

Éléments de paléomalacologie et limites des interprétations

Alain Thomas, 5 allée du coteau Appt 5, F-74940 Annecy-le-Vieux, alain.tho@wanadoo.fr.
Reçu le 13 décembre 2016, accepté le 04 décembre 2016

Résumé : Les assemblages d'espèces de mollusques continentaux, terrestres et aquatiques sont utilisés comme marqueurs écologiques et chronologiques, aidant à suivre les changements paléoenvironnementaux. L'évolution du climat et de l'environnement d'un site peuvent être étudiés selon plusieurs approches au regard de la malacofaune. La première approche consiste à évaluer la variation quantitative des mollusques, la seconde repose sur l'évaluation qualitative des assemblages malacologiques et la troisième se fonde sur la morphologie de certaines « espèces témoins ». Les limites de la discipline sont évoquées également avec les impacts anthropiques, la comparaison entre régions biogéographiques et la composition des différents types de sédiments. Les outils et les méthodes d'analyse de la malacofaune dans les stratifications à étudier sont succinctement décrits.

Mots clés : Mollusques, paléomalacologie

Abstract : The assemblages of non-marine molluscs, are used as ecological and chronological markers, helping the paleoenvironmental changes understanding. The evolution of the climate and the environment of a site can be studied according to several approaches with regard to the malacofauna. The first approach is to evaluate the quantitative variation of molluscs, the second is based on the qualitative assessment of malacological assemblages, and the third is based on the morphology of some "control species". The limits of the discipline are also exposed with the anthropogenic impacts, the comparison between biogeographic regions and the composition of the different types of sediments. The tools and methods of analysis of malacofauna in the stratifications to be studied are briefly described.

Keywords : non-marine molluscs, paleomalacology

Introduction

Les mollusques continentaux ont une faible capacité de dispersion et sont inféodés des biotopes particuliers. Ils sont sensibles aux variations de leurs milieux et il est admis, depuis Lozek (1964) et Puisségur (1976), qu'ils aient gardés les mêmes préférences écologiques durant le quaternaire. Ils apparaissent, dès lors, comme de formidables marqueurs de l'évolutions environnementales et climatiques d'un site. Ils sont un complément dans les études archéologiques, paléoécologiques, ethnologiques et paléoclimatiques de l'Holocène et du Tardi-glaciaire.

Rappels des facteurs biologiques régissant l'écologie des mollusques

Pour mieux comprendre la faune malacologique, il est utile de rappeler les facteurs impactant leurs développements et leurs réponses aux changements climatiques et environnementaux. Cinq facteurs sont essentiels à la biologie des mollusques : la température, l'humidité, la lumière, le gradient altitudinal et la nourriture.

La température est un facteur écologique fondamental. Les fluctuations sont durement ressenties par l'organisme. Les mollusques ne pouvant contrôler leur température interne, les principales causes engendrées par des températures extérieures importantes sont la modification de leur consommation d'oxygène influençant le développement embryonnaire, une plus grande évaporation du liquide corporel, une réduction de la reproduction celle-ci étant optimale pour une valeur comprise entre 10 et 25 °C (Rousseau 1989). Enfin quand la température extérieure est hors de leur plage de fonctionnement, ils développent un épiphragme refermant l'ouverture de la coquille ou ils la ferment avec l'opercule pour les prosobranches, pouvant entrainer la mort si les conditions défavorables persistent, ne pouvant se sustenter.

L'humidité est un paramètre important pour un grand nombre d'espèces, elle agit sur la croissance et la vie des gastéropodes. Quand l'humidité est faible, les organismes entre dans un état végétatif. Le fait de se renfermer dans leur coquille leur permet de garder un taux hydrique dans leurs tissus. A l'inverse un excès d'humidité perturbe leur physiologie.

La lumière influence la croissance corporelle et la reproduction. Ce facteur regroupe trois variables : la durée d'éclairement, la qualité et l'intensité de la lumière. Tous les mollusques n'ont pas les mêmes exigences en besoin de lumière.

Le gradient altitudinal, la décroissance de la température avec l'altitude (0,7°C/100m) et la différence de gravité agissent sur la masse corporelle (Rousseau 1989), les proportions de l'organisme mais aussi sur la morphométrie de la coquille, nous donnant des informations sur l'écologie du milieu.

La nourriture n'est pas exploitée directement en paléomalacologie mais a un impact sur le cycle de reproduction donc sur l'abondance des espèces dans un écosystème.

Les paramètres ci-dessus régissent le fonctionnement des mollusques créant des associations d'espèces adaptées à un biotope ou engendrant des modifications morphologiques.

Interprétation de la malacofaune en paléoécologie

Plusieurs méthodes peuvent être utilisées pour estimer l'évolution du climat et de l'environnement d'un site. La première approche est la variation quantitative des mollusques, la seconde est l'aspect qualitatif des assemblages malacologiques et la troisième est la morphologie de certaines « espèces témoins ».

Approche quantitative

Appelée également traitement global, elle correspond à l'abondance des espèces dans les différentes couches.

La première condition est d'avoir, dans les différentes strates échantillonnées, la même quantité de sédiment. Les courbes quantitatives des mollusques d'un site nous donnent des informations sur le développement de la faune. Pendant les périodes froides, on observe une malacofaune pauvre en espèce et en individu à l'inverse des périodes tempérées (figure 1).

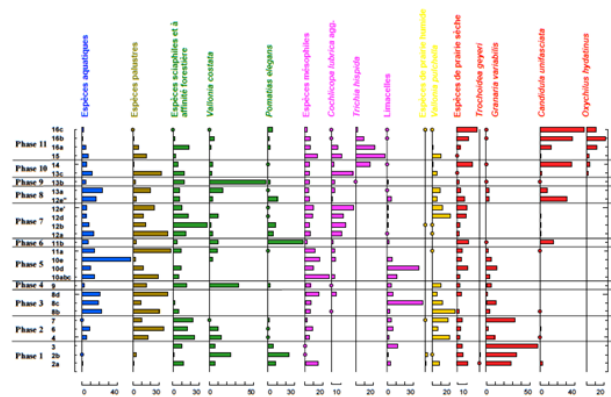


Figure 1: Caractérisation de l'anthropisation à l'Holocène en Provence et en Languedoc oriental, par les mollusques terrestres (d'après Martin 2004)

Approche qualitative

Ce type d'approche, appelé également traitement socio-écologique prend en compte la constitution des assemblages d'espèces ayant des affinités écologiques dans les différentes strates.

L'étude des assemblages de la malacofaune, la disparition, la présence ou non d'espèces, en fonction des différents niveaux stratigraphiques, nous donnent des indications sur le couvert végétal (forêts/milieus ouverts), le type biotope (sec/humide, thermophile/froid).

Les observations faites par de nombreux spécialistes (e.g. Puisségur 1976, Rousseau 1982, Chaix 1986, Magnin & Martin 2008, Limondin 2011), mettent en évidence des associations caractéristiques pendant certaines périodes définies par des conditions environnementales et climatiques particulières. Par exemple, la phase finale de la glaciation, environ 10 000ans, se caractérise par des espèces dites « froides » comme *Columella columella* ou *Vertigo geyeri*, espèces que l'on ne rencontre maintenant que dans des stations d'altitude dans les Alpes (Rousseau, D.-D., Réponses des malacofaunes terrestres quaternaires aux contraintes climatiques en Europe septentrionale).

Puisségur (1976) a définie dix types de milieux correspondant à des associations de malacofaune : espèces forestières, espèces semi forestières, espèces forestières dans stations humides, espèces steppiques, espèces milieux ouverts, espèces xérophiles, espèces mésophiles, espèces hydrophiles, espèces palustre et espèces aquatiques.

Quelques exemples d'assemblage de la malacofaune :

Zebrina detrita/Xerolenta obvia/Chondrula tridens : Climat chaud avec des périodes de sécheresse accentuée, biotope de steppe ou sylvo-steppique.

Helix pomatia/Pomatias elegans/Clausiliidae : Climat légèrement humide, présence de bosquets et de forêts.

Discus rotundatus/Vitrea crystallina/Merdigera obscura/Cochlodina laminata : Milieux forestiers modérément humide.

Approche morphométrique

Cette dernière approche prend en compte le dimorphisme des coquilles dû aux contraintes environnementales.

L'évolution morphologique de certaines espèces caractérise très bien la modification d'un écosystème. Roszkowski (1914), Piaget (1929) et Vinarski (2014) ont montré les différences d'écotype de *Lymnaea stagnalis*, où des formes *intermedia* sont propres à des milieux lacustres et des formes *lacustris* rencontrées dans les zones littorales battues par les vagues (figure 2 à gauche). Pour les valvatidae, principalement *Valvata piscinalis*, les spires sont plus élevées et l'ombilic se referme depuis le début de l'aire boréal (Chaix 1986, Favre 1927). Un autre exemple est *Pupilla muscorum* avec un allongement de la coquille sous l'influence de périodes froides (Rousseau & Puisségur (1985) (Figure 2, à droite). En règle générale, les individus de grande taille sont mieux adaptés thermiquement aux conditions de refroidissement (écophénotype) (Chaix 1986). Toutes ces variations morphologiques permettent de connaître les oscillations climatiques.

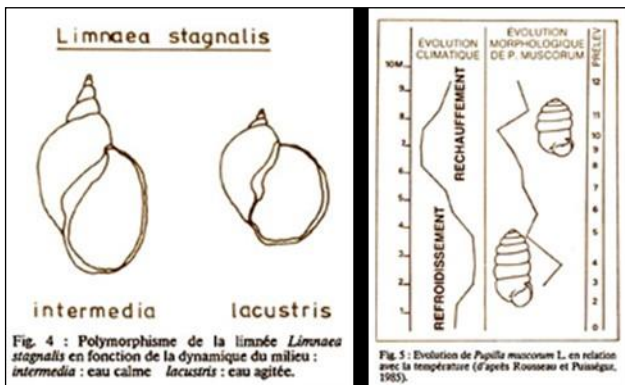


Figure 2: Facsimilé des variations polymorphiques de *Limnaea stagnalis* en fonction des conditions environnementales (d'après Piaget (1929), à gauche) et de *Pupilla muscorum* en fonction de la température (d'après Rousseau & Puisségur (1985), à droite).

Les limites de la méthode

Impacts anthropiques

Selon Magnin & Martin (2008), l'impact anthropique sur les mollusques est de deux types (Figure 3). Impact direct : Comprend le « contrôle » ou le

« non contrôle » des espèces soit par dispersion avec, par exemple, l'explosion des migrations humaines ou l'élimination comme dans l'agriculture. Mais aussi l'introduction d'espèce comme en France, *Helix lucorum* pour l'alimentation. Cet impact agit directement les peuplements et les assemblages de la malacofaune.

Impact indirect : C'est l'impact le plus important. Les activités humaines, l'urbanisation, l'aménagement du territoire, les modifications des pratiques agricoles, les pollutions domestiques et industrielles ont un impact direct sur la végétation, la structure des paysages et la création d'habitats artificiels. Ces impacts créent des zonages, des étagements, des extinctions ou la prolifération artificielle d'espèces modifiant elles aussi les assemblages malacologiques.

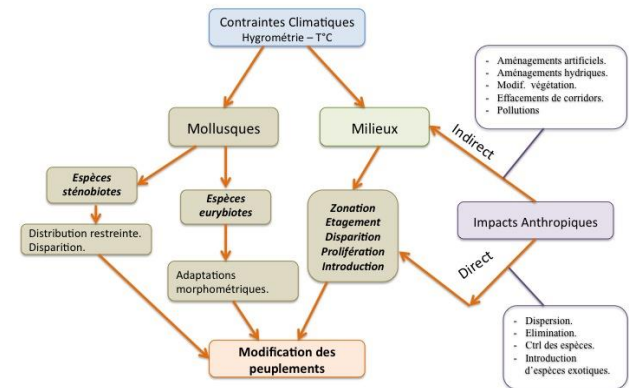


Figure 3: Schématisation du croisement des impacts anthropiques et contraintes environnementales sur les peuplements. (Thomas 2015)

La composition des sédiments constituant la stratigraphie

Malgré le fait que les coquilles des mollusques aient la capacité de se conserver dans les sédiments sur une longue période (Bobrowsky 1984), la destruction des coquilles et donc leur abondance dépend du type de sédiment. Les dépôts de craie ou de limon sont extrêmement riches en coquilles, alors que les sédiments terrestres le sont beaucoup moins. Les roches calcaires sont favorables à la conservation, tandis que les roches métamorphiques entraînent une destruction rapide des coquilles. La granulométrie du substrat a également une influence, les alluvions grossières représentent un milieu de conservation très défavorable.

La comparaison entre régions biogéographiques différentes

Il est important de prendre en compte la région biogéographique dans laquelle se trouve le site à étudier. L'Europe de l'Ouest est une mosaïque constituée de quatre ensembles, les zones Atlantique, Europe centrale ou Continentale, Subméditerranéenne ou Méditerranéenne et Boréal alpine ou Alpine (Figure 4). La malacofaune est différente si on se trouve dans les Alpes de Provence avec un climat chaud et une forte anthropisation ou en Savoie avec des zones recouvertes par la neige cinq mois de l'année et principalement de l'alpagisme

Complexité d'analyse due aux perturbations temporelles et spatiales.

Il existe deux types de perturbations pouvant brouiller les analyses. Les perturbations temporelles qui sont engendrées par plusieurs dérèglements climatiques ou anthropiques très proches dans le temps, pouvant être masquées et correspondre à un même niveau de strate et les perturbations spatiales qui sont induites par les modifications d'assemblages de la malacofaune modifiés par l'alluvionnement ou le colluvionnement de coquilles externes au milieu étudié. Les coquilles transportées par les colluvions sont plus souvent des mollusques vivants sur place (transport latéral) tandis que celles issues des alluvions peuvent être déplacées sur une plus longue distance (transport longitudinal) (Figure 5).

Les assemblages de mollusques aquatiques représentent principalement le milieu local et sont très souvent perturbés par les transports longitudinaux dus aux forts apports d'eau et latéraux à cause des crues. Par conséquent, les mollusques aquatiques ne sont pas de bons indicateurs sur les conditions climatiques et les milieux terrestres environnants.

Analyse des données

Des outils et des méthodes d'analyse de la malacofaune récoltée dans les stratifications à étudier sont utilisés dans les trois approches de la paléomalacologie.



Figure 4 : Régions biogéographiques de France métropolitaine (Document Natura 2000).

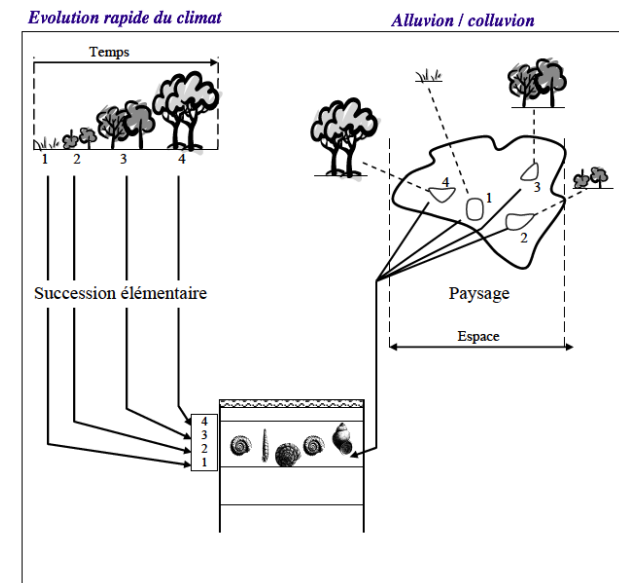


Figure 5 : Illustration de la complexité d'analyse due aux perturbations temporelles et spatiales (Martin 2004).

Dès que les coquilles ou les restes de coquilles sont identifiées et comptabilisés par faciès, les données sont exploitées à l'aide d'outils statistiques. On pourrait citer, le calcul de pourcentages pour connaître le ratio d'espèce par stades ou la proportion d'espèces de milieu humide par rapport à celles de milieu sec. Les analyses factorielles des correspondances mettent en évidence les successions de la malacofaune par faciès et les dimorphismes par rapport aux composantes climatiques et environnementales (Laurin *et al.* 1985, Rousseau 1986) (Figure 6).

En plus de cette approche descriptive, d'autres méthodes sont également engagées comme le calcul des indices de diversité, afin d'appréhender la biodiversité non comme une valeur absolue, s'intéressant uniquement au nombre d'espèces, mais comme une valeur relative prenant en compte le nombre d'individus par espèce.

Les diagrammes à l'identique de ceux utilisés en palynologie sont exploités pour visualiser les successions d'espèces dans le temps.

Conclusion

L'étude raisonnée des assemblages malacologiques, de l'abondance des espèces et des dimorphismes de certains taxons marqueurs permet de mieux appréhender un environnement dans les périodes ancestrales, mais aussi de suivre son évolution. Le remplacement d'espèces ou l'extinction de groupe malacologique nous aide dans la compréhension de la chronologie de ces événements. Les mollusques avec leurs spécificités biologiques sont des bons outils pour l'étude de la paléo-environnementale malgré toutes les limites citées dans le texte comme l'impact anthropique, la constitution des sédiments et les perturbations spatiales et temporelles. En absence de données polliniques, la malacologie est actuellement le seul moyen d'appréhender le climat et les paysages du Tardiglaciaire et de l'Holocène.

La paléomalacologie est de plus en plus utilisée sur les chantiers archéologiques principalement par l'INRAP en recherche préventive et sur les interventions impactant des zones écologiques sensibles. Il serait intéressant, à partir des travaux réalisés et à venir, d'accroître le référentiel écologique et temporel des espèces mais également des assemblages malacologiques pour mieux les connaître.

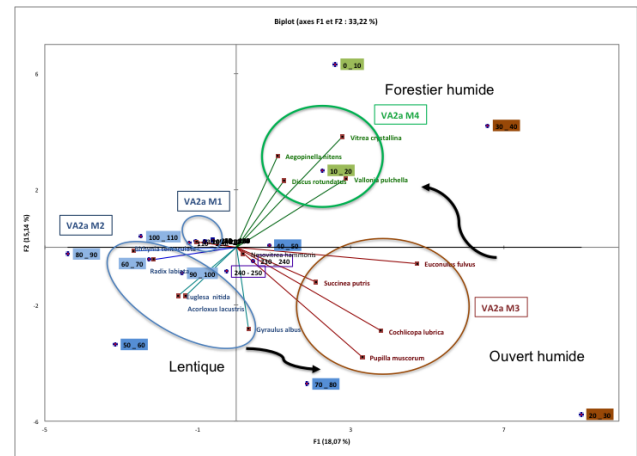


Figure 6 : Exemple d'Analyse Factorielle et d'interprétation d'une carotte de sédiment (Thomas 2015).

Bibliographie

Bobrowsky, P. T. 1984. The history and science of gastropods in archaeology. *American Antiquity* 49 : 77-93.

Chaix, L. 1986. Les mollusques continentaux. Apports à la paléocologie et à la chronologie du Quaternaire. *Revue d'Archéométrie*, 10 : 6.

Favre, J. 1927. Les mollusques post-glaciaires et actuels du Bassin de Genève. *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève*, 40 (3) : 171-434.

Laurin, B. & Rousseau, D. -D. 1985. Analyse multivariée des associations malacologiques d'Achenheim. Implications climatiques et environnementales. *Bulletin de l'Association française pour l'étude du quaternaire*, 22 (1) : 21-30.

Limondin, N. 2011. Successions malacologiques à la charnière glaciaire/Interglaciaire : Du modèle tardiglaciaire-holocène aux transitions du pleistocène. *Quaternaire*, 22, (3) : 211-220.

Limondin, N. 1990. Paysages et climats quaternaires par les mollusques continentaux. Thèse Université de Paris I : 418 pp.

Lozek, V., 1964. Quartärmollusken des Tschechoslowakei. *Akademie der Wissenschaften*, Prague : 374 pp.

Magnin, F. & Martin, S. 2008. Grandeur et misère de l'analyse malacologique, ou comment discriminer les facteurs climatiques et anthropiques de l'évolution des paysages holocènes. *Bulletin Archéologique de Provence*, 5 : 61-73.

Martin, S. 2004. Caractérisation de l'anthropisation à l'Holocène en Provence et en Languedoc oriental, par les mollusques terrestres. Thèse Université de Paris I, Paris : 431 pp.

Piaget, J. 1929. L'adaptation de la *Limnea stagnalis* aux milieux lacustres de la Suisse Romande, *Revue Suisse de Zoologie*, 36 (17) : 263-531.

Puisségur, J.-J. 1976. Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne. Significations stratigraphiques et climatiques. Rapport avec d'autres faunes boréales de France, *Mémoires géologiques de l'Université de Dijon*. Doin Editeurs, Dijon : 241 pp.

- Roszkowski, W. 1914. Contribution à l'étude des Limnées du Lac Léman, Thèse Sciences, Lausanne : 120 pp.
- Rousseau, D.-D. 1982. L'influence du milieu sur l'évolution morphologique des *Pupilla muscorum* L. (Mollusca, Gasteropoda, Pulmonata) quaternaire, DEA, Institut des Sciences de la Terre de Dijon : 44 pp.
- Rousseau, D.-D. 1986. Application de la méthode d'analyse factorielle des correspondances aux malacofaune de Trouville (Saalien). *Bulletin du Centre de Géomorphologie*. 31 : 5-20.
- Rousseau, D.-D., 1989. Réponses des malacofaunes terrestres quaternaires aux contraintes climatiques en Europe septentrionale. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleocology*. 69 : 113-124.
- Rousseau, D.-D. & Puisségur, J.-J. 1985. Les mollusques continentaux. in "Les climats de la Préhistoire", *Histoire et archéologie*. 93 : 60-63.
- Thomas A., 2015. Étude de la malacofaune d'une carotte de sédiment provenant de Champagne (France), INRAP, 5 pp.
- Vinarski, M. 2014. A comparative study of shell variation in two morphotype of *Lymnaea stagnalis*. *Zoological Studies*, 53 : 69.

L'auteur :

Alain Thomas est naturaliste-malacologue et membre de l'association ASTERS (Conservatoire des Espaces Naturels de Haute Savoie). Animateur du Groupe des Malacologues en Pays de Savoie, il est également conseiller scientifique des Réserves Naturelles de Haute-Savoie.