet, le recensement des espèces dans le temps ouvre des perspectives documentées sur la compréhension des aires de répartition actuelles des Mollusques continentaux, sur leur rythme d'expansion ainsi que sur l'évolution de la bio- diversité du groupe, établissant en retour un lien informatif du passé vers le présent.

QUE SAVONS-NOUS DES FAUNES QUATERNAIRES DE FRANCE ?

REPRÉSENTATIVITÉ DU CORPUS DE DONNÉES

Les études de malacofaunes quaternaires sont inégalement réparties sur le territoire français ainsi que dans la profondeur du temps et cette hétérogénéité répond à des critères tant géologiques qu'humains.

Spatialement, la concentration des sites dépend de la présence de formations superficielles carbonatées, propices à la conservation des coquilles. Les régions les plus défavorisées en raison de l'extension de couvertures sédimentaires siliceuses, voire la présence de substrats cristallins affleurant, sont les

landes de Gascogne et les massifs armoricain et central. L'autre facteur source de disparité dans la représentation des données malacologiques est l'érosion qui affecte lourdement les formations sédimentaires quaternaires en milieu continental. Au fil des cycles climatiques l'incision fluviale modèle les vallées et élimine une grande partie des archives géologiques, de même que la fluctuation des niveaux marins ou la dynamique éolienne ont arasé une grande partie des dépôts pour ne citer que les phénomènes principaux. Il en résulte une représentativité décroissante des données dans le temps, plus les dépôts sont anciens moins ils sont conservés (Fig. 2).

La distribution spatio-temporelle des observations est également liée à l'implantation des différents chercheurs. L'acquisition de données est fortement dépendante des thématiques des programmes de recherches, ayant par exemple pour objet l'étude des loess glaciaires (Rousseau *et al.* 1990; Moine 2008), les séries fluviales du dernier million d'années dans les bassins de la Somme et de la Seine (Bourdier *et al.* 1969; Limondin-Lozouet & Antoine 2001, 2006; Granai & Limondin-Lozouet 2014), les édifices travertineux interglaciaires de Provence (Magnin *et al.* 1991) ou encore les séquences quaternaires de Bourgogne et de la Bresse (Puisségur 1976, 1984). Ces travaux, qui couvrent l'amplitude chronologique du Quaternaire, ont fait l'objet de nombreuses publications et permis la constitution de collections institutionnelles consultables. Parallèlement à cette production académique, le développement des opérations d'archéologie préventive depuis les années 1990 a fortement favorisé les études paléoenvironnementales et l'approche malacologique. Les données récoltées sont en très grande majorité concentrées sur la période Holocène, la plus riche en densité de vestiges archéologiques. Spatialement, elles se distribuent principalement dans les grandes vallées, en fonction des grands travaux réalisés le long des axes de circulation (voies ferrées, autoroutes), ainsi qu'au cœur et à la périphérie des centres urbains. Cependant, dans les cas où le spécialiste malacologue n'est pas rattaché à un laboratoire de recherche, la restitution des résultats reste à l'état de rapports dont la diffusion restreinte et l'absence de contrôle scientifique sur le contenu rendent souvent l'exploitation difficile. La conservation du matériel en collections n'est pas systématique et, quand elle existe, se limite à des initiatives isolées.

ORGANISATION DES INFORMATIONS

L'approche quaternariste implique une acquisition de données qualitatives mais également quantitatives (Puisségur 1976; Limondin-Lozouet 2002). Chaque site comporte une ou plusieurs coupes qui sont échantillonnées sur un pas régulier variant de 5 à 20 cm. Le volume unitaire des prélèvements se situe généralement entre 5 et 10 litres mais cette quantité est ajustable à la hausse ou à la baisse en fonction de la richesse fossilifère des dépôts, le seuil de représentativité visé pour les analyses étant de 150/200 individus par échantillon (Evans 1972). Évidemment selon la complexité de la stratigraphie et l'épaisseur des dépôts, le nombre d'échantillons par site peut fluctuer significativement de même que l'abondance de chaque assemblage, il est donc difficile de proposer des chiffres moyens. Néanmoins il est évident que la quantité d'information générée est volumineuse et complexe. Le traitement de ce

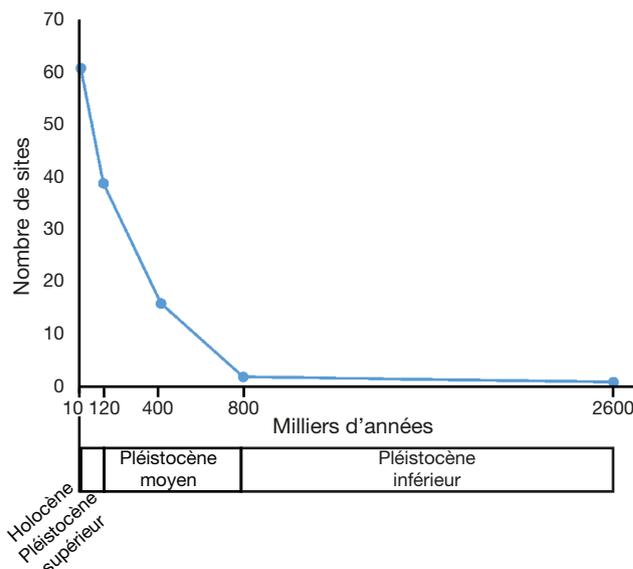


Fig. 2. — Distribution temporelle des séries quaternaires françaises documentées dans la base de données « Quaternary Molluscan Database » développée au Laboratoire de Géographie physique de Meudon.

corpus est en cours de structuration dans une base de données (Quaternary Molluscan database) développée au Laboratoire de Géographie Physique de Meudon (UMR CNRS 8591). Cette base relationnelle en ligne a pour but de réunir toutes les informations disponibles et contrôlées sur les malacofaunes quaternaires du domaine paléarctique. La notion de contrôle concerne la chronologie et la taphonomie des assemblages (Limondin-Lozouet & Moine 2014). La base propose différents niveaux de précision pour l'attribution temporelle des échantillons selon une charte basée sur des mesures absolues ou des événements globaux (datations absolues, chronologie isotopique marine, étages géologiques) et non des phases dont les limites chronologiques sont variables régionalement (cultures archéologiques, biozonations). Sur le plan taphonomique, seuls les échantillons intègres sont pris en compte, les assemblages issus de dépôts remaniés ou contaminés par l'incorporation de coquilles plus récentes (via les tissus racinaires, terriers, etc.) sont écartés. La base permet des interrogations combinant la distribution géographique et chronologique des espèces ou des assemblages. Son objectif est la mise à disposition des tableaux de données et la production de cartes de répartition diachroniques. Actuellement en réseau limité, la vocation de cet outil d'échange est de s'ouvrir à moyen terme à un public de spécialistes quaternaristes et biologistes, à l'échelle de la province paléarctique.

PALÉOBIODIVERSITÉ QUATÉNAIRE DES FAUNES CONTINENTALES

La quantité d'informations incrémentées dans la base permet à ce jour de proposer des synthèses sur la paléobiodiversité des malacofaunes quaternaires, à partir de corpus régionaux localisés principalement dans la moitié nord de la France (Fig. 3). Le spectre temporel couvert par ces données peut remonter dans le cas de la vallée de la Somme jusqu'à 1 Ma.

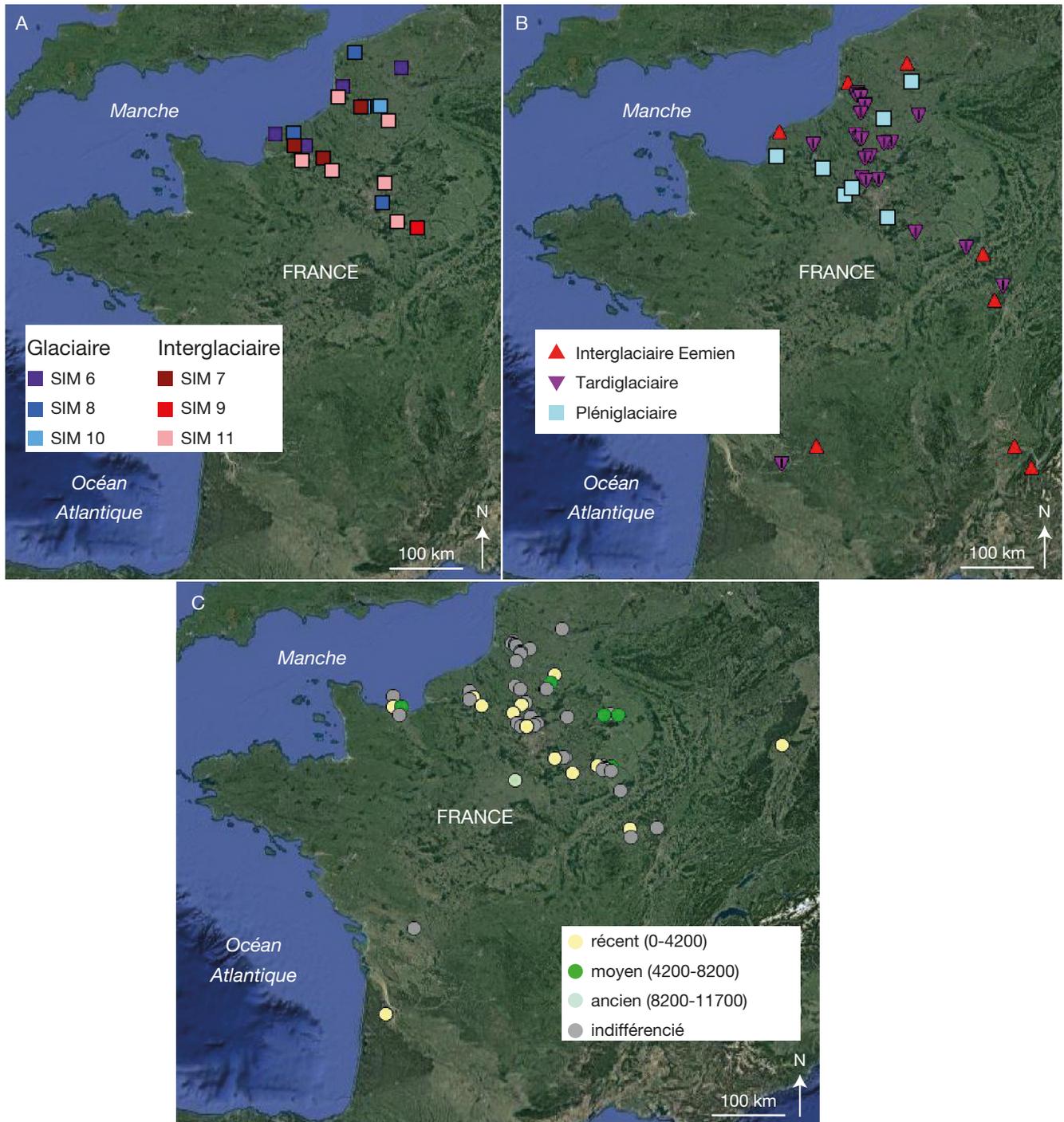


FIG. 3. — Cartes de localisation des sites quaternaires documentés dans la base de données « Quaternary Molluscan Database » développée au Laboratoire de Géographie physique de Meudon. La majeure partie des séquences incrémentées est située dans la moitié Nord. **A**, Pléistocène moyen (SIM = stade isotopique marin); **B**, Pléistocène supérieur; **C**, Holocène.

ÉVOLUTION DES MALACOFAUNES AU SEIN D'UN CYCLE CLIMATIQUE

Les études des cortèges polliniques préservés dans les sédiments quaternaires ont permis de dresser un schéma de l'évolution de la végétation au cours d'un cycle climatique pour la zone tempérée européenne (Hammen *et al.* 1971). À ces formations végétales correspondent des types d'assemblages malacologiques

dont la structure peut être exprimée en nombre d'espèces réparties par habitats préférentiels que les malacologues quaternaristes désignent usuellement sous le terme groupes écologiques. La distribution des malacofaunes présentée sur la Figure 4 est tirée de l'analyse du corpus provenant du bassin de la Somme qui est l'un des mieux connus à ce jour. La diversité augmente significativement pendant les interglaciaires et

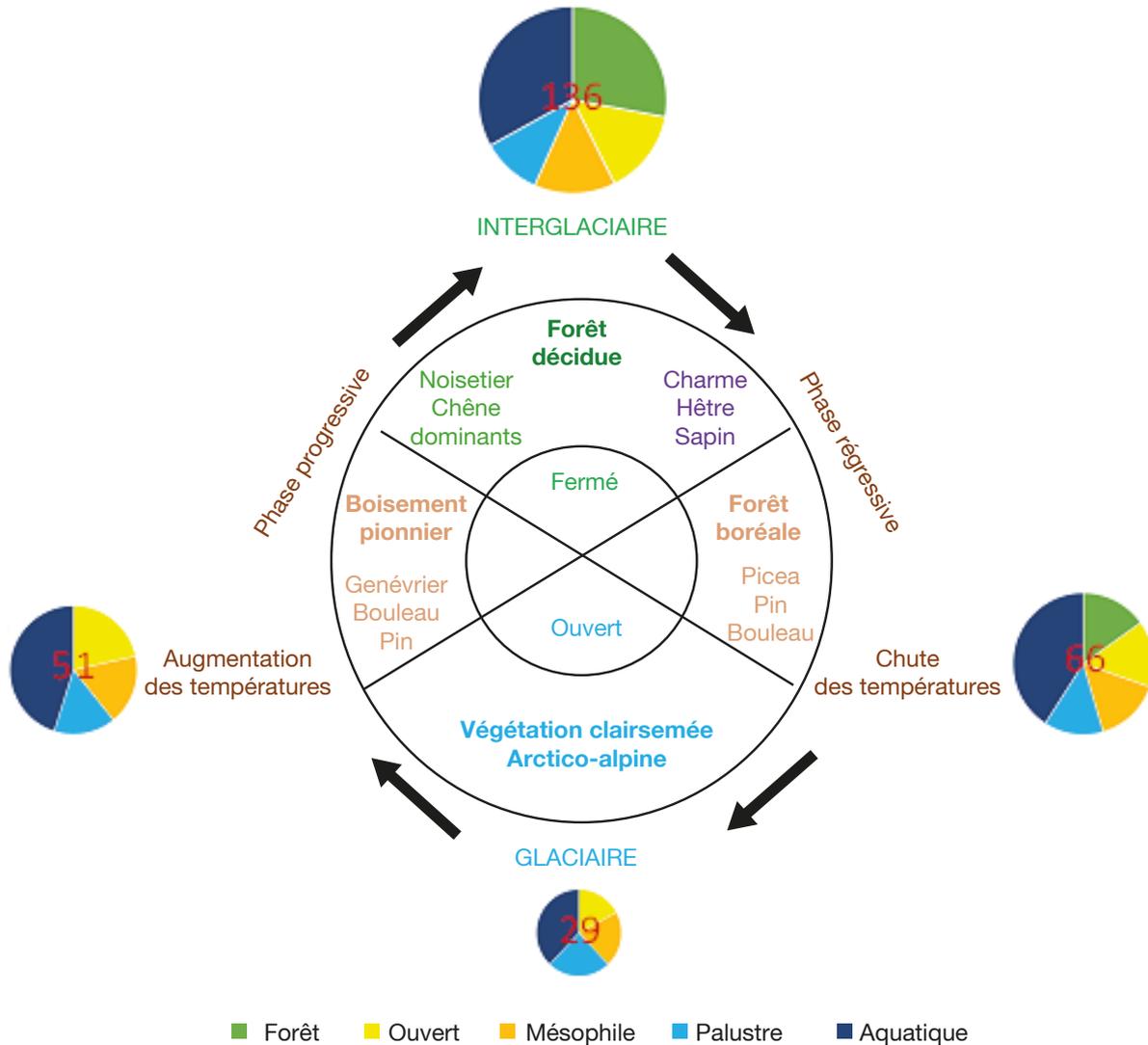


Fig. 4. — Proportions des espèces de Mollusques terrestres réparties en groupes écologiques, dans les assemblages des cortèges quaternaires de la vallée de la Somme, en fonction des phases d'un cycle climatique et des étapes de développement de la végétation (modifié d'après Hamen *et al.* 1971). Les chiffres en rouge indiquent la diversité spécifique des cortèges de chaque phase climatique.

chute drastiquement au cours des phases froides. Cette variation d'abondance des espèces est surtout liée à la présence de Gastéropodes thermophiles de milieu forestier pendant les épisodes climatiques tempérés qui disparaissent totalement des cortèges lors des avancées glaciaires dont les conditions climatiques rudes et les milieux ouverts ne conviennent qu'à un nombre limité de taxons. Les périodes charnières entre ces deux pôles présentent une diversité similaire en nombre et en qualité et se différencient par la permanence de quelques espèces forestières en fin d'interglaciaire. Leur réapparition dans les spectres malacologiques n'intervient qu'après la fin du Tardiglaciaire (dernière partie des phases glaciaires) au début de la réinstallation des végétations forestières interglaciaires.

VARIATIONS D'AIRES ET EXTINCTIONS

La succession des malacofaunes montre des constantes au sein des cycles climatiques qui permettent de décrire une trajectoire écologique similaire. Si globalement les cycles

climatiques sont semblables avec un écart de température moyen de l'ordre de 10° entre Glaciaire et Interglacière sur les continents aux moyennes latitudes, en revanche, ils ne sont pas identiques sur l'amplitude des *maxima* froids et chauds ni sur la durée des interglaciaires qui peut varier de 10 à 30 ka (Mélières & Maréchal 2015). Malacologiquement des différences dans l'extension géographique de la distribution des espèces peuvent être observées d'un cycle à l'autre. Les espèces recensées dans les sites quaternaires et qui se trouvent en dehors de leur aire de répartition actuelle sont dites allochtones. La proportion d'espèces allochtones est fonction de la diversité des faunes, elle-même dépendante de la variété des micro-habitats disponibles. En toute logique, cette proportion est donc faible pendant les glaciaires, elle double au cours des épisodes de transition climatique (début et tardiglaciaire) et devient forte au cours des épisodes tempérés où elle représente jusqu'à 21 % du stock spécifique recensé dans le cas des assemblages de la vallée de la Somme (Fig. 4).

Dans le nord de la France, les allochtones des phases froides sont des espèces eurythermes dont la distribution moderne est boréo-alpine (*Columella columella* (G. von Martens, 1830), *Pupilla alpicola* (Charpentier, 1837)) ou des espèces de milieux ouverts à végétation rase et discontinue, soit secs (*Helicopsis striata* (O.F. Müller, 1774)), soit humides (*Quickella arenaria* (Potiez & Michaud, 1835)), de répartition actuelle morcelée. Ce cortège persiste durant les phases de transition et s'enrichit d'autres taxons allochtones de milieu ouvert ou d'espèces mésophiles de répartition moderne centre-européenne (*Eucobresia diaphana* (Draparnaud, 1805), *Vertigo alpestris* (Alder, 1838)). Les occurrences des allochtones de phases glaciaires et intermédiaires peuvent être répétitives d'un cycle à l'autre bien que non systématiques (Puisségur 1976).

Les phases interglaciaires sont celles qui génèrent les environnements les plus diversifiés permettant l'augmentation du nombre d'espèces. Elles offrent donc le potentiel de variabilité le plus important. La multiplication des études quaternaires sur les interglaciaires permet d'identifier des espèces ou des groupes d'allochtones, spécifiques à certaines périodes (Limondin-Lozouet & Preece 2014). Ainsi par exemple, *Ruthe-nica filograna* (Rossmässler, 1836) dont la répartition moderne est centre-européenne a connu plusieurs extensions de son aire jusque dans les régions occidentales de l'Europe au cours des interglaciaires du Pléistocène moyen et récent (Puisségur 1976; Limondin-Lozouet 2011). De même l'espèce centre-européenne *Daudebardia rufa* (Draparnaud, 1805) est recensée dans le bassin de la Somme ainsi qu'en Périgord au cours du dernier interglaciaire (Preece *et al.* 1986; Antoine *et al.* 2006). Parmi les groupements d'allochtones, le mieux identifié à ce jour est « l'assemblage à *Lyrodiscus* » qui caractérise l'interglaciaire du stade isotopique marin 11, il y a 400 ka (Rousseau *et al.* 1992; Limondin-Lozouet & Antoine 2006). Observé sur plusieurs sites du nord-ouest de l'Europe, il est composé par 20 espèces allochtones de répartition actuelle occidentale, centre-européenne ou méridionale et compte cinq taxons éteints incluant *Retinella* (*Lyrodiscus*) *elephantium* (Bourguignat, 1869), qui lui donne son nom et dont le sous-genre est aujourd'hui endémique des îles Canaries (Limondin-Lozouet 2017).

Les espèces disparues durant le Quaternaire ont des occurrences limitées aux périodes tempérées. Ces thermophiles sont soit des aquatiques, soit des taxons de milieux forestiers. Leur nombre décroît avec le temps, on en recense plusieurs dizaines dans les faunes Pléistocène ancien de la Bresse (Puisségur 1984) sur une durée de 1,8 Ma, puis seulement 11 au cours du Pléistocène moyen dans le nord de la France sur une durée de 400 ka. À partir de 200 ka aucune extinction n'est actuellement connue pour cette région.

DYNAMIQUE DE RECOLONISATION INTERGLACIAIRE DES TERRITOIRES SEPTENTRIONAUX

L'interglaciaire Holocène, qui correspond aux 12 derniers millénaires, est le plus récent et bénéficie donc de la conservation d'un très grand nombre d'archives sédimentaires pour le documenter. La multiplication des analyses malacologiques sur cette période permet aujourd'hui une évaluation de la variabilité des Mollusques continentaux au cours de l'Holocène et des comparaisons

à l'échelle européenne (Granai & Limondin-Lozouet 2018; Horsák *et al.* 2019). Régionalement, dans le nord de la France, l'étude des successions malacologiques depuis la dernière transition glaciaire (Tardiglaciaire weichsélien) et sur la première partie de l'Holocène fournit un modèle d'évolution des assemblages malacologiques indépendant de l'impact anthropique (Limondin-Lozouet & Antoine 2001; Limondin-Lozouet & Preece 2004). Celui-ci modifiera ultérieurement l'organisation des paysages en favorisant l'ouverture par les défrichements liés au développement de l'agriculture et du pastoralisme découlant de la sédentarisation des populations à partir du Néolithique (Granai 2014). La comparaison du référentiel Tardiglaciaire weichsélien/Holocène avec les ensembles interglaciaires pléistocènes de plus en plus nombreux (Limondin-Lozouet & Preece 2014) offre des clés de compréhension des séquences plus anciennes et permet de dégager des traits communs à toutes les périodes permettant d'établir pour cette aire géographique une succession type des étapes de la recolonisation malacologique (Limondin-Lozouet 2011).

En début de réchauffement climatique, les premières malacofaunes (étape 1) sont caractéristiques de milieux humides et comprennent des taxons hygrophiles à très large valence écologique et de répartition moderne européenne étendue jusqu'au-delà du cercle Arctique tels que *Vallonia pulchella* (O. F. Müller, 1774), *Nesovitrea hammonis* (Ström, 1765), *Punctum pygmaeum* (Draparnaud, 1801). Certains allochtones plus continentaux comme *Cochlicopa nitens* (M. von Gallenstein, 1848) ou typique des milieux en cours de recolonisation végétale comme *Quickella arenaria* peuvent être présents. D'autres taxons eurythermes de zone humide, hérités des faunes du Pléni-glaciaire, subsistent parfois dans ces cortèges initiaux; c'est le cas de *Columella columella*, mais leurs populations sont alors déclinantes (Limondin-Lozouet & Antoine 2001). La progression en abondance et en diversité de ces assemblages est très rapide, au début de l'interstade du Tardiglaciaire elle intervient en quelques décennies (Fig. 5) et se traduit sur les diagrammes malacologiques par un profil caractéristique en marches d'escalier pour des pas d'échantillonnage moyens de 10 cm (Limondin-Lozouet 2011). La végétation restituée par les données polliniques correspondantes est en phase progressive avec des peuplements d'arbustes dominés par le genévrier et le bouleau (Fig. 4).

La deuxième étape se marque par l'apparition des premiers thermophiles de milieu forestier. Dans cette catégorie, les espèces sont soit assez généralistes, comme *Aegopinella nitidula* (Draparnaud, 1805), ou présentent des tolérances larges aux contrastes saisonniers forts et sont aujourd'hui fréquentes en altitude ou dans les zones septentrionales de l'Europe telles que *Discus ruderatus* (Hartmann, 1821), *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758). Parmi les taxons de milieux plus ouverts, *Vallonia pulchella* est souvent remplacé par son congénère *Vallonia costata* (O. F. Müller, 1774) qui s'adapte mieux aux sols bien drainés et à la fermeture progressive des habitats. Parallèlement, les espèces marqueurs de froid qui subsistaient précédemment disparaissent. Les environnements forestiers décrits par ces assemblages peuvent être qualifiés de pionniers et encore peu denses. Ils correspondent à la fin de la phase de

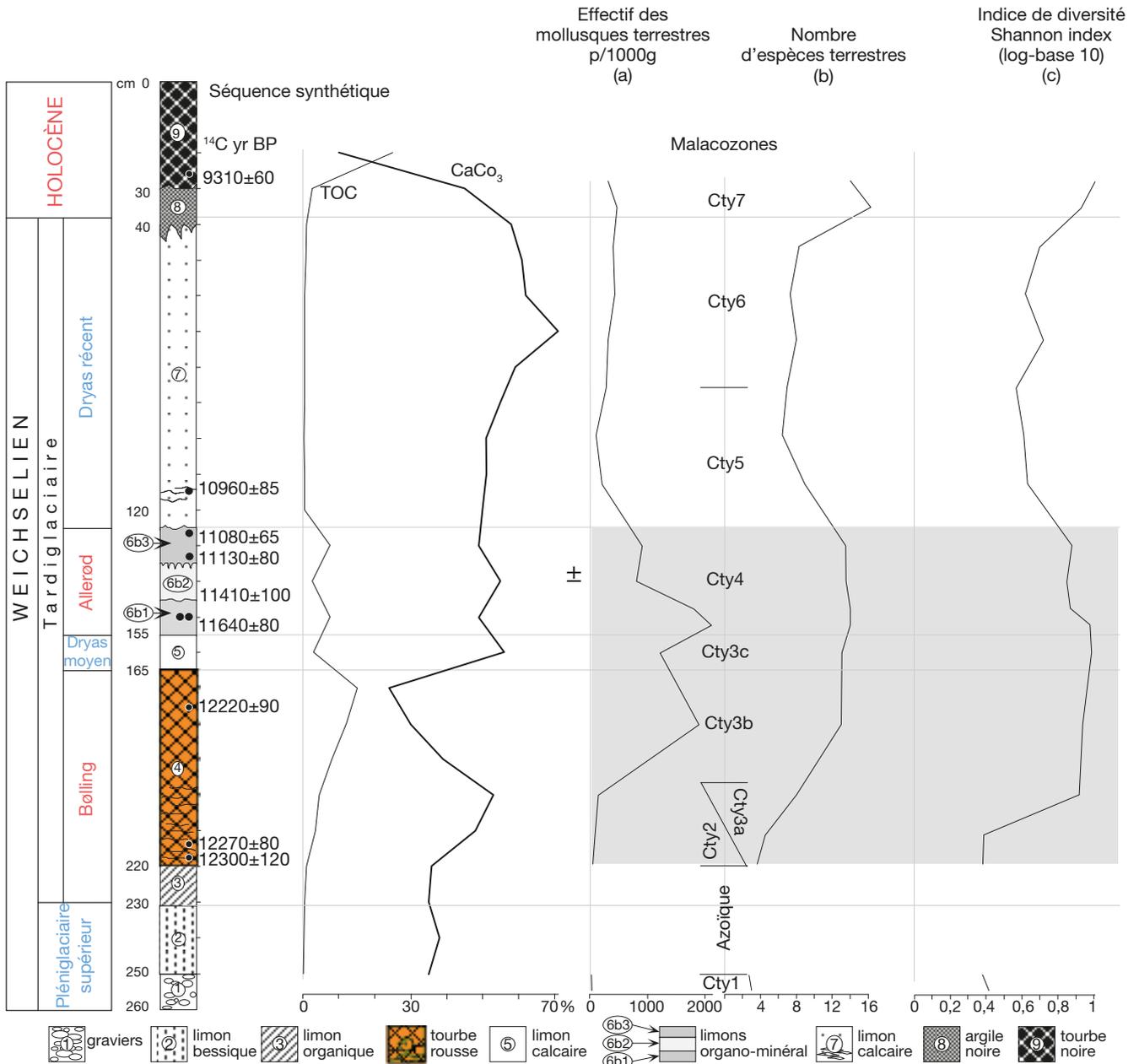


Fig. 5. — Séquence Tardiglaciaire-Holocène de Conty (Somme), comparaison de la synthèse stratigraphique, du carbone organique total (TOC) et du carbonate de calcium, de la richesse des communautés malacologiques terrestres (a et b) et de la diversité des assemblages (c). Le pavé gris souligne la première étape de recolonisation malacologique au cours de la phase interstadière tempérée (Bolling/Allerød) au début de laquelle l'augmentation de la richesse et de la diversité des assemblages s'opère très rapidement (voir étude détaillée: Limondin-Lozouet & Antoine 2001).

développement des boisements initiaux dominés par le Pin décrit dans le schéma évolutif de la couverture végétale (Fig. 4).

La troisième étape est celle de l'essor et de l'extension de la forêt décidue identifiée dans les successions polliniques par le développement des peuplements de feuillus (noisetiers, chênes, hêtres, charmes, etc.). Dans les assemblages malacologiques, les espèces de milieu fermé se multiplient, elles sont de plus en plus spécialisées en termes de microhabitats et présentent des tolérances limitées aux variations des paramètres environnementaux (humidité, température) comme par exemple tous les Aciculidae, plusieurs espèces de

Clausiliidae, *Acanthinula aculeata* (Müller, 1774), *Pagodulina pagodula* (Des Moulins, 1830), etc. Au moment des *optima* interglaciaires, au maximum de développement des forêts, le groupe des Mollusques forestiers représente 36 à 40 % de la diversité spécifique des assemblages et jusqu'à 60 % de leurs effectifs (Limondin-Lozouet & Preece 2014).

La comparaison des données malacologiques interglaciaires depuis le Pléistocène moyen dans la moitié nord de la France donne lieu à l'identification de cette trajectoire commune à toutes les périodes tempérées. Dans le détail, elle comporte des constantes comme la succession des espèces de *Discus* que

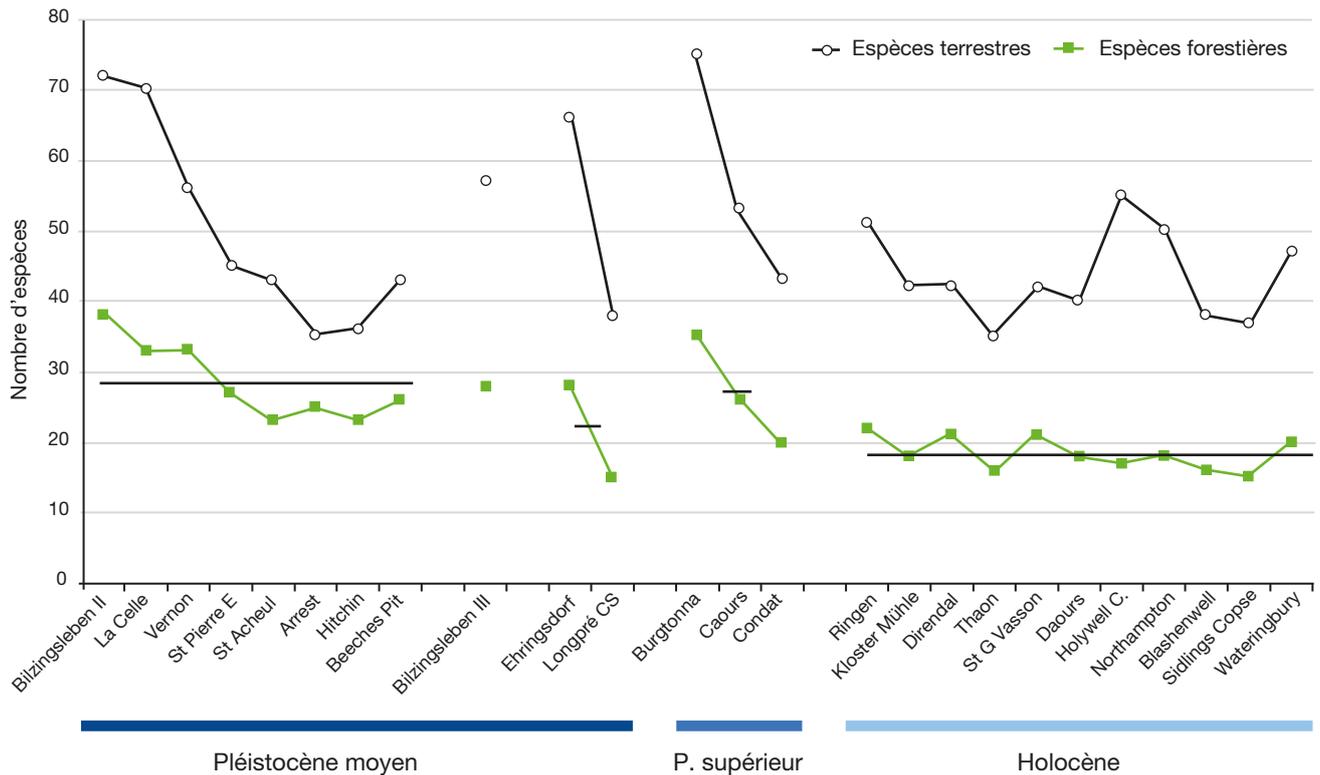


Fig. 6. — Courbes de la richesse spécifique des dépôts interglaciaires de sites allemands, français et anglais. Chaque groupe de points correspond à un interglaciaire, du plus ancien (Pléistocène moyen) au plus récent (Holocène). Les lignes noires indiquent les valeurs moyennes de mollusques forestiers (modifié d'après Limondin-Lozouet & Preece 2014).

l'on retrouve à plusieurs époques (Limondin-Lozouet 2011). *D. ruderatus* présent dans les boisements pionniers (étape 2) est remplacé par *D. rotundatus* (O. F. Müller, 1774) lors de l'expansion des forêts décidues (étape 3). Cette comparaison permet aussi de dégager des différences dont la plus notable est la variation de la diversité, nettement plus importante lors des interglaciaires pléistocènes que durant l'Holocène (Fig. 6). Cette richesse spécifique est liée à l'occurrence de nombreux taxons centre-européens et méridionaux dans les séquences pléistocènes du Nord-ouest de l'Europe, qui ne recoloniseront pas les territoires septentrionaux lors de la dernière reconquête interglaciaire (Limondin-Lozouet & Preece 2014).

CONCLUSIONS

Les connaissances sur la variabilité des aires de répartition des espèces au fil des cycles climatiques apportent un éclairage important pour la compréhension de leur distribution moderne (Preece 1991). Certaines disjonctions d'aires ou répartitions relictuelles sont directement liées aux effets de la cyclicité climatique quaternaire sur la rétraction/extension des distributions, c'est le cas par exemple de *Neniatlanta pauli* (Mabille, 1865) aujourd'hui confiné à l'extrémité occidentale des Pyrénées (Welter-Schultes 2012) dont l'aire de distribution s'est étendue il y a 400 ka jusqu'au nord de la France (Cliquet *et al.* 2009) et au sud-est de la Grande-Bretagne (Preece *et al.* 2007).

Parallèlement aux variations d'aires, les recensements faunistiques quaternaires conduisent aussi à la description de nouvelles espèces aujourd'hui éteintes (Rousseau & Puisségur 1989) et complètent l'évaluation de la biodiversité de la faune française sur le temps long.

Par ailleurs, les études de malacofaunes quaternaires informent sur les rythmes de recolonisation malacologique suite au bouleversement, voire à l'éradication de leur habitat. Le constat qui peut être déduit des analyses de faunes quaternaires est que si le climat est le facteur premier de la modification des grands biomes (Glaciaire/steppe *vs* Interglaciaire/forêt), au-delà de cette division majeure, la répartition régionale des Mollusques est fonction de facteurs locaux et répond à des variations environnementales. Ainsi la densité et la fragmentation des couverts végétaux conditionnent la diversification des micro-habitats et déterminent la composition spécifique des assemblages malacologiques. Par exemple, *Cochlicopa nitens* (M. von Gallenstein, 1848) disparaît des cortèges du début de l'Holocène dans le nord de la France, parce que les zones humides sont en régression et se trouvent colonisées par une végétation arborée. De même, le développement des couverts forestiers postglaciaires permet l'extension d'espèces plus sténothermes mais leur ordre d'arrivée est fonction de la distance par rapport aux zones refuges et les plus spécialisées ne sont recensées qu'au moment des *optima* forestiers comme le démontrent les successions interglaciaires (Limondin-Lozouet & Preece 2014; Horsák *et al.* 2019). Les études sur l'Holocène du bassin de la Seine montrent que

l'impact des sociétés humaines, en particulier la déforestation liée aux activités agricoles, devient perceptible à l'échelle régionale dès 4500 avant J.-C., tandis qu'à partir de 1500 avant J.-C. les plaines des grandes vallées sont largement dominées par les espaces herbeux (Granai & Limondin-Lozouet 2018). Les modifications environnementales dues aux actions anthropiques s'enregistrent dans la composition des cortèges malacologiques par la prépondérance des Mollusques de milieu ouvert et une biodiversité en chute, cette évolution des cortèges se rapproche de celle observée lors des phases froides pléistocènes même si le nombre d'espèces recensées dans les dépôts holocènes reste malgré tout supérieur. En revanche, peu d'expansion d'espèces allochtones induites par les activités humaines sont observées avant l'ère industrielle. Les introductions intentionnelles anciennes restent également limitées, les cas les plus connus étant ceux de *Helix pomatia* Linnaeus, 1758 et *Cornu aspersum* (Müller, 1774), qui apparaissent dans les séquences Holocène récent à partir de l'âge du fer (vers 800 avant J.-C.) et se diffusent plus largement au cours de la période antique sans doute à la faveur des pratiques d'héliciculture développées par les romains (Evans 1972 ; Granai 2014).

Suite aux opérations récentes de restauration d'habitats ou d'« îlots de renaturation » dans les zones urbaines, les inventaires font état certes d'une biodiversité en croissance mais soulignent également une certaine homogénéisation de la faune (Wackenheim 2017) liée à la forte anthropisation des milieux et à la fragmentation des habitats qui ne permet que la réinstallation des espèces les moins fragiles, en particulier au sein du groupe des forestiers, c'est-à-dire celles que l'on retrouve dans les séquences quaternaires au cours des phases initiales des interglaciaires. L'étude des successions malacologiques anciennes montre que la recolonisation malacologique d'un territoire se chiffre en siècles, voire en millénaires, mais également qu'elle nécessite la continuité spatiale des habitats. À l'Holocène, le morcellement des biotopes créé par les activités humaines constitue autant de barrières difficiles à franchir pour la plupart des micro-espèces de Mollusques, tout comme les défrichements intensifs conduisent à l'appauvrissement général de la diversité des assemblages et affecte en priorité les Mollusques forestiers. Ce constat est cohérent avec les études des biologistes sur la dispersion démontrant des capacités de mobilité moindres chez les espèces spécialisées par rapport aux généralistes qui impliquent leur vulnérabilité plus forte face au fractionnement de leur habitat (Dahirel *et al.* 2015). En milieu ouvert cependant, la réponse des espèces au morcellement de leur biotope peut varier, tel *Helicella itala* (Linné, 1758), plus mobile et actif en hiver, qui peut traverser des zones barrières et maintenir des populations abondantes (Stoll *et al.* 2009). Dans les séries quaternaires cette espèce est une des premières à réapparaître et à croître en effectifs lors de la remontée des températures pendant les phases interstadias (Limondin-Lozouet 2011). Néanmoins, en majorité, la fragmentation des habitats, en particuliers forestiers, provoque une baisse des populations qui mène, au-delà d'un certain seuil, à la disparition des espèces (Kappes *et al.* 2009), l'impact négatif des paysages ouverts, notamment par l'agriculture, est d'autant plus élevé sur la richesse spécifique que les zones forestières résiduelles sont enclavées

et de faible superficie (Götmark *et al.* 2008). Le maintien de corridors écologiques (haies, voies de communication abandonnées, etc.) est sans doute un atout utile pour la réussite des renaturations modernes (Knop *et al.* 2011).

En outre, sur l'Holocène, les travaux développés en connexion avec les opérations archéologiques mettent en lumière un impact plurimillénaire de l'anthropisation. Plus les pratiques agricoles et pastorales perdurent, plus l'incidence sur la vitalité des populations en lien avec le morcellement des habitats des espèces les plus exigeantes sur le plan écologique est forte. Ces enseignements tirés du passé sont utiles pour la conservation des espèces et la réinstallation de zones naturées dans tous les types d'environnements fortement impactés par les activités anthropiques. S'il reste encore beaucoup de lacunes à combler dans le référentiel des faunes quaternaires de France, l'accumulation importante des données au cours des dernières décennies permet de mieux comprendre les facteurs naturels qui influent sur la distribution et le développement des espèces.

Remerciements

J'adresse mes remerciements à Salomé Granai pour ses remarques judicieuses sur la première version de ce manuscrit ainsi qu'aux deux relectrices, Armelle Ansart et Annegret Nicolai, pour leurs critiques constructives.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANTOINE P., LIMONDIN-LOZOUET N., AUGUSTE P., LOCHT J. L., GALEHB B., REYSS J. L., ESCUDÉE E., CARBONEL P., MERCIER N., BAHAIN J. J., FALGUÈRES C. & VOINCHET P. 2006. — Le tuf de Caours (Somme, France) : mise en évidence d'une séquence émiennne et d'un site paléolithique associé. *Quaternaire* 17 (4): 281-320. <https://doi.org/10.4000/quaternaire.880>
- BOURDIER F., CHALINE J. & PUISSÉGUR J. J. 1969. — Données nouvelles sur les mollusques et les micromammifères quaternaires des régions d'Amiens et de Paris. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences* 268: 266-269.
- BREUIL H. 1952. — Glanes conchyliologiques en France (Nord et Sud-Ouest) déterminées par A.S. Kennard. *Congrès Préhistorique de France*, 13^e session, Paris 1950, Le Mans, 50 p.
- CLIQUET D., LAUTRIDOU J. P., ANTOINE P., LAMOTHE M., LEROYER M., LIMONDIN-LOZOUET N. & MERCIER N. 2009. — La séquence loessique de Saint Pierre-lès-Elbeuf (Normandie, France) : nouvelles données archéologiques, géochronologiques et paléontologiques. *Quaternaire* 20 (3): 321-343. <https://doi.org/10.4000/quaternaire.5234>
- COHEN K. M., FINNEY P. L., GIBBARD P. L. & FAN J. X. 2013. — updated. The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes* 36: 199-204.
- DAHIREL M., OLIVIER E., GUILLER A., MARTIN M. C., MADEC L. & ANSART A. 2015. — Movement propensity and ability correlate with ecological specialization in European land snails: comparative analysis of a dispersal syndrome. *Journal of Animal Ecology* 84 (1): 228-238. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12276>
- EVANS J. G. 1972. — *Land Snails in Archaeology*. Seminar Press, London & New York, 436 p.
- GERMAIN L. 1923. — Les climats des temps quaternaires d'après les mollusques terrestres et fluviatiles. *L'Anthropologie* 23: 301-322.
- GÖTMARK F., VON PROSCHWITZ T. & FRANCK N. 2008. — Are

- small sedentary species affected by habitat fragmentation? Local vs landscape factors predicting species richness and composition of land molluscs in Swedish conservation forests. *Journal of Biogeography* 35 (6): 1062-1076. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01882.x>
- GRANAI S. 2014. — *L'anthropisation des milieux du Néolithique à l'âge du fer dans le bassin de la Seine enregistrée par les malacofaunes continentales. Thèse de doctorat*, Université Paris 1 – Panthéon-Sorbonne, Paris, 330 p.
- GRANAI S. & LIMONDIN-LOZOUET N. 2014. — Contribution of two malacological successions from the Seine floodplain (France) in the reconstruction of the Holocene palaeoenvironmental history of northwest and central Europe: vegetation cover and human impact. *Journal of Archaeological Science* 52: 468-482. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2014.09.011>
- GRANAI S. & LIMONDIN-LOZOUET N. 2018. — The Holocene expansion of grassland in northern Europe reconstructed from molluscan assemblages. *Boreas* 47: 768-779. <https://doi.org/10.1111/bor.12304>
- HAMMEN T. VAN DER, WIJMSTRA T. A. & ZAGWIJN W. H. 1971. — The floral record of the Late Cenozoic of Europe, in TUREKIAN K.K. (éd.), *The Late Cenozoic Glacial Ages*. Yale University Press, New Haven & London: 391-424.
- HORSÁK M., LIMONDIN-LOZOUET N., JUŘIKOVÁ L., GRANAI S., HORÁČKOVÁ J., LEGENTIL C. & LOŽEK V. 2019. — Holocene succession patterns of land snails across temperate Europe: east to west variation related to glacial refugia, climate and human impact. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 524: 13-24. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.03.028>
- KAPPES H., JORDAENS K., HENDRICKX F., MAELFAIT J. P., LENS L. & BACKELJAU T. 2009. — Response of snails and slugs to fragmentation of lowland forests in NW Germany. *Landscape Ecology* 24 (5): 685-697. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9342-z>
- KERNEY M. P. & CAMERON R. A. D. 1979. — *A Field Guide to the Land Snails of Britain and North-West Europe*. Collins, London, 288 p.
- KNOP E., HERZOG F. & SCHMID B. 2011. — Effect of connectivity between restoration meadows on invertebrates with contrasting dispersal abilities. *Restoration Ecology* 19 (201): 151-159. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2010.00737.x>
- LIMONDIN-LOZOUET N. 2001 — Une malacofaune nouvelle du Pléistocène moyen à Soucy (Yonne, France): biogéographie et paléoécologie. *Géobios* 34: 303-313. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(01\)80078-4](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(01)80078-4)
- LIMONDIN-LOZOUET N. 2002 — Les mollusques continentaux, in MISKOVSKY J. C. (éd.), *Géologie de la Préhistoire: méthodes, techniques, applications*. Géopré, Presses Universitaires de Perpignan, Perpignan: 773-784.
- LIMONDIN-LOZOUET N. 2011. — Successions malacologiques à la charnière Glaciaire/Interglaciaire: du modèle Tardiglaciaire-Holocène aux transitions du Pléistocène. *Quaternaire* 22: 211-220. <https://doi.org/10.4000/quaternaire.5971>
- LIMONDIN-LOZOUET N. 2017. — L'assemblage à *Lyrodiscus*, marqueur paléoenvironnemental et biostratigraphique des formations du SIM 11 en Europe du nord-ouest. *Quaternaire* 28: 230-238. <https://doi.org/10.4000/quaternaire.8135>
- LIMONDIN-LOZOUET N. & ANTOINE P. 2001. — Palaeoenvironmental changes inferred from malacofaunas in the Lateglacial and Early Holocene fluvial sequence at Conty (Northern France). *Boreas* 30: 148-164. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.2001.tb01219.x>
- LIMONDIN-LOZOUET N. & PREECE R. C. 2004. — Molluscan successions from the Holocene tufa of St-Germain-le-Vasson in Normandy, France. *Journal of Quaternary Science* 19 (1): 55-71. <https://doi.org/10.1002/jqs.812>
- LIMONDIN-LOZOUET N. & ANTOINE P. 2006. — A new *Lyrodiscus* (Mollusca, Gastropoda) assemblage at Saint-Acheul (Somme Valley): reappraisal of Stage 11 malacofaunas from Northern France. *Boreas* 35: 622-633. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.2006.tb01168.x>
- LIMONDIN-LOZOUET N. & MOINE O. 2014. — Taphonomie des malacofaunes continentales, in DENYS C. ET PATOU-MATHIS M. (éds) *Manuel de taphonomie*. Editions Errance, Collection Archéologiques, Arles: 165-184.
- LIMONDIN-LOZOUET N. & PREECE R. C. 2014 — Quaternary perspectives on the diversity of land snail assemblages from NW Europe. *Journal of Molluscan Studies* 80: 224-237. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyu047>
- LIMONDIN-LOZOUET N., ANTOINE P., AUGUSTE P., BAHAIN J. J., CARBONEL P., CHAUSSÉ C., CONNET N., DUPÉRON J., DUPÉRON M., FALGUÈRES C., FREYTET P., GHALEB B., JOLLY-SAAD M. C., LHOMME V., LOZOUET P., MERCIER N., PASTRE J. F. & VOINCHEP P. 2006. — Le tuf calcaire de La Celle-sur-Seine (Seine et Marne): nouvelles données sur un site clé du stade 11 dans le Nord de la France. *Quaternaire* 17 (2): 5-29. <https://doi.org/10.4000/quaternaire.722>
- MAGNIN F. 1993. — Quaternary non-marine Mollusca and palaeoclimates in Mediterranean France. *Scripta Geologica Special Issue* 2: 275-289.
- MAGNIN F., GUENDON J. L., VAUDOUR J. & MARTIN P. 1991. — Les travertins: accumulations carbonatées associées aux systèmes karstiques, séquences sédimentaires et paléoenvironnements quaternaires. *Bulletin de la Société Géologique de France* 162 (3): 585-594. <https://doi.org/10.2113/gssgfbull.162.3.585>
- MARTIN S. 2004. — *Caractérisation de l'anthropisation à l'Holocène en Provence et en Languedoc oriental, par les mollusques terrestres*. Thèse de doctorat, Université Paris 1 – Panthéon-Sorbonne, 429 p.
- MARTIN S. 2014. — Les analyses malacologiques des sites du Néolithique ancien de la plaine de Nîmes (Gard, France), in PERLIN T., MANEN C. & SEJALON P. (éds), *Le Néolithique ancien de la plaine de Nîmes (Gard, France)*. Archives d'écologie préhistorique, Toulouse: 175-190.
- MÉLIÈRES M. A. & MARÉCHAL C. 2015. — *Climats: passé, présent, futur*. Belin, Paris, 415 p.
- MOINE O. 2008. — West-European malacofauna from loess deposits of the Weichselian Upper Pleniglacial: compilation and preliminary analysis of the database. *Quaternaire* 19: 11-29. <https://doi.org/10.4000/quaternaire.1532>
- MOINE O., ROUSSEAU D.-D., JOLLY D. & VIANEY-LIAUD M. 2002. — Paleoclimatic reconstruction using mutual climatic range method on terrestrial mollusks. *Quaternary Research* 57: 162-172. <https://doi.org/10.1006/qres.2001.2286>
- PREECE R. C. 1991. — Mapping snails in time: the prospect of elucidating the historical biogeography of the European malacofauna, in MEIER-BROOK C. (éd.), *Proceedings of the Tenth International Malacological Congress, Tübingen, 27 August - 2 September 1989*. Unitas Malacologica, Tübingen: 477-479.
- PREECE R. C., THORPE P. M. & ROBINSON J. E. 1986. — Confirmation of an interglacial age for the Condat tufa (Dordogne, France) from biostratigraphic and isotopic data. *Journal of Quaternary Science* 1: 57-65. <https://doi.org/10.1002/jqs.3390010107>
- PREECE R. C., PARFITT S. A., BRIDGLAND D. R., LEWIS S. G., ROWE P. J., ATKINSON T. C., CANDY I., DEBENHAM N. C., PENKMAN K. E. H., RHODES E. J., SCHWENNINGER J. L., GRIFFITHS H. I., WHITTAKER J. E. & GLEED-OWEN C. 2007. — Terrestrial environments during MIS 11: evidence from the Palaeolithic site at West Stow, Suffolk, UK. *Quaternary Science Reviews* 26: 1236-1300. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2006.11.016>
- PUISSÉGUR J.-J. 1976. — *Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne*. Mémoires Géologiques de l'Université de Dijon 3, Dijon, 241 p.
- PUISSÉGUR J.-J. 1984. — Les faunes malacologiques plio-pléistocènes de la Bresse. Significations écologique, climatique et chronologique. *Géologie de la France* 3: 281-302.
- ROUSSEAU D. D. 1997. — The weight of internal and external constraints on *Pupilla muscorum* L. (Gastropoda: Stylommatophora) during the Quaternary in Europe, in HUNTLEY B. (éd.), *Past and*

- Future Rapid Environmental Changes: the Spatial and Evolutionary Responses of Terrestrial Biota*. NATO ASI Series 1 (47): 303-318.
- ROUSSEAU D. D. & PUISSEUR J.-J. 1989. — *Aegopinella bourdieri* nov. sp. (Gastropoda: Zonitidae), une espèce nouvelle du Pléistocène normand (France). *Géobios* 22 (1): 123-128. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(89\)80092-0](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(89)80092-0)
- ROUSSEAU D. D., PUISSEUR J.-J. & LAUTRIDOU J. P. 1990. — Biogeography of the Pleistocene Pleniglacial malacofaunas in Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 80: 7-23. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(90\)90030-B](https://doi.org/10.1016/0031-0182(90)90030-B)
- ROUSSEAU D.-D., PUISSEUR J.-J. & LECOLLE F. 1992. — West-European terrestrial mollusc assemblages of isotopic stage 11 (Middle Pleistocene): climatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 92: 15-29. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(92\)90132-O](https://doi.org/10.1016/0031-0182(92)90132-O)
- ROUSSEAU D.-D., LIMONDIN N., MAGNIN F. & PUISSEUR J.-J. 1994. — Temperature oscillations over the last 10,000 years in western Europe estimated from terrestrial mollusc assemblages. *Boreas* 23: 66-73. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.1994.tb00587.x>
- STOLL P., OGGIER P. & BAUR B. 2009. — Population dynamics of six land snail species in experimentally fragmented grassland. *Journal of Animal Ecology* 78 (1): 236-246. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01478.x>
- TOURNOUËR R. 1874 — Note sur les coquilles des tufs quaternaires de la Celle, près Moret (Seine-et-Marne). *Bulletin de la Société géologique de France* 3 (2): 443-452.
- WACKENHEIM Q. 2017. — Approche écologique de la malacofaune d'un milieu anthropisé: le « Parc des Beaumonts » à Montreuil (Seine-Saint-Denis, France). *Malaco* 13: 11-17.
- WELTER-SCHULTES F. W. 2012 — *European non-marine molluscs, a guide for species identification*. Planet Poster Editions, Göttingen, 674 p.

Soumis le 25 avril 2019 ;
 accepté le 14 novembre 2019 ;
 publié le 28 septembre 2020.