

## Contribution des ouvrages en pierre-sèche à l'accueil de la malacofaune sur la partie orientale du biome méditerranéen de la France continentale.

Contribution of dry stone structures to hosting malacofauna in the eastern part of the Mediterranean biome of continental France.

Damien Combrisson. Parc national des Ecrins, Domaine de Charance, 05000 Gap (France), [damien.combrisson@ecrins-parcnational.fr](mailto:damien.combrisson@ecrins-parcnational.fr)

Louis Cagin. Association Une Pierre sur l'Autre, 20770 Taulignan (France) [pierreseche@gmail.com](mailto:pierreseche@gmail.com)

Reçu le 23 février 2024, accepté le 22 mai 2024, publié le 5 juillet 2024

**Résumé :** De 2016 à 2022 nous avons réalisé l'inventaire des mollusques continentaux à partir des coquilles récoltées lors de travaux de restauration d'ouvrage en pierre-sèche situés dans la partie orientale du biome méditerranéen de France continentale, au sein des régions d'Occitanie, de Provence-Alpes-Côte d'Azur et d'Auvergne-Rhône-Alpes. Nous avons également relevé différents facteurs environnementaux permettant de caractériser ces stations afin d'évaluer la contribution de chacun d'entre eux à la diversité des espèces rencontrées. La richesse spécifique observée dans les 63 ouvrages étudiés est de 89 espèces réparties au sein de 28 familles. Nos résultats mettent en lumière l'importance de la matrice paysagère autour des ouvrages de pierre-sèche pour expliquer en partie la richesse spécifique rencontrées. En revanche, la dimension des ouvrages, leur insertion au sein d'un réseau lithique ou bien la surface d'échange entre les pierres et le sol n'ont pas d'influence sur la richesse spécifique des mollusques continentaux étudiés.

**Mots clés :** Ouvrages en pierre-sèche, mollusques continentaux, diversité, biome méditerranéen

**Abstract:** From 2016 to 2022 we conducted an inventory of continental molluscs from shells collected during restoration works on dry-stone structures located in the eastern part of the Mediterranean biome of continental France in the administrative regions of Occitanie, Provence-Alpes-Côte d'Azur and Auvergne-Rhône-Alpes. We also recorded various environmental factors allowing us to characterise these stations in order to observe the contribution of each of them to the diversity of the species encountered. A total of 89 species belonging to 28 families have been recovered from 63 dry stone structures. Our results highlight the importance of the landscape matrix around the dry-stone structures in explaining part of the diversity of the species encountered. In contrast, the specific richness of the continental molluscs studied does not seem to be influenced by the size of the structures, their insertion in a lithic network or the exchange surface between stones and soil.

**Keywords:** Dry stone structures, continental molluscs, diversity, Mediterranean biome

### Introduction

Créée en 2015, l'association « Une Pierre sur l'autre » étudie les paysages lithiques autochtones ainsi que les éléments en pierre sèche qui les structurent (Cagin 2017, 2023a, 2023b). Elle participe activement à la restauration de ces ouvrages (clapiers, murs de soutènement ou de clôture, ouvrages hydrauliques, cabanes...) dont la construction est issue de matériaux présents dans le sol local. Issues d'un savoir-faire traditionnel, les constructions en pierre sèche façonnent depuis longtemps les paysages et les écosystèmes. La longévité de ces ouvrages offre un nouvel écosystème anthropogénique (Collier 2013). Ces constructions réalisées sans mortier se caractérisent par l'hétérogénéité de leur surface qui génère de nombreux micro-habitats particulièrement favorables à l'accueil d'une partie de la biocénose, en particulier les bryophytes (Duan & Wang 2023), les mollusques continentaux (Juříčková & Kučera 2005, Alexandrowicz 2013) et les amphibiens (Manenti 2014). La région méditerranéenne est reconnue pour abriter une flore et une faune particulièrement riches et diversifiées (Cuttelod *et al.* 2008). Ceci est particulièrement vrai pour les mollusques continentaux qui présentent un fort taux d'endémisme au sein de ce biome (Neubert *et al.* 2019). L'attractivité des ouvrages en pierre-sèche pour les mollusques continentaux peut être appréciée

à partir de la richesse spécifique observée (diversité alpha) sur chacun des sites de restauration (dénommé station). L'objectif de cette étude est de comparer la richesse spécifique vis-à-vis des facteurs environnementaux que nous avons notés sur les différentes stations. Nous cherchons ainsi à identifier les facteurs écologiques qui sont favorables à l'accueil d'une malacofaune diversifiée au sein de ces ouvrages.

### Matériel et méthode

La restauration des ouvrages, consiste à démonter manuellement et méthodiquement les appareillages en pierre sèche afin de comprendre l'organisation interne de ceux-ci et de les reconstruire ensuite selon leurs caractéristiques originelles (Figure 1). Les récoltes malacologiques sont intégrées à l'activité professionnelle de l'association et réalisées sur une ou deux journées au début du chantier. Les coquilles ont été recherchées à vue et collectées uniquement si elles ont été observées à l'intérieur du mur lui-même, en zone de parement comme en zone interne ou, pour un soutènement, en interface avec le sol (Figure 2). Les limaces n'ont pas été prises en compte dans cette étude. L'ensemble du matériel a été conservé au sein de l'association « Une Pierre sur l'autre » et accompagné

d'une fiche descriptive de la station sur laquelle sont reportés les éléments suivants :

- date et lieu de récolte
- altitude relevée sur le site
- le type de propriété (Privé, Publique)
- la dimension de l'ouvrage, abrégé « DIM » par la suite, répartie en quatre modalités (1 : [1 à 5m<sup>2</sup>]; 2 : [5 à 50m<sup>2</sup>]; 3 : [50 à 100m<sup>2</sup>]; 4 : > 100 m<sup>2</sup>)
- la typologie des éléments bâtis, répartie en quatre modalités (mur de clôture ou de soutènement, cabane et ouvrages hydrauliques)
- le contexte paysager entourant l'ouvrage, réparti en quatre modalités (urbain, agricole, forestier ou friche)
- le réseau lithique au sein duquel se place l'ouvrage, réparti en deux modalités (groupé ou isolé). Dans cette étude, 94 % des ouvrages sont réalisés à partir de roches calcaires).



Figure 1 : Chantier de restauration sur ouvrage de soutènement. Beaumes-de-Venise (Vaucluse) 2023 (© L. Cagin).

Nous utilisons le test non paramétrique de Kruskal-Wallis (Kruskal & Wallis 1952) afin de comparer la distribution des médianes de richesse spécifique au sein des quatre modalités retenues pour les variables « dimension de l'ouvrage » (DIM) suivi du test post-hoc de Dunn (méthode de Bonferroni) pour la comparaison par paires des différentes modalités. Nous utilisons également le test de Kruskal-Wallis pour l'étude du « contexte paysager ». Nous appliquons le test de Wilcoxon-Mann-Whitney (Wilcoxon 1945) pour les variables : « type de propriétés » et « réseau lithique ». La distribution des données dans la typologie des éléments bâtis (3 stations sont classées en ouvrage hydraulique et 5 stations sont classées en cabane) nous ont permis de conserver uniquement deux modalités « mur de clôture » (n=9) et « mur de soutènement » (n=46). Nous avons testé la corrélation entre la richesse spécifique et l'altitude en employant le test de corrélation de Spearman ainsi que pour estimer un éventuel effet « biais observateur » en étudiant l'évolution interannuelle de cette richesse. Cette méthode d'évaluation du biais observateur fait l'hypothèse que les ouvrages en pierre-sèche ont une bonne capacité de conservation des coquilles dans le temps au sein des anfractuosités et qu'une augmentation interannuelle progressive du nombre d'espèce serait liée à l'amélioration des compétences de recherche de l'observateur. Les tests statistiques ont été réalisés à partir du logiciel R (R Core Team 2022) avec la librairie rstatix.

Les déterminations sont réalisées à vue ou à l'aide d'une loupe trinoculaire Perflex zoom Pro 10 avec un oculaire gradué WF 10X/22 pour les petites espèces, sur l'étude des coquilles uniquement. Le référentiel taxonomique adopté suit le TaxRef v16.0 (MNHN & OFB [Ed]. 2003-2023). L'ensemble des données a été versé dans le cadre d'acquisitions « CardObs : Observations naturalistes issues de l'outil CardObs », dans le jeu de données [« Inventaire malacologique sur mur en pierre sèche » \(id = 10788\)](#).

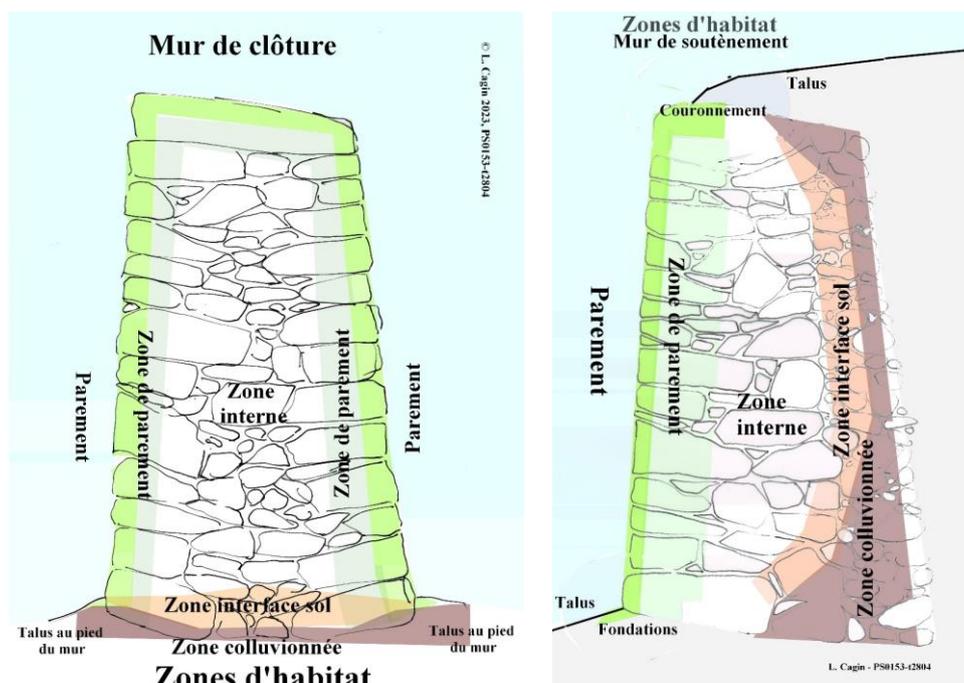


Figure 2 : Dessin en coupe d'un mur de clôture (à gauche) et d'un mur de soutènement (à droite) avec la localisation des différents micro-habitats échantillonnés.

### Résultats

Les ouvrages en pierre-sèche étudiés se trouvent sur 44 communes qui se concentrent sur la région Auvergne-Rhône-Alpes avec 31 sites et la région Provence-Alpes-Côte d'Azur avec 36 sites puis la région d'Occitanie avec seulement 6 localités (Figure 3). La moyenne altitudinale des stations est de 383 mètres avec un minimum de 19 mètres sur la commune Montpellier (Hérault) et un maximum de

1303 mètres sur la commune de Montauban-sur-l'Ouvèze (Drôme).

Les données des 649 identifications (occurrences) concernent 89 taxons identifiés au rang spécifique. Plus d'un tiers des observations s'applique aux Helicidae Rafinesque, 1815 et aux Geomitridae C. R. Boettger, 1909 parmi les 28 familles représentées (Figure 4).

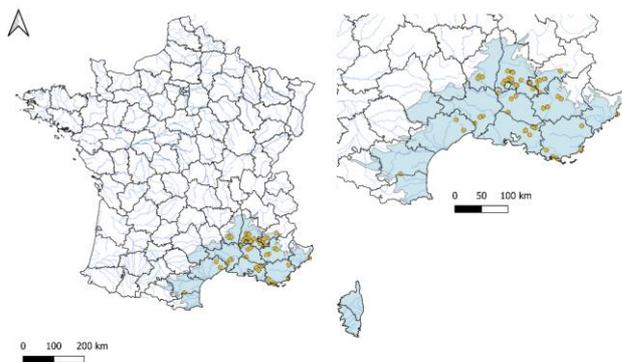


Figure 3 : Carte de localisation des stations. En bleu la région biogéographique du domaine méditerranéen (MNH & OFB 2003-2023).

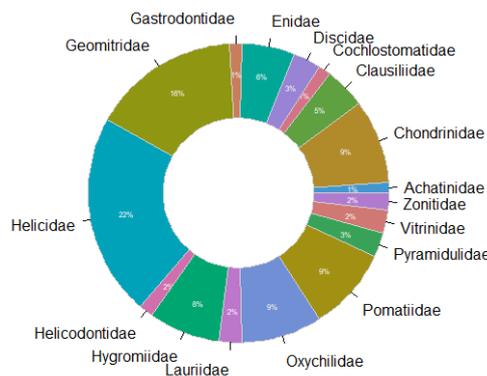


Figure 4 : Répartition par famille des espèces récoltées (n=649).

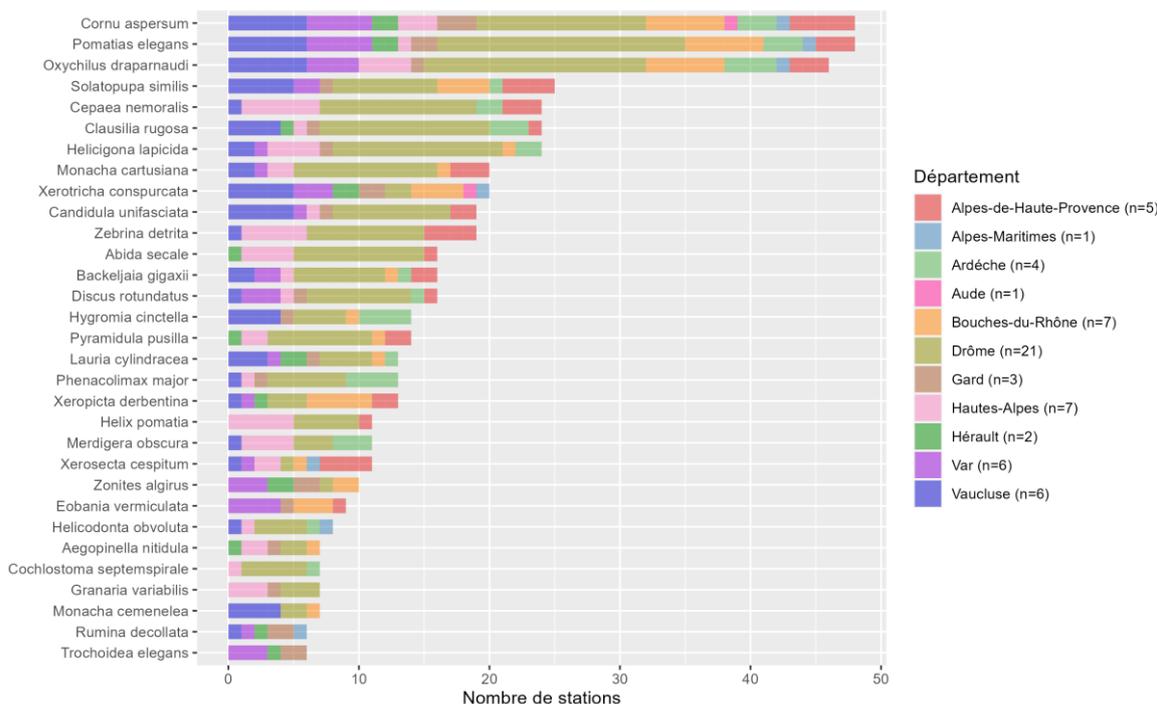


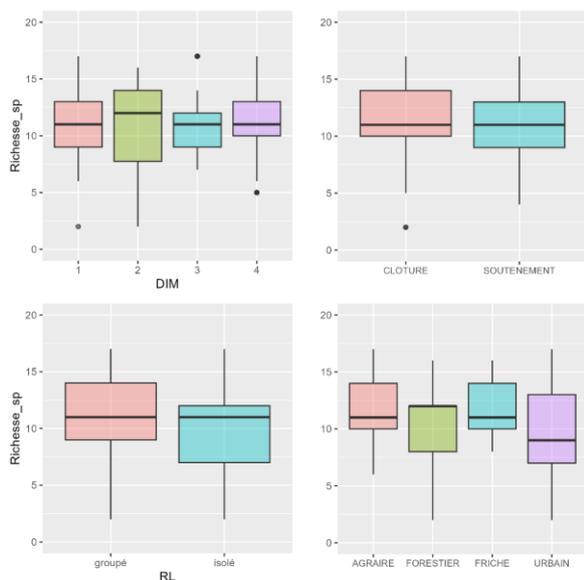
Figure 5 : Répartition des taxons par département, pour les espèces observées sur plus de 5 stations.

Trois espèces, notées sur plus de 45 stations, dominent largement le jeu de données total (Figure 5) : l'Escargot petit-gris *Cornu aspersum* (O.F. Müller, 1774), l'Élégante striée *Pomatias elegans* (O.F. Müller, 1774) et le Grand luisant *Oxychilus draparnaudi* (H. Beck, 1837). Un second cortège de quatre espèces, composé du Maillot cendré *Solatopupa similis* (Bruguière, 1792), de l'Escargot des haies *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758), de la Clausilie ridée *Clausilia rugosa* (Draparnaud, 1801) et de la Soucoupe commune *Helicigona lapicida* (Linnaeus, 1758) est observé dans plus de 20 stations. Parmi les taxons peu fréquents on

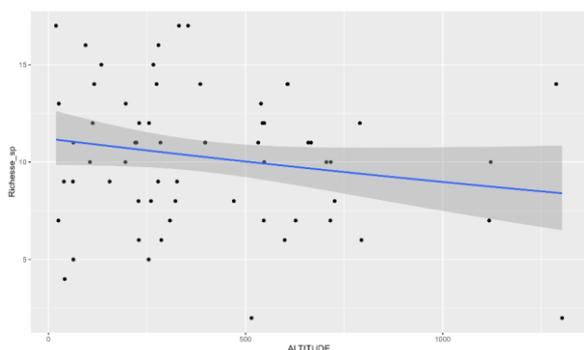
retrouve un groupe d'espèces liées aux zones humides telles que la Limnée commune *Ampullaceana balthica* (Linnaeus, 1758), la Planorbe de Linné *Anisus spirorbis* (Linnaeus, 1758), la Limnée épaulée *Galba truncatula* (O.F. Müller, 1774) et l'Ambrette amphibie *Succinea putris* (Linnaeus, 1758). Un second groupe d'espèces rares circum-méditerranéennes est composé par l'Hélice tapada *Helix melanostoma* Draparnaud, 1801, l'Hélicette à poils courts *Microxeromagna lowei* (Potiez & Michaud, 1838), l'Hélicette ponctuée *Xerotricha apicina* (Lamarck, 1822), la Perlée des

murailles *Papillifera solida* (Draparnaud, 1805) et la Caragouille rosée *Theba pisana pisana* (O.F. Müller, 1774).

Il n’y a pas de différences significatives au seuil de 5% concernant la richesse spécifique lorsque les dimensions des ouvrages (DIM) ou la position de ceux-ci au sein d’un réseau lithique (RL) sont comparées. Il en est de même lorsque les deux modalités de la typologie des éléments bâtis sont comparées. En revanche, il existe une différence significative entre la richesse spécifique en environnement urbain et celle de l’environnement agricole ( $p < 0.001$ ) et entre un environnement urbain et de friche ( $p < 0.05$ ) (test de Dunn avec la méthode de Bonferroni) (Figure 6).



**Figure 6 :** Boxplot des facteurs environnementaux étudiés sur la richesse spécifique observée (DIM = dimension des ouvrages, RL = réseau lithique).



**Figure 7 :** Modèle linéaire (Spearman) de la richesse spécifique en fonction de l’altitude des stations (en m), en gris foncé l’intervalle de confiance à 95 %.

Nous avons également testé un éventuel effet « biais observateur » à partir d’un modèle linéaire en comparant la richesse spécifique observée sur chaque station en fonction des années d’échantillonnage. Le coefficient de corrélation de Spearman obtenu (0,5065) indique qu’il n’y a pas de différences significatives au seuil de 5% entre les groupes étudiés (Figure 7 et Tableau 1).

## Discussion

Les ouvrages en pierre-sèche sont généralement bien visités par les malacologues lors des inventaires de terrain. La richesse spécifique que nous avons rencontrée à l’intérieur de ces ouvrages justifie pleinement l’attention qui leur est portée. En dehors des espèces rupicoles que nous avons relevées comme le Maillot cendré *Solatopupa similis* (Bruguière, 1792), la Soucoupe commune *Helicigona lapicida* (Linnaeus, 1758), le Pyramidule commun *Pyramidula pusilla* (Vallot, 1801), le Maillot avoine *Chondrina avenacea* (Bruguière, 1792), ces ouvrages drainent et accueillent une grande partie de la malacofaune locale. En étudiant la diversité alpha nous avons tenté de déterminer les facteurs environnementaux qui semblent favorables à l’expression de cette richesse. Nos résultats ne permettent pas de mettre en évidence de relation entre la dimension des ouvrages et la richesse spécifique. Ce résultat, à priori contre-intuitif, est à mettre en perspective avec les capacités de déplacements des mollusques. Pfenninger (2002) indique par exemple une distance moyenne de déplacement de 16 cm sur 42 jours pour l’Élégante striée *Pomatias elegans* (O.F. Müller, 1774), entre 141 et 238 cm en moyenne sur 1 an pour le Maillot avoine *Chondrina avenacea* (Bruguière, 1792) (Baur & Baur 1994). Généralement les plus longues distances de dispersions actives sont observées sur des espèces de plus grande taille telles que l’Escargot des haies *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758) avec 9,7 à 67 mètres parcouru en moyenne sur deux ans (Lamotte 1951, Schnetter 1951 in Kramarenko2014). Ainsi un ouvrage de 5m<sup>2</sup> est susceptible d’accueillir la même diversité qu’un ouvrage de 100m<sup>2</sup> pour peu que celui-ci respecte les exigences écologiques de ces taxons et les ressources alimentaires correspondantes telles que la couverture végétale ou les lichens (Manenti 2014) Pour les murs, d’après nos résultats, la diversité des espèces ne semble pas affectée par l’augmentation de la zone de contact avec le sol des ouvrages de soutènement et la densité du réseau lithique n’induit pas de variation significative de la richesse spécifique (figure 6).

L’effet de l’altitude sur la richesse spécifique se traduit par une tendance à la diminution du nombre d’espèces observées lorsque l’altitude augmente (figure 7). Si cette relation est significative ( $p\text{-value} < 0,0002$ ) il apparaît toutefois que l’intervalle de confiance est particulièrement élargi aux extrémités de la droite de régression du fait du manque de station au-delà de 1000 mètres d’altitude. La forte variation de richesse entre site de même d’altitude suggère que d’autres facteurs interviennent sur la diversité des espèces, en particulier le pH et l’occupation du sol (Baur *et al.* 2014). Pour les gastéropodes terrestres, il semble que la richesse spécifique culmine véritablement à une altitude comprise entre 500 et 900 m dans les régions montagnardes du sud-est de la France (Aubry *et al.* 2005). La structure de notre jeu de données nous amène donc à relativiser l’interprétation de ce résultat même si l’effet de l’altitude sur la richesse spécifique des gastéropodes a été étudiée par ailleurs (Baur *et al.* 2014, Ghania *et al.* 2023, Steinbauer & Beierkuhnlein 2010).

**Tableau 1** : Tests statistiques employés et valeurs de probabilité (p. value) obtenues par variable.

VARIABLE	TEST STATISTIQUE	P VALUE
Typologie des éléments bâtis (n=55)	Wilcoxon	0,4712
Altitude (n=63)	Coefficient de corrélation (Spearman)	0,0001866***
Réseau lithique (RL) (n=63)	Wilcoxon	0,1733
Dimension de l'ouvrage (DIM) (n=63)	Kruskal-Wallis	0,817
Contexte paysager (n=63)	Kruskal-Wallis	0,000171***
Année (n=63)	Coefficient de corrélation (Spearman)	0,5065
Type de propriété (n=63)	Wilcoxon	0,1576

En définitive, nous observons que la richesse spécifique semble liée de manière significative au contexte paysager actuel entourant les ouvrages. Ce résultat est à relativiser puisque la magnitude observée est seulement de -0,035 (les intervalles de valeurs d'interprétation courante sont [0,01-0,06] : petit effet, [0,06 - 0,14] : effet modéré et [ $\geq$  0,14] : effet important). Néanmoins un environnement urbain tend à posséder une diversité alpha plus faible qu'un environnement agricole ou de friche (Wackenheim 2017). Ces résultats démontrent que l'un des facteurs déterminants de la richesse spécifique est essentiellement lié à l'environnement de proximité. Par ailleurs, les espèces typiquement méditerranéennes sont davantage liées aux milieux ouverts et par conséquent leur nombre diminue avec l'augmentation du couvert forestier (Magnin 1991, André 1982 in Martin 2004). Ces résultats illustrent une nouvelle fois la forte relation des gastéropodes terrestres avec la structure des formations végétales et du paysage, eux même soumis à l'impact humain (Labaune & Magnin 2001, 2002, Wehner *et al.* 2019). À ce titre, depuis les travaux de Puisségur (1976), les assemblages malacologiques sont par ailleurs largement utilisés afin de caractériser les variations environnementales du passé en particulier pour évaluer l'intensité de l'impact humain (Granai & Limondin-Lozouet, 2018).

L'étude de la richesse spécifique chez les mollusques continentaux reste un sujet complexe qui mobilise de nombreux facteurs, comme ceux relevant des interactions (prédation, compétition, etc.) intra et inter-spécifique (Rollo & Wellington 2011, Watz & Nyqvist 2022, Baker 2021). Plus largement, cette diversité alpha s'inscrit au sein d'une trajectoire historique dont la résolution spatiale (variant d'une échelle locale à celle d'un biome écologique) et temporelle (depuis le quaternaire à nos jours) constitue autant d'éléments déterminant de cette richesse (Juřičková *et al.* 2014). Enfin, bien qu'informatrice, cette mesure de la diversité (alpha) ne rend pas compte de l'originalité des peuplements et offre une vision « comptable » de la diversité (Socolar 2016).

Les ouvrages de pierre-sèche inscrits au sein des matrices paysagères agrègent une malacofaune liée aux caractéristiques des milieux environnant indépendamment de leur structure (mur de clôture ou de soutènement) ou de leur dimension. La restauration de ces patrimoines qui nécessite la mise en œuvre de techniques et de savoir-faire traditionnels permet de prolonger la conservation des espèces qu'ils abritent.

#### Remerciements

Nous adressons nos remerciements à Nicole Limondin-Lozouet, Xavier Cucherat et Emmanuel Fara pour la relecture

de cet article. Leurs contributions attentives ont permis d'améliorer grandement la qualité de celui-ci.

#### Bibliographie

- Aubry, S., Magnin, F., Bonnet, V. & Preece R.C. 2005. Multi-scale altitudinal patterns in species richness of land snail communities in south-eastern France. *Journal of Biogeography*, 32(6): 985–998. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01275.x>
- Alexandrowicz, W.P. 2013. The malacofauna of the castle ruins in Melsztyn near Tarnów (Rożnów foothills, southern Poland), *Folia Malacologica*, 21(1): 9-18. <https://doi.org/10.12657/folmal.021.002>.
- Baker, G.H. 2021. Interactions between the land snails *Theba pisana* and *Cernuella virgata* in the laboratory. *Journal of Molluscan Studies*, 87, (1). <https://doi.org/10.1093/mollus/evaa038>
- Baur, B., & Baur, A. 1994. Dispersal of the land snail *Chondrina avenacea* on vertical rock walls. *Malacological Review*, 27: 53-59.
- Baur, B., Meier, T., Baur, A. and Schmera, D. 2014. Terrestrial gastropod diversity in an alpine region: disentangling effects of elevation, area, geometric constraints, habitat type and land-use intensity. *Ecography*, 37: 390-401. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00312.x>
- Cagin, L. 2017. Pierre sèche, théorie et pratique d'un système de construction traditionnel, Paris, *Eyrolles*. 109-189.
- Cagin, L. 2023a. Bâti en pierre sèche : critères typologiques des appareillages, in collectif, *Sauvegarde et valorisation du patrimoine bâti, guide de protocoles d'interventions transfrontalier, Interreg – Pa Ce – Alcotra*: 20-24.
- Cagin, L. 2023b. Restitution des bâtis à pierres sèches ; entre étude archéologique et analyse technique des appareillages, *Cahiers de l'Aser*, 23: 99-105.
- Cuttelod, A., García, V., Abdul M., Dania & Temple, Helen & Katariya, V. 2008. *The Mediterranean: a biodiversity hotspot under threat. Wildlife in a changing world: an analysis of the 2008 IUCN red list of threatened species*: 89-101.
- Collier, M.J. 2013. Field Boundary Stone Walls as Exemplars of "Novel" Ecosystems', *Landscape Research*, 38(1): 141–150. <https://doi.org/10.1080/01426397.2012.682567>.
- Duan, L. & Wang, X. 2023. *Species diversity and microhabitat characteristics of bryophytes on different types of walls in karst city*. preprint. In Review. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-3397096/v1>.
- Ghania, Sadouk & Ramdane, Ramdini & Ferroudja, Medjdoub & Bouaziz-Yahiatene, Houria. 2023. Diversity and ecology of terrestrial gastropods of the Kabylia region

- (northern Algeria). *Ekológia (Bratislava)*. 42: 248–256. <https://doi.org/10.2478/eko-2023-0028>
- Granai, S. & Limondin-Lozouet, N. 2018. The Holocene expansion of grassland in northern Europe reconstructed from molluscan assemblages. *Boreas*, 47 (3): 768-779.
- Juříčková, L. & Kučera, T. 2005 Ruins of medieval castles as refuges for endangered species of molluscs, *Journal of Molluscan Studies*, 71(3): 233-246. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyi031>.
- Juříčková, L., Horsák, M., Horáčková, J., Abraham, V., Ložek, V. 2014. Patterns of land-snail succession in Central Europe over the last 15,000 years: main changes along environmental, spatial and temporal gradients. *Quaternary Science Reviews*. 93:155-166. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.03.019>.
- Kruskal W.H. & Wallis W.A. 1952. Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis, *Journal of the American Statistical Association*, vol. 47 (260): 583-621. <https://doi.org/10.1080/01621459.1952.10483441>
- Kramarenko, S. S. 2014. Active and passive dispersal of terrestrial mollusks: a review. *Ruthenica*, 24(1): 1-14.
- Labaune, C. & Magnin, F. 2002. Pastoral management vs. land abandonment in Mediterranean uplands: Impact on land snail communities. *Global Ecology and Biogeography*. 11: 237-245. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2002.00280.x>
- Labaune, C. & Magnin, F. 2001. Land snail communities in Mediterranean upland grasslands: The relative importance of four sets of environmental and spatial variables. *Journal of Molluscan Studies*. 67: 463-474. <https://doi.org/10.1093/mollus/67.4.463>
- Manenti, R. 2014. Dry stone walls favour biodiversity: a case-study from the Apennines, *Biodiversity and Conservation*, 23(8): 1879-1893. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0691-9>.
- Martin, S. 2004. *Caractérisation de l'anthropisation à l'Holocène en Provence et en Languedoc oriental, par les mollusques terrestres*. Thèse de doctorat, Université de Paris I Panthéon-Sorbonne. <tel-00747922>
- MNHN & OFB [Ed]. 2003-2023. Inventaire national du patrimoine naturel (INPN). <https://inpn.mnhn.fr>. Consulté le 28 novembre 2023.
- Neubert, E., Seddon, M.B., Allen, D.J., Arrébola, J., Backeljau, T., Balashov, I., Bank, R., Cameron, R., de Frias Martins, A.M., De Mattia, W., Dedov, I., Duda, M., Falkner, G., Falkner, M., Fehér, Z., Gargominy, O., Georgiev, D., Giusti, F., Gómez Moliner, B.J., Groh, K., Ibáñez, M., Kappes, H., Manganelli, G., MartínezOrtí, A., Nardi, G., Neiber, M.T., Páll-Gergely, B., Parmakelis, A., Prié, V., Reischütz, A., Reischütz, P.L., Rowson, B., Rüetschi, J., Slapnik, R., Son, M., Štamol, V., Teixeira, D., Triantis, K., Vardinoyannis, K. von Proschwitz, T. and Walther, F. 2019. *European Red List of Terrestrial Molluscs*. IUCN: Cambridge, UK and Brussels, Belgium. <https://portals.iucn.org/library/node/48439>
- Pfenninger, M. 2002. Relationship between microspatial population genetic structure and habitat heterogeneity in *Pomatias elegans* (OF Müller 1774)(Caenogastropoda, Pomatiasidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 76(4): 565-575. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00080.x>
- Puissegur, J. J. 1976. Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne. *Mémoires Géologiques de l'Université de Dijon*, Doin, Paris, 241 p.
- Rollo, C. & Wellington, W. 2011. Intra- and inter-specific behavior among terrestrial slugs (Pulmonata Stylommatophora). *Canadian Journal of Zoology*. 57: 846-855. <http://dx.doi.org/10.1139/z79-104>
- R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E., & Edwards, D. P. 2016. How should beta-diversity inform biodiversity conservation?. *Trends in ecology & evolution*. 31(1): 67-80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- Steinbauer, M. & Beierkuhnlein, C. 2010. Characteristic pattern of species diversity on the Canary Islands. *Erdkunde*. 64: 57-71. <https://doi.org/10.3112/erdkunde.2010.01.05>
- 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.
- Wehner, K., Renker, C., Brückner, A., Simons, N. K., Weisser, W. W., & Blüthgen, N. 2019. Land-use in Europe affects land snail assemblages directly and indirectly by modulating abiotic and biotic drivers. *Ecosphere*, 10 (5): 1-20. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2726>
- Watz, J. & Nyqvist, D. 2022. Interspecific competition among terrestrial slugs. *Journal of Molluscan Studies* (2022) 88: 1-6. <https://doi.org/10.1093/mollus/evac007>
- Wilcoxon. F. 1945. Individual comparisons by ranking methods », *Biometrics Bulletin* (en), vol. 1, no 6: 80-83. <https://doi.org/10.2307/3001968>