

## Nouvelles localités pour *Bythinella lancevevei* Locard, 1884 (Gastropoda, Rissoidea, Bythinellidae) en Haute-Normandie (Eure, Seine-Maritime) et proposition de catégorisation UICN

New localities for *Bythinella lancevevei* Locard, 1884 (Gastropoda, Rissoidea, Bythinellidae) from Haute-Normandie (Eure, Seine-Maritime) and IUCN categorization

Cédric POUCHARD<sup>1</sup> & Jean-Michel BICHAIN<sup>2</sup>

<sup>1</sup> 28 impasse des Abeilles, 76730 Gonnetot

<sup>2</sup> 7 chemin du Moenchberg, 68140 Munster

Correspondance : malacopouch@yahoo.fr

**Résumé** – *Bythinella lancevevei*, espèce nominale restreinte à la Haute-Normandie, est connue actuellement de quelques localités situées à proximité de sa localité type à Villequier (Seine-Maritime). Bien qu'elle soit considérée comme valide dans la dernière actualisation de la liste de référence des mollusques continentaux de France, son statut reste encore ambigu et *B. lancevevei* pourrait être un synonyme taxonomique plus récent de *Bythinella viridis*. A travers un échantillonnage sur 47 localités en région Haute-Normandie, nous fournissons dans cet article de nouvelles données concernant sa distribution. Onze stations ont révélé des populations, toutes étant situées dans le bassin inférieur de la Seine presque à son embouchure. Les aires d'occupation et d'occurrence de l'espèce sont respectivement estimées à environ 10 000 m<sup>2</sup> et 500 km<sup>2</sup>. L'approche morphométrique, menée sur 108 individus provenant de quatre populations attribuées à *B. lancevevei* et d'une population de *B. viridis*, montre qu'il existe des différences significatives entre ces deux espèces nominales. Cependant les descripteurs spécifiques de *B. lancevevei*, comme la forme de l'ouverture ou du bord des tours, sont aussi applicables à *B. viridis*. Nos résultats ne permettent donc pas d'infirmer la validité de cette espèce nominale, laquelle doit-être maintenue valide jusqu'à preuve du contraire. Pour cette raison, nous proposons de la catégoriser CR "En danger critique" d'extinction.

**Mots-clefs** – *Bythinella*, Haute-Normandie, distribution géographique, statut UICN.

**Abstract** – *Bythinella lancevevei*, a nominal species restricted to Haute-Normandie (France), is currently known from a few localities near the type locality at Villequier (Seine-Maritime). Although this species is regarded as valid in the updated checklist of the continental molluscs from France, its taxonomic statute remains ambiguous and *B. lancevevei* could be a junior synonym of *Bythinella viridis*. Based on the sampling of 47 localities in Haute-Normandie, we present here new data on its geographic range. Live specimens were found in eleven sites in the lower basin of the river Seine. The occupation and occurrence areas of the species are estimated respectively to be ca. 10 000 m<sup>2</sup> and ca. 500 km<sup>2</sup>. A morphometric approach based on 108 individuals coming from four populations attributed to *B. lancevevei* and from one population attributed to *B. viridis* shows that there are significant differences between these two nominal species. However the specific descriptors of *B. lancevevei*, i.e. shape of the aperture and shell shape are also applicable to *B. viridis*. Our results thus do not allow to synonymize this nominal species. For this reason, we propose to categorize it under the IUCN category CR "Critically endangered".

**Keywords** – *Bythinella*, Haute-Normandie, geographic range, IUCN evaluation.

### Introduction

Le genre *Bythinella* Moquin-Tandon, 1856 est considéré comme le groupe le plus diversifié parmi les hydrobies d'Europe, avec 80 taxons terminaux dont 48 présents en France (Bichain 2010, Gargominy et al. 2011). Cependant, les limites spécifiques reposent principalement sur des approches taxonomiques fondées sur la coquille. Or la pauvreté des caractères anatomiques et

conchyliologiques, pour ces animaux dont la taille de dépasse pas 5 mm, ne permet pas de délimiter de manière fiable les différentes espèces. Ainsi, les auteurs ont longtemps questionné la diversité du groupe et son histoire évolutive.

Cette dernière décennie, l'application des méthodes et concepts de phylogénie moléculaire a permis de répondre à certaines de ces interrogations. Notamment de mettre en évidence, au sein du groupe, des lignées évolutives distinctes attribuables

soit au rang de l'espèce, soit à des radiations dans lesquelles les limites d'espèces sont encore floues (Bichain *et al.* 2007a, 2007b, Haase *et al.* 2007). Ainsi *Bythinella viridis* Poiret, 1801 est confirmée comme espèce valide alors que *B. reyniesi* (Dupuy, 1851) est probablement une espèce à large répartition incluant des espèces nominales considérées jusqu'ici comme valides comme *B. bicarinata* (des Moulins, 1827).

Par ailleurs, l'origine du genre a été précisée et datée d'au moins de l'époque Miocène. Il aurait survécu pendant les périodes glaciaires du Pléistocène non seulement dans les refuges classiques du sud de l'Europe mais aussi dans quelques régions plus au nord situées dans la zone à permafrost (Benke *et al.* 2009). Enfin, dans son aire de répartition, cinq zones de forte richesse spécifique et d'endémisme ont été identifiées depuis le sud de la France jusqu'aux Carpates. Certaines correspondent par ailleurs aux refuges glaciaires du Pléistocène (Benke *et al.* 2011).

Enfin, l'hypothèse posée par Wilke *et al.* (2010) de radiation non-adaptative propose que ces lignées évolutives n'ont pas acquis de caractères morphologiques ou écologiques différents entre eux. C'est pourquoi d'éventuels caractères morphologiques spécifiques doivent être recherchés sur la base des délimitations proposées par les approches de phylogénie moléculaire.

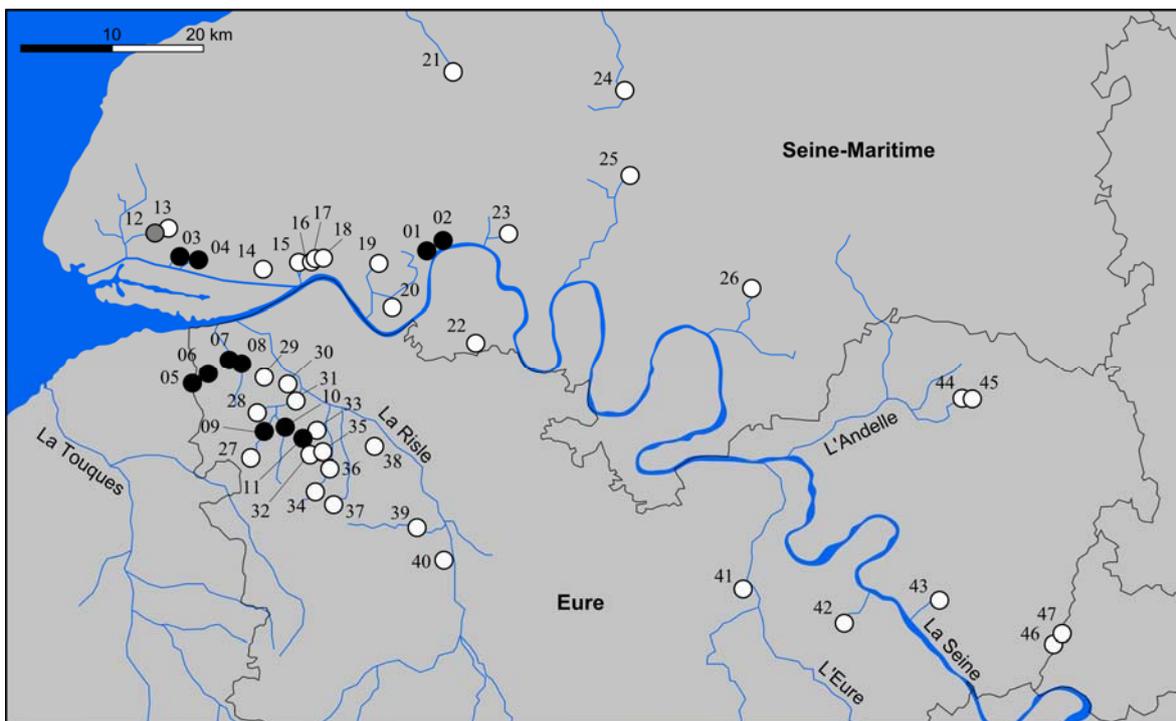
L'alpha-taxonomie des bythinelles reste donc en pleine friche et les limites entre la plupart des espèces n'ont toujours pas été revisitées en mêlant

approches morphométrique et moléculaire.

Dans le nord de la France deux espèces nominales sont reconnues à ce jour comme valides : *Bythinella viridis* Poiret, 1801 de Chéry-Chartreuve (Aisne) et *Bythinella lanceleveii* Locard, 1884 de Villequier (Seine-Maritime). Le statut d'espèce valide de *Bythinella viridis* a été confirmé par Bichain *et al.* (2007a, 2007b) via une approche de taxonomie intégrative alors que le statut taxonomique de *B. lanceleveii* n'a pas encore été révisité. Cette espèce nominale a été mise en synonymie sur des critères conchyliologiques avec *B. viridis* par Germain (1931), puis revalidée par Falkner *et al.* (2002) sur la base de la distance géographique qui sépare les noyaux de populations de l'Aisne et de la Seine-Maritime.

Actuellement, *B. lanceleveii* est maintenue comme une espèce valide par Gargominy *et al.* (2011), alors qu'elle est traitée comme synonyme de *B. viridis* dans la Liste Rouge mondiale des espèces menacées (UICN 2012). Des spécimens provenant de la localité type de *B. lanceleveii* ont été séquencés dans plusieurs études moléculaires (Benke *et al.* 2009, Wilke *et al.* 2010, Benke *et al.* 2011). Les différences génétiques avec la population de Chéry-Chartreuve sont faibles (<1%), mais les auteurs n'ont pas statué sur la validité de *B. lanceleveii*. Les populations impliquées appartiennent à la même lignée évolutive (Benke *et al.* 2009).

En attente de travaux qui viendront préciser le statut taxonomique de *B. lanceleveii*, nous documentons dans cet article de nouvelles stations



**Figure 1** — Localités échantillonnées de *Bythinella lanceleveii* en Haute-Normandie.

○ **Point blanc** : Absence de population ; ● **Point noir** : Présence de population ; ● **Point gris** : Disparition de population. Se reporter à l'Annexe 1 pour le détail et la correspondance des numéros de station.

attribuables à cette espèce nominale et fournissons des informations sur sa répartition, ses habitats et la biométrie des individus récoltés en Haute-Normandie.

Enfin, à la lumière de ces données nous proposons une catégorisation de menaces selon les critères de l'UICN (UICN 2001, version 3.1) dans la mesure où la synonymie actuellement proposée dans la Liste Rouge mondiale ne repose sur aucune évidence publiée et que cette espèce nominale, selon le principe de conservation des noms (Bouchet 2006) doit rester valide jusqu'à preuve du contraire.

## Matériel & Méthodes

### Zone d'étude et méthodes d'échantillonnages

En 2010, seules quatre stations en Haute-Normandie étaient connues pour accueillir des populations de bythinelles (Pouchard 2010, 2011), toutes localisées dans le cours inférieur du bassin de la Seine. La zone d'étude a été ici étendue aux départements de la Seine-Maritime et de l'Eure (Figure 1, Annexe 1), ce qui correspond à un territoire d'environ 6 500 km<sup>2</sup> sur lequel les sources et leur écoulement immédiat ont été systématiquement échantillonnées entre 2007 et 2011.

La plupart de ces sources est située sur le bassin versant de la Seine sur des terrains crayeux du crétacé supérieur, alors qu'une partie est située sur des bassins versants annexes correspondant à de petits fleuves littoraux.

Les échantillonnages ont été réalisés par prélèvements directs, au niveau des sources et/ou des petits écoulements, sur les plantes, débris organiques, pierres et graviers. Du sédiment et divers substrats ont été prélevés, séchés puis tamisés à l'aide de deux tamis de maille de 4 mm et 1 mm afin de rechercher des coquilles vides.

En marge des prélèvements et afin de proposer une catégorisation de menaces selon les critères de l'UICN, les surfaces d'occupation et d'occurrence de *B. lancelevei* ont été estimées à l'aide de l'outil cartographique CARMEN (BDenvironnement v6, C@RMEN v1.6). Pour ce faire, grâce à des relevés GPS, les surfaces d'occupation de chaque population rencontrée ont été estimées en prospectant depuis la zone d'émergence des eaux jusqu'en aval de leur(s) écoulement(s) et en relevant la présence d'animaux vivants.

La surface globale d'occupation de l'espèce sur la zone d'étude correspond donc à la somme des surfaces d'occupations calculées pour chaque population.

La zone d'occurrence de l'espèce correspond à la surface du plus petit polygone englobant toutes les stations où l'espèce est présente.

### Approche biométrique

La forme globale d'une coquille peut être décrite en termes de hauteur et de diamètre des différents tours de la spire et de l'ouverture. Les hauteurs expriment la croissance de la coquille le long de l'axe d'enroulement et les diamètres l'expansion de la coquille perpendiculairement à cet axe. Pour exemple, une coquille ovoïde est caractérisée par des hauteurs relatives plus faibles des tours de la spire que leurs diamètres relatifs.

La hauteur et la largeur globale (Ht, Dt) ainsi que la hauteur du premier tour (H<sub>D1</sub>) ont donc été ici mesurées pour 17 à 30 coquilles provenant de quatre populations (St1 [Vill], St4 [Oud], St7 [Spr], St11 [Fon], Annexe 1) dont celle de la localité type. Pour ce faire, les coquilles ont été disposées selon une position standardisée (Bichain *et al.* 2007a) puis mesurées sous loupe binoculaire. Les mêmes mesures réalisées sur 27 individus provenant de la localité type de *Bythinella viridis* Poiret, 1801 (Bichain *et al.* 2007a) ont été ajoutées afin d'obtenir des éléments de comparaison entre ces deux espèces nominales. Des analyses statistiques descriptives et exploratoires (ACP, ANOVAs à un facteur), ainsi que les tests associés, ont été menées sur l'ensemble des paramètres mesurés.

Les analyses descriptives (moyennes, écart-type, coefficient de variation) permettent d'évaluer et de comparer la variabilité de chaque paramètre à l'intérieur et entre les populations. L'Analyse en Composantes Principales (ACP) permet, sur la base des variables qui participent à l'élaboration des axes principaux, de décrire globalement les différences de formes de coquilles au sein et entre les populations.

Les ANOVAs à un facteur permettent d'identifier les valeurs des paramètres, par comparaison multiple des moyennes, qui sont significativement différentes entre chaque paire de populations (facteur *Population*) ou groupement de populations selon leur attribution spécifique (*B. viridis* vs *B. lancelevei*, facteur *Espèce*).

Les hypothèses nulles suivantes ont donc été testées en utilisant les tests de Fischer et de Tukey : (1) pour les ANOVAs avec le facteur *Population*, "les individus appartiennent à la même population" et (2) pour les ANOVAs avec le facteur *Espèce* "les individus appartiennent à la même espèce". Les hypothèses nulles sont rejetées pour des probabilités associées aux différents tests (pF pour le test de Fischer ou pT pour le test de Tukey) dont les valeurs sont inférieures à 5%.

L'ensemble des analyses statistiques ont été réalisées avec l'extension FactorMineR du logiciel R (R Development Core Team 2008) et son interface graphique Rcommander (version 2.14.2).

## Résultats

### *Bythinella lancevelei* Locard, 1884

Bythinelle de Villequier

**Localité type** « Le *bythinella lancevelei* a été trouvé au mois de septembre 1884, par M. Lancelevée, à Villequier dans le département de la Seine-inférieure [Seine-Maritime], sous les pierres submergées du ruisseau du chemin du Nord, qui coule vers la Seine, où, paraît-il, il est très abondant. »

**Description originale** « Coquille ventrue composée de 4 tours convexes, le dernier atteint le tiers de la hauteur totale. Suture très profonde, détachant nettement les derniers tours. Bord supérieur de chaque tour plat. Apex tronqué. Bord supérieur de l'ouverture anguleux. Hauteur : 2.5 mm, diamètre : 1.5 mm. »

**Matériel type** Syntypes probables dans la collection Locard, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

### Distribution géographique et habitats des populations en Seine-Maritime

Sur l'ensemble des 47 sources échantillonnées, 11 (Figure 1, Annexes 1 & 2) ont livré des animaux vivants incluant la localité type à Villequier et deux stations déjà connues (Pouchard 2010).

L'aire d'occurrence couvre une surface d'environ 500 km<sup>2</sup>. Elle est centrée sur le cours inférieur de la Seine presque à son estuaire. La population la plus éloignée du fleuve se trouve à 15 km. La distribution

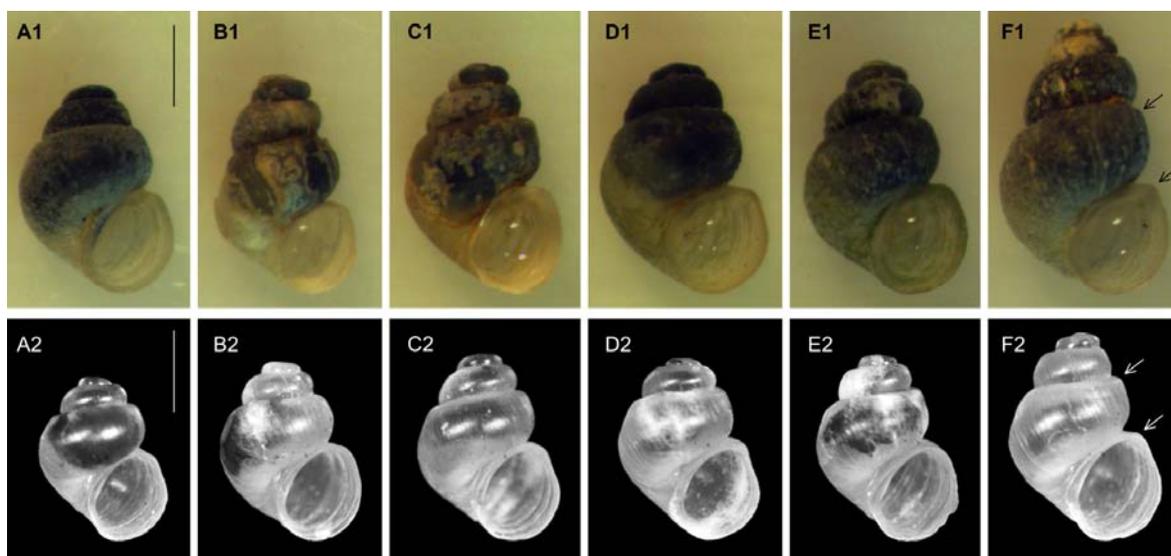
altitudinale des stations est en moyenne de 43 m, la plus basse étant à 4 m d'altitude, la plus haute à 80 m. Les populations sont présentes au niveau des sources qui alimentent de petites rivières appartenant toutes au bassin versant aval de la Seine. Cependant, des individus ont été ponctuellement observés dans des eaux stagnantes comme à la Source Vannier. Les animaux sont très majoritairement immergés et arpentent la surface de divers substrats dont des graviers, blocs rocheux, briques, feuilles mortes ou vivantes, branches, etc. Les habitats rencontrés sont diversifiés avec des écoulements en milieux ouverts ou fermés, mégaphorbiaies, milieux para-tourbeux, cressonnières, jardins débouchant sur des friches nitrophiles, vergers ou abords de village.

Les surfaces estimées d'occupation par station sont comprises entre une dizaine de m<sup>2</sup> et 3 100 m<sup>2</sup> (Annexe 2). L'aire totale d'occupation de l'espèce sur la zone d'étude est évaluée à au moins 10 000 m<sup>2</sup>.

### Description des coquilles et approche morphométrique

#### Comparaison avec la description originale

Les caractères conchyliologiques observés sur l'ensemble des coquilles récoltées en Haute-Normandie correspondent à ceux fournis dans la description originale de Locard (1884).



**Figure 2** — Taille et forme des coquilles de *Bythinella lancevelei* et de *B. viridis*

**A1 à F1 : *Bythinella lancevelei* Locard, 1884**

**A1.** Fontaine-Caillou à Fiquefleur-Equainville (St6), **B1.** et **C1.** Source de Rogerville (St2), **D1.** Fontaine-Caillou à Fiquefleur-Equainville (St6), **E1.** Source de Villequier (St1, station type), **F1.** lavoir de Saint-Pierre-du-Val (St7). Se reporter à la Figure 1 et aux Annexes 1 et 2 pour le détail et la correspondance des numéros de station.

**A2 à F2 : *Bythinella viridis* Poiret, 1801**

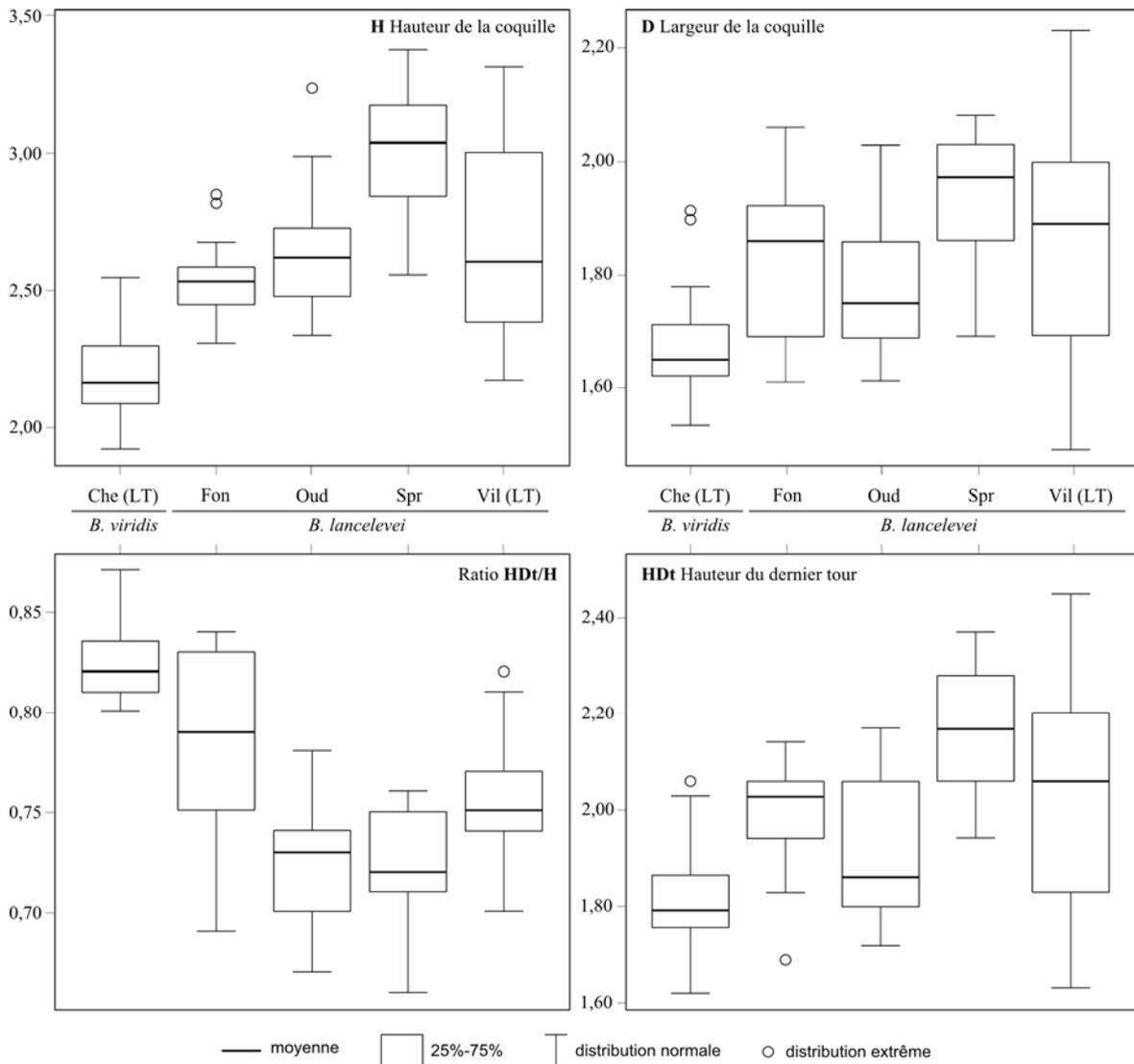
Tous les individus proviennent de la localité type à Chéry-Chartreuve (Aisne).

Barres d'échelles = 1 mm ; les flèches indiquent les caractères considérés comme diagnostiques dans la description originale de *B. lancevelei* (flèche du haut : suture profonde et bord plat, flèche du bas : ouverture anguleuse sur son bord supérieur droit).

**Tableau 1** — Résultats des statistiques descriptives

Toutes les mesures sont données en millimètres. Se reporter à l'Annexe 1 pour le détail et la correspondance des numéros de station. Abréviations utilisées : **moy** moyenne,  **$\sigma$**  écart-type, **cv** coefficient de variation, **n** nombre de spécimens mesurés.

	<b>H</b> Hauteur de la coquille			<b>D</b> Largeur de la coquille			<b>H<sub>Dt</sub></b> Hauteur du dernier tour			<b>H<sub>Dt</sub>/H</b> Ratio			<b>n</b>
	moy	$\sigma$	cv	moy	$\sigma$	cv	moy	$\sigma$	cv	moy	$\sigma$	cv	
<i>B. viridis</i> [Che]	2,197	0,152	0,069	1,671	0,093	0,055	1,807	0,106	0,059	0,824	0,017	0,021	27
<i>B. lancevevei</i>	2,717	0,306	0,113	1,859	0,165	0,089	2,026	0,189	0,094	0,748	0,041	0,055	81
<b>Fon (=St6)</b>	2,535	0,148	0,058	1,829	0,146	0,080	1,994	0,117	0,059	0,787	0,042	0,053	17
<b>Oud (=St4)</b>	2,639	0,227	0,086	1,766	0,112	0,063	1,911	0,133	0,069	0,725	0,033	0,045	17
<b>Spr (=St7)</b>	3,014	0,228	0,076	1,938	0,124	0,064	2,165	0,130	0,060	0,720	0,031	0,043	17
<b>Vil (=St1)</b>	2,696	0,338	0,125	1,882	0,196	0,104	2,031	0,230	0,113	0,755	0,031	0,041	30

**Figure 3** — Représentation graphique des statistiques descriptives réalisées à partir des mesures effectuées sur les coquilles de *Bythinella viridis* et *Bythinella lancevevei*.

LT indique les individus provenant de la localité type. Se reporter au Tableau 1 pour le détail des moyennes, écart-types et nombre d'individus mesurés.

**Che** Station type de *B. viridis*, **Oud** Fontaine d'Oudalle (St4), **Spr** Lavoir de Saint-Pierre-du-Val (St7), **Fon** Fontaine-Caillou de Fiquefleur-Equinville (St6), **Vil** Source de Villequier (St1, localité type de *B. lancevevei*). Se reporter à la Figure 1 et à l'Annexe 1 pour le détail et la correspondance des numéros de station.

Les sutures sont en effet très profondes alors que le bord supérieur de chaque tour est brusquement plat (Figure 2). Cela confère à la coquille un aspect presque étagé. Par ailleurs, l'ouverture est très nettement anguleuse sur son bord supérieur et forme dans certains cas un étranglement marqué avec sa jonction avec le dernier tour (Figure 2). Ses bords libre et inférieur sont anguleux. Ces états de caractères des sutures et de la forme globale de l'ouverture sont stables au sein et entre les populations observées.

Les moyennes de la hauteur (H) et du diamètre (D) calculées à partir de 81 coquilles provenant de quatre populations attribuées à *B. lancevevei* s'étalent respectivement de 2.535 à 3.014 mm et de 1.766 à 1.938 mm (Tableau 1, Figure 3). Les valeurs données par Locard (1884) pour ces deux paramètres (H=2.5 mm, D=1.5 mm) représentent donc des valeurs basses par rapport à nos résultats. Le ratio moyen  $H_{Dt}/H$ , avec des valeurs qui s'étalent de 0.720 à 0.787, ne correspond pas avec la description de Locard, puisque celui-ci indique une hauteur relative du dernier tour supérieur au tiers de la hauteur de la coquille soit un ratio  $H_{Dt}/H$  d'environ 0.66.

Par comparaison, les coquilles provenant de la localité type de *B. viridis* présentent une taille globale moyenne significativement inférieure (27 coquilles mesurées, H=2.197 mm, D=1.671) à celle des populations de Haute-Normandie et un ratio  $H_{Dt}/H$  significativement plus élevé (0.824). Il en résulte une forme globale très nettement globuleuse déjà décrite par Bichain *et al.* (2007a). Cependant,

les états de caractère concernant la suture, le bord des tours et la forme de l'ouverture sont partagés entre toutes les populations de *B. viridis* et de *B. lancevevei* (Figure 2).

#### Statistiques descriptives et exploratoires

On constate une variabilité au sein et entre les populations attribuées à *B. lancevevei* qui affecte la plupart des paramètres mesurés sur les coquilles (H, D, H<sub>Dt</sub> et  $H_{Dt}/H$ ) (Tableau 1, Figure 3).

Les ANOVAs réalisées avec le facteur *Population* montrent que  $H_{Dt}/H$  est le paramètre le plus variable et induit des différences significatives entre la plupart de ces populations (Annexe 3). Par ailleurs, la population de Saint-Pierre-du-Val (Spr) semble marginale par rapport aux autres populations notamment pour la hauteur (H) de la coquille. Dans tous les autres cas, c.-à.-d. pour H, D et  $H_{Dt}$  et hormis la population de Spr, il n'existe pas de différences significatives entre les populations de *B. lancevevei*. Les ANOVAs montrent également que les différences sont significatives entre chacune des populations attribuées à *B. lancevevei* et celle de *B. viridis* à l'exception de la population d'Oudalle pour le diamètre (D) et la hauteur du dernier tour ( $H_{Dt}$ ).

Les ANOVAs réalisées avec le facteur *Espèce* montrent que l'ensemble des populations attribuées à *B. lancevevei* (81 coquilles mesurées) sont significativement différentes de celle attribuée à *B. viridis* (27 coquilles mesurées) pour tous les paramètres de la coquille.

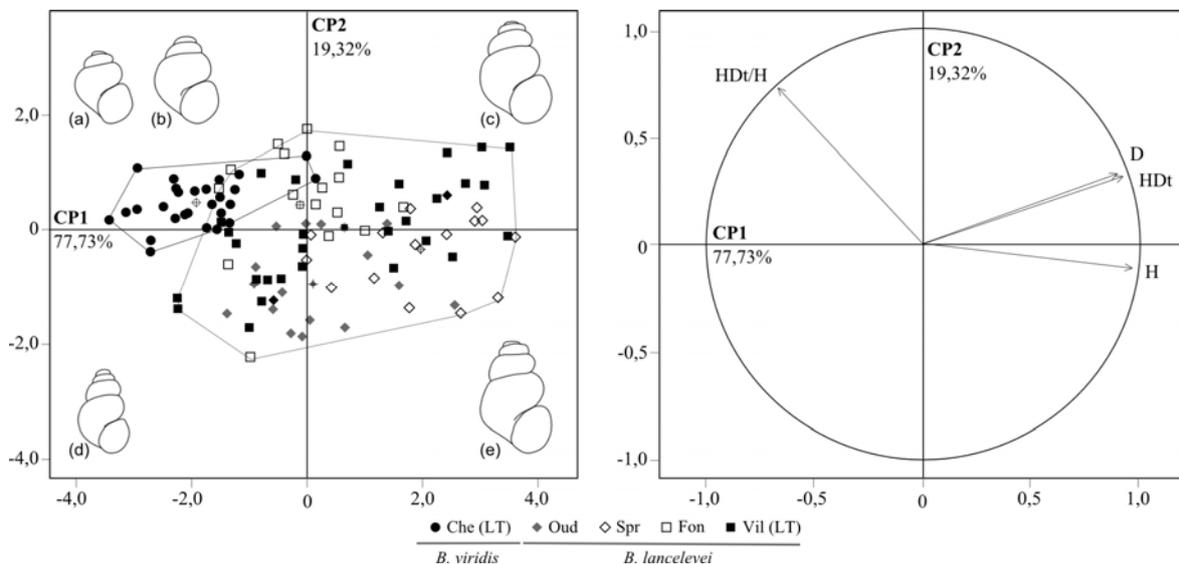


Figure 4 — Représentation graphique des résultats en ACP (Analyse en Composantes Principales).

**A gauche :** Projection des individus dans l'espace construit à partir des deux premières composantes principales (CP)

**A droite :** Participation des variables à chacune des deux premières composantes principales.

● **Che** Station type de *B. viridis*, ◆ **Oud** Fontaine d'Oudalle (St4), ◇ **Spr** Lavoir de Saint-Pierre-du-Val (St7), □ **Fon** Fontaine-Caillou de Fiquefleur-Equainville (St6), ■ **Vil** Source de Villequier (St1, localité type de *B. lancevevei*). Se reporter à la figure 1 et au Tableau 1 en annexe pour le détail et la correspondance des numéros de station.

Les silhouettes représentées illustrent les extrêmes de forme et de taille pour chaque plan factoriel : (a) et (b) coquille de petite taille et de forme ovoïde, (c) coquille de grande taille et de forme ovoïde, (d) coquille de petite taille et de forme allongée, (e) coquille de grande taille et de forme allongée.



**Figure 5** — Habitats à *Bythinella lancelevei* en Haute-Normandie

**A.** Source de Villequier (St1, localité type de *B. lancelevei*), **B.** Lavoir de Saint-Pierre-du-Val (St7), **C.** Source débouchant sur une mare à Oudalle (St4), **D.** Les Préaux, canalisation du ruisseau comme fossé routier (St11), **E.** Source du vallon de Rogerville (St3), **F.** et **F'**. Bythinelles visibles à la surface de divers substrats à la source de Villequier (St1). Se reporter à la Figure 1 et à l'Annexe 1 pour le détail et la correspondance des numéros de station.

Il existe donc une variabilité au sein et entre les populations de *B. lancelevei* qui affecte la plupart des paramètres mesurés. Cependant, cette variabilité est plus importante entre la population de *B. viridis* et les populations de *B. lancelevei* qu'au sein même des seules populations de *B. lancelevei*.

L'ACP permet d'illustrer cette variabilité (Figure 4, à droite). Le premier plan factoriel compte 97.05% de la variance, avec 77.73% et 19.32%, pour les axes 1 et 2 respectivement. Les variables D,  $H_{Dt}$  et H sont fortement corrélées entre elles et avec PC1 alors que  $H_{Dt}/H$  est négativement corrélé avec PC1 et positivement avec PC2. D,  $H_{Dt}$  et H participent à la construction de PC1 et ont un effet presque nul sur PC2 alors  $H_{Dt}/H$  participe à la construction de PC1 et de PC2.

PC1 peut donc être interprété comme un effet taille où les coquilles de grande taille (valeurs hautes pour H) sont placées à droite du plan factoriel, alors que PC2 traduit la forme de la coquille où les formes globuleuses, c.-à.-d. pour des valeurs faibles de  $H_{Dt}/H$ , sont placées en haut du plan factoriel.

La projection des individus sur ce premier plan factoriel (Figure 4, à gauche) montre que toutes les populations attribuées à *B. lancelevei* se recouvrent totalement entre elles, alors que celle attribuée à *B. viridis* est en position marginale avec un faible taux de recouvrement avec les autres populations.

Cette projection montre que la taille globale de la coquille affecte notablement sa forme. Les coquilles de petite taille sont souvent de forme globuleuse ce

qui est particulièrement le cas pour la population de Chéry-Chartreuve.

### Statut UICN

*B. lancevevei* étant une endémique restreinte du nord de la France, les données ici présentées sont les plus à jour sur sa répartition globale. L'aire d'occurrence de l'espèce est évaluée à environ 500 km<sup>2</sup> alors que son aire d'occupation est estimée à moins de 10 000 m<sup>2</sup>. Par la nature même des habitats (Figure 5), la répartition de l'espèce est sévèrement fragmentée. Par ailleurs, sur douze stations, neuf sont déjà impactées par des aménagements ou dans un contexte anthropisé. C'est particulièrement le cas de la source du vallon de Rogerville (St3, Annexe 1 & Figure 5E) qui a été bouleversée par la création d'un viaduc pour l'autoroute A29 et pour la source du Gournay à Saint-Martin-du-Manoir (St12, Annexe 1) avec l'extinction probable de la population de bythinelles qui y a été observée avant l'installation de captages (Pouchard 2010).

Nous proposons de catégoriser *Bythinella lancevevei* comme en danger critique d'extinction (CR) sur la base de son aire d'occupation faible (critère B2), de la fragmentation de son aire de répartition (sous-critère B2a) et du déclin : de son aire d'occupation (sous-critère B2bii), de la superficie, étendue et/ou qualité de l'habitat (sous-critère B2biii) et du nombre de localité (sous-critère B2biv).

### Discussion

#### Morphologie et statut taxonomique de *Bythinella lancevevei*

L'application du nom *Bythinella lancevevei* Locard, 1884 aux populations de Haute-Normandie est cohérent par rapport aux descripteurs spécifiques (suture, épaulement des tours, forme de l'ouverture) fournis dans la diagnose originale. Cependant, la variabilité de la taille globale des coquilles, au sein et entre les populations, est importante avec un effet sur la forme qui peut varier de globuleuse à globuleuse-allongée. Ce phénomène est bien documenté dans le genre *Bythinella* (Wilke *et al.* 2010 pour une synthèse) et reste le principal handicap, avec l'absence de descripteurs morphologiques discrets, à la délimitation des espèces du genre.

Cependant l'examen comparatif avec des spécimens provenant de la localité type de *Bythinella viridis* Poiret, 1801 montre que la taille de la coquille, et donc sa forme, sont significativement différentes. Les individus de *B. viridis* sont de petite taille (2.2 mm *versus* 2.7 mm pour la hauteur de la coquille) et de forme très nettement globuleuse. Or, les autres caractères diagnostiques de *B. lancevevei* sont présents sur les spécimens de *B. viridis* à savoir

les sutures bien marquées, l'épaulement brutal du bord supérieur des tours et l'ouverture nettement anguleuse à son bord supérieur. Par conséquent, hormis la taille et la forme des coquilles, rien ne permet de distinguer *B. lancevevei* de *B. viridis*.

Ces différences ténues entre ces deux espèces nominales peuvent être expliquées dans le cadre de l'hypothèse de radiation non adaptative proposée par Wilke *et al.* (2010). Cette hypothèse infère que les différentes espèces du genre *Bythinella* n'ont pas forcément acquis de caractères morphologiques ou écologiques distincts lors des événements de spéciation. Malgré la disjonction des populations et leur isolement génétique consécutif, l'homogénéité des habitats n'a pas favorisé l'acquisition de nouveaux caractères morphologiques.

Il n'est pas exclu que la taille soit ici un caractère adaptatif, et donc diagnostique des populations de *B. lancevevei* et *B. viridis* par exemple, mais seuls les caractères génétiques pourront répondre à cette question. En première approche, les séquences du gène mitochondrial COI fournies par Benke *et al.* (2009) obtenus sur les populations types de ces deux espèces nominales montrent des distances génétiques (K2P) inférieures à 1%, variabilité génétique qui peut être interprétée comme intra-spécifique chez les hydrobies (Hershler *et al.* 1999, Hershler *et al.* 2003, Liu *et al.* 2003, Hurt 2004). Néanmoins, d'autres séquences de ce gène et des marqueurs additionnels devront être impliquées pour examiner plus précisément la variabilité génétique intra- et inter-populationnelle et donc les limites entre ces deux espèces nominales.

En l'état actuel des connaissances, et par application du principe de conservation des noms (Bouchet 2006), *Bythinella lancevevei* doit être maintenue comme une espèce valide.

#### Statut UICN et caractérisation des menaces

L'application des critères de l'UICN (2011, version 3.1) permet de proposer de catégoriser cette espèce comme En danger critique d'extinction (CR B2ab[ii, iii, iv]). Les menaces qui pèsent sur les habitats à bythinelles sont caractéristiques des problématiques de l'aménagement des espaces naturels et notamment concernant les ressources en eau. Les captages et/ou curetage des sources ainsi que la canalisation des écoulements lors d'aménagements routiers par exemple (Figure 5D) sont les principales menaces physiques de disparitions ou de modifications profondes des milieux. Sur les onze populations identifiées, neuf sont fortement impactées par des aménagements et potentiellement menacées de disparition.

**Remerciements** - Nous souhaitons remercier la DREAL Haute-Normandie à l'origine de l'étude et qui nous a permis d'exploiter à notre guise les échantillons récoltés. Un grand merci à Christine Dodelin, Simon Gaudet et à Marie Pouchard pour leur aide au cours des prospections et pour leurs encouragements ainsi qu'à Benoit Fontaine et Xavier Cucherat pour les corrections apportées au manuscrit.

## Références

- Benke, M., Braendle, M., Albrecht, C. & Wilke, T. 2009. Pleistocene phylogeography and phylogenetic concordance in cold-adapted spring snails (*Bythinella* spp.). *Molecular Ecology*, 18(5): 890-903.
- Benke M., Brändle M., Albrecht C., Wilke T. 2011. Patterns of freshwater biodiversity in Europe: lessons from the spring snail genus *Bythinella*. *Journal of Biogeography*, 38: 2021-2032
- Bichain, J. M., Boisselier-Dubayle, M. C., Bouchet, P. & Samadi, S. 2007a. Species delimitation in the genus *Bythinella* (Mollusca: Caenogastropoda: Rissooidea): a first attempt combining molecular and morphometrical data. *Malacologia*, 49(2): 291-311.
- Bichain, J. M., Gaubert, P., Samadi, S. & Boisselier-Dubayle, M. C. 2007b. A gleam in the dark: Phylogenetic species delimitation in the confusing spring-snail genus *Bythinella* Moquin-Tandon, 1856 (Gastropoda: Rissooidea: Amnicolidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45(3): 927-941.
- Bichain, J.M. 2010. La systématique des bythinelles revisitée : apports des outils moléculaires et morphométriques à la délimitation des espèces dans le genre *Bythinella* Moquin-Tandon, 1856. *Editions Universitaires Européennes (juin 2010, ISBN-13 978-6131514463)* : 264 pp.
- Bouchet, P. 2006. Valid until synonymized, or invalid until proven valid? A response to Davis (2004) on species Check-Lists. *Malacologia*, 48 : 311-320.
- Falkner, G., Ripken, Th.E.J. & Falkner, M. 2002. Mollusques continentaux de la France : liste de référence annotée et bibliographie. *Patrimoines Naturels*, 52 : 350 pp.
- Gargominy, O., Prié, V., Bichain, J.-M., Cucherat, X., Fontaine, B. 2011. Liste de référence annotée des mollusques continentaux de France. *MalaCo*, 7 : 307-382.
- Germain, L. 1931. Mollusques terrestres et fluviatiles. Faune de France. Lechevalier, Paris : 477 pp.
- Haase M., Wilke T. & Mildner P. 2007. Identifying species of *Bythinella* (Caenogastropoda: Rissooidea): A plea for an integrative approach. *Zootaxa*, 1563: 1-16.
- Hershler, R., Liu, H.P., Mulvey, M., 1999. Phylogenetic relationships within the aquatic snail genus *Tryonia*: implications for biogeography of the North American Southwest. *Molecular Phylogenetic Evolution*, 13: 377-391.
- Hershler, R., Liu, H.P., Thompson, F.G., 2003. Phylogenetic relationships of North American nymphophiline gastropods based on mitochondrial DNA sequences. *Zoologica Scripta*, 32:, 357-366.
- Hurt, C.R., 2004. Genetic divergence, population structure and historical demography of rare springsnails (*Pyrgulopsis*) in the lower Colorado River basin. *Molecular Ecology*, 13: 1173-1187.
- Locard, A. 1884. Description d'une espèce nouvelle de Mollusque Gastéropode. *Bulletin de la Société des Amis des Sciences Naturelles de Rouen*, 20(2) : 433-436.
- Liu, H.P., Hershler, R., Clift, K., 2003. Mitochondrial DNA sequences reveal extensive cryptic diversity within a western American springsnail. *Molecular Ecology*, 12: 2771-2782.
- Pouchard, C. 2011. *Bythinella lanceleveii* (Locard, 1884) : espèce endémique normande. Etude prospective en Haute-Normandie (2011). Rapport disponible auprès de la DREAL Haute-Normandie : 70 pp.
- Pouchard, C. 2010. Contribution à la connaissance de l'espèce *Bythinella lanceleveii* (Locard, 1884). *Folia Conchyliologica*, 5 : 16-19
- R Development Core Team 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- IUCN 2001. *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1*. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK, ii + 30 pp.
- IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 28 March 2012.
- Wilke, T., Benke, M., Brändle, M., Albrecht, C. & Bichain, J. M. 2010. The neglected side of the coin: non-adaptive radiations in spring snails (*Bythinella* spp.). in: Glaubrecht, M. [Ed] *Evolution in action. Case studies in Adaptive Radiation, Speciation and the Origin of Biodiversity*. Springer, Dordrecht, NL: 551-578.

**Soumis le** 18 avril 2012

**Accepté le** 27 septembre 2012

**Publié le** 16 octobre 2012

## Annexe 1 - Liste des localités échantillonnées en Haute-Normandie.

Nst indique le numéro de station utilisée dans la Figure 1 et dans le texte ; Latitude et longitude sont données selon le système géodésique WGS84 et l'altitude en mètres. Les points noirs ● indiquent les localités avec population de bythinelles, les points blancs ○ indiquent les localités avec absence de population et le point grisé ◐ la localité où la population a disparu. Toutes les localités ont été échantillonnées par le premier auteur (CP) en septembre 2011, sauf la localité type en septembre 2007.

Nst	Commune	INSEE	Toponyme	Latitude	Longitude	Altitude	
St1	VILLEQUIER [localité type] Vil	76742	Source de Villequier	49°31'00"N	0°40'09"E	80	●
St2	VILLEQUIER	76742	La Roquette	49°31'11"N	0°41'17"E	10	●
St3	ROGERVILLE	76533	Rogerval	49°30'20"N	0°16'52"E	4	●
St4	OULDALLE Oud	76489	Les Fontaines	49°30'10"N	0°18'24"E	8	●
St5	MANNEVILLE-LA-RAOULT	27384	Malortie	49°22'25"N	0°18'16"E	40	●
St6	FIQUEFLEUR-EQUAINVILLE	27243	Fontaine-Caillou	49°23'04"N	0°19'34"E	55	●
St7	SAINT-PIERRE-DU-VAL Spr	27597	Lavoir	49°23'56"N	0°21'35"E	38	●
St8	SAINT-PIERRE-DU-VAL	27597	Source de la Vilaine	49°23'53"N	0°22'11"E	45	●
St9	FORT-MOVILLE	27258	Source-Vannier	49°19'43"N	0°24'48"E	78	●
St10	TRIQUEVILLE	27662	Source des Pantilles	49°19'56"N	0°26'58"E	65	●
St11	LES-PREAUX Fon	27476	Bois des Fontaines	49°19'16"N	0°28'30"E	73	●
St12	SAINT-MARTIN-DU-MANOIR	76616	Source de Gournay	49°31'42"N	0°14'11"E	25	◐
St13	SAINT-LAURENT-DE-BREVEDENT	76596	Sources du St Laurent	49°31'53"N	0°15'22"E	38	○
St14	LA-CERLANGUE	76169	Val des Fontaines	49°29'35"N	0°24'32"E	5	○
St15	LA-CERLANGUE	76169	Fontaine du Four des Veaux	49°30'02"N	0°27'42"E	6	○
St16	SAINT-JEAN-DE-FOLLEVILLE	76592	Sources de Râdicatel	49°30'09"N	0°28'55"E	10	○
St17	SAINT-JEAN-DE-FOLLEVILLE	76592	Sources de Râdicatel	49°30'18"N	0°29'23"E	10	○
St18	SAINT-JEAN-DE-FOLLEVILLE	76592	Sources de Râdicatel	49°30'21"N	0°29'35"E	10	○
St19	NOTRE-DAME-DE-GRAVENCHON	76476	Fontaine des Varouillères	49°30'14"N	0°35'04"E	45	○
St20	SAINT-MAURICE-D-ETELAN	76622	Puits Fortin	49°27'26"N	0°36'20"E	5	○
St21	HERICOURT-EN-CAUX	76355	Source St Mélon	49°42'03"N	0°41'44"E	60	○
St22	LA-MAILLERAYE-SUR-SEINE	76401	Les Fontaines	49°25'28"N	0°44'17"E	33	○
St23	SAINT-WANDRILLE-RANCON	76659	Caillouville	49°31'56"N	0°46'44"E	14	○
St24	VAL-DE-SAANE	76018	Varvannes	49°40'54"N	0°57'43"E	105	○
St25	SAINTE-AUSTREBERTHE	76566	Source de l'Austreberthe	49°35'52"N	0°58'23"E	85	○
St26	FONTAINE-SOUS-PREAUX	76273	Source du Robec	49°29'02"N	1°09'57"E	70	○
St27	MARTAINVILLE	27393	La Petite Source	49°18'04"N	0°23'45"E	101	○
St28	LE-TORPT	27646	Ruisseau des Godeliers	49°20'40"N	0°24'17"E	62	○
St29	BOULLEVILLE	27100	Source du Val Durand	49°23'01"N	0°24'44"E	50	○
St30	SAINT-SULPICE-DE-GRIMBOUVILLE	27604	La Basse Vallée	49°22'33"N	0°26'56"E	10	○
St31	TOUTAINVILLE	27656	Lavoir	49°21'35"N	0°27'48"E	15	○
St32	SELLES	27620	Source Barbottes	49°18'25"N	0°29'19"E	83	○
St33	LES-PREAUX	27476	La Cressonnerie	49°19'32"N	0°29'27"E	50	○
St34	SAINT-SIMEON	27603	Fontaine Sucrée	49°16'01"N	0°29'54"E	135	○
St35	SELLES	27620	Source St Laurent	49°18'33"N	0°30'15"E	85	○
St36	SAINT-SIMEON	27603	Fontaine-Malleville	49°17'39"N	0°30'58"E	79	○
St37	LA-POTERIE-MATHIEU	27475	Source de la Véronne	49°15'25"N	0°31'18"E	135	○
St38	CONDE-SUR-RISLE	27167	Fontaine Sarrasin	49°18'48"N	0°35'08"E	65	○
St39	LIVET-SUR-AUTHOU	27371	Fontaines de la Folie	49°14'05"N	0°39'24"E	65	○
St40	BRIONNE	27116	Les Fontaines	49°12'07"N	0°41'50"E	70	○
St41	LE-MESNIL-JOURDAIN	27403	Source du Becdal	49°10'46"N	1°09'25"E	35	○
St42	GAILLON	27275	Bois de Grammont	49°08'47"N	1°18'58"E	115	○
St43	NOTRE-DAME-DE-L-ILE	27440	Le Paradou	49°10'09"N	1°27'30"E	50	○
St44	LISORS	27370	Fontaine Ste Catherine	49°22'22"N	1°29'43"E	95	○
St45	PUCHAY	27480	Source de Fouillebroc	49°22'25"N	1°30'09"E	96	○
St46	BUS-SAINT-REMY	27121	Source Coquand	49°07'54"N	1°38'39"E	110	○
St47	BUS-SAINT-REMY	27121	Source St Martin	49°08'12"N	1°38'59"E	110	○

## Annexe 2 - Matériel examiné

**Informations fournies (par ordre d'apparition) :** Numéro de localité (Annexe 1). Commune (INSEE) : toponyme (coordonnées géographiques en WGS84, altitude), habitat ; aménagements [**Socc** Surface d'occupation], collecteur et année de collecte. Le code de localité à trois lettres utilisé pour les études de morphométrie est indiqué entre crochet après le numéro de localité.

- St1 [Vil]. Villequier (76742) :** localité type de *Bythinella lancevevi* : Source de Villequier (49°31'00"N, 0°40'09"E, altitude = 80 m), Bois de pente très humide avec sous étage riche en *Carex* et autres hygrophiles ; Captages anciens et modernes [**Socc** = 3100 m<sup>2</sup>], collecteur C. Pouchard, 2007.
- St2. Villequier (76742) :** La Roquette (49°31'11"N, 0°41'17"E, altitude = 10 m), Alternance de prairies en cours de fermeture et de boisement en pied de falaise où ruissellent de nombreux rus ; Ancien lavoir abandonné [**Socc** = 1900 m<sup>2</sup>], collecteur C. Pouchard, 2011.
- St3. Rogerville (76533) :** Rogerval (49°30'20"N, 0°16'52"E, altitude = 4 m), Pied de falaise avec des cortèges para tourbeux. Source riche en *Nasturtium officinale* et en *Apium nodiflorum* ; Viaduc autoroutier, busages [**Socc** = 150 m<sup>2</sup>] collecteur C. Pouchard, 2011.
- St4 [Oud]. Oudalle (76489) :** Les Fontaines (49°30'10"N, 0°18'24"E, altitude = 8 m), Source débouchant dans une mare ; Captage, busage, cressonnière [**Socc** = 250 m<sup>2</sup>], collecteur C. Pouchard, 2011.
- St5. Manneville-la-Raoult (27384) :** Malortie (49°22'25"N, 0°18'16"E, altitude = 40 m), Jardin. Friche nitrophile ; Plantations ornementales, busages [**Socc** = 10 m<sup>2</sup>], collecteur C. Pouchard, 2011.
- St6. Fiquefleur-Equainville (27243) :** Fontaine-Caillou (49°23'04"N, 0°19'34"E, altitude = 55 m), Lavoir au sein d'un chemin creux avec arbres de haut jet débouchant sur une ancienne cressonnière ; Lavoir, drains, cressonnière [**Socc** = 300 m<sup>2</sup>], collecteur C. Pouchard, 2011.
- St7 [Spr]. Saint-Pierre-du-Val (27597) :** Lavoir (49°23'56"N, 0°21'35"E, altitude = 38 m), Lavoir débouchant dans un ru riche en *Nasturtium officinale* ; Lavoir [**Socc** = 10 m<sup>2</sup>], collecteur C. Pouchard, 2011.
- St8. Saint-Pierre-du-Val (27597) :** Source de la Vilaine (49°23'53"N, 0°22'11"E, altitude = 45 m), Verger et bosquet ; aucun aménagement [**Socc** = 200 m<sup>2</sup>], collecteur C. Pouchard, 2011.
- St9. Fort-Moville (27258) :** Source-Vannier (49°19'43"N, 0°24'48"E, altitude = 78 m), Lavoir débouchant sur une ancienne cressonnière ; Lavoir, cressonnière [**Socc** = 1000 m<sup>2</sup>], collecteur C. Pouchard, 2011.
- St10. Triqueville (27662) :** Source des Pantilles (49°19'56"N, 0°26'58"E, altitude = 65 m), "Bois de pente très fermé. Source débouchant sur une cressonnière abandonnée." ; Ancienne cressonnière avec drains [**Socc** = 2700 m<sup>2</sup>], collecteur C. Pouchard, 2011.
- St11 [Fon]. Les-Préaux (27476) :** Bois des Fontaines (49°19'16"N, 0°28'30"E, altitude = 73 m), Ruisseau à la sortie d'un bois en zone péri-urbaine ; Busage, canalisation du ruisseau comme fossé routier [**Socc** = 350 m<sup>2</sup>], collecteur C. Pouchard, 2011.

### Annexe 3 - Résultats des ANOVA à un facteur pour chacune des variables mesurées sur les coquilles

ANOVA avec le facteur *Population* : (1) **Résumé** indique la valeur du test F pour l'hypothèse nulle Ho "les individus proviennent de la même population", (2) **MCM** ou comparaison multiple des moyennes donnent le détail des comparaisons des moyennes pour chaque couple de populations avec le test t pour l'hypothèse nulle Ho. Le résumé des associations de populations en fonction du rejet ou non de Ho est donné dans la ligne "groupe".

ANOVA avec le facteur *Espèce* où les résultats affichent la valeur du test F pour l'hypothèse nulle Ho "les individus appartiennent à la même espèce".

Abréviations utilisées : **DI** Degré de liberté, **S. des carrés** Somme des carrés, **<carré>** carré moyen, **F val.** Valeur de F (test de Fischer), **pF** probabilité associée au test de Fischer, **Estim.** Estimation de l'hypothèse linéaire, **Err. Std.** Erreur standard, **t val.** Valeur de t (test de Tukey), **pt** probabilité associée au test de Tukey. \* indique que l'hypothèse nulle Ho est rejetée et que la valeur de p est hautement significative.

Variable D versus Facteur Population (pop)					
1. Résumé	DI	S. carrés	<carré>	F val.	pF
Populations	4	0,9937	0,24843	12,03	4,62E-08 *
Résidus	103	2,1264	0,02064		
2. MCM		Estim.	Err. Std.	t val.	pt
Fon-Che		0,15793	0,04449	3,55	0,00514 *
Oud-Che		0,0944	0,04449	2,122	0,21694
Spr-Che		0,26675	0,04449	5,996	<0,001 *
Vil-Che		0,21085	0,03812	5,532	<0,001 *
Oud-Fon		-0,06353	0,04928	-1,289	0,69643
Spr-Fon		0,10882	0,04928	2,208	0,1834
Vil-Fon		0,05292	0,04362	1,213	0,74182
Spr-Oud		0,17235	0,04928	3,497	0,00612 *
Vil-Oud		0,11645	0,04362	2,67	0,06481
Vil-Spr		-0,0559	0,04362	-1,282	0,70099
Populations	fon	oud	spr	vil	che
Groupes	ab	ac	b	ab	c

Variable H versus Facteur Population (pop)					
1. Résumé	DI	S. carrés	<carré>	F val.	pF
Populations	4	7,667	1,9167	33,29	<2e-16 *
Résidus	103	5,93	0,0576		
2. MCM		Estim.	Err. Std.	t val.	pt
Fon-Che		0,33804	0,07429	4,55	0,00013 *
Oud-Che		0,44275	0,07429	5,96	<0,001 *
Spr-Che		0,81745	0,07429	11,004	<0,001 *
Vil-Che		0,49967	0,06365	7,85	<0,001 *
Oud-Fon		0,10471	0,0823	1,272	0,70668
Spr-Fon		0,47941	0,0823	5,825	<0,001 *
Vil-Fon		0,16163	0,07284	2,219	0,1794
Spr-Oud		0,37471	0,0823	4,553	0,00013 *
Vil-Oud		0,05692	0,07284	0,781	0,9348
Vil-Spr		-0,31778	0,07284	-4,363	0,00031 *
Populations	fon	oud	spr	vil	che
Groupes	a	a	b	a	c

**Annexe 3 (suite) - Résultats des ANOVA à un facteur pour chacune des variables mesurées sur les coquilles**

Variable $H_{Dt}$ versus Facteur Population (pop)					
1. Résumé	DI	S. carrés	<carré>	F val.	pF
Populations	4	1,547	0,3868	15,35	7,03E-10 *
Résidus	103	2,595	0,0252		
2. MCM		Estim.	Err. Std.	t val.	pt
Fon-Che		0,18745	0,04915	3,814	0,00208 *
Oud-Che		0,10392	0,04915	2,115	0,21998
Spr-Che		0,35804	0,04915	7,285	< 0,001 *
Vil-Che		0,22467	0,04211	5,335	< 0,001 *
Oud-Fon		-0,08353	0,05445	-1,534	0,54042
Spr-Fon		0,17059	0,05445	3,133	0,01849 *
Vil-Fon		0,03722	0,04819	0,772	0,9374
Spr-Oud		0,25412	0,05445	4,667	< 0,001 *
Vil-Oud		0,12075	0,04819	2,506	0,09626
Vil-Spr		-0,13337	0,04819	-2,768	0,05058
Populations	fon	oud	spr	vil	che
Groupes	a	ab	c	ac	b

Variable $H_{Dt}/H$ versus Facteur Population (pop)					
1. Résumé	DI	S. carrés	<carré>	F val.	pF
Populations	4	0,16534	0,04133	44,28	<2e-16 *
Résidus	103	0,09615	0,00093		
2. MCM		Estim.	Err. Std.	t val.	pt
Fon-Che		-0,036645	0,00946	-3,874	0,00169 *
Oud-Che		-0,09841	0,00946	-10,403	< 0,001 *
Spr-Che		-0,103704	0,00946	-10,963	< 0,001 *
Vil-Che		-0,069037	0,008105	-8,518	< 0,001 *
Oud-Fon		-0,061765	0,01048	-5,894	< 0,001 *
Spr-Fon		-0,067059	0,01048	-6,399	< 0,001 *
Vil-Fon		-0,032392	0,009275	-3,492	0,00617 *
Spr-Oud		-0,005294	0,01048	-0,505	0,98654
Vil-Oud		0,029373	0,009275	3,167	0,01681 *
Vil-Spr		0,034667	0,009275	3,738	0,0027 *
Populations	fon	oud	spr	vil	che
Groupes	a	b	b	c	d

Facteur Espèce (sp)					
	DI	S. carrés	<carré>	F val.	pF
Variable D	1	0,7084	0,7084	31,14	1,86E-07 *
Résidus	106	2,4118	0,0228		
Variable H	1	5,486	5,486	71,7	1,54E-13 *
Résidus	106	8,11	0,077		
Variable $H_{Dt}$	1	0,976	0,9757	32,66	1,02E-07 *
Résidus	106	3,167	0,0299		
Variable $H_{Dt}/H$	1	0,116	0,11598	84,48	3,70E-15 *
Résidus	106	0,1455	0,00137		