



HAL
open science

Du paléoenvironnement au paléopaysage : peut-on reconstituer les paysages anciens et leur évolution à partir de données paléoécologiques ? Apports de l'analyse malacologique dans un paysage actuel méditerranéen (Sud-Est la France).

Sophie Martin, Frédéric Magnin

► **To cite this version:**

Sophie Martin, Frédéric Magnin. Du paléoenvironnement au paléopaysage : peut-on reconstituer les paysages anciens et leur évolution à partir de données paléoécologiques ? Apports de l'analyse malacologique dans un paysage actuel méditerranéen (Sud-Est la France).. *Paysages et Environnement. De la reconstitution du passé aux modèles prospectifs*, Presses universitaires de Franche-Comté, pp.81-96, 2013. ⟨halshs-00750029⟩

HAL Id: halshs-00750029

<https://shs.hal.science/halshs-00750029v1>

Submitted on 13 Mar 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire HAL, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization



Paysages et Environnement. De la reconstitution du passé aux modèles prospectifs
Galop (D.) dir. - Besançon, Presses universitaires de Franche-Comté, 2013,
(Annales Littéraires, 909 ; Série « Environnement, sociétés et archéologie » 16)

DU PALÉOENVIRONNEMENT AU PALÉOPAYSAGE : PEUT-ON RECONSTITUER LES PAYSAGES ANCIENS ET LEUR ÉVOLUTION À PARTIR DE DONNÉES PALÉOÉCOLOGIQUES ? APPORTS DE L'ANALYSE MALACOLOGIQUE DANS UN PAYSAGE ACTUEL MÉDITERRANÉEN (SUD-EST DE LA FRANCE).

SOPHIE MARTIN*, FRÉDÉRIC MAGNIN**

Résumé

À partir de l'observation d'un paysage agricole actuel, la résolution spatiale des assemblages de gastéropodes terrestres a été analysée. Les résultats montrent que chaque assemblage malacologique correspond le plus souvent à un habitat, voire au plus à deux habitats accolés. Leurs implications en paléomalacologie permettent de discuter des reconstitutions des paléopaysages, et notamment de l'ampleur spatiale des défrichements néolithiques dans le Sud-Est de la France.

Abstract

From observations on a present-day agricultural landscape, spatial resolution of the land snail assemblages was analyzed. The results show that each malacological assemblage generally corresponds to a single habitat, and in the worst case, to two coupled habitats. From their implications for paleomalacology, we discuss about past landscapes reconstitutions, and in particular about the spatial width of the Neolithic clearings in the South-east of France.

* INRAP Méditerranée/ Archéologie des Sociétés Méditerranéennes - UMR 5140 CNRS, 390 Avenue de Pérols, F-34970 Lattes, sophie.martin@inrap.fr

** IMEP/UMR 6116 CNRS, Bâtiment Villemin, Domaine du Petit Arbois, Avenue Philibert, BP80, F-13545 Aix-en-Provence cedex 04, frederic.magnin@univ-cezanne.fr



1. INTRODUCTION ET PROBLÉMATIQUES

Dans l'étude des relations populations humaines-environnements, on aurait longtemps minoré la part du « naturel » impliqué dans les changements culturels, notamment néolithiques. D'où une tendance actuelle à réévaluer cette part (Berger 2005). Une meilleure description de la façon dont les perturbations anthropiques ou naturelles s'inscrivent spatialement dans le paysage permettrait sans doute de trancher plus facilement, au cas par cas. Malheureusement, si les données paléoécologiques paraissent en mesure de restituer une image plus ou moins fidèle de l'environnement, le passage à la description des paysages n'est cependant pas évident. Le terme *environnement* autorise en effet un certain flou que le *paysage*, au sens écologique du terme, ne permet pas. Le paysage partage avec l'environnement une dynamique et une histoire, mais il est spatialement structuré (Burel et Baudry 1999, Forman et Godron 1986).

Mettre en évidence la structure d'un ancien paysage et son évolution dans le temps présente des difficultés majeures auxquelles sont confrontées toutes les disciplines paléoenvironnementales. La seule évaluation des surfaces concernées par les perturbations, des taches ouvertes dans une matrice fermée, par exemple, pose des problèmes *a priori* presque insurmontables. Pourtant la caractérisation de cette structure est un point essentiel pour la compréhension de périodes charnières de l'anthropisation, comme la néolithisation, notamment dans le Sud-Est de la France: comment interpréter les assemblages paléoécologiques néolithiques en termes d'extension spatiale des défrichements? Ils associent en effet presque toujours des taxons de milieux ouverts et des taxons de milieux fermés que l'interprétation paléoécologique peine à replacer dans l'espace. L'assemblage considéré peut correspondre à un « milieu forestier ouvert », environnement spatialement homogène dont on pourrait préciser le degré d'ouverture, c'est-à-dire le pourcentage de recouvrement des arbres. Mais on peut également envisager différents types de paysages présentant une mosaïque plus ou moins complexe de milieux ouverts et fermés. Dans ce cas, est-on en présence d'un écotone, d'une lisière? S'agit-il plutôt d'une clairière dans une matrice boisée, ou, au contraire, d'un paysage globalement ouvert comportant quelques taches boisées? Quelle est alors la taille des taches et leur densité au sein de la matrice? Bien évidemment, les paysages de cette déclinaison n'ont pas la même signification en termes d'intensité de l'ouverture des milieux par les populations néolithiques. Par ailleurs, au-delà de l'intensité globale des perturbations, il faudrait aussi penser à la structuration du paysage comme

résultat de modes d'exploitation différents. Se pose alors clairement la question de la résolution spatiale des outils paléoécologiques considérés, et également de leur capacité à décrire la structure des formations végétales et du paysage.

Les mollusques continentaux constituent notre objet d'étude. Dans un contexte climatique donné, leur distribution spatiale dépend à la fois de la structure de l'habitat au niveau de la station (recouvrement des différentes strates, type de litière, etc.) et, à plus large échelle, de la structure du paysage (taille et disposition des taches dans la matrice, présence de corridors, etc.) (Magnin *et al.* 1995, Aubry *et al.* 2006). Ainsi, à partir des coquilles sub-fossiles contenues dans les sédiments holocènes, il est relativement aisé de caractériser le paléoenvironnement d'un point de vue synthétique – en particulier la structure de la végétation passée – sans pour autant donner une image précise du paysage. En revanche, pour décrire la structure du paysage, il est nécessaire de connaître la représentativité spatiale des assemblages malacologiques. En effet, quoique la malacofaune puisse être considérée comme un biomarqueur local (Rousseau 1985), en particulier par comparaison au pollen, elle comporte des espèces dont les modes et les capacités de dispersion sont très variés et qui, par conséquent, sont susceptibles d'une certaine mobilité au sein du paysage. Toute la difficulté est donc de pouvoir distinguer si tel ou tel assemblage correspond à un habitat unique ou s'il reflète la juxtaposition de plusieurs milieux contigus (Thomas 1985).

Afin de tester la capacité des gastéropodes terrestres à décrire la structure du paysage, nous avons réalisé un échantillonnage de la malacofaune dans un paysage présentant une forte hétérogénéité due à des pratiques agro-pastorales différentes, à des abandons plus ou moins récents, ou encore à des changements d'usage des terres.

À la lueur de cette analyse, nous discuterons des implications de la résolution spatiale des assemblages malacologiques pour la reconstitution des paysages anciens, et notamment ceux du Néolithique ancien dans le Sud-Est de la France.

2. LA MALACOFAUNE ACTUELLE D'UN PAYSAGE AGRAIRE

2.1. Site d'étude

Le choix du site d'étude s'est porté sur une commune des Bouches-du-Rhône, qui présente l'avantage d'offrir un paysage très hétérogène sur une petite surface. Rognes est situé entre Salon-de-Provence et Aix-en-Provence. Le site d'étude est plus précisément localisé au nord du village, dans un vallon

dominé par deux petits plateaux. L'hétérogénéité du paysage actuel dépend fortement des modes de gestion du milieu par l'homme et de l'intensité de l'anthropisation. Il comporte des parcelles cultivées (luzerne), des milieux boisés, des friches, des prés pâturés par des bovins et d'anciennes vignes reconquises récemment par le pin d'Alep (Fig. 1).

2.2. Méthodes

En fonction de l'hétérogénéité du paysage, deux transects ont été échantillonnés. Le premier (de 100 m environ de longueur), est-ouest, a permis le prélèvement de 20 assemblages malacologiques. Le second (de 200 m environ de longueur), nord-sud, écologiquement moins varié, comporte seulement 11 relevés. Sur chaque transect, les différents types d'habitats ont été échantillonnés, en resserrant la maille de prélèvement sur les zones de lisière ou de transition entre deux types de milieux. Les micro-variations locales au sein d'un même élément du paysage ont été prises en compte à partir du moment où elles étaient identifiables (Tab. 1). Les deux transects se croisent sur une parcelle plantée en luzerne (Fig. 1). Le relevé central est donc commun aux deux transects. Ainsi, quand on prend l'ensemble de l'analyse, 30 relevés malacolo-

giques ont été effectués. Ces relevés ont consisté en la description mésologique du milieu sur une placette de 10 m sur 0,50 m (variables déterminées selon Godron *et al.* 1968, modifié), la récolte des grosses espèces (d'un diamètre supérieur à 5 mm) durant 20 mn et le prélèvement de la litière et de l'horizon supérieur du sol actuel, en quatre quadrats de 0,25 m de côté. Le grand côté du rectangle formé par la placette était à chaque fois parallèle à la lisière la plus proche.

Les coquilles ont été extraites au laboratoire par tamisage à l'eau sur un tamis à maille de 500 µm, puis récoltées sous loupe binoculaire après séchage du refus de tamis, et enfin déterminées et comptées, selon la méthode préconisée par Sparks (1961). La nomenclature utilisée est celle de Kerney et Cameron (1999).

Les trente relevés effectués ont livré 58 240 coquilles, réparties en 49 espèces terrestres et une espèce aquatique.

2.3. L'enregistrement de l'hétérogénéité spatiale

Afin d'observer si les gastéropodes terrestres enregistrent bien l'hétérogénéité du paysage considéré, une Analyse Factorielle des Correspondances

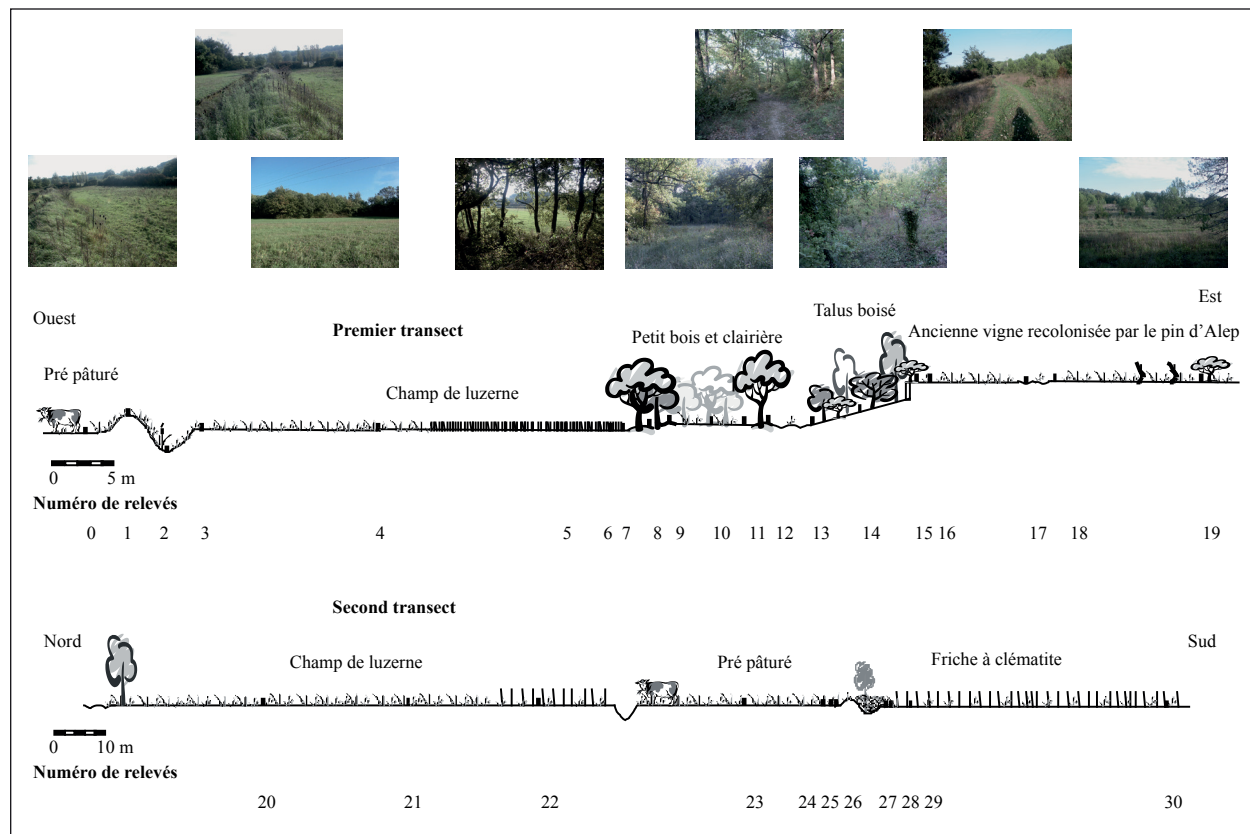


Fig. 1. Schémas des deux transects échantillonnés dans le paysage de Rognes (Bouches-du-Rhône), position des relevés malacologiques et photographies des différents éléments du paysage

Rognes 0	Rognes 1	Rognes 2	Rognes 3	Rognes 4 / Rognes 21	Rognes 5	Rognes 6	Rognes 7	Rognes 8	Rognes 9
Bord du pré pâturé	Petit talus herbeux	Fond de fossé	Bord du champ de luzerne	Milieu du champ de luzerne	Bord du champ de luzerne	Lisière champ luzerne / petit bois	Lisière champ luzerne / petit bois	Petit bois	Bord de la petite clairière
Rognes 10	Rognes 11	Rognes 12	Rognes 13	Rognes 14	Rognes 15	Rognes 16	Rognes 17	Rognes 18	Rognes 19
Milieu de la petite clairière	Bord de la petite clairière	Rangée d'arbres	Bord du chemin	Talus boisé	Talus boisé	Lisière talus boisé et ancienne vigne	Ancien chemin	Ancienne vigne	Ancienne vigne
Rognes 20	Rognes 22	Rognes 23	Rognes 24	Rognes 25	Rognes 26	Rognes 27	Rognes 28	Rognes 29	Rognes 30
Champ de luzerne	Friche au bout du champ de luzerne	Pré pâturé	Pré pâturé	Pré pâturé	Pré pâturé	Friche à clématite	Friche à clématite	Friche à clématite	Friche à clématite

Tab. 1.
Descriptions des relevés malacologiques effectués dans le paysage actuel de Rognes (Bouches-du-Rhône)

(AFC) (Benzécri et Benzécri 1984, SLP Statistique Jambu 1994) a été réalisée. Elle porte sur les 30 relevés (les individus) et sur 49 espèces (les variables), c'est-à-dire toutes les espèces récoltées - à l'exception de *Cecilioidea acicula*, à cause de ses caractères fousseurs. *Xeropicta derbentina*, un escargot prolifique introduit récemment en Provence (Labaune 2001, Aubry *et al.* 2005), a été placé en variable supplémentaire, car sa forte contribution à la construction des plans factoriels masquait le reste de l'information donnée par les autres espèces.

Le premier plan factoriel représente 39,7 % de l'inertie (27,1 % pour l'axe 1 et 12,6 % pour l'axe 2) (Fig. 2). L'axe 3 représente 10,9 % de l'inertie.

L'axe 1 oppose *Cochlicella acuta* (6,8 %), *Cerņuella aginnica* (5 %) et *Vallonia costata* (2,4 %) sur la partie négative, à *Pomatias elegans* (34,2 %), *Punctum pygmaeum* (29,8 %) et *Abida polyodon* (4,1 %), sur la partie positive. Pour les relevés, il oppose deux assemblages du pré pâturé (Rog1 : 5,4 % et Rog0 : 4 %) sur la partie négative, à ceux prélevés dans le petit bois et le talus boisé (Rog14 : 16 % ; Rog11 : 10,4 % ; Rog9 : 10,2 % ; Rog12 : 9,7 % ; Rog15 : 8,8 % ; Rog8 : 8,1 % ; Rog13 : 6,6 %) sur la partie positive.

Cet axe sépare les espèces à affinité forestière (*Pomatias elegans*, *Punctum pygmaeum*) et *Abida polyodon*, une espèce de milieux pré-forestiers, associées aux relevés de la forêt, de sa clairière et du talus boisé, de toutes les autres espèces de milieu plus ouvert, associées aux relevés de milieu ouvert. L'axe 1 représente donc un gradient de fermeture des formations végétales, qui distingue nettement les assemblages des boisements du reste des échantillons. On peut noter que les petits éléments plus ouverts au sein de la zone boisée (clairière, chemin) se replacent parmi les assemblages forestiers.

La position intermédiaire que prennent deux groupes de relevés sur la partie positive de l'axe 1 est intéressante dans une perspective paléoenvironnementale. En effet, on constate que les trois relevés

à la lisière des éléments de grande taille (lisières champ de luzerne/bois et talus boisé/anciennes vignes ; Rog6, Rog7 et Rog16) sont bien séparés, à la fois des milieux très ouverts dans lesquels ils ont été prélevés, et des milieux forestiers dont la canopée recouvre ces relevés - au contraire, les lisières entre des éléments plus petits du paysage ne se distinguent pas. En termes de composition spécifique, ces assemblages de lisière ne se distinguent pas des autres assemblages par la présence de nouvelles espèces, mais plutôt par une variation de la proportion des espèces entre elles. Puisségur (1976) et Limondin (1990) décrivent des assemblages actuels de « lisière » pouvant être reconnus comme tels dans l'ancien. Dans notre analyse, cette distinction n'est pas si évidente. Selon leur place sur l'AFC et sans connaître la description mésologique des relevés - ce qui serait le cas pour des assemblages sub-fossiles - les trois relevés de lisière du paysage de Rognes correspondraient à des milieux intermédiaires, difficiles à caractériser, de type fruticée ou forêt claire (*Candidula unifasciata*, *Testacella haliotidea*) mais présentant une litière (*Oxychilus draparnaudi*, *Merdigera obscura*). Il n'est donc pas certain que leur caractéristique spatiale - le fait que ce soit des relevés de la lisière entre des formations très ouvertes et très fermées - soit identifiable dans le cas d'échantillons holocènes.

Le deuxième groupe intermédiaire est constitué des trois assemblages prélevés dans l'ancienne vigne recolonisée récemment par les pins (Rog17, Rog18 et Rog19). Leur place parmi des espèces de milieux pré-forestiers et de broussailles (*Monacha cantiana*, *Rumina decollata*) et des espèces de milieux ouverts (*Oxychilus hydatinus*, *Candidula gigaxii* et *Xeropicta derbentina*) caractérise assez bien les formations en cours de fermeture dont ils sont issus.

L'axe 2 oppose *Xerotricha conspurcata* (61,1 %), *Monacha cantiana* (8,8 %) et *Candidula gigaxii* (2,9 %) sur la partie négative, à *Cochlicella acuta* (5,4 %),

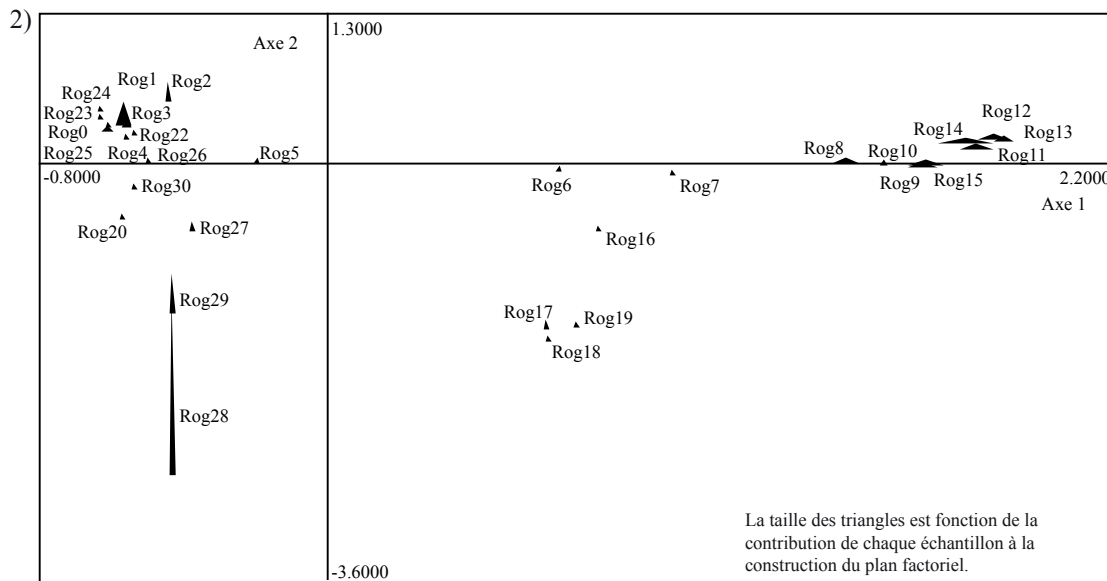
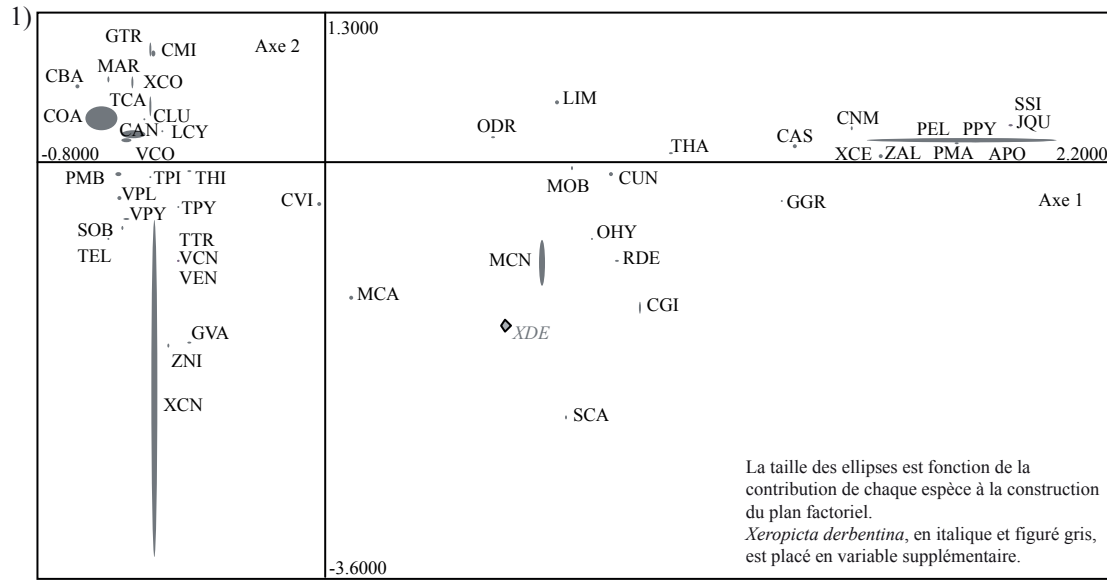


Fig. 2. Premier plan de l'Analyse Factorielle des Correspondances des relevés malacologiques du paysage actuel de Rognes (Bouches-du-Rhône). 1) Projection des espèces 2) Projection des relevés

Truncatellina callicratis (4,1 %), *Xerotracha conspurcata*/*Microxeromagna armillata* (3 %), *Galba truncatula* (2,7 %) et *Cerņuella aginnica* (2,3 %), sur la partie positive. Pour les assemblages, il oppose deux relevés de la friche à clématite (Rog28: 52,2 % et Rog29: 12,1 %) sur la partie négative, à deux relevés du petit fossé herbeux (Rog1: 7 % et Rog2: 6,1 %) sur la partie positive.

L'opposition entre *Xerotracha conspurcata*, sur le côté négatif, et *Xerotracha conspurcata*/*Microxeromagna armillata*, sur le côté positif, s'explique par le fait que ces deux taxons ont été regroupés lorsqu'il s'agissait de vieilles coquilles – seul l'examen, sur coquilles fraîches, de l'anatomie ou de la taille et de la forme des excroissances du périostacum permettant leur distinction. La distinction sur l'AFC semble montrer que la majorité des plus vieilles coquilles que l'on n'a pas pu déterminer à l'espèce pourrait correspondre à *Microxeromagna armillata*.

Cet axe distingue une espèce mésophile de milieu ouvert (*Xerotracha conspurcata*), une espèce de broussailles (*Monacha cantiana*) et une espèce de milieux ouverts secs (*Candidula gigaxii*), associées aux relevés effectués dans la friche à clématite, à tous les autres types de milieux ouverts présents dans le paysage actuel.

La place de Rog20 (prélevé dans la partie du champ de luzerne non semée l'année du prélèvement) – parmi les relevés de la friche à clématite et non parmi les autres relevés du champ de luzerne – peut s'expliquer par le fait que la végétation présente ici une structure plus haute, probablement plus proche de celle de la friche à clématite. C'est, de plus, le seul relevé qui contient, en abondance, l'escargot *Trochoidea elegans*. La particularité de cet assemblage malacologique pourrait résulter également de facteurs – autres que purement mésologiques – que nous ne pouvons déterminer, comme, par exemple, l'histoire locale de la dispersion passive des espèces (Labaune et Magnin 2001).

L'axe 3 (Fig. 3) oppose *X. conspurcata*/*M. armillata* (21 %), *Cerņuella aginnica* (13,6 %), *Galba truncatula* (10,9 %), *Trochoidea elegans* (6,7 %) et *Cochlicopa lubrica* agg. (2,6 %) sur la partie négative, à *Cochlicella acuta* (29,9 %), *Pupilla muscorum bigranata* (5 %) et *Vallonia pulchella* (4,1 %) sur la partie positive. Pour les relevés, il oppose trois relevés du champ de luzerne (Rog3: 22,5 %; Rog20: 10,4 %; Rog22: 4,4 %) et le relevé du fossé herbeux (Rog2: 21,4 %), sur la partie négative, à quatre relevés des prés pâturés (Rog0: 14,6 %; Rog25: 6,4 %; Rog23: 5,8 %; Rog24: 4,4 %) et un relevé de la friche à clématite (Rog30: 4,5 %), sur la partie positive.

Cet axe sépare le pôle de milieux ouverts représentés sur la partie positive de l'axe 2. Il oppose des espèces xérophiles (*Cerņuella aginnica*, *Trochoidea*

elegans et *X. conspurcata*/*M. armillata*) aux espèces de prairies, préférant des stations plus humides (*Cochlicella acuta*, *Pupilla muscorum bigranata*, *Vallonia pulchella*). La place que prennent *Galba truncatula* (aquatique de milieu temporaire), *Cochlicopa lubrica* agg. (ubiquiste à tendance hygrophile) et *Carychium minimum* (palustre) parmi des espèces de milieux ouverts et secs s'explique parce que ces trois espèces ne sont présentes que dans l'assemblage Rog2, du fond du fossé jouxtant le champ de luzerne.

Du point de vue des assemblages, cet axe permet d'identifier trois groupes de relevés de milieux ouverts (de la partie négative à la partie positive de l'axe):

- un premier qui comprend tous les assemblages de la partie du champ de luzerne non cultivée l'année du prélèvement – à l'exception des assemblages tout proches du petit bois, prélevés sous la canopée, qui se repositionnent le long du gradient de fermeture des milieux forestiers exprimés sur l'axe 1;
- un deuxième qui comprend les assemblages de la friche haute à clématite et le relevé effectué dans les formations herbacées hautes du petit talus;
- un troisième qui comporte tous les relevés des deux prés pâturés échantillonnés.

De la sorte, si l'axe 3 traduit bien un gradient d'humidité, il marque aussi et surtout des différences dans le type d'utilisation des placettes.

L'examen des deux premiers plans factoriels de cette AFC permet de distinguer six ensembles correspondant aux six grands habitats présents. Ils nous montrent que les gastéropodes terrestres enregistrent bien spatialement, dans leurs grandes lignes, l'hétérogénéité du paysage et les différentes formes de gestion du milieu par l'homme. Cette analyse confirme ainsi la bonne corrélation entre les espèces de gastéropodes terrestres et la structure du paysage, comme cela avait été également observé pour les successions sur les terrasses de culture (Magnin et Tatoni 1995).

En revanche, si les deux lisières les plus tranchées (champ de luzerne/petit bois, talus boisé/ancienne vigne) se distinguent bien des autres relevés, les petits éléments du paysage ne sont pas différenciés: ainsi, le relevé du fond de fossé est comparable aux relevés du champ de luzerne; les lisières entre le début du petit bois et la fin du talus boisé ne se distinguent pas; la petite clairière et le chemin forestier ne sont pas visibles. Localement, un certain retard dans la colonisation, notamment d'espèces de milieux plus ouverts, pourrait, en partie, expliquer cette mauvaise distinction. C'est ce que nous allons voir maintenant en examinant dans le détail la distribution des différentes espèces dans le paysage.

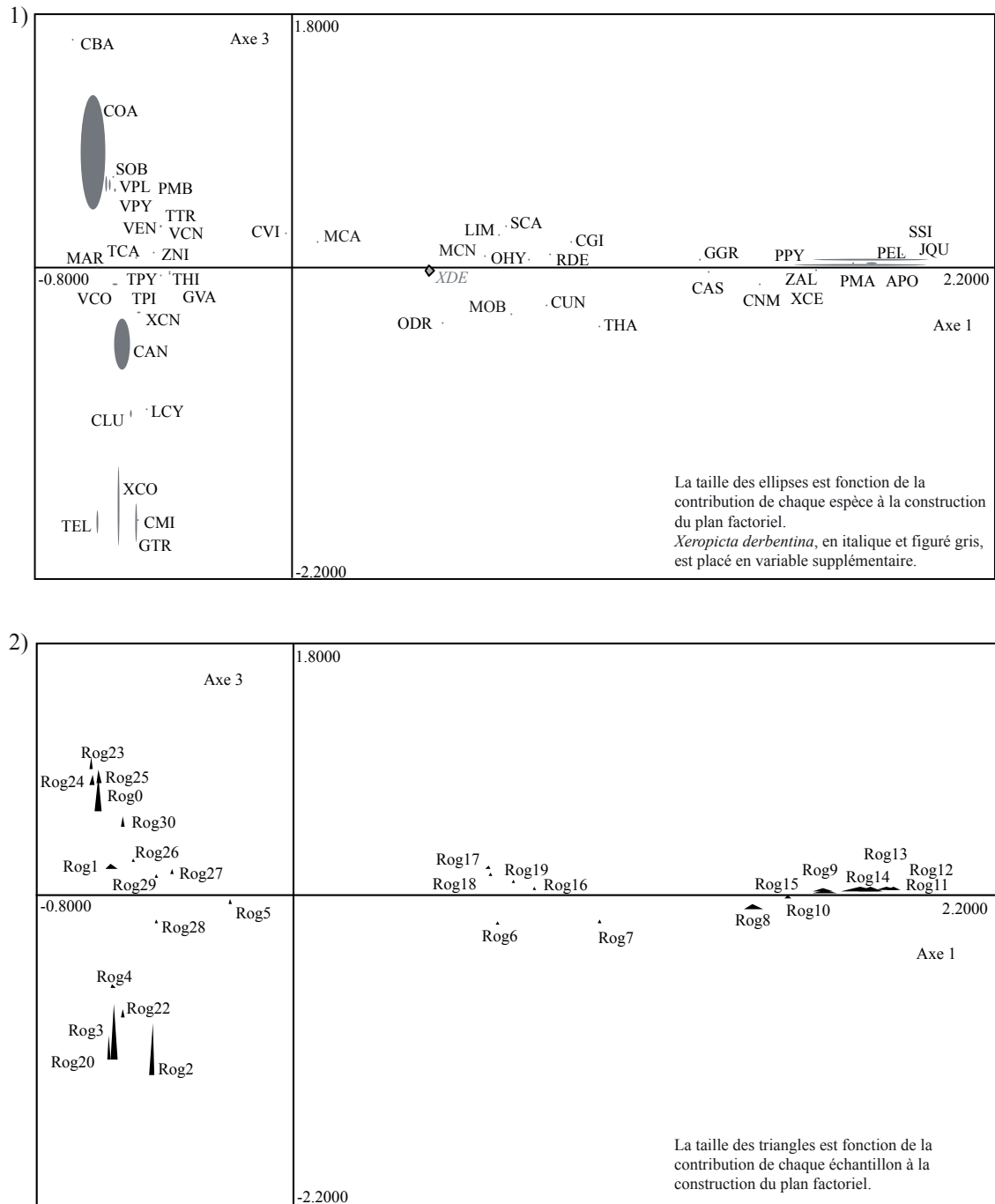


Fig. 3. Plan 1-3 de l'Analyse Factorielle des Correspondances des relevés malacologiques du paysage actuel de Rognes (Bouches-du-Rhône). 1) Projection des espèces
2) Projection des relevés. La légende des abréviations des espèces est la même que pour la figure 2

2.4. La distribution des différentes espèces en fonction de la structure du paysage

L'abondance de chaque espèce dans chaque assemblage a été représentée sur un axe en fonction de la distance entre les relevés (Fig. 4). Ces courbes traduisent la distribution des espèces en fonction des différents éléments du paysage. Certaines espèces, qui n'étaient présentes que dans un seul assemblage ou avaient de faibles abondances, n'ont pas été représentées sur la figure.

D'après ces courbes d'abondance, les espèces à affinité forestière sont très étroitement dépendantes de leur habitat de prédilection. Elles ne semblent pas pouvoir fréquenter des milieux plus découverts. *Pomatias elegans* est particulièrement sensible à ce phénomène, puisqu'il consomme la litière foliacée : on le trouve exclusivement dans les milieux boisés du paysage. Ces résultats vont dans le sens de ceux de Pfenninger (2002) qui a montré les faibles capacités de dispersion de cet escargot en dehors des milieux favorables. *Punctum pygmaeum* a une distribution à peine plus large, puisqu'il est présent également dans les milieux plus ouverts, dans les relevés présentant des habitats ombragés (formations herbacées hautes du fossé et broussailles). Il s'étend également plus loin dans les milieux ouverts jouxtant la zone boisée, essentiellement quand la canopée recouvre les relevés. On constate, également, que dans les petits éléments ouverts de la zone boisée - la clairière ou le chemin - les espèces à affinité forestière se maintiennent même si leur abondance est moins forte.

Certaines autres espèces à affinité forestière ou de milieux pré-forestiers, moins abondantes que *Pomatias elegans* et *Punctum pygmaeum*, présentent la même distribution, c'est-à-dire qu'on ne les a retrouvées que dans les milieux les plus fermés. On peut cependant être surpris de l'absence de malacofaune à caractère forestier plus marqué, particulièrement dans des boisements assez denses comportant des arbres anciens. Sur les photographies aériennes, ceux-ci existent déjà au milieu du XX^e s., même si, depuis cette époque, leur taille s'est sensiblement étendue. Deux explications peuvent être avancées pour comprendre cette absence : tout d'abord, les zones sources ou les refuges, susceptibles d'avoir conservé des espèces authentiquement forestières au sein du paysage agricole, peuvent être trop éloignés pour permettre la recolonisation, à ce pas de temps, des espaces en déprise ; ensuite, ce boisement est un petit élément, encore actuellement entouré de milieux beaucoup plus ouverts qui peuvent jouer le rôle de barrière pour les malacofaunes forestières qui n'ont pas de grande capacité de dispersion. Ce décalage relatif entre les données malacologiques et mésologiques

est donc vraisemblablement la conséquence d'un déphasage temporel entre la reconquête végétale et la recolonisation malacologique, même si, plus globalement, il a été prouvé que les deux indicateurs sont le plus souvent synchrones (Magnin *et al.* 1995, André 1981, Paul 1978, Davies 1999).

Monacha cantiana, une espèce de broussailles, a une distribution assez large, puisqu'on la retrouve à la fois dans les milieux forestiers, dans l'ancienne vigne en cours de fermeture et dans la friche haute à clématite. On ne la retrouve cependant pas dans le milieu le plus ouvert que constitue le champ de luzerne. On observe également que les individus frais et vivants n'ont été récoltés que dans l'ancienne vigne, alors que, dans la forêt, on ne retrouve, quasiment exclusivement, que des coquilles vieilles. Il semble donc que ce dernier milieu soit finalement trop fermé de nos jours pour lui convenir. Elle joue alors pleinement un rôle d'espèce pionnière de la reconquête forestière.

Pour ce qui est des espèces de milieux ouverts, leur distribution présente plusieurs modalités. Ainsi, certaines espèces sont absolument confinées à un ou deux relevés, et semblent présenter de faibles capacités de dispersion vers les autres types de milieux ouverts. C'est le cas, par exemple, des espèces hygrophiles (*Carychium minimum*, *Succinea oblonga* et *Galba truncatula*) : leur très étroite distribution s'explique par la taille restreinte de leur habitat de prédilection, bordé par des milieux ouverts trop xériques pour leur convenir.

D'autres espèces présentent un modèle de répartition plus large, en dehors de leur habitat de prédilection. C'est le cas des espèces que l'on retrouve dans les milieux herbacés assez hauts, assez humides (pré pâturé, talus herbeux), comme *Pupilla muscorum bigranata*, *Vallonia pulchella* et *Vertigo pygmaea*. Leur présence, principalement sous forme de vieilles coquilles dans la friche à clématite, pourrait suggérer un ancien état de la friche plus humide qu'à l'heure actuelle (un fossé de drainage a d'ailleurs été approfondi il y a quelques années). *Cochlicella acuta* est inféodée aux prés pâturés, comme cela avait déjà été observé pour les populations australiennes (Baker 1991) ; c'est d'ailleurs la seule espèce qui les caractérise aussi bien. Cependant, on constate qu'elle a également une distribution assez large, puisqu'on la retrouve, en plus faible quantité, dans tous les milieux ouverts échantillonnés. Il en est de même pour *Cerņuella aginnica* (et *Xeropicta derbentina* sur laquelle nous reviendrons) rencontrée également dans les premiers mètres de la zone boisée. Le phénomène du « homing » (Cowie 1980, Cook 2001) est peut-être l'élément explicatif de sa découverte, sous forme de vieilles coquilles, dans la forêt. En effet, les escargots ayant tendance au homing peuvent s'aven-

Coupes schématiques des deux transects échantillonnés

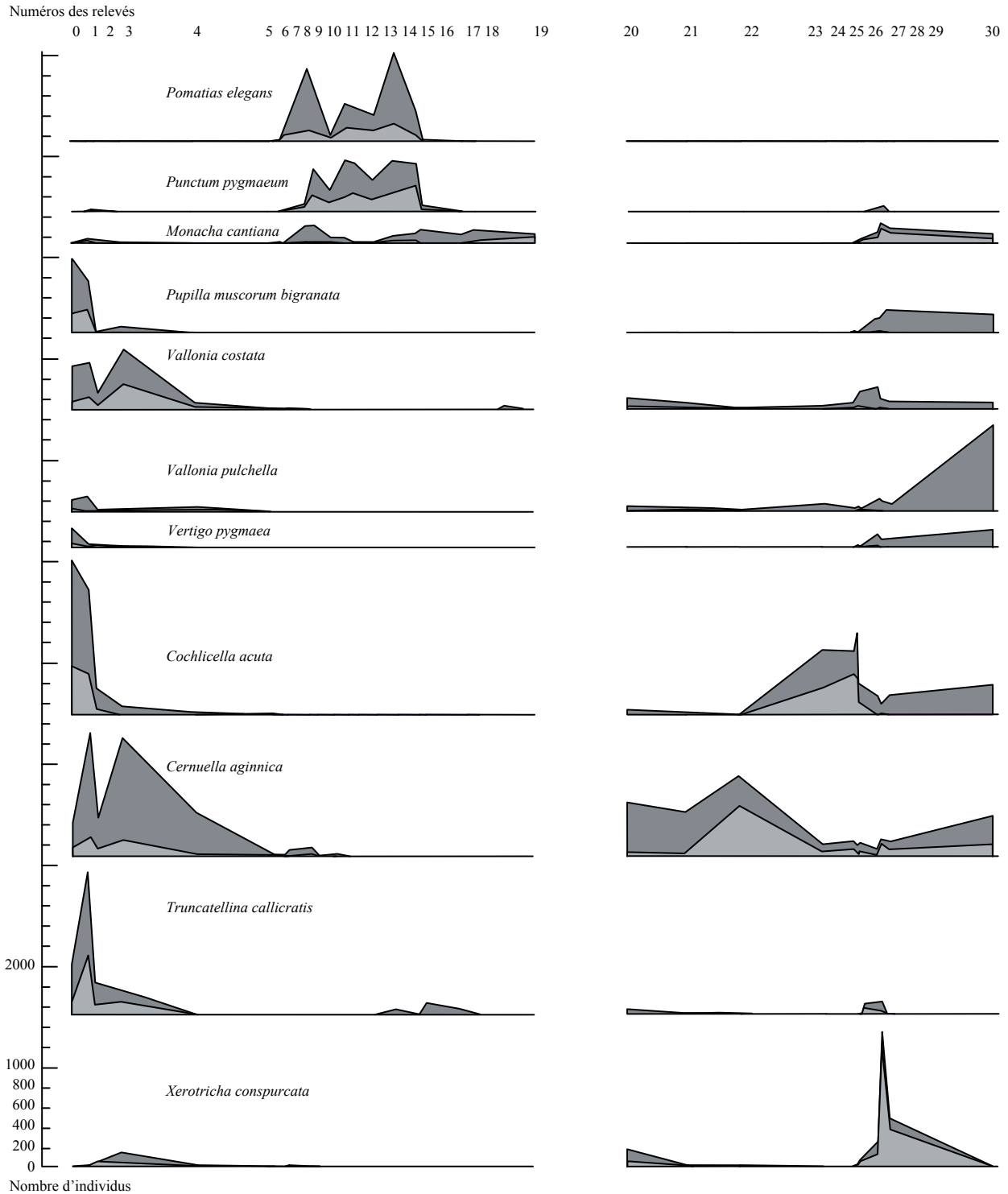


Fig. 4. Abondance de différentes espèces récoltées sur les transects du paysage actuel de Rognes (Bouches-du-Rhône) (en gris foncé: total des abondances; en gris clair: individus vivants et frais)

turer assez loin de leur habitat de prédilection durant leur période d'activité avant de revenir à leur point de départ. Il arrive cependant fréquemment que le retour ne soit pas possible du fait de la mort de l'animal dans l'habitat moins favorable (Kiss 2002).

Certaines espèces marquent la transition entre les différents types de milieux ouverts. C'est le cas de *Truncatellina callicratis*, *Xerotracha conspurcata* et *Vallonia costata*. Alors que leur habitat de prédilection semble être les formations herbacées assez hautes, ces trois espèces ont des capacités de dispersion assez développées vers les milieux plus ouverts.

L'absence des espèces de milieux ouverts dans la petite clairière au sein du milieu forestier peut avoir au moins trois explications : soit il s'agit d'un retard dans la colonisation ; soit le milieu forestier constitue une barrière trop efficace pour les espèces de milieux ouverts tandis que les zones-sources sont toutes proches ; soit la clairière est un élément trop petit pour être considérée par les escargots de milieux ouverts comme un vrai milieu ouvert, d'autant plus qu'elle est en partie recouverte par la canopée. Se sont donc mis en place, au sein de la clairière, des assemblages de transition, dans le sens qu'en donnent Cameron *et al.* (1980) et Cameron et Morgan-Huws (1975) : les espèces pour lesquelles la clairière constituerait un habitat préférentiel sont absentes, ce qui explique les faibles abondances au milieu de la clairière. Par ailleurs, cette clairière n'est pas encore considérée comme un milieu forestier par les espèces forestières et probablement plus comme un milieu ouvert par les espèces typiques de milieux ouverts (recouvrement partiel de la canopée, présence de litière). En effet, selon Magnin et Tatoni (1995), un recouvrement d'au moins 50 % par des arbres est un seuil décisif pour l'établissement de communautés réellement forestières. De plus, sur le Luberon (Labaune et Magnin 2001), les petites clairières (d'une surface inférieure à 100 m², comme c'est le cas de la clairière échantillonnée à Rognes) ont des communautés malacologiques très semblables aux relevés des jeunes fruticées, c'est-à-dire qu'elles sont dominées par les espèces à affinité forestière. Seuls les relevés des grandes clairières présentent, pour les malacofaunes, les caractéristiques des milieux ouverts.

Finalement, une grande majorité des espèces retrouvées dans les milieux ouverts semble avoir la capacité de se disperser en dehors de leur habitat de prédilection, mais aucune ne s'aventure dans les formations plus fermées, à l'exception de *Cerņuella aginnica* et *Xeropicta derbentina*. Le milieu boisé constituerait effectivement une barrière difficilement franchissable pour les espèces

de milieux ouverts, d'où les très fortes différences de composition spécifique entre les milieux ouverts situés de part et d'autre du bois, qui ont donc évolués avec des cortèges taxonomiques différents. Ainsi, mise à part la très forte abondance de *Xeropicta derbentina*, nous n'avons pu récolter sur les anciennes vignes que quelques individus de *Monacha cantiana*, de *Truncatellina callicratis* et de *Candidula gigaxii*. Pour *Monacha cantiana* et *Truncatellina callicratis*, leur fonction de pionnier expliquerait leur présence dans ce milieu qui subit actuellement une reconquête par les pins d'Alep. La présence de *Candidula gigaxii*, uniquement sous forme de vieilles coquilles, pourrait correspondre à un ancien assemblage, juste postérieur à la période d'utilisation de la vigne, quand le milieu était plus ouvert qu'actuellement. Le milieu boisé représente donc une véritable barrière pour les escargots de milieux ouverts, ayant empêché la colonisation des autres milieux ouverts par *Candidula gigaxii* et la colonisation du vignoble par différentes autres espèces. Seule, *Xeropicta derbentina* a pu franchir cette barrière, probablement du fait de ses exceptionnelles capacités de dispersion (Labaune 2001, Aubry *et al.* 2006).

2.5. Implications en paléomalacologie

Pour synthétiser nos données, nous avons repris, à partir de l'analyse que nous venons de décrire, le schéma de réflexion théorique au moyen duquel Thomas (1985) proposait de tester la résolution spatiale des assemblages de gastéropodes : un assemblage malacologique correspond-il au contexte strictement local (micro-habitat), à l'environnement local (habitat), ou à plusieurs habitats accolés ?

Nous avons choisi les espèces les plus abondantes dans les différents habitats du paysage de Rognes, selon la représentation qu'utilisent Young et Evans (1992) pour les variations locales des distributions d'escargots au sein d'une petite île anglaise. Ainsi, *Cochlicella acuta*, *Cerņuella aginnica*, *Pomatias elegans*, *Monacha cantiana* et *Xerotracha conspurcata* ont été retenues comme espèces caractéristiques de leur habitat de prédilection (Fig. 5).

On constate que le contexte strictement local défini par Thomas (1985) n'est pas détecté par nos assemblages. Autrement dit, le risque de lire dans les variations des assemblages malacologiques holocènes l'histoire d'un micro-habitat unique, c'est-à-dire la seule information stationnelle, semble ainsi écarté. En revanche, les gastéropodes terrestres de Rognes caractérisent bien un habitat, l'environnement local. Un assemblage malacologique correspond effectivement le plus souvent à un seul habitat, voire au plus à deux habitats contigus.

Projection des abondances relatives des cinq escargots pour chaque relevé, sur le plan schématique du paysage de Rognes.

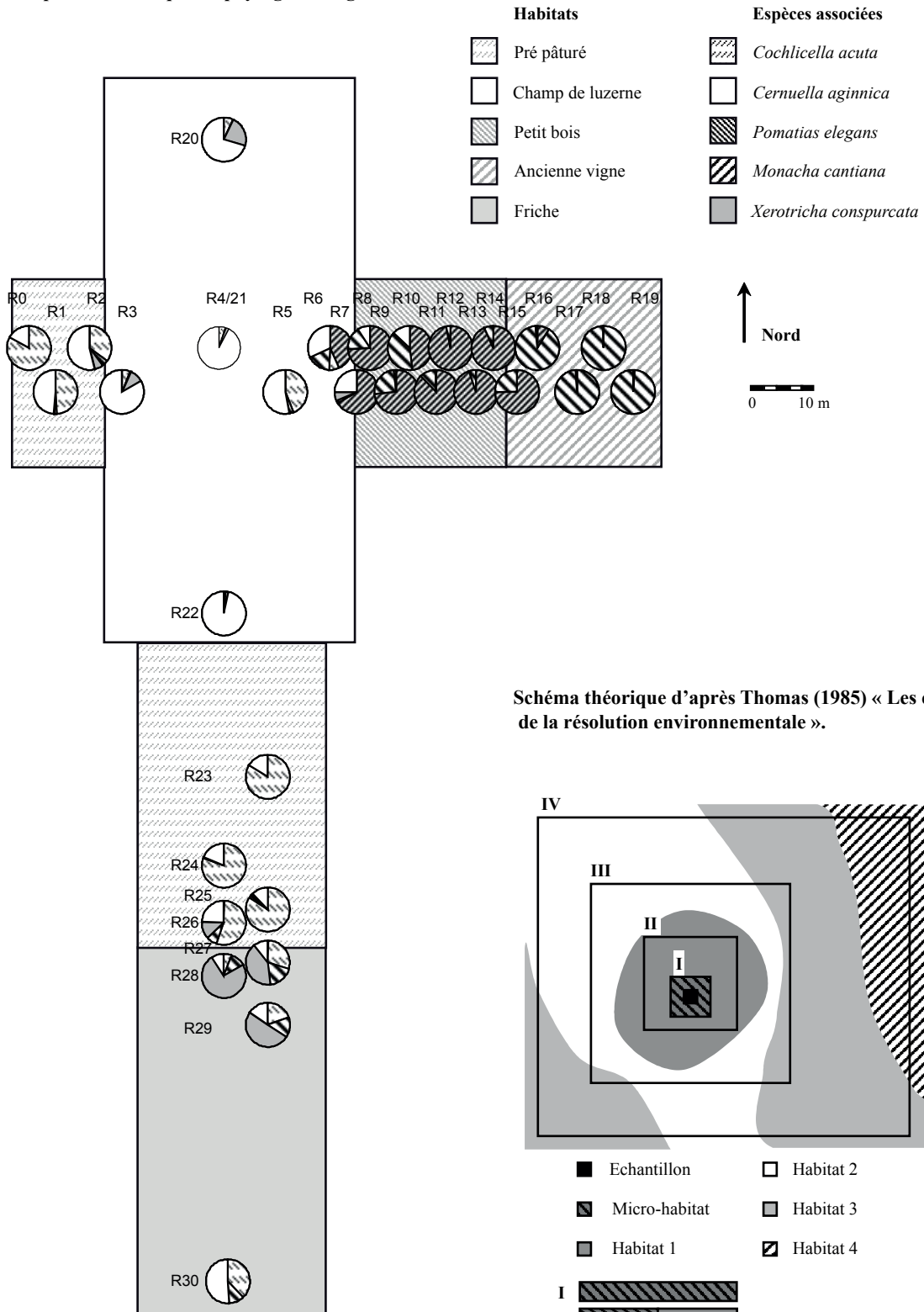


Fig. 5. Abondances relatives des cinq espèces dominantes dans le paysage de Rognes (Bouches-du-Rhône), en fonction des cinq habitats échantillonnés

L'ensemble de ces résultats montre également que les escargots permettent une bonne caractérisation de *chacune* des taches de végétation présentes dans ce paysage. Ils permettent de distinguer finement les différents types de milieux ouverts, par exemple les prés pâturés. Les plus petits éléments sont en revanche peu reflétés par les assemblages. Ainsi, si la zone boisée est bien identifiée, les petites taches ouvertes au sein de cette zone, comme la clairière ou le chemin forestier, sont en revanche peu marquées.

À l'échelle du paysage, la perception de l'hétérogénéité varie en fonction principalement de l'écologie des espèces considérées. En effet, à cause des faibles capacités de dispersion des espèces forestières en dehors des habitats qui leur sont favorables, le milieu boisé influence peu la composition des assemblages dès que l'on se trouve à quelques mètres, voire dizaines de centimètres de sa lisière. En revanche, grâce aux plus larges capacités de dispersion de certaines espèces de milieu ouvert, la perception de l'existence de taches ouvertes est possible même à l'intérieur du milieu boisé.

En paléomalacologie, cette faible capacité de dispersion des espèces forestières semble un vrai biais pour identifier la présence de milieux forestiers à proximité de zones plus ouvertes, alors qu'au contraire, la plus grande dispersion des espèces de milieux ouverts dans des milieux qui ne le sont pas, permet de mieux détecter la présence de milieux ouverts d'une certaine taille, même au sein d'une zone boisée. Dans le cadre de paysages en mosaïque, les milieux forestiers seraient donc moins faciles à identifier et on aurait probablement tendance à surestimer le degré d'anthropisation d'un paysage. Cependant, selon Magnin *et al.* (1995), plus un paysage fermé est ancien, plus les espèces de milieux ouverts sont absentes de ce paysage. *A contrario*, les espèces forestières peuvent se maintenir localement dans un paysage anciennement ouvert. Ainsi, malgré une faible aptitude à la dispersion, les espèces forestières ont la capacité de se maintenir dans des habitats isolés au sein de paysages ouverts. En revanche, malgré une forte aptitude à la dispersion, les espèces de milieux ouverts ne peuvent trouver dans les milieux anciennement fermés des habitats favorables à leur maintien. Par conséquent, on a peu de risques, en paléomalacologie, de retrouver des espèces forestières

dans un nouveau milieu ouvert, vu leur faible capacité de dispersion. En tout cas, leur présence minoritaire dans un milieu ouvert ne signifie pas forcément l'établissement de formations forestières à proximité du milieu ouvert, mais peut correspondre à l'existence d'habitats favorables de petite taille au sein de la zone ouverte (Tab. 2). Par ailleurs, la découverte d'espèces de milieu ouvert dans un assemblage plus forestier permet d'écarter l'hypothèse de la présence d'un milieu forestier étendu et ancien. On a alors affaire soit à de plus jeunes formations forestières, soit à une mosaïque de milieux, dans le cadre d'un paysage largement anthropisé. Il semble aussi, d'après ces données, que les ouvertures du milieu de faible intensité soient difficiles à identifier, car les espèces de milieu ouvert, pourtant à plus fortes capacités de dispersion, sont plus exigeantes quant à l'étendue de leur habitat.

Type d'assemblage malacologique	Structure du paysage
Assemblage mixte dominé par des espèces de milieu ouvert (espèces forestières minoritaires)	Vaste milieu ouvert avec des habitats plus fermés ≠ Lisière entre milieu ouvert et milieu fermé
Assemblage mixte dominé par des espèces forestières (espèces de milieu ouvert minoritaires)	Lisière entre milieu ouvert et milieu fermé Clairière
Assemblage forestier	Vaste et ancien milieu forestier Présence de petites clairières ? ≠ petit habitat fermé

Tab. 2. Structures du paysage possibles en fonction du type d'assemblages malacologiques (d'après les données du paysage actuel de Rognes dans les Bouches-du-Rhône)

3. APPLICATIONS À LA RECONSTITUTION DES PAYSAGES ANCIENS : L'EXEMPLE DE L'OUVERTURE DES MILIEUX AU NÉOLITHIQUE ANCIEN DANS LE SUD-EST DE LA FRANCE

Cette analyse de la résolution spatiale des assemblages malacologiques peut permettre d'apporter des éléments de réponse pour la reconstitution des paysages anciens de la région méditerranéenne française, notamment en ce qui concerne l'intensité de l'ouverture des milieux au Néolithique ancien. En effet, alors que les analyses paléobotaniques identifient au mieux une légère dégradation du couvert végétal, qui ne modifierait pas fondamentalement l'emprise de la forêt post-glaciaire (Triat-Laval 1978, Vernet 1997, Thiébault 1995), les assemblages malacologiques du Néolithique ancien (cardiaux, épicaux) traduisent localement un très fort degré d'ouverture des formations végétales, en contexte archéologique, mais également hors contexte archéologique.

Sur les séquences de Nîmes (Gard) (Martin *et al.* 2005), en l'absence de vestiges archéologiques, les assemblages malacologiques de l'Atlantique ancien enregistrent la mise en place de faunes relativement fermées, jusqu'à l'ouverture drastique des milieux à partir du Néolithique moyen. En présence de vestiges du Néolithique ancien, on observe que la reconquête forestière est localement stoppée, alors que les assemblages sont rapidement dominés par des espèces de pelouses sèches, indiquant une végétation basse. Il est à noter que dans le premier cas, c'est-à-dire hors contexte archéologique, les malacofaunes atlantiques ne montrent pas non plus le fort degré de fermeture que l'on pourrait attendre pour cette période : la reconquête forestière post-glaciaire semble effectivement freinée et ne peut s'exprimer pleinement. Dans un remplissage de grotte située dans les Bouches-du-Rhône (site du Mourre de la Barque, Martin 2004), les assemblages du Néolithique ancien, majoritairement dominés par les taxons de milieux ouverts, apparaissent les plus xérophiles de toute la séquence analysée (jusqu'aux niveaux médiévaux et modernes). Enfin, sur un site archéologique de la vallée de l'Hérault, les malacofaunes du Néolithique épicaudal correspondent au mieux à des fruticées ou des garrigues.

Hors contexte archéologique, sur le versant nord du Luberon, dans le site de l'Ubac (Martin et Magnin 2002), les assemblages les plus fermés sont protohistoriques, alors que la base de la séquence atlantique (hors contexte archéologique, datations radiocarbone 7060 ± 90 BP Lyon664 et 6700 ± 70 BP Lyon1721) correspond à des milieux forestiers assez clairs. C'est le cas également d'une séquence travertineuse du Piémont Sud du Luberon (Martin 2004, Ollivier *et al.* 2006) : les assemblages de l'Atlantique ancien (datations radiocarbone 7775 ± 65 BP Lyon10522 et 6550 ± 95 BP Lyon10574) sont majoritairement dominés par des espèces de milieu ouvert, tandis que les escargots à affinité forestière sont minoritaires.

Ainsi, tous les assemblages du Néolithique ancien que nous avons pu observer dans le Sud-Est de la France sont largement dominés par les taxons ouverts, alors que les assemblages forestiers de la première partie de l'Atlantique montrent également un haut degré d'ouverture (Magnin 1991). Ce degré d'ouverture est bien singulier si on le compare avec ce que peuvent enregistrer les malacofaunes des régions plus septentrionales de l'Europe. Ainsi, dans les Îles Britanniques, c'est le développement de *Pomatias elegans*, une espèce pré-forestière, dans les assemblages de la seconde partie de l'Holocène, qui est interprété par les malacologues comme la marque d'une première ouverture des milieux due aux défrichements néolithiques pour la mise en

culture des sols (Evans 1972, Thomas 1985). Cette espèce – la plus commune des milieux forestiers méditerranéens – est absente de nos assemblages néolithiques, qui sont dominés par des espèces de milieux largement plus ouverts. C'est dire si nos assemblages néolithiques impliquent une plus forte intensité de l'ouverture des milieux que ce qui a été enregistré dans les régions septentrionales, même si l'on tient compte de la spécificité des formations végétales méditerranéennes ! *Pomatias elegans* est, en revanche, assez caractéristique de nos assemblages de l'Atlantique ancien, hors contexte archéologique.

Ces assemblages mixtes de l'Atlantique ancien pourraient donc enregistrer des dynamiques écologiques sur des pas de temps plus ou moins courts – des alternances de milieux ouverts et de milieux fermés – consécutives de perturbations et de successions secondaires. L'observation du paysage actuel a, en effet, permis de montrer que la récurrence de perturbations peu intenses affecte à moyen terme les communautés malacologiques méditerranéennes, qui deviennent de plus en plus xérophiles (Kiss et Magnin 2003).

Enfin, si l'on reprend les analyses précédemment décrites et montrant que les zones ouvertes de petite taille (comme des clairières) sont moins détectables que les milieux ouverts et que les espaces forestiers plus larges, il faut bien admettre que le fort degré d'ouverture des assemblages malacologiques néolithiques ne peut être interprété autrement que comme résultant d'une forte pression humaine exercée par les premières populations agro-pastorales. Quoiqu'affectant le paysage au niveau local, cette pression humaine concernerait cependant des espaces beaucoup plus étendus que de simples clairières.

4. CONCLUSION

À partir d'un biomarqueur local comme la malacofaune, on peut espérer dépasser une notion d'*environnement* qui ne dit rien de la façon dont le paysage est structuré. Une meilleure caractérisation de la structure des paysages du passé à partir des données paléomalacologiques nécessite encore un important travail sur l'actuel, fondé notamment sur la taille des taches (ouvertes dans une matrice fermée et fermées dans une matrice ouverte) indispensables à leur détection par les malacofaunes. Cette prise en compte de la structure est absolument obligatoire pour comprendre les activités humaines. Pour cerner la complexité de l'utilisation des données paléoécologiques pour les reconstitutions de paysages anciens, il faudrait également considérer la composante temporelle

des assemblages, principalement les processus taphonomiques qui sont à l'origine de la constitution des assemblages. C'est ainsi que les assemblages mixtes dont nous venons de parler peuvent être également interprétés, du point de vue tempo-

rel et non plus spatial, comme l'enregistrement de plusieurs phases d'une même succession écologique, c'est-à-dire, par exemple, d'un milieu ouvert en cours de fermeture (Martin *et al.* 2003).

BIBLIOGRAPHIE

- André J., 1981.** Étude des peuplements malacologiques d'une succession végétale post-culturale. *Haliotis*, 11, p. 15-27.
- Aubry S., Labaune C., Magnin F., Kiss L., 2005.** Habitat and integration within indigenous communities of *Xeropicta derbentina* (Gastropoda: Hygromiidae) a recently introduced land snail in south-eastern France. *Diversity & Distributions*, 11, p. 539-547.
- Aubry S., Labaune C., Magnin F., Roche P., Kiss L., 2006.** Active and passive dispersal of an invading land snail in Mediterranean France. *Journal of Animal Ecology*, 75, p. 802-813.
- Baker G.H., 1991.** Life history and population dynamics of *Cochlicella acuta* (Müller) (Gastropoda: Helicidae) in a pasture-cereal rotation. *Journal of Molluscan Studies*, 57, p. 259-266.
- Benzécri J.-P., Benzécri F., 1984.** *Pratique de l'Analyse des Données, 1: Analyse des correspondances. Exposé élémentaire.* Paris, Dunod, 456 p.
- Berger J.-F., 2005.** Sédiments, dynamique du peuplement et climat au Néolithique ancien. In: Guilaine J. (dir.). *Populations néolithiques et environnements.* Paris, Errance, p. 155-212.
- Burel F., Baudry J., 1999.** *Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications.* Paris, Techniques & Documentation, 359 p.
- Cameron R.A.D., Morgan-Huws D.I., 1975.** Snail faunas in the early stages of a chalk grassland succession. *Biological Journal of the Linnean Society*, 7, p. 215-229.
- Cameron R. A. D., Down K., Pannet D. J., 1980.** Historical and environmental influences on hedgerow snail faunas. *Biological Journal of the Linnean Society*, 13, n° 1, p. 75-87.
- Cook A., 2001.** Behavioural Ecology: On Doing the Right Thing, in the Right Place at the Right Time. In: Barker G.M., (dir.). *The Biology of Terrestrial Molluscs.* Oxon, CABI Publishing, p. 447-487.
- Cowie R.H., 1980.** Observations on the dispersal of two species of British land snail. *Journal of Conchology*, 30, n° 3, p. 201-208.
- Davies P., 1999.** Molluscan Total Assemblages across a Woodland-Grassland Boundary and their Palaeoenvironmental Relevance. *Environmental Archaeology*, 4, p. 57-65.
- Evans J. G., 1972.** *Land Snails in Archaeology.* London and New York, Seminar Press, 436 p.
- Forman R.T.T., Godron M., 1986.** *Landscape Ecology.* New York, John Wiley and Sons, 619 p.
- Godron M., Daget P., Long G., Sauvage C., Emberger L., Le Floc'h E., Poissonet J., Wacquart J.-P., (dir.) 1968.** *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu.* Paris, CNRS, 296 p.
- Kerney M.P., Cameron R.A.D., 1999.** *Guide des escargots et limaces d'Europe.* Paris, Delachaux et Niestlé, 370 p. (Les guides du naturaliste).
- Kiss L., 2002.** *Impact des incendies sur les communautés de gastéropodes terrestres en Basse Provence calcaire.* Thèse de doctorat. Marseille, Faculté de Sciences et Techniques de St-Jérôme, Université Aix-Marseille III, 187 p.
- Kiss L., Magnin F., 2003.** The impact of fire on some Mediterranean land snail communities and patterns of post-fire recolonization. *Journal of Molluscan Studies*, 69, p. 43-53.

- Labaune C., 2001.** *L'invasion de la région méditerranéenne française par l'escargot Xeropicta derbentina: mécanismes, conséquences écologiques et agronomiques*, Thèse de doctorat. Marseille, Faculté de Sciences et Techniques de St-Jérôme, Université Aix-Marseille III, 162 p.
- 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, p. 463-474.
- Limondin N., 1990.** *Paysages et climats quaternaires par les mollusques continentaux*, Thèse de doctorat. Paris, UFR d'Archéologie, Université de Paris I Panthéon - Sorbonne, 419 p.
- Magnin F., 1991.** *Mollusques continentaux et histoire quaternaire des milieux méditerranéens (Sud-Est de la France, Catalogne)*. Thèse de doctorat. Aix-en-Provence, UFR des Sciences géographiques et de l'aménagement, Université d'Aix-Marseille II, 364 p.
- Magnin F., Tatoni T., 1995.** Secondary successions on abandoned cultivation terraces in calcareous Provence. II- The gastropod communities. *Acta Oecologica*, 16 (1), p. 89-101.
- Magnin F., Tatoni T., Roche P., Baudry J., 1995.** Gastropod communities, vegetation dynamics and landscape changes along an old-field succession in Provence, France. *Landscape and Urban Planning*, 31, p. 249-257.
- Martin S., Magnin F., 2002.** Caractérisation des perturbations anthropiques dans la séquence holocène de l'Ubac (Goult, Vaucluse), à partir de la malacofaune. In: Richard H., Vignot A., (dir.). *Équilibres et ruptures dans les écosystèmes durant les 20 derniers millénaires en Europe de l'Ouest, Actes du colloque international de Besançon, septembre 2000*. Besançon, Presses Universitaires Franc-Comtoises, p. 255-273. (Annales littéraires, 730).
- Martin S., Magnin F., Kiss L., 2003.** Land snails and human impact: the temporal resolution of the Holocene assemblages. In: Fouache E., (dir.). *The Mediterranean World Environment and History*. Paris, Elsevier SAS, p. 235-246.
- Martin S., 2004.** *Caractérisation de l'anthropisation à l'Holocène en Provence et en Languedoc oriental, par les mollusques terrestres*. Thèse de doctorat. Paris, UFR d'Archéologie, Ethnologie et de Préhistoire, Université Paris 1 - Panthéon-Sorbonne, 429 p.
- Martin S., Magnin F., Chevillot P., 2005.** Mise en évidence des discontinuités spatiales et temporelles dans l'anthropisation de la plaine de la Vistrenque à Nîmes durant l'Holocène - Apport de l'analyse malacologique. *Quaternaire*, 16, (4), p. 339-353.
- Ollivier V., Guendon J.-L., Muller A., Martin S., 2006.** Les travertins du Mirail (Sud Luberon, Vaucluse), témoins des fluctuations morphosédimentaires holocènes? In: Allée P., Lespez L., (dir.). *Actes de la Table Ronde en l'honneur de R. Neboit-Guilhot, « L'érosion entre Société, Climat et Paléoenvironnement »*, Clermont-Ferrand, 25-27 mars 2004. Clermont-Ferrand, Presses Universitaires Blaise-Pascal, p. 415-422. (Collection « Nature et Sociétés »).
- Paul C.R.C., 1978.** The ecology of Mollusca in ancient woodland. 2 Analysis of distribution and experiments in Hayley Wood, Cambridgeshire. *Journal of Conchology*, 29, p. 281-294.
- Pfenninger M., 2002.** Relationship between microspatial population genetic structure and habitat heterogeneity in *Pomatias elegans* (O.F. Müller 1774) (Caenogastropoda, Pomatiasidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 76, p. 565-575.
- Puisségur J.-J., 1976.** *Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne. Significations stratigraphiques et climatiques. Rapport avec d'autres faunes boréales de France*. Dijon, Doin Éd., 241 p. (Mémoires géologiques de l'Université de Dijon).
- Rousseau D.-D., 1985.** *Structures des populations quaternaires de Pupilla muscorum (gastropode) en Europe du Nord. Relations avec leurs environnements*. Thèse de doctorat. Dijon, Institut des Sciences de la Terre, Université de Dijon, 133 p.
- SLP Statistique Jambu, 1994.** *STATlab by slp, le logiciel d'exploitation des données*. Ivry-sur-Seine, Statistiques Logiciel Pédagogie.
- Sparks B. W., 1961.** The ecological interpretation of quaternary non-marine mollusca. *Proceedings Linnean Society of London*, 172, p. 71-80.
- Thiébaud S., 1995.** Dégradation et/ou substitution du milieu végétal au Néolithique en Provence. In: van der Leeuw S.E., (dir.). *L'homme et la dégradation de l'environnement. XV^{es} Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes*. Juan-les-Pins, Éd. APDCA, p. 185-194.
- Thomas K.D., 1985.** Land snail in Archaeology: Theory and practice. In: *Symposia of the Association for Environmental Archaeology n° 5B*, p. 131-156. (British Archaeological Reports, International Series n° 266).

Triat-Laval H., 1978. *Contribution pollenanalytique à l'histoire Tardi-&Postglaciaire de la végétation de la basse vallée du Rhône.* Thèse de doctorat. Marseille, Faculté de Sciences et Techniques de St-Jérôme, Université Aix-Marseille III, 343 p.

Vernet J.-L., 1997. *L'homme et la forêt méditerranéenne, de la Préhistoire à nos jours.* Paris, Errance, 248 p. (Collection des Hespérides).

Young M.S., Evans J.G., 1992. Modern Land Mollusc Communities from Flat Holm, South Glamorgan. *Journal of Conchology*, 34, n° 2, p. 63-70.