

REPONSES DES MALACOFAUNES TERRESTRES QUATERNAIRES AUX CONTRAINTES CLIMATIQUES EN EUROPE SEPTENTRIONALE

DENIS-DIDIER ROUSSEAU

Université de Bourgogne, U.A. CNRS 157, Centre des Sciences de la Terre, 6 bd Gabriel, F-21100 Dijon (France)

(Received February 2, 1988; revised and accepted June 23, 1988)

Abstract

Rousseau, D.-D., 1989. Réponses des malacofaunes terrestres quaternaires aux contraintes climatiques en Europe septentrionale. [Responses of Quaternary land snails to climatic constraints in northern Europe], 69: 113–124.

Quaternary land snails show two major responses to climatic variations: emigration and ecophenotypism. The former is the case of the great majority of stenotopic species. Examples of migration are determined through the study of malacological associations. In northern France, cooler phases are indicated by the immigration and development of Nordic and Alpine species of which the area of distribution was invaded by ice. By contrast, interglacial temperate periods, corresponding to a recolonization of free environments, are indicated by the immigration of forest or semi-forest thermophilic species.

Ecophenotypism concerns some eurythermal species. They display morphological variations of the shell, mainly variations in size, which parallel climatic variations. In *Pupilla muscorum*, the shell is large when the climate is cold and small when it is temperate.

Examples of migration and ecophenotypism are provided by joint studies of the malacological associations and *Pupilla muscorum* in the Achenheim site (Alsace, France).

Résumé

Les mollusques continentaux quaternaires présentent deux réponses principales aux fluctuations climatiques: l'émigration et l'écophénotypisme. La première est le lot de la majorité des espèces qui sont sténotopes et sténoèces. Des exemples d'émigration sont fournis par l'étude des associations malacologiques. Les phases de refroidissement sont marquées dans nos régions (France septentrionale) par l'immigration et le développement d'espèces nordiques ou alpines dont l'aire de répartition avait été envahie par les glaces. A l'opposé, les périodes interglaciaires tempérées, de recolonisation des environnements sont soulignées par l'immigration de taxons forestiers ou semi-forestiers thermophiles. L'écophénotypisme concerne quelques espèces. Elles présentent des variations morphologiques de la coquille, principalement de la taille, parallélisables avec les fluctuations climatiques. Chez *Pupilla muscorum* la coquille est de grande taille lors des refroidissements et de petite taille sous climat tempéré.

Les exemples d'émigration et d'écophénotypisme sont présentés à partir de l'étude conjointe des associations malacologiques et de *Pupilla muscorum* dans le gisement d'Achenheim (Alsace).

Introduction

En milieu continental, l'analyse des relations organismes–environnement n'est réalisable qu'à partir de groupes étroitement inféodés à leur biotope et dont la représentation en

individus est statistiquement satisfaisante. Parmi les invertébrés, les mollusques, principalement les gastropodes pulmonés, par leur abondance et leur diversité, se révèlent un matériel propice à ces analyses. Le Quaternaire, par l'abondance et la finesse stratigra-

phique des dépôts, et par l'existence de milieux diversifiés et contrastés, se révèle un cadre idéal pour de telles études.

L'exposé qui suit fait le lien entre deux approches, complémentaires, qui jusqu'à présent n'ont jamais été employées conjointement.

(a) Pour les chercheurs européens, l'analyse des mollusques continentaux a principalement eu pour but la reconstitution des paléoenvironnements et des paléoclimats du Quaternaire. Cette tendance a été développée sous l'impulsion de Ložek (1964). Reprenant les données de Favre (1927) et Germain (1930), Ložek a remarqué que dans la nature actuelle les mollusques terrestres constituent des associations complexes. Dix groupes écologiques ont ainsi été définis regroupant les taxons présentant des affinités environnementales communes. En effet, leur composition repose fondamentalement sur l'écologie des organismes contrairement aux regroupements proposés par Sparks (1961), repris récemment par Meijer (1985), qui prennent en compte principalement la distribution géographique des espèces. Puisségur (1976) a adapté le regroupement de Ložek aux faunes malacologiques de la zone paléoboréale pléistocène nord-ouest européenne.

(b) En Amérique, Gould (1969a) a étudié le genre endémique des Bermudes *Poecilozenites*. Son but était bien différent de celui de Ložek et Puisségur, puisque résolument tourné vers les problèmes des modalités évolutives (Gould, 1971). Ainsi pour cerner la variabilité de *P. cupula* et *P. bermudensis* et comprendre leur dynamique évolutive, il a employé la biométrie adoptant ainsi une conception populationnelle de l'espèce. Il a pu ainsi mettre en évidence la phylogénie du genre pendant le Quaternaire. Curieusement cette approche a été très peu employée par la suite, si ce n'est par Williamson (1981) sur des faunes quaternaires africaines.

Le but essentiel de la synthèse de ces deux approches reste la reconnaissance et la compréhension de la structure des associations et des espèces ainsi que la caractérisation de leurs variabilité dans le cadre des changements climatiques quaternaires.

Des faunes actuelles aux faunes pléistocènes

La malacofaune terrestre, comprenant plus de 290 espèces en Europe du Nord-Ouest, est présente dans tous les milieux qu'ils soient forestiers, prairiaux, steppiques ou palustres. C'est l'une des composantes fauniques qui retranscrit le mieux l'environnement dans lequel elle vit. La distribution des espèces n'est en effet pas homogène mais dépend des conditions écologiques locales ou régionales. En outre, un gradient de richesse spécifique Nord-Sud existe, allant de 25-30 taxons en Scandinavie à une centaine en Allemagne et le Sud de l'Angleterre pour dépasser 130 en France (Kerney et Cameron, 1979). Ce fait reflète le cadre climatique et géomorphologique de l'Europe du Nord-Ouest (Fig.1). Un climat tempéré, soumis à des influences atlantiques, méditerranéennes, boréales et continentales variables (Biro, 1970), règne sur une large étendue constituée de plaines et moyennes montagnes hormis les reliefs scandinaves et alpins. L'Europe du Nord-Ouest est donc une immense mosaïque écologique qu'enregistre la répartition des malacofaunes [trois ensembles fauniques principaux ont été reconnus en France: atlantique, septentrional et circum méditerranéen (Germain, 1930)].

Toutefois les données issues de la répartition actuelle sont limitées. Elles ne permettent pas d'apprécier précisément l'impact des facteurs externes sur les individus. Les observations expérimentales apportent le complément d'information nécessaire. Parmi les nombreux facteurs environnementaux, la température, l'humidité, l'éclairement sont les seuls qui soient indirectement accessibles au paléontologiste, ayant une implication directe d'ordre physiologique sur l'organisme. Une quatrième, la gravité, contingente les variations morphologiques résultant de l'influence des facteurs précédents sur le développement de l'individu. Elle présente plutôt un aspect mécaniste.

(A) La *température* est un facteur écologique fondamental dont les fluctuations sont durement ressenties par l'organisme. Son augmen-



Fig.1. Carte orographique de l'Europe. Les zones d'altitude supérieure ou égale à 200 m ont été figurées en pointillés. Cette représentation fait ressortir l'orientation Est-Ouest des reliefs (massifs alpins et hercyniens) limitant les possibilités d'émigration Nord-Sud en cas d'englacement.

tation induit une élévation proportionnelle de l'activité métabolique: augmentation de la consommation en oxygène, des dépenses énergétiques pour l'osmorégulation (Chevallier, 1982; Tardy, 1982), influence sur le développement embryonnaire et post-embryonnaire (Franc, 1968). Les mollusques continentaux, et plus précisément les gastropodes pulmonés sont des organismes poïkilothermes. Ils sont incapables de contrôler leur température interne hors d'un intervalle assez limité de température extérieure. De ce point de vue, le

facteur thermique, tout comme l'humidité le fait sous d'autres conditions, joue un rôle de facteur limitant en affectant directement le métabolisme général de l'organisme. La plupart des espèces sont sténothermes. Toutefois quelques unes présentent la particularité d'être eurythermes. Leur plus grande résistance en fait un matériel privilégié pour l'étude des interactions espèce-milieu.

(B) *L'humidité* joue également un rôle prépondérant. Placé dans un milieu à faible degré hygrométrique, l'organisme entre dans un état

de repos transitoire. A l'opposé, le maintien dans un milieu saturé peut entraîner de profonds troubles physiologiques (Chevallier, 1982).

(C) *L'éclairement* influe sur la croissance corporelle et la reproduction. Il regroupe en fait l'intensité lumineuse reçue par les animaux, la durée d'éclairement (photopériode) et la qualité de la lumière (longueur d'onde). Replacés dans le contexte naturel, ces paramètres soulignent l'importance de la végétation dans le biotope par son rôle d'écran par rapport aux rayons lumineux.

(D) La *gravité* agit sur la masse, les dimensions et les proportions de l'organisme et de sa coquille. C'est un élément invariable qui modère les variations morphologiques dues aux facteurs externes (comme les trois précédemment cités) ou internes. La croissance allométrique de l'individu induit alors une limitation de taille (Gould, 1971). Une conséquence directe de cette limitation de taille est la force de soutien de l'organisme. Classiquement, elle est proportionnelle à la section des structures portantes; "cette section étant une surface augmente comme le carré des dimensions linéaires tandis que le volume augmente comme le cube" (Sacchi et Testard, 1971). Ces résultats obtenus expérimentalement à partir de structures rigides (des cylindres) ne peuvent être employés directement dans le règne animal. Néanmoins, utilisés à titre indicatif, ils permettent d'appréhender le cadre des variations morphologiques.

Autre facteur externe important, la nourriture n'est malheureusement pas accessible aux paléontologistes. Toutefois rappelons qu'il existe une corrélation positive, variable selon les espèces, entre la quantité de nourriture, la croissance et la reproduction (Tardy, 1982).

Consécutivement, les mollusques terrestres présentent une valence écologique variable. Chez la majorité d'entre eux, leur capacité à coloniser des milieux différents, c'est-à-dire à survivre et à proliférer sous des conditions écologiques diversifiées est assez faible (spécialistes).

De cette forte inféodation des gastropodes

pulmonés à leur environnement découlent deux conséquences principales.

— La première consiste en des variations morphofonctionnelles chez une même espèce d'une population à l'autre, d'une communauté à l'autre. Ces différences entre populations locales sont alors qualifiées d'écophénotypiques: modifications génétiques ou non de la morphologie en réponse à des changements des paramètres du milieu.

— La seconde concerne les associations. L'équilibre qui existe de nos jours est susceptible de se modifier sous l'influence prédominante d'un ou de plusieurs facteurs externes entraînant une redistribution des végétaux et des faunes.

Les malacofaunes terrestres pléistocènes

Les gastropodes pulmonés pléistocènes constituent des communautés riches en individus et en espèces dont la plupart subsistent encore de nos jours. Ainsi l'écologie et la distribution des représentants actuels permettent de caractériser les paléoenvironnements quaternaires, les taxons n'ayant probablement pas modifié leurs exigences écologiques (Lozek, 1964; Puissegur, 1976). A chaque association correspond un biotope particulier représentant des conditions climatiques précises. Tout changement, au cours du temps, dans la composition des communautés malacologiques implique donc une modification du biotope.

La succession des associations dans une même coupe met donc en évidence les variations environnementales causées par les oscillations climatiques. Les associations renfermant des espèces forestières caractérisent un climat tempéré. Au contraire, la forte proportion de taxons de milieu découvert et steppique souligne une dégradation du climat. La présence d'espèces dont la répartition actuelle est alpine, boréale voire asiatique, ayant immigré dans nos régions durant le Pléistocène, traduit l'existence durant ces périodes de conditions de refroidissement marquées favorables à leur survie, à leur développement et à leur prolifération.

Ces changements de faune nécessitent le rappel de l'importance de la structuration orographique de l'Europe et plus particulièrement le rôle prépondérant de l'orientation Est-Ouest des Alpes et de leurs prolongements centre-européens (Fig.1). A la suite des avancées de l'inlandsis scandinave et des glaciers alpins, la large étendue nord-européenne s'est trouvée considérablement réduite et soumise à des conditions climatiques de plus en plus rudes induisant l'existence d'un pergélisol continu (Fig.2). En conséquence le milieu végétal a changé et les faunes malacologiques se sont redistribuées. Ces modifications ont été marquées dans tout le domaine par la disparition quasi-totale des forêts caducifoliées thermophiles et leur remplacement par des milieux caractéristiques des environnements périglaciaires de type steppique loessique. En ce qui

concerne la partie nord du domaine ouest-européen (Fig.2), les changements de biotope ont été marqués par l'immigration d'espèces étrangères dites "froides" (Fig.3) dont l'aire de répartition avait été envahie par les glaces. Leur implantation a été d'autant plus facile qu'un grand nombre de niches écologiques nouvelles avaient été créées à la suite des modifications environnementales.

Dans un tel contexte, apparition de nouvelles conditions climatiques (refroidissement ou réchauffement), trois scénarios se présentent aux gastropodes pulmonés:

- l'extinction,
- l'émigration,
- l'écophénotypisme.

(A) Les deux premiers cas concernent les taxons à faible valence écologique. *L'extinction* constitue alors une phase ultime faite de



Fig.2. Glaciers, mers et pergélisols en Europe durant le Pléistocène moyen et supérieur (quatre derniers cycles climatiques interglaciaire-glaciaire) (d'après Eissmann, 1981 et Hughes, 1985; modifiés). 1= Extension maximale des glaciers. 2= Banquise. 3= Littoral durant les phases glaciaires. 4= Limite d'extension des structures de gel. 5= Limite sud d'extension du pergélisol discontinu. 6= Voies d'émigration possibles pour la malacofaune.

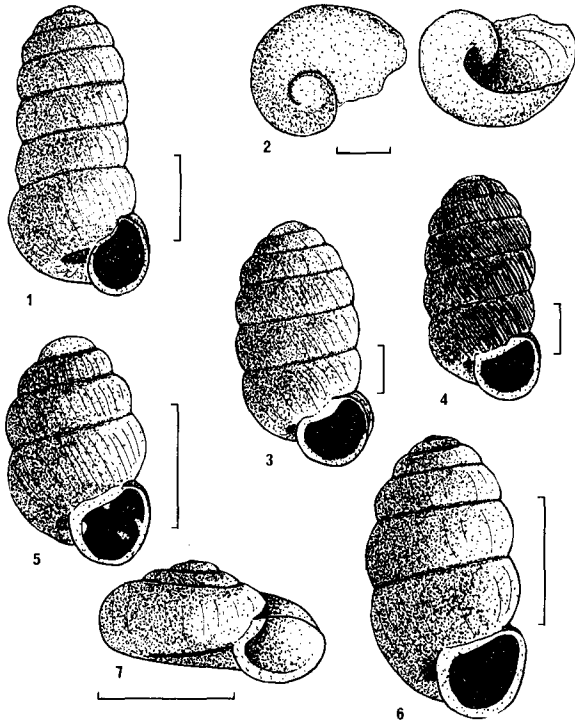


Fig.3. Représentations d'espèces caractéristiques des phases pléniglaciaires. 1= *Columella columella* (arctique et alpine). 2= *Eucobresia nivalis* (alpine et carpathienne). 3= *Pupilla alpicola* (alpine). 4= *P. loessica* (steppes loessiques centre-européennes). 5= *Vertigo genesii* (boréale et alpine). 6= *V. parcedentata* (arctique). 7= *Vallonia tenuilabris* (nord-asiatique).

l'association d'une potentialité interne et de l'action de la sélection naturelle. Les exemples d'extinctions en milieu terrestre sont relativement très rares et ne seront donc pas développés.

(B) Une illustration de l'émigration est donnée par les espèces froides. Leur présence correspond à une transgression faunique face à l'avancée glaciaire (Laurin et Rousseau, 1985; Rousseau, 1985a, 1987a,b). Voici par exemple la distribution et l'écologie actuelles des taxons étrangers à nos régions qui sont les plus fréquents dans les sédiments quaternaires. *Columella columella* (Fig.2), arctico-alpine, préfère les places herbeuses au delà de l'étage des arbres souvent à la limite des champs de neige. *Pupilla alpicola* (Fig.2), alpine, a pour biotope les prairies marécageuses de montagne. *P. loessica* (Fig.2), espèce fossile, n'est

retrouvée que dans les associations pléniglaciaires de steppe loessique. *Vallonia tenuilabris* (Fig.2), nord-asiatique (Sibérie, Nord de la Chine, Asie Centrale), est une espèce steppique. *Vertigo alpestris*, boréo-alpin, vit en milieu découvert relativement sec. *V. genesii* (Fig.2), boréo-alpin, préfère les milieux marécageux. *V. parcedentata* (Fig.2), arctique, est un taxon de toundra.

Par contre chez les faunes tempérées, l'émigration a été particulièrement difficile. Trois voies principales ont constitué une échappatoire vers des conditions plus clémentes. A l'Est, la seule possibilité des faunes nord-européennes, bloquées par la steppe asiatique est située le long du Danube (V. Ložek, comm. orale). A l'Ouest, hormis le littoral atlantique, seul le couloir sequano-rhodanien a pu jouer un rôle similaire (J. J. Puisségur, comm. orale; Lozek, 1969) (Fig.2). La faune tempérée s'est trouvée en quelque sorte pressée par les refroidissements: au Nord et au Sud par les avancées glaciaires, à l'Ouest par l'Océan atlantique et à l'Est par des environnements continentaux particulièrement rudes. Une distinction importante doit être faite entre avancée glaciaire et refroidissement en ce qui concerne le Quaternaire nord-européen. Les études récentes effectuées à Achenheim (Alsace), situé dans la région charnière entre l'Europe du Nord-Ouest et l'Europe centrale, ont indiqué des variations nettes dans les conditions paléogéographiques au cours des quatre derniers cycles climatiques interglaciaire-glaciaire. Le cycle récent (Weichsélien) par exemple indique des conditions comparables à celles de l'Europe du Nord-Ouest tandis que le cycle précédent se rattache plus nettement au domaine de l'Europe centrale (Lautridou et al., 1985) (Rousseau, 1986).

Y-a-t'il eu réellement émigration, réduction de l'aire de répartition? La question est difficile à trancher. En ce qui concerne les faunes tempérées, lors des phases de refroidissement, une conjonction des deux possibilités évoquées est tout-à-fait plausible. Par contre les (re)colonisations de niches nouvellement créées que ce soit durant les phases interglaciaires ou

pléniglaciaires ne peuvent s'expliquer que par une émigration active ou passive des taxons tempérés ou étrangers.

L'analyse des associations malacologiques entre dans un tel cadre et met en évidence les remplacements de faunes au cours du temps au gré des fluctuations climatiques et du contexte sédimentaire.

(C) Le troisième scénario, *l'écophénotypisme*, est observé chez les seules espèces à large valence écologique qui sont également eurythermes. C'est le cas notamment de *Pupilla muscorum*, *Succinea oblonga*, *Trichia hispida* et à un degré moindre *Vallonia costata*. Elles présentent la particularité d'être toujours bien représentées et par conséquent se révèlent être un support de choix pour une analyse détaillée des interactions organismes-milieu. L'analyse biométrique de la coquille permet en effet de préciser la variabilité tant intra-qu'interpopulationnelle des taxons. En ce qui concerne cette dernière, d'importantes variations morphologiques ont été mises en évidence au cours du Pléistocène, principalement des variations de taille. Celles-ci sont corrélables avec les oscillations des facteurs environnementaux et plus précisément avec le facteur thermique traduisant une grande plasticité des taxons par rapport aux stimulus du milieu (Gould, 1969b, 1970; Rousseau, 1985a; Villard, 1987; Rousseau et Keen, 1989).

De telles réponses observées tant dans les associations (émigrations) qu'au niveau spécifique (écophénotypisme) démontrent que la malacofaune terrestre quaternaire reflète d'une manière précise les interactions entre climat, habitat et dispersion (Peake, 1978) confirmant son intérêt dans l'étude de l'histoire climatique du Quaternaire.

Correspondances entre oscillations climatiques et scénarios

Deux exemples pris dans le site d'Achenheim (Alsace, Pléistocène moyen récent et supérieur) illustrent concrètement l'inféodation des mollusques continentaux quaternaires à leurs environnements et l'assujettissement à l'un des

scénarios en réponse aux changements climatiques. Les deux coupes présentées dans cette étude ont un âge Pléistocène moyen récent (Lautridou et al., 1985; Rousseau, 1987a,b) et ont été échantillonnées par Puisségur (1978). Elles sont particulièrement informatives et représentatives car les prélèvements sont nombreux et le contexte pédo-sédimentaire traduit des variations allant de sols interglaciaires, donc tempérés, à des loess pléniglaciaires, maximum de refroidissement. Par souci de conformité bibliographique, la numérotation originelle des coupes (2 et 3 de Puisségur) a été conservée.

D'une manière générale, les analyses multidimensionnelles de la coquille de l'espèce eurytherme *Pupilla muscorum* mettent en évidence la discrimination des individus en fonction de la taille et de la morphologie: les variations intrapopulations résultent de fluctuations de la taille (grande à petite) et de la forme (coquille élancée à trapue). Ces morphologies extrêmes sont toujours représentées dans les populations avec de nombreux intermédiaires. Les variations interpopulations, principalement dues à des fluctuations de la taille sont de même amplitude que celles observées chez les formes actuelles (Fig.4). En effet, la comparaison de populations actuelles provenant d'Europe centrale (Sud-Est de la Pologne, Nord de la Tchécoslovaquie) et de France (Bourgogne) a montré que la variabilité interpopulationnelle repose essentiellement sur des variations de taille. Les individus centre-européens sont globalement plus grands que leurs homologues bourguignons, la taille variant du simple au double (2.4–4.3 mm) (Rousseau, 1985a).

Les associations malacologiques, dont proviennent les populations de *P. muscorum* étudiées, comparées par analyse factorielle des correspondances, se différencient selon des gradients thermiques et hygrométriques (Laurin et Rousseau, 1985; Rousseau, 1987a,b) (Fig.5). L'enchaînement stratigraphique des communautés révèle les oscillations des facteurs environnementaux et fournit des échelles relatives de la température et de l'hygrométrie

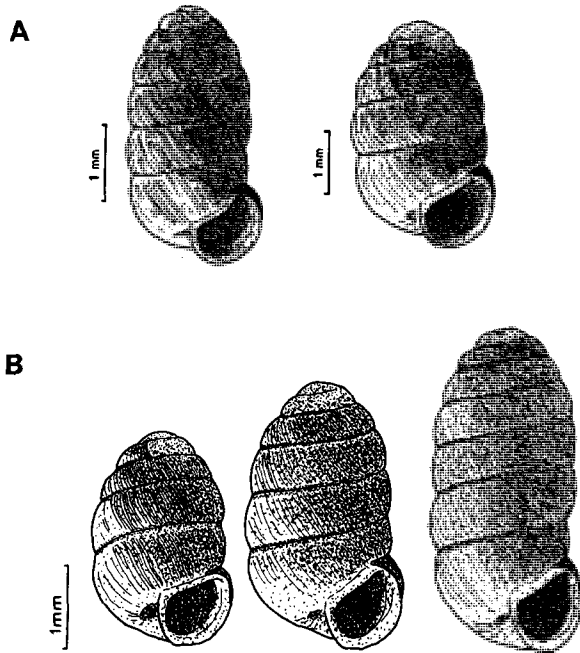


Fig.4. Variations morphologiques chez *Pupilla muscorum*. A. Variation de la forme. A droite coquille trapue avec une faible protrusion de l'ouverture, à gauche coquille élancée avec une forte protrusion de l'ouverture. B. Variations de la taille. Les coquilles représentées correspondent à l'individu moyen de trois populations différentes reflétant des conditions climatiques variables: tempérées à gauche, intermédiaires au centre et pléni-glaciaires à droite.

du milieu. Parallèlement, les successions des populations de *P. muscorum* montrent des variations morphologiques qui reflètent les mêmes contraintes. En outre la nature du sédiment encaissant apporte des informations complémentaires sur le milieu.

Pour plus de clarté dans l'exposé, les résultats sont présentés coupe par coupe et dans

chaque cas selon la démarche suivante: description du contexte environnemental et ses fluctuations indiquées par les associations malacologiques puis caractérisation des variations morphologiques contemporaines de la coquille de *P. muscorum*.

Exemple 1. Relatives stabilités environnementale et morphologique

Étude de la coupe 2 (numérotation de Puis-ségur) (Loess ancien inférieur cf. Schumacher et Wernert = premier des quatre cycles climatiques déterminés à Achenheim; Rousseau, 1987b).

L'analyse des associations met en évidence un environnement découvert sous climat froid, non accentué, à humidité croissante. En effet, à la base (BC-BE) et au sommet (BO) de la coupe, trois espèces étrangères "froides" sont représentées. Ce sont *Columella columella*, *Pupilla alpicola* et *Vallonia tenuilabris*. Toutefois leur faible effectif ne permet pas de conclure à un refroidissement maximum. Le sommet de la coupe traduit un léger réchauffement en milieu steppique (BP-BR). Les espèces froides ont disparu. Des taxons caractéristiques de milieux plus tempérés comme *Chondrula tridens*, *Vallonia costata* et *V. pulchella* sont représentés. Les résultats, obtenus pour la majeure partie de la coupe (BA-BN), constituent une information moyenne compte tenu de la nature du sédiment encaissant, des "lehm-bröckelsande" dont la caractéristique principale est l'alternance de niveaux fins limoneux et de niveaux plus grossiers sableux. Ils sont typiques de saisons contrastées: froid en hiver,

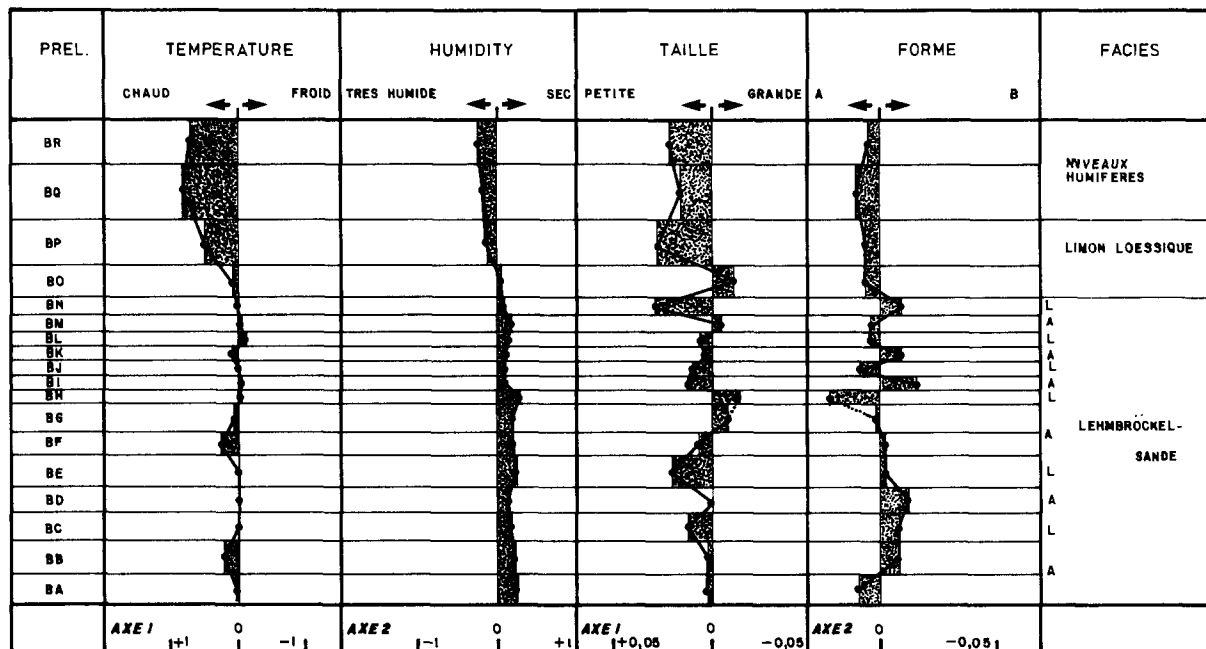
Fig.5. Relations entre les variations de la taille, de la forme de *P. muscorum* et les fluctuations des facteurs externes sur les coupes 2(A) (Loess ancien inférieur) et 3(B) (Loess ancien moyen) d'Achenheim (numérotation originelle de Puis-ségur). Une révision récente des coupes d'Achenheim (Lautridou et al., 1985; Rousseau, 1987b) a mis en évidence un hiatus important entre les niveaux CK et CL, ce dernier appartenant à un autre cycle climatique. Ce hiatus est matérialisé par une bande blanche.

A gauche: position des associations sur les axes climatiques définis lors de l'analyse factorielle des correspondances des communautés malacologiques: axe 1 estimation de la température, axe 2, estimation de l'humidité. (d'après Rousseau, 1987 modifié).

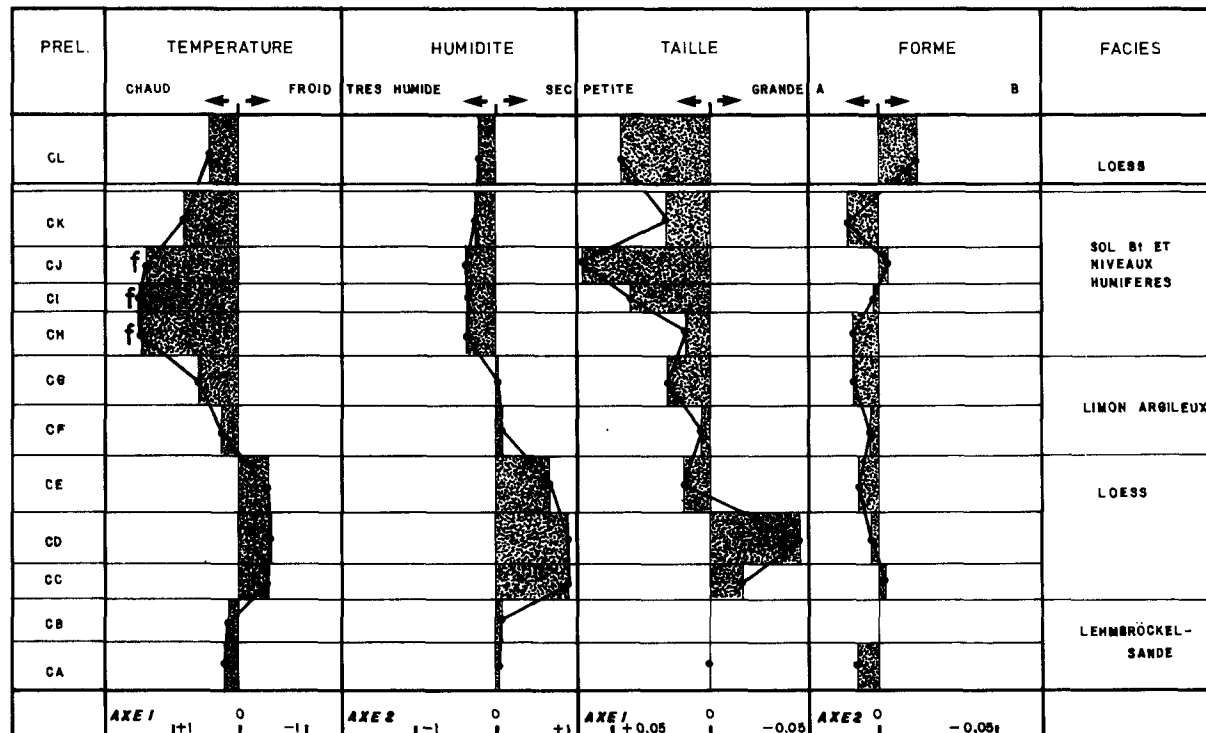
Au centre: position de la morphologie moyenne des populations de *P. muscorum* d'après leur étude par analyse factorielle des correspondances: axe 1, représentation de la taille, axe 2, représentation de la forme de la coquille. (d'après Rousseau, 1985 a modifié). A = coquille élancée. B = coquille trapue.

A droite: observations de terrain sur la nature du sédiment encaissant. L = limon. A = sables.

A



B



sec en été avec un bon ensoleillement, fortes précipitations durant les périodes intermédiaires (Ložek, 1976; Lautridou et al., 1985). Les courbes climatiques tirées des associations traduisent alors essentiellement une monotonie pour les lehmbröckelsande qui s'oppose aux résultats obtenus pour *P. muscorum* (Fig.5a).

Sur la plus grande partie (BA-BO) de la coupe, la variation de la taille de la coquille de *P. muscorum* ne présente pas de tendance particulière. Elle coïncide avec la stabilité relative des facteurs environnementaux suggérée par les associations (milieu froid peu humide). Néanmoins les nombreuses petites alternances mises en évidence reflètent la constitution des lehmbröckelsande: chaque diminution globale de la taille de la coquille coïncide avec un niveau limoneux. Au sommet de la coupe; la tendance est à la diminution de taille (BP-BR) qui peut être mise en parallèle avec la phase de réchauffement révélée par les associations, confirmées par la présence de niveaux humifères appartenant au pédocomplexe interglaciaire Achenheim III (Lautridou et al., 1985) (Fig.5a).

La forme de la coquille varie entre deux extrêmes (Fig.4). Chaque population représente une part plus ou moins grande de cette variation. Sur cette coupe, les modifications de forme ne suivent pas de tendance unidirectionnelle. Quelques variations traduisent des modifications aléatoires de l'intervalle de variabilité morphologique dans des limites permises par le programme ontogénétique de l'espèce. Ces oscillations ne coïncident pas avec les fluctuations de la température, de l'hygrométrie ou même du faciès. De plus, les variations de forme ne sont pas corrélables avec celles de la taille (Fig.5a).

Exemple 2. Fortes variabilités environnementale et morphologique

Étude de la coupe 3 (Loess ancien moyen cf. Schumacher et Wernert = deuxième cycle reconnu à Achenheim; Rousseau, 1987b).

L'analyse des associations révèle une phase froide (CA-CF) avec un maximum en milieu

steppique loessique (CC-CE) caractérisé par une association pauvre en espèces mais riche en individus [association à *Pupilla* (Lozek, 1964; Puisségur, 1976)]. Le refroidissement est suivi d'un réchauffement plus humide (CG-GL), avec apparition d'un milieu forestier ouvert (CH-CI-CJ) (Fig.5b). On assiste au remplacement progressif des faunes caractéristiques des maximums pléniglaciaires par augmentation d'effectif des taxons tempérés et apparition d'espèces forestières comme *Clausilia silvatica* et *Helicodonta obvoluta*.

En ce qui concerne *P. muscorum*, la forme ne varie toujours pas suivant une tendance particulière. Par contre, et contrairement à ce que nous avons observé pour la coupe précédente, les variations de taille suivent une tendance plus régulière. La transition entre grandes coquilles (CC-CD) et petites coquilles (Fig.4b) est unidirectionnelle (Fig.5b) et suit l'évolution climatique. Comme précédemment (coupe 2), quelques alternances sont visibles mais elles restent de faible intensité. Elles contraignent peu la variation continue de la taille en relation avec le changement de milieu. Ce dernier est, en outre, démontré par le passage d'un loess pléniglaciaire à des niveaux humifères et un horizon Bt interglaciaires (pédocomplexe interglaciaire Achenheim II; Lautridou et al., 1985).

Des observations similaires ont été notées dans d'autres gisements. A Biache-St-Vaast (Artois) (Rousseau et Puisségur, 1989), à Cagny-Cimetière (Picardie), à Marsangy (Bassin Parisien), à Schiltigheim (Alsace), à Tourville (Normandie) (Rousseau, 1985b, 1987a) et à Jersey (Iles anglo-normandes) (Rousseau et Keen, 1989) les coupes mettent en évidence des alternances interglaciaires-glaciaires nettes. Or parallèlement aux variations climatiques et environnementales définies par les associations malacologiques, *P. muscorum* révèle des oscillations morphologiques, identiques à celles observées à Achenheim, s'inscrivant dans le même champ de variabilité. Il existe donc au cours du Pléistocène moyen récent et supérieur une réversibilité des variations morphologiques de *P. muscorum*, conséquence de

sa grande plasticité sous l'effet des contraintes climatiques. De même les phases de réchauffement et de refroidissement induisent de façon synchrone les nombreuses émigrations des faunes malacologiques spécialistes.

Conclusions

Les mollusques continentaux quaternaires du Nord-Ouest de l'Europe, très inféodés à leur milieu et présentant des exigences écologiques précises mais variées, ont essentiellement deux réponses aux changements climatiques: *l'émigration* et *l'écophénotypisme*. La première concerne la grande majorité des taxons, les spécialistes. Cette dynamique ne peut être réalisée lors de changements brutaux des conditions environnementales qui dans ce cas conduisent à l'extinction locale des taxons. L'émigration n'est possible que lors des modifications progressives du paysage végétal sous la contrainte des variations climatiques. Elle se traduit donc par une reconfiguration, par déplacement global, réduction ou dans certains cas de recolonisation par augmentation de l'aire de répartition. Dans ce cas, l'importance des hiatus relevés dans la stratigraphie des dépôts ne peut être sous-estimée, ceux-ci donnant sous certaines conditions (érosion, structuration...) une image brutale des changements de faune et de leur disparition.

Lors des changements climatiques, seuls quelques taxons, des généralistes, présentent des modifications de la morphologie de la coquille [variations statistiquement significatives (Rousseau et Laurin, 1984)]. Celles-ci reflètent l'action du milieu externe sur le métabolisme des organismes. Dans le cas présenté, *Pupilla muscorum*, les individus de grande taille résultent d'une plus longue période de croissance liée aux conditions rigoureuses de refroidissement. A l'opposé les individus de petite taille révèlent des conditions climatiques tempérées.

L'analyse des interactions mollusques continentaux-milieus est d'autant plus riche qu'il est possible de rapporter les observations faites sur les fossiles à celles obtenues dans les

environnements actuels. Cette assertion est vérifiée en ce qui concerne les associations malacologiques où l'écologie et la répartition des représentants actuels des taxons pléistocènes constituent des éléments interprétatifs fondamentaux. Elle l'est également en ce qui concerne l'adaptation spécifique au milieu où des scénarios identiques à ceux observés durant le Pléistocène ont pu être mis en évidence. Chez *Pupilla muscorum* par exemple, entre populations bourguignonnes et d'Europe centrale, les variations morphologiques sont basées essentiellement sur la taille de la coquille.

Les mollusques continentaux, abondants dans les dépôts quaternaires sont donc de bons indicateurs des paléoenvironnements et de leurs oscillations. Leur analyse quantitative démontre le rôle prépondérant du milieu sur la variabilité spécifique et sur la composition des associations.

Remerciements

Je tiens à remercier Dr. P. Brunet-Lecomte, Drs. J. L. Dommergues, J. J. Puisségur (Dijon), P. Janvier (Paris) et J. Sommé (Lille) pour leurs critiques et suggestions concernant le manuscrit. Une mention spéciale pour Dr. Vojen Ložek qui, par les nombreuses discussions que nous avons eues sur le terrain, a suscité cette réflexion. Ce travail a été soutenu financièrement par le CNRS (DRCI) par un voyage d'étude en Tchécoslovaquie dans le cadre des échanges CNRS-Académie des Sciences Tchécoslovaque. Merci à Christine Rousseau pour la frappe du texte.

References

- Birot, P., 1970. Les régions naturelles du globe. Masson, Paris, 370 pp.
- Chevallier, H., 1982. Facteurs de croissances chez des gastropodes pulmonés terrestres paléarctiques en élévation. *Haliotis*, 12: 29-46.
- Eissmann, L., 1981. Periglaziäre Prozesse und Permafroststrukturen aus sechs Kaltzeiten des Quartärs. *Alt. Naturwiss. Forsch.*, 1: 1-171.
- Favre, J., 1927. Les mollusques post-glaciaires et actuels du Bassin de Genève. *Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, 40(3): 171-434.

- Franc, A., 1968. Sous-classe des Pulmonés (Pulmonata Cuvier, 1817). In: *Traité de Zoologie-Anatomie, Systématique, Biologie*. Masson, Paris, 5, 3, pp. 324–607.
- Germain, L., 1930. In: *Mollusques terrestres et fluviatiles. Faune de France*. Lechevallier, Paris, 21, 22, 893 pp.
- Gould, S. J., 1969a. An evolutionary microcosm: Pleistocene and recent history of land snail *P. (Poecilozonites)* in Bermuda. *Bull. Mus. Compar. Zool.*, 138(7): 407–532.
- Gould, S. J., 1969b. Land snail communities and Pleistocene climates in Bermuda: a multivariate analysis of microgastropod diversity. *Proc. North Am. Paleontol. Conv.*, E: 486–521.
- Gould, S. J., 1970. Coincidence of climatic and faunal fluctuations in Pleistocene Bermuda. *Science*, 168: 572–573.
- Gould, S. J., 1971. Geometric similarity in allometric growth: a contribution to the problem of scaling in the evolution of size. *Am. Nat.*, 105, 942: 113–136.
- Hughes, T. J., 1985. The great cenozoic ice sheet. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 50: 9–43.
- Kerney, M. P. et Cameron, R. A. D., 1979. A field guide to the land snails of Britain and north-west Europe. Collins, London, 288 pp.
- Laurin, B. et Rousseau, D. D., 1985. Analyse multivariée des associations malacologiques d'Achenheim. Implications climatiques et environnementales. *Bull. Assoc. Fr. Etud. Quaternaire*, 21: 21–30.
- Lautridou, J. P., Sommé, J., Heim, J., Puisségur, J. J. et Rousseau, D. D., 1985. La stratigraphie des loess et formations fluviatiles d'Achenheim (Alsace): nouvelles données bioclimatiques et corrélations avec les séquences pléistocènes de la France du Nord-Ouest. *Bull. Assoc. Fr. Etud. Quaternaire*, 22–23: 125–132.
- Ložek, V., 1964. *Quätarmollusken des Tschechoslowakei*. Akad. Wiss. Prague, 31, 374 pp.
- Ložek, V., 1969. Le loess et les formations assimilées: corrélation entre l'Europe Centrale et la France par la faune de mollusques. In: *Etudes sur le Quaternaire dans le monde*, 8ième Congr. INQUA, Paris, pp. 597–606.
- Ložek, V., 1976. Klimaabhängige Zyklen der Sedimentation und Bodenbildung während des Quartärs im Lichte malakozoologischer Untersuchungen. *Academia*, 86(8): 1–97.
- Meijer, T., 1985. The Pre-Weichselian non-marine molluscan fauna from Maastricht-Belvédère (southern Limburg, The Netherlands). *Meded. Rijks Geol. Dienst*, 39: 75–103.
- Peake, J., 1978. Distribution and ecology of the Stylommatophora. In: V. Fretter et J. Peake (Rédacteurs), *Pulmonates. 2A. Systematic, Evolution and Ecology*. Academic Press, New York, N.Y., pp. 429–526.
- Puisségur, 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 pp.
- Puisségur, J. J., 1978. Les mollusques des séries loessiques à Achenheim. *Rech. Strasbourg*, 7: 71–96.
- Rousseau, D. D., 1985a. Structures des populations quaternaires de *Pupilla muscorum* (gastropode) en Europe du Nord. Relations avec leurs environnements. Thèse. Univ. Dijon (inédit).
- Rousseau, D. D., 1985b. Application de la méthode d'analyse factorielle des correspondances aux malacofaunes de Tourville (Saalien). *Bull. Cent. Géomorphol. Caen*, 31: 5–20.
- Rousseau, D. D., 1986. Intérêt paléobiogéographique de *Pupilla loessica* Lozek et de *Vallonia tenuilabris* (A. Braun) pour le Pléistocène Ouest-européen. *C.R. Acad. Sci.*, 303, Sér. 11, 3: 257–262.
- Rousseau, D. D., 1987a. New approach to the Pleistocene land snails. In: H. M. French et M. Pecs (Rédacteurs), *Loess and Periglacial Phenomena*. Hungarian Acad. Sci., Budapest, pp. 151–163.
- Rousseau, D. D., 1987b. Paleoclimatology of the Achenheim series (middle and upper Pleistocene, Alsace, France). A malacological analysis. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 59: 293–314.
- Rousseau, D. D. et Laurin, B., 1984. Variations de *Pupilla muscorum* L. (Gastropoda) dans le Quaternaire d'Achenheim (Alsace): une analyse de l'interaction entre espèce et milieu. In: David et J. C. Gall (Rédacteurs), *Palé-écologie 1984 1*. Géobios Mém. spec., 8: 349–355.
- Rousseau, D. D. et Keen, D. H., 1989. Malacological records from the Upper Pleistocene at the Portelet site (Jersey, Channel Islands). Comparisons with western and central Europe. *Boreas*, 18, in press.
- Rousseau, D. D. et Puisségur, J. J., 1989. La malacofaune continentale. In: A. Tuffreau et J. Sommé (Rédacteurs), *Monographie du gisement de Biache-St. Vaast*, vol. 1. *Mem. Spec. Soc. Préhist. Fr.*
- Saachi, C. F. et Testard, F., 1971. *Ecologie animale. Organismes et milieu*. Doin, Paris, 480 pp.
- Sparks, B. W., 1961. The ecological interpretation of Quaternary non-marine Mollusca. *Proc. Linn. Soc. London*, 172: 71–80.
- Tardy, J., 1982. Facteurs de croissance chez les mollusques gastéropodes euthyneures. *Haliotis*, 12: 91–110.
- Villard, F., 1987. La variation morphologique chez *Vallonia costata* (Gastropoda, Pulmonata) en relation avec le milieu. Thèse. EPHE, Dijon, 118 pp. (inédit).
- Williamson, P. G., 1981. Palaeontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana basin. *Nature*, 293, 5832: 437–443.