

VARIATIONS DE *PUPILLA MUSCORUM* L. (GASTROPODA)
DANS LE QUATERNAIRE D'ACHENHEIM (ALSACE) : UNE ANALYSE
DE L'INTERACTION ENTRE ESPÈCE ET MILIEU

par

DENIS-DIDIER ROUSSEAU * & BERNARD LAURIN *

RÉSUMÉ

L'étude de neuf populations de *Pupilla muscorum* (*Gastropoda Pulmonata*) recueillies dans la série pédologique quaternaire d'Achenheim (Bas-Rhin, France) et de deux populations actuelles démontre une influence des conditions de milieu sur la variabilité de cette espèce. La succession chronologique des populations révèle des fluctuations de forme avec de nombreuses récurrences tandis qu'une coïncidence entre un gradient morphologique (portant sur la taille et le contour de l'ouverture des coquilles) et un gradient climatique (tempéré à froid) est mise en évidence, indépendamment du temps. La plasticité morphologique de *Pupilla muscorum* est interprétée comme la résultante d'adaptations écophénotypiques.

ABSTRACT

The study of nine populations of *Pupilla muscorum* (*Gastropoda Pulmonata*) collected in the pedological quaternary series of Achenheim (Alsace, France) and of two recent populations demonstrates the influence of the environmental conditions on the variability of this species. The chronological succession of the populations shows fluctuations of shape with many recurrences whereas a parallelism between a morphological gradient (affecting the height and the outline of the shells aperture) and a climatic gradient (temperate to cold) appears independently of the time. The morphological plasticity of *Pupilla muscorum* is supposed to be the result of ecophenotypic adaptations.

MOTS-CLÉS : QUATERNAIRE, ACHENHEIM, ALSACE, *PUPILLA MUSCORUM*, VARIABILITÉ, MILIEU, ÉCOPHÉNOTYPE.

KEY-WORDS : QUATERNARY, ACHENHEIM, ALSACE, *PUPILLA MUSCORUM*, VARIABILITY, ENVIRONMENT, ECOPHENOTYPE.

* Institut des Sciences de la Terre, Centre de géodynamique sédimentaire et d'Évolution géobiologique (LA CNRS n° 157), 6 bd Gabriel, 21100 Dijon (France).

INTRODUCTION

L'analyse paléontologique d'une lignée doit distinguer les variations irréversibles, qui concrétisent les phénomènes évolutifs, des variations récurrentes qui soulignent au contraire la souplesse adaptative d'une espèce. Cette nécessité se fait particulièrement ressentir dans les groupes d'invertébrés tels que les mollusques continentaux. En préalable à l'analyse d'une série de lignées de gastéropodes quaternaires, il était indispensable de tester la dépendance éventuelle entre structure morphologique des populations et facteurs de l'environnement chez une espèce convenablement choisie.

Le choix de cette espèce devait répondre à plusieurs exigences :

- couvrir un intervalle de temps suffisant et traverser des périodes marquées par des conditions de milieu différentes,
- être une espèce relativement tolérante vis-à-vis des conditions externes mais susceptible de réagir à leurs variations,
- être représentée par des archives fossiles suffisantes,
- exister dans un contexte faunique et sédimentaire susceptible de préciser certains facteurs du paléoenvironnement.

Au cours du Quaternaire, les phases climatiques ont entraîné des modifications continues de la composition des paysages et des dépôts sédimentaires. Dans ces derniers, des associations malacologiques riches et variées ont été recueillies et se sont révélées de bonnes indicatrices de paléomilieu (Lozek, 1964, Puissegur, 1976). Le gisement d'Achenheim (Bas-Rhin) en donne une image particulièrement significative avec une succession de plus de 60 niveaux. Parmi son abondante faune de gastéropodes, *Pupilla muscorum* peut être récoltée dans pratiquement tous les niveaux et répond aux conditions précédemment énoncées : neuf populations convenablement réparties dans la série ont été analysées. De plus, cette espèce vit encore actuellement, ce qui permet une comparaison préalable de populations contemporaines occupant des biotopes différents.

Pupilla muscorum est un gastéropode pulmoné stylommatophore. Cette espèce ovovivipare habite les espaces découverts et sa répartition géographique est holarctique. La coquille est ovoïde à cylindrique, avec une spire formée de 6 à 7 tours, le dernier étant comprimé inférieurement. Les sutures sont marquées, le sommet arrondi, l'ouverture subglobique et le péris-

tome interrompu. Les tours embryonnaires sont presque lisses, les autres garnis de très fines stries longitudinales.

Sa morphologie externe peut être décrite par six paramètres dimensionnels, mesurés par rapport à deux axes de référence : l'axe I passe par l'apex et par la columelle ; l'axe II, perpendiculaire au précédent, est tangent à la base du péristome (Rousseau, 1982) (fig. 1). Le nombre de tours peut être estimé avec une erreur de plus ou moins un quart de tour. Des indices de forme permettent de préciser certains traits de la coquille, indépendamment de la taille : LM/HM, LS/HS, NT/HM schématisent la forme générale ; HO/HM, LO/LM les hauteur et largeur relatives de l'ouverture.

La totalité des coquilles récoltées présentent un dernier tour comprimé avec une protrusion de l'ouverture ; leur développement est donc complet et les différences observées relèvent de la variation adulte.

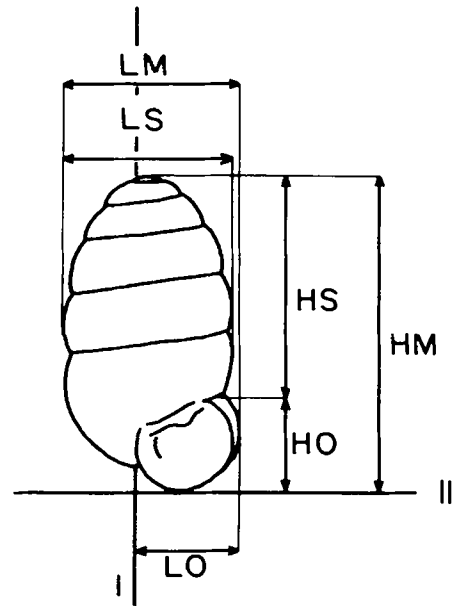


Fig. 1 — Dimensions utilisées : HM, LM, hauteur et largeur maximales de la coquille ; HS, LS, hauteur de la spire ; HO, LO, hauteur et largeur de l'ouverture. Le nombre de tours (NT) a été estimé à un quart de tour près. Les mesures ont été effectuées au « measuroscope » Nikon (la hauteur de la coquille figurée est de 3,16 mm).

Measurements used : HM, LM total height and total width of the shell ; HS, LS height and width of the spire ; HO, LO height and width of the aperture. The number of whorls (NT) has been estimated with an error of quarter of a whorl. The measures have been taken with a measuroscope Nikon (the shell represented is 3,16 mm high).

LES POPULATIONS ACTUELLES

Deux populations actuelles, provenant des localités de la Rochepot (RR) et de Velars-sur-Ouche (VV) en Bourgogne, ont été analysées. Elles ont été recueillies dans un biotope dont les caractéristiques rappellent sensiblement celles d'un climat de type interglaciaire (Puisségur, 1976).

La population de Velars-sur-Ouche vivait sur un plateau assez exposé au vent où une maigre végétation herbacée alterne avec des zones rocheuses dénudées. Celle de la Rochepot provient d'une pente marneuse relativement bien protégée du vent où la végétation herbacée est abondante (Puisségur, *op.cit.*).

Au premier examen, les individus de Velars-sur-Ouche apparaissent plus grands que ceux de la Rochepot, ce que confirme l'analyse univariée des paramètres ; les valeurs moyennes de chaque caractère mesuré sont toujours plus fortes dans l'échantillon VV. Les différences sont hautement significatives pour pratiquement tous les paramètres et les indices (fig. 2).

L'analyse globale des variations (analyse factorielle des correspondances) confirme cette discrimination (fig. 3).

Ces deux populations contemporaines qui vivaient dans des conditions de milieu distinctes, présentent donc chacune une part de variabilité qui leur est propre. Cette divergence constitue une référence importante pour l'interprétation des comparaisons des populations fossiles.

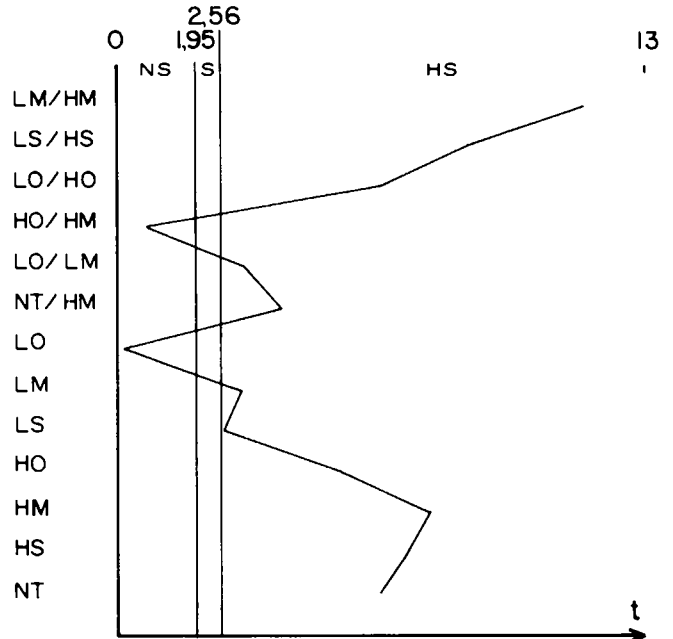


Fig. 2 — Profil statistique de la comparaison des moyennes (dimensions et indices) des deux populations actuelles.

Statistic profile of the means comparison of the two recent populations (measurements and ratios).

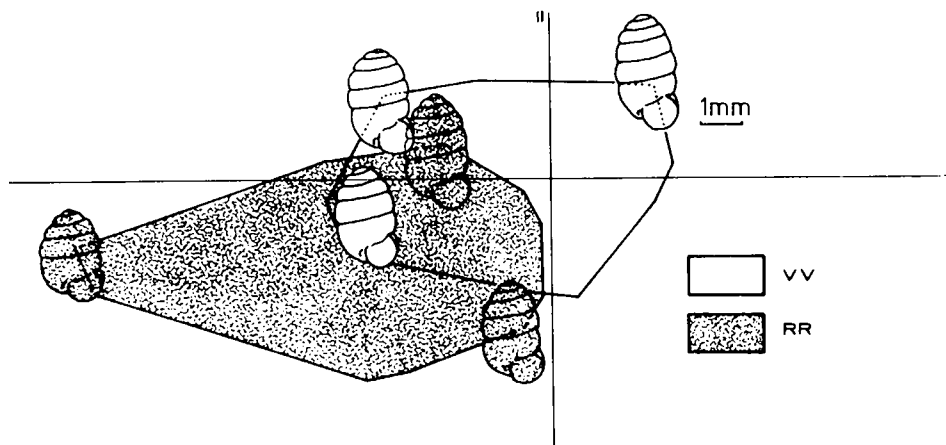


Fig. 3 — Populations actuelles Velars-sur-Ouche (VV) et La Rochepot (RR) : comparaison par analyse factorielle des correspondances (sous nuage de l'analyse globale, fig. 6a). L'échelle de 1 mm est celle des coquilles figurées.

Recent populations, Velars-sur-Ouche (VV) and la Rochepot (RR) : comparison by factor analysis of correspondences part of the total analysis, fig. 6). The scale of 1mm is that of the figured shells.

LES POPULATIONS FOSSILES D'ACHENHEIM

POPULATIONS		PRELEVEMENTS	CARACTERISTIQUES FACIOLOGIQUES	CLIMAT	AGE	
ACTUELLES	RR	LA ROCHEPOT VELARS-SUR- -OUCHE	SOL SUR UNE PENTE MARNEUSE AVEC UNE FORTE VEGETATION HERBACEE SOL SUR UN PLATEAU CALCAIRE RECOUVERT PAR UNE MAIGRE VEGETATION	TEMPERE	ACTUEL	
	VV			TEMPERE	ACTUEL	
FOSSILES	DS - 8	C4 P19	LOESS BLANC JAUNATRE	TRES FROID	WÜRM III	
	DQ - 7	C4 P17	PETITS LITS SABLEUX IRRÉGULIERS	FROID		
	DP - 6	C4 P16	NIVEAU LITE TRES SABLEUX	FROID	WÜRM II-III	
	DK - 5	C4 P11	LOESS VERDATRE	TRES FROID	WÜRM II	
	CI	C3 P9	ACHENHEIM	LIMON ARGILEUX BRUN CLAIR	TEMPERE	RISS - WÜRM
					CI	
	CM	C3 P8	LIMON BRUN HUMIFERE	TEMPERE		
	CC - 3	C3 P3	LOESS CLAIR, VERDATRE FIN, AVEC POUPEES	TRES FROID	RISS III	
	BL - 2	C2 P12	ALTERNANCE D'HORIZONS ARGILEUX ET D'HORIZONS SABLO-LOESSOIDES	FROID	RISS I - RISS II	
AB - 1	C1 P2	NARNES VERDATRES	TRES FROID	MINDEL I		

Fig. 4 — Répartition et origine des 9 populations de la série d'Achenheim et des deux populations actuelles. De gauche à droite : codes et numéros d'ordre utilisés dans ce travail, puis caractéristiques faciologiques des niveaux, indications climatiques et datations proposées par J.J. Puisségur (1978).

Distribution and origin of the nine populations of the Achenheim series and of the two recent populations. From left to right : codes and row numbers used in this paper, then characteristics of the facies, climatic indications and datings proposed by J.J. Puisségur (1978).

De nombreux prélèvements ont été effectués de façon méthodique dans les séries de loess d'Achenheim (Bas-Rhin, France) qui couvrent une période débutant au Pléistocène moyen et se terminant à la fin du Pléistocène supérieur (Puissegur, 1978). Leurs successions de faciès et leurs changements de faune illustrent le caractère cyclique de l'évolution climatique durant la période concernée (Heim & alii, 1983). Les neuf populations fossiles étudiées sont issues de quatre coupes (A,B,C,D) stratigraphiquement superposées où alternent des couches de loess, des niveaux sableux et des paléosols (fig. 4). Ces types de sédiments se sont formés sous des conditions climatiques caractéristiques : les niveaux humifères pendant les périodes tempérées, les niveaux sableux puis le loess durant les refroidissements.

Les associations malacologiques précisent certains paramètres des paléomilieus tels que l'humidité et la température. Elles comprennent en effet des espèces significatives comme :

- *Succinea oblonga* qui vit en milieu très humide,
- *Pupilla alpicola*, *Vertigo genesii* qui sont des formes palustres,
- *Columella columella*, *Vertigo parcedentata*, *Valtonia tenuilabris*, *Pupilla loessica* qui sont des espèces paléarctiques,
- *Pupilla alpicola* qui est une espèce alpine (Lozek, 1964 ; Puisségur, 1976).

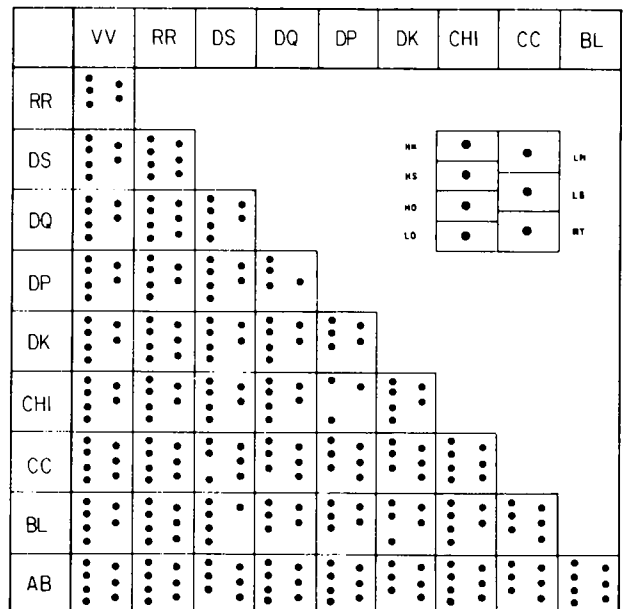


Fig. 5 — Comparaison des moyennes des 7 dimensions dans les populations actuelles et fossiles (test t) : les différences significatives et hautement significatives sont matérialisées par un cercle noir, la disposition des variables étant la même dans chaque case (cf. modèle). Means comparison of the recent and fossil populations (seven measurements t test) : the significant and highly significant differences are materialized as dark circle, the arrangement of the variables being the same in each compartment.

Pupilla muscorum se trouve dans tous les niveaux quels que soient leur nature sédimentaire et leur contenu malacologique. Il était donc intéressant d'analyser les variations de structure morphologique de cette espèce au travers des fluctuations climatiques.

La variation morphologique de chacune des neuf populations est continue et homogène. Mesurés sur des formes adultes tous les caractères ont une distribution gaussienne, mais la variabilité est importante, ce que démontrent des corrélations relativement faibles. Seules sont nettes les liaisons entre hauteur de la coquille et nombre de tours d'une part, dimensions de l'ouverture et largeur d'autre part.

La comparaison de ces populations révèle des différences hautement significatives entre les moyennes de la plupart des paramètres (fig. 5). Pour estimer l'importance de ces divergences l'ensemble des échantillons fait l'objet d'une analyse factorielle des correspondances à partir de toutes les variables dimensionnelles. Les populations actuelles y ont été jointes pour donner un élément de référence de la variation inter-population.

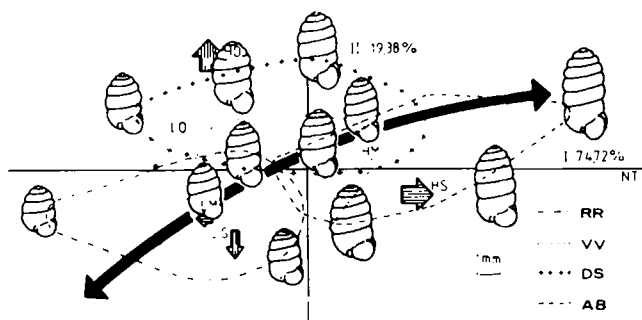


Fig. 6 — Comparaison des populations, par analyse factorielle des correspondances sur les dimensions (le nombre de tours NT est placé en variable supplémentaire). Les flèches hachurées repèrent les variables à forte inertie. Les enveloppes recouvrent les dispersions des 3 populations extrêmes et celle de Velars-sur-Ouche. L'axe noir matérialise le gradient morphologique tenant compte de la position de tous les échantillons. L'échelle de 1 mm est celle des coquilles figurées.

Populations comparison, by the factor analysis of correspondences of the measurements (number of whorls as supplementary variable). The drawn arrows locate the variables with a great inertia. The closed lines surround the dispersion of the three extreme populations and that of Velars-sur-Ouche. The dark axis materializes the morphological gradient, taking into account all the samples positions. The scale 1 mm is that of the figured shells.

Le premier plan factoriel qui exprime 94,10 % de l'inertie totale, fournit une représentation particulièrement significative. Les projections des échantillons se chevauchent largement sur une aire regroupant les formes qui leur sont communes. Les formes propres à

chacun d'entre eux, situées hors de cette zone, matérialisent les différences. Leurs nuages ne se superposent que partiellement et dessinent de proche en proche un gradient oblique, légèrement courbe, dont la direction résulte essentiellement de la hauteur de la spire (axe I) et de la hauteur de l'ouverture (axe II) (fig. 6). Les nuages des lots RR et AB, situés en positions extrêmes, n'ont qu'une très petite partie commune mais sont largement intégrés à l'ensemble défini par les autres populations. D'autre part, l'écart entre les populations fossiles prises deux à deux ne dépasse jamais celui qui existe entre les deux populations actuelles.

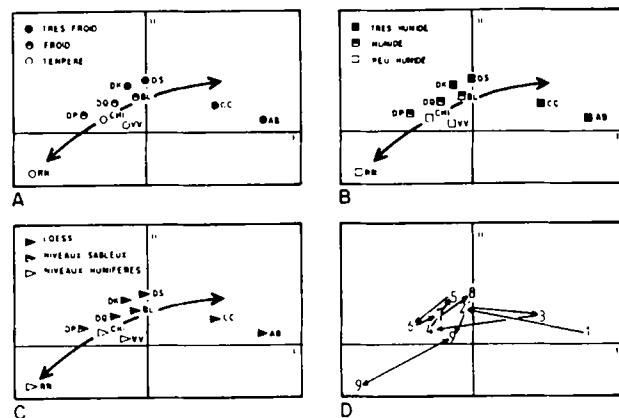


Fig. 7 — Relations entre la forme moyenne des échantillons (centre de gravité des nuages en AFC) et les caractéristiques de l'environnement. A- température, B-humidité, C- faciès du niveau. Mise en évidence d'un gradient climatique (axe courbe) et de l'absence de liaison entre les variations de forme et le temps : D (les chiffres indiquent le rang dans la succession stratigraphique cf. (fig. 4).

Relations between the mean shapes of samples (gravity centers of the scatter diagrams in FAC) and the environmental characteristics (A- temperature, B-humidity, C- level facies) showing a morphological gradient (curved axis) and the absence of relation between shape variations and time : D (the number indicate the rank in the stratigraphic succession, see fig. 4).

En conclusion, la variation de *P. muscorum* s'ordonne selon un gradient morphologique dont chaque lot ne constitue qu'un jalon. Les formes extrêmes se distinguent essentiellement par la hauteur de la spire (qui passe presque du simple au double) et la forme de l'ouverture (basse chez les petites coquilles, de hauteur relative plus importante chez les grandes) (fig. 6). L'augmentation de taille résulte pour la plus grande part d'une accrétion de la coquille, dont la spire compte alors des tours plus nombreux.

Chaque population ayant une variation homogène, sa position moyenne sur le plan factoriel peut être représentée par le centre de gravité de son nuage de points. Cette représentation simplifiée permet de confronter les variations de forme aux paramètres connus du milieu (fig. 7).

Les caractéristiques de température (fig. 7A), d'humidité (fig. 7B) et la nature du sédiment (fig. 7C) ont été superposées aux centres de gravité. Les résultats, parfaitement concordants, définissent trois ensembles de populations qui se disposent sensiblement selon un gradient climatique de même orienta-

tion que le gradient morphologique. Par contre, aucune logique ne ressort de la distribution des lots quand leur position stratigraphique leur est associée (fig. 7D). Les fluctuations observées ne représentent donc pas une tendance évolutive : les nombreuses récurrences plaident plutôt en faveur d'une variabilité potentielle importante. Le parallélisme des gradients morphologique et climatique suggère que l'édification de la coquille a lieu sous une forte dépendance des conditions ambiantes qui influent sur l'expression de cette variabilité.

ÉLÉMENTS D'INTERPRÉTATION

Le parallélisme des gradients climatique et morphologique met en évidence des relations de plusieurs ordres :

- Les populations constituées des coquilles les plus petites se situent près du pôle tempéré tandis que les grandes formes appartiennent aux populations de milieu froid. Chez les stylommatophores, on sait que le développement post-embryonnaire est fortement influencé par la température (Franc, 1968). Il semble donc légitime d'envisager que l'accroissement de la taille de *P. muscorum* est lié à l'abaissement de la température. Ce résultat concorde avec certaines observations faites sur des espèces de gastéropodes actuels appartenant à divers groupes : certains accroissements de taille sont corrélés à des diminutions de température (Tardy, 1982).

- Les périodes favorables au développement sont vraisemblablement plus courtes en climat froid (hibernation plus longue) : on y trouve pourtant les formes de plus grande taille. Sachant que la croissance cesse lorsque la maturité génitale est atteinte (Franc, 1968), il faut envisager que ces grandes formes aient soit une période de maturation plus longue que celle des formes de milieu tempéré, soit un taux de croissance plus élevé pendant les périodes favorables.

- L'ouverture est proportionnellement plus haute et plus large chez les coquilles de grande taille, alors qu'elle est relativement basse chez les petites. S.J. Gould (1968) a démontré chez les gastéropodes qu'une liaison étroite unissait le volume supporté par le pied et la surface de sa sole. Dans le cas d'une augmentation de la taille de la coquille, il a relevé trois stratégies adaptatives possibles.

. renforcement structural du pied sans changement de forme, avec un accroissement de la qualité adhésive du mucus,

. élargissement du pied augmentant ainsi la surface sustentatrice, sans changement de taille,

. accroissement de taille du pied.

Les caractéristiques de l'ouverture montrent que la stratégie adoptée par *P. muscorum* correspond au moins en partie à la dernière proposée.

En conclusion, les fluctuations morphologiques de *Pupilla muscorum* restent dans le cadre intraspécifique. Leur enchaînement au cours du temps ne traduit pas une tendance évolutive, mais il montre que certains paramètres du milieu (accessibles dans l'archive fossile) contrôlent la variabilité exprimée par chaque population. Les différences observées reflètent vraisemblablement pour une grande part des adaptations écophénotypiques.

Remerciements

Nos remerciements vont à J.J. Puissegur qui nous a donné accès à ses collections, à J. Chaline et B. David pour leurs remarques et suggestions. Ce travail est une contribution au

programme « Taux évolutif » aidé par l'Université de Dijon et au Thème « Rôle de l'Environnement sur l'Évolution » du LA 157.

RÉFÉRENCES

- FRANC A. (1968) - Sous-classe des Pulmonés (*Pulmonata* CUVIER, 1817) in « Traité de Zoologie-Anatomie, Systématique, Biologie ». *Masson édit.*, Paris, t. 5, fasc. 3, 324-607.
- GOULD S.J. (1968) - Ontogeny and the explanation of form : an allometric analysis. *Paleont. Soc.*, Norman (Oklahoma), 2, 80-93, 11 fig., 1 pl. (suppl. *Journ. Paleont. Menasha* (Wisconsin), 42 5).
- HEIM J. & alii (1982) - Achenheim : une séquence-type des loess du Pléistocène moyen et supérieur. *Bull. A.F.E.Q.*, Paris, (2), 10-11, 147-159, 5 fig.
- LOZEK V. (1964) - Quartärmollusken des Tschechoslowakei. *Acad. Wiss.*, Prague, 31, 374 p., 91 fig., 11 tabl., 32 pl.
- PUISSEGUR J.J. (1976) - Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne. Significations stratigraphiques et climatiques. Rapports avec d'autres faunes boréales de France. *Mém. géol. Univ. Dijon*, 3, 241 p., 29 fig., 28 pl.
- PUISSEGUR J.J. (1978) - Les mollusques des séries loessiques à Achenheim. *Rech. géogr. Strasbourg*, 7, 71-96, 14 fig., 5 tabl.
- ROUSSEAU D.D. (1982) - L'influence du milieu sur l'évolution morphologique des *Pupilla muscorum* L., (*Mollusca, Gasteropoda, Pulmonata*) quaternaires. *D.E.A. Inst. Sc. Terre Dijon*, 44 p., 26 fig. (inédit).
- TARDY J. (1982) - Facteurs de croissance chez les Mollusques gastéropodes euthyneures. *Haliotis*, Marseille, 12, 91-110.