

**Premier aperçu de la faune malacologique terrestre
(Escargots non aquatiques)
dans la Combe Lavaux à Gevrey-Chambertin
*Analyse socio-écologique des communautés***

Jean Béguinot

Société d'Histoire Naturelle du Creusot,
12 rue des Pyrénées F 71200 - Le Creusot

Résumé

Une investigation préliminaire de la faune malacologique (Escargots terrestres non aquatiques) a été réalisée à partir d'un lot, encore limité, de 9 échantillonnages effectués en zone forestière, en fond et flanc de la Combe Lavaux. Au total, 2341 individus ont été recensés, distribués entre 50 espèces. Cette richesse malacologique remarquable est pour 80 % environ "intrinsèque" c'est à dire propre à "l'écologie moyenne", éminemment favorable, de la Combe et, pour les 20 % complémentaires, à la variabilité écologique entre les sites échantillonnés dans la combe.

Parmi les 50 espèces présentement recensées, 7 au moins offrent une réelle valeur patrimoniale et méritent particulière attention : Azeca goodalli, Lauria sempronii, Macrogastra plicatula, Macrogastra ventricosa, Platyla dupuyi, Vitrea subrimata et surtout Vertigo alpestris, d'affinité nettement alpine. Cette dernière apparaît nouvellement citée pour la Bourgogne.

Ce recensement préliminaire a ensuite servi de base à une série d'analyses socio-écologiques visant :

- *d'une part, à caractériser le mode de structuration fonctionnelle interne des différentes communautés en termes (i) de hiérarchisation des niveaux de compétitivité relative des espèces co-occurrentes et (ii) de caractéristiques spécifiques qui leurs sont associées et,*
- *d'autre part, à analyser les correspondances entre les espèces et les sites (ou groupes écologiquement homogène de sites) échantillonnés, puis à en déduire une première approche de caractérisation écologique de chacune des principales espèces, en terme de préférences relatives vis à vis de deux types substratiques opposés.*

Mots clés : *faune malacologique, escargot, mollusque, gastropode, Combe Lavaux, Gevrey-Chambertin, Bourgogne, espèce patrimoniale, Vertigo alpestris*

1 - Introduction

L'entablement calcaire qui forme l'ossature des Côtes et Hautes Côtes de Beaune et de Nuits forme corniche assez abrupte à son flanc oriental, à la faveur du jeu d'une succession de failles méridiennes, lesquelles ont déterminé l'effondrement Bresse - Saône, il y a quelque 40 millions d'années.

Cet abrupt, en exposition orientale, fait en quelque sorte miroir à celui qui limite, à sa face occidentale, le premier plateau jurassien et cette symétrie réflexive ne s'applique pas seulement au relief mais aussi à l'une des conséquences majeures de l'érosion - dissolution karstique : la formation de "reculées". Combes souvent étroites, entaillant plus ou moins orthogonalement l'abrupt, conséquemment cernées de pentes très vives et, le plus souvent couronnées de falaises se terminant en cul de sac plus ou moins spectaculaire, les "reculées" sont certes avant tout emblématiques du premier plateau jurassien. Pourtant, à l'arrière de ses vignobles les plus célèbres, les Côtes de Beaune-Nuits réservent des "reculées bourguignonnes" dignes d'intérêt, qui festonnent le développement des Côtes, depuis Vauchignon au sud, jusqu'à Dijon même. Et qui se retrouvent encore plus au nord, depuis le Val Suzon jusque aux quelques combes entaillant le plateau de Langres (voir par exemple la belle reculée de la Vingeanne).

La Combe Lavaux est, sans conteste, le plus remarquable de ces étroits vallons entaillant les Côtes, même si, malgré ses belles falaises et pitons, elle ne répond pas tout à fait canoniquement au strict aspect d'une authentique reculée jurassienne.

Par ailleurs, son ampleur est favorable au plein développement d'une biodiversité répondant à l'écologie particulière de ces reculées ; son classement en *réserve biologique* en découle naturellement.

La faune malacologique au creux de la Combe Lavaux se devait d'être examinée, non pas seulement parce que l'Escargot est emblème anecdotique de la Bourgogne, mais parce que la conjonction de la fraîcheur et du substrat calcaire, qui singularise les reculées, est *a priori* très favorable à la faune des mollusques terrestres.

On trouvera ci-après un premier aperçu, qui n'intéresse pour le moment que le fond et les flancs boisés de la Combe. La faune spécialisée, plus xérothermophiles, des corniches et leurs abords n'est pas considérée ici ; elle viendra ultérieurement augmenter encore la richesse spécifique déjà remarquable du fond de combe.

2 - Méthodes

Neufs sites ont été échantillonnés dans le fond et les flancs boisés de la Combe (Tableau 1). Les prélèvements pour caractérisation des communautés malacologiques ont été réalisés en échantillonnant le substrat sur une profondeur d'environ 2 à 3 cm et sur une surface cumulée de l'ordre d'un à quelques m² environ, incluant aussi bien individus frais que coquilles vides, conformément aux

préconisations de RUNDELL & COWIE (2003, p. 159), selon lesquelles toutes les coquilles récoltées ont lieu d'être prises en compte : "*collecting data from both the live and dead [shells] assemblages is the most pragmatic strategy*". Cette procédure d'échantillonnage favorise en effet un certain lissage des variations annuelles d'abondances, comme l'indique aussi PUISSEGUR qui, pour cette même raison, propose également d'échantillonner le substrat sur quelques centimètres de profondeur (PUISSEGUR 1976).

Tous les individus récoltés ont été déterminés au niveau spécifique, par référence, à l'ouvrage classique de KERNEY & CAMERON (KERNEY & CAMERON, 1999) en consultant également, si nécessaire, le manuel de GERMAIN (GERMAIN, 1930-31).

Enfin, les représentants de chaque espèce ont été *dénombrés* au sein de chacun des échantillons (Tableau 2). En effet, au delà du simple listage des espèces présentes, la notation de leurs abondances respectives autorise des traitements et analyses qui, à leur tour, ouvrent d'intéressants aperçus (voir BÉGUINOT (2009a) pour un survol méthodologique plus complet). Il est ainsi possible d'estimer les degrés d'exhaustivité de chacun des échantillonnages, information évidemment essentielle pour juger de leur représentativité. La prise en considération des abondances spécifique *log-transformées* permet d'autre part de rendre compte approximativement des niveaux de compétitivité relative (*sensu latissimo*) des différentes espèces participant à une même communauté et d'analyser ainsi la structuration dynamique de la communauté .

1	terre argileuse humique en sous bois (hêtraie à buis) en bord sentier montant en amont réservoir d'eau sur environ 300m [04° 56' 52" E - 47° 13' 17" N] 5 06 2005
2	terreau léger sous tapis mousse pleurocarpes à base paroi rocheuse, à mi-pente boisée, cote 350m, environ 300m en amont du Réservoir [04° 56' 50" E - 47° 13' 15" N] 5 06 2005
3	terre argileuse humique gravillonneuse sous hêtraie à Buis sèche en ubac, entre Parking près réservoir et Bec de Judry [04° 56' 53" E - 47° 13' 17" N à 04° 56' 58" E - 47° 13' 14" N] 22 04 2009
4	terreau léger sous mousses pleurocarpes sur replats sous paroi rocheuse vers base du "Bec de Judry" [04° 56' 47" E - 47° 13' 12" N] 22 04 2009
5	terreau léger sous mousses pleurocarpes sur replats de paroi du "Bec de Judry", en montant vers l'entrée de la grotte [04° 56' 48" E - 47° 13' 12" N] 22 04 2009
6	terre argileuse humique très fortement gravillonneuse-caillouteuse en fond de petit vallon secondaire, à l'aplomb de extrémité aval du tunnel routier [04° 55' 55" E - 47° 13' 25" N] 22 04 2009
7	terre argileuse humique très gravillonneuse et mouillée auprès de ruisseau en fond vallon boisé, env. 110 m en amont entrée O du tunnel routier [04° 55' 44" E - 47° 13' 24" N] 22 04 2009
8	terre argileuse humique sur replats se paroi fraîche ombreuse en fond de vallon, en amont du tunnel routier et à l'approche du cul de sac final de la combe [04° 55' 39" E - 47° 13' 24" N] 22 04 2009
9	terreau léger sous mousses pleurocarpes sur terre-plain gravillonneux-rocheux à base falaise, en bord de route, cote env. 350m [04° 55' 53" E - 47° 13' 28" N] 5 06 2005

Tableau 1 - Description sommaire et localisation des sites de caractérisation des communautés malacologiques dans la Combe Lavaux

Le *degré d'exhaustivité* de l'échantillonnage de chaque communauté a été évalué en rapportant le nombre S_o d'espèces observées à l'estimation du nombre total S_t d'espèces dans la communauté échantillonnée. Ce nombre total est estimé en utilisant le classique estimateur non paramétrique "CHAO 1" (CHAO 1984 ; CODDINGTON *et al.* 1996) sous sa forme généralisée (BÉGUINOT 2009b) :

$$S_t = S_o + [f_1^x / (x! f_x)]^{(1/(x-1))}$$

où f_1 et f_x correspondent aux nombres d'espèces représentées dans l'échantillon par 1 individu et par x individus respectivement.

On considère ordinairement la formulation originale (avec $x = 2$). Toutefois celle ci tendant à diverger lorsque $f_2 \leq 2$, on considère également les degrés d'ordre supérieur ($x \geq 3$) de l'expression généralisée de l'estimateur en ne retenant que les degrés x pour lesquels f_x atteint au moins 3.

L'*analyse structurelle des communautés* est basée sur l'ordonnancement des niveaux de compétitivité relative des différentes espèces co-présentes. Elle permet de mieux interpréter, causalement, la dynamique inter-spécifique aboutissant à la hiérarchisation des abondances des espèces au sein de la communauté. La notion de compétitivité étant entendue ici *dans son sens le plus large*, intégrant non seulement la performance relative *actuelle* de l'espèce mais aussi *l'hystérésis* de la performance de l'espèce au long de son *historique* de colonisation du site (BÉGUINOT 2009 a). On montre que le niveau de compétitivité relative de l'espèce 'i' dans la communauté 'j' s'estime par :

$$ICN_{ij} = \log (a_{ij} \% + 1)$$

où ICN_{ij} est l'*Indice de Compétitivité relative Numérique* de l'espèce 'i' (numérique car appréciée en terme de nombre d'individus de 'i') et $a_{ij} \%$ représente l'abondance (%) de l'espèce 'i' dans la communauté 'j' (BÉGUINOT 2009 a).

La pertinence de l'usage de l'abondance *log-transformée* et la justification de la formulation "ICN" de la compétitivité relative des espèces dans leurs communautés, détaillée par ailleurs (BÉGUINOT 2009a), sont brièvement développées en Annexe 2.

N.B. : afin de pouvoir aisément comparer les indices de compétitivité d'une même espèce dans différentes communautés, il est commode de considérer ICN en valeur relative : "ICN %".

A cet effet, on rapporte la valeur d'ICN de l'espèce 'i' dans une communauté donnée 'j' à la somme, $\Sigma (ICN)$, des ICN pour chacune des espèces participant à la communauté 'j', soit :

$$ICN \% = 100 \times ICN / \Sigma (ICN)$$

$$\text{c'est à dire : } ICN_{ij} \% = 100 \cdot [\log (a_{ij} \% + 1)] / [\Sigma_k \log (a_{kj} \% + 1)]$$

où Σ_k représente la sommation sur l'ensemble des espèces de la communauté 'j'

3 - Résultats

3.1 - Richesse spécifique globale de l'échantillonnage en fond et flancs boisé de Combe

► 3.1.1 - résultats synthétiques

Le Tableau A1, en Annexe, rend compte des résultats bruts d'échantillonnage des neuf communautés décrites au Tableau 1 : nombres d'occurrence ' n_{ij} ' de chacune des espèces 'i' dans chacune des neuf communautés 'j' échantillonnées.

Les degrés d'exhaustivité de l'échantillonnage de chacune de ces communautés, évalués au moyen de l'estimateur "CHA0 1 généralisé" (§ 2) figurent en dernière ligne du Tableau 2. Avec des degrés d'exhaustivité compris entre 83 % et 100 % (moyenne 93 %), on peut considérer que l'essentiel de la richesse spécifique de chacune des neuf communautés a été capté par l'échantillonnage. Et ce malgré des effectifs d'échantillonnage relativement modestes : 2341 individus ont été recensés au total (moyenne 260 individus par communauté).

La richesse spécifique observée par communauté, S_o , est comprise entre 13 et 34 espèces (moyenne 21) et l'estimation de la richesse spécifique exhaustive par communauté, S_t , est comprise entre 14 et 40 (moyenne 23).

La richesse spécifique observée sur l'ensemble des neuf communautés réunies s'élève à pas moins de 50 espèces (avec un total exhaustif estimé qui pourrait avoisiner sans doute les 55 à 60 espèces).

► 3.1.2 - estimation de la contribution de la diversité écologique entre sites échantillonnés à la richesse spécifique globale

Il va de soi que la richesse spécifique globale d'une localité est, toutes choses égales par ailleurs, fonction croissante de la diversité écologique des sites d'échantillonnage réalisés sur cette localité. La richesse spécifique globale peut ainsi s'envisager comme somme de la richesse spécifique propre à un site théorique censé représenter "l'écologie moyenne" de la localité échantillonnée et de la contribution supplémentaire apportée par l'hétérogénéité écologique de la localité. On a décrit une méthode pour estimer les parts respectives de ces deux contributions à la diversité spécifique (BÉGUINOT 2009a). Elle est fondée sur la loi tendancielle de proportionnalité du nombre d'espèces observées au logarithme de l'effectif d'individus échantillonnés. Extrapolant ainsi la régression logarithmique effectuée sur les neuf échantillons considérés ici jusqu'au nombre total d'individus sur l'ensemble de ces neuf échantillons (soit 2341 individus), on déduit (figure 1) une richesse estimée pour le site théorique "d'écologie moyenne" égale à 40 espèces. Or le nombre d'espèces effectivement observées pour ce même effectif d'individus se monte à 50 espèces. On est donc fondé à répartir approximativement les 50 espèces observées en (i) 40 espèces représentant, en quelque sorte, la "richesse moyenne intrinsèque" d'un site précis et (ii) 10 espèces attribuables à l'hétérogénéité existant entre les sites échantillonnés (hétérogénéité dont on confirmera l'existence et précisera la nature essentielle plus loin, au § 3.5.1).

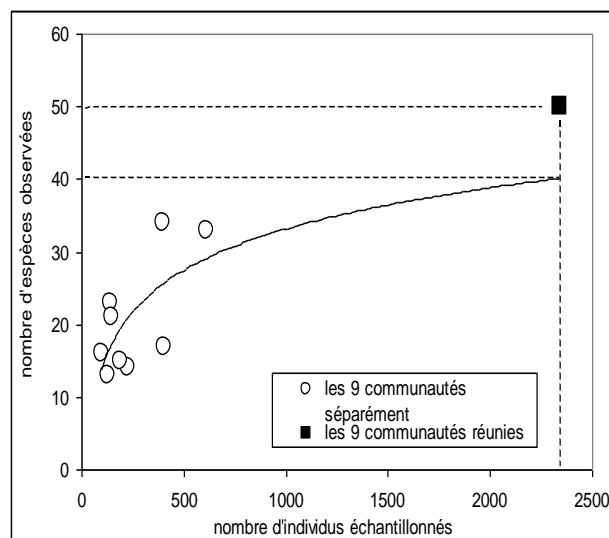


Figure 5 - Estimation de la part de richesse spécifique attribuable à hétérogénéités écologiques entre les 9 sites et communautés échantillonnés : le cumul des 9 échantillons comporte 2341 individus conduisant à une richesse spécifique, estimée par extrapolation, de 40 espèces *si* les écologies des différents sites étaient identiques ou suffisamment similaires (cf. courbe de régression logarithmique). La richesse spécifique effectivement recensée, 50 espèces, conduit à inférer que la dizaine d'espèces supplémentaires résulte des différences écologiques entre sites.

Cette estimation reste cependant approximative compte tenu du caractère assez lâche de la régression logarithmique établie sur la base de ces 9 échantillons.

La richesse malacologique remarquable du fond de Combe est donc, pour 80 % environ, "intrinsèque" à l'écologie "moyenne", éminemment favorable, de la Combe et, pour les 20 % complémentaires, à la variabilité écologique entre les sites échantillonnés (variabilité dont l'amplitude pourrait sans doute être élargie au moyen d'échantillonnages de sites complémentaires).

3.2 - Description physiologique des communautés investiguées

La liste des espèces présentes livre un aspect majeur de la description physiologique d'une communauté, mais qui reste au demeurant un peu "squelettique". Un point de vue plus complet et mieux expressif est fourni par la liste associée des abondances spécifiques relatives 'a_{ij}' : ratio du nombre d'occurrence, n_{ij}, de l'espèce 'i' au nombre total n_j d'individus de toutes espèces dans la communauté, n_j : a_{ij} = n_{ij} / n_j : Tableau A2 en Annexe

3.3 - Description "fonctionnelle" des communautés, en terme de niveaux de compétitivité relative des espèces

Les abondances spécifiques relatives a_{ij}, au sein d'une communauté d'espèces, sont le résultat hiérarchisant du jeu complexe d'interactions interspécifiques au sein de cette communauté. Résultat dont il peut être schématiquement rendu compte en terme d'ordonnement des niveaux de compétitivité relatives propres à chacune des espèces co-participantes à la communauté. Compétitivité étant compris ici dans le sens le plus large, comme indiqué plus haut, § 2.

Le Tableau A3, en Annexe, rapporte les niveaux de compétitivité ICN_{ij} de chaque espèce 'i' dans chacune des communautés 'j'.

Ce Tableau A3 offre ainsi une approche *plus résolument "causale"* de l'aspect plus prosaïquement descriptif proposé au tableau A2. Ce faisant, cette présentation se veut un *reflet plus proche des facteurs écologiques et environnementaux* (i.e. aléa de l'historique de colonisation) *en cause* dans la structuration présente de chaque communauté.

Comme tel, le Tableau A3 offre une base de données mieux appropriée pour une analyse socio-écologique '*fonctionnelle*' que ne le sont les matrices d'abondances (telles que tableau A2) classiquement utilisées en socio-écologie.

Le Tableau A3 servira donc de base aux investigations socio-écologiques développées ci-après. Celles-ci aborderons successivement :

- l'analyse structurale d'une communauté considérée individuellement ;
- l'analyse éco-sociologique d'ensemble appliquée à la réunion des communautés investiguées

3.4 - Analyse structurale d'une communauté particulière

Elle consiste, en premier lieu, à rendre compte de la distribution des niveaux de compétitivité relative de chacune des espèces participant à la communauté, de manière condensée et graphique. A cet effet l'intervalle de valeurs des "ICN" est partagé (ici) en 5 classes égales (labellisées I, II, III, IV, V depuis le plus faible ICN jusqu'au plus fort). La distribution des niveaux de compétitivité ICN, selon ces 5 classes, est commodément représentée graphiquement au moyen d'un histogramme .

Cette présentation *synthétique* de l'ordonnancement des compétitivités relatives des espèces fait ensuite l'objet d'une *analyse* par espèce. A cet effet, on conserve la présentation histogramme et on qualifie chacune des espèces de la communauté (ici au nombre de 34) par successivement :

- son identité,
- ses préférences écologiques (en se référant par exemple au n° du groupe écologique selon la classification classique établie par PUISSEGUR (1976),
- son statut en terme de valeur patrimoniale,
- différentes caractéristiques d'intérêt, telles que la taille moyenne individuelle et la forme générale de la coquille

On voit ainsi :

- comment la distribution des compétitivités relatives des différentes espèces rassemblées (fruit de la performance *actuelle et passée* de chacune d'elles) organise la distribution présente des abondances relatives de chaque espèce dans la communauté qui les rassemble et au sein de laquelle elles interagissent ("*dans un écosystème, à un instant donné, les effectifs des différentes espèces présentes résultent des interactions multiples qui s'exercent ou se sont exercées entre les espèces elle-mêmes ainsi qu'entre les espèces et le milieu environnant*" DAGET (1979), p. 29) ;

- comment chacune des caractéristiques spécifiques de l'espèce (préférence écologique, taille moyenne, forme de la coquille, etc ...) peut ou non se relier pertinemment au niveau de compétitivité de l'espèce qui les porte.

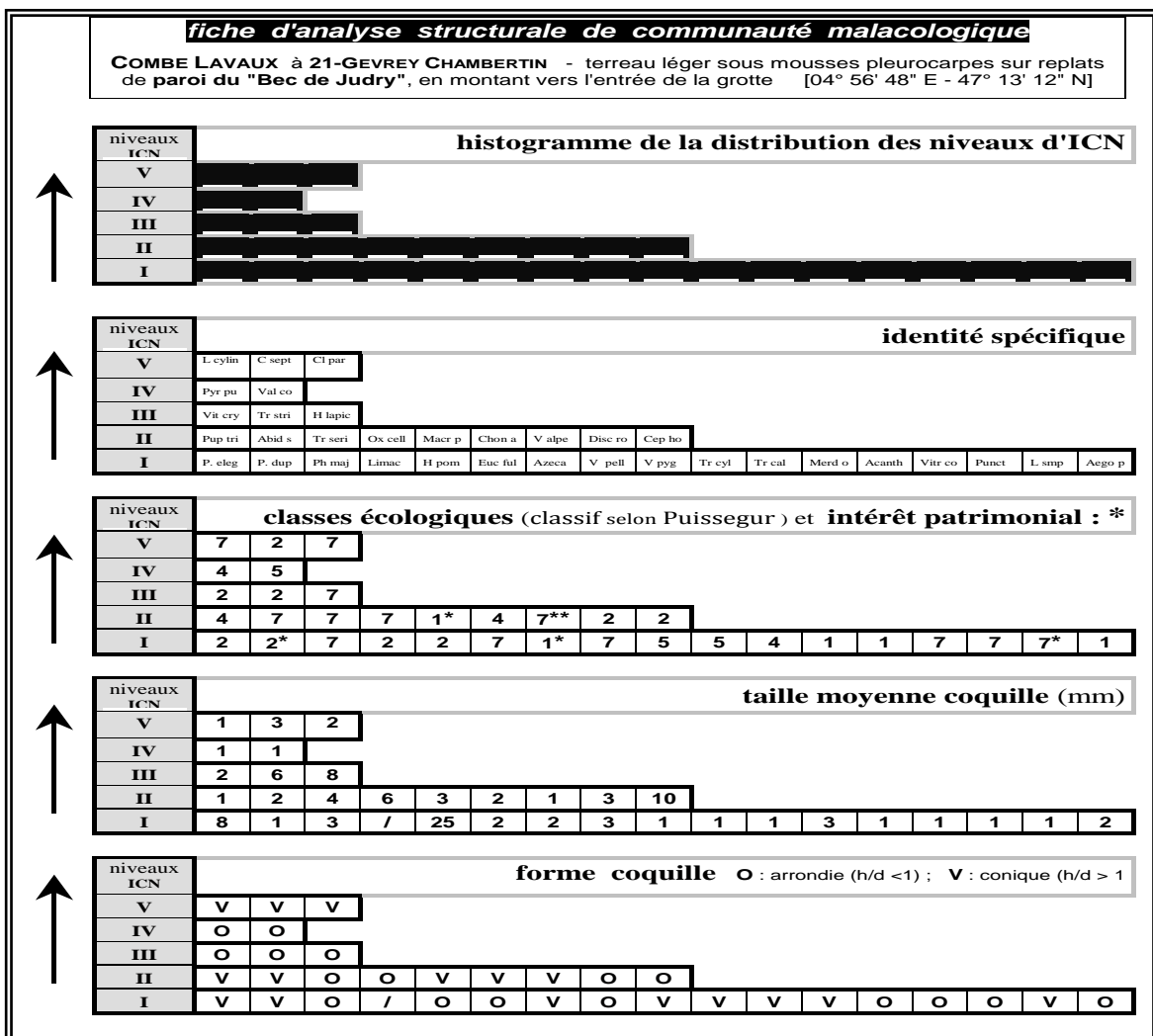
On examine ici la structuration interne de la communauté n°5, la plus riche d'espèces, hébergée au sein d'un terreau léger sous mousses pleurocarpes sur replats de paroi, à la base du "*Bec de Judry*", en montant vers l'entrée de la grotte.

► 3.4.1 - distribution des niveaux de compétitivité 'ICN'

De manière très générale (quelque soit la classe systématique considérée), les abondances des espèces au sein d'une même communauté, classées par valeurs décroissantes, se conforment tendanciellement à une exponentielle décroissante. Autrement dit la distribution des abondances, classées par valeurs décroissantes, répond à un modèle log-linéaire décroissant (dit encore modèle de Motomura) (DAGET 1979). Selon ce modèle théorique, l'histogramme de répartition des niveaux de compétitivité ICN (fonction du logarithme des abondances) est plat. Cependant les distributions réelles s'écartent ordinairement du modèle théorique log-linéaire, en particulier par un déficit des espèces les plus abondantes (càd à

plus forts ICN) au profit des espèces les moins abondantes (càd à plus faibles ICN) (modèle log-normal de Preston : MAY 1975 ; DAGET 1979 ; voir aussi STEVENS *et al.* 2003 pour une critique de la dérive pléthorique à multiplier la typologie des modèles). L'histogramme théorique des ICN (plat conformément au modèle idéal log-linéaire) se creuse alors du côté des classes d'ICN élevées (classes V et IV), au profit des classes inférieures (I et II). Cet allure déséquilibrée des histogrammes de niveaux de compétitivité semble générale, en sorte que c'est le degré de ce déséquilibre qui différencie essentiellement les structures des différentes communautés.

Pour la communauté n° 5 le déséquilibre est très élevé : les espèces les plus compétitives (niv. V et IV) sont cinq fois moins nombreuses que les moins compétitives (niv. I et II). La codominance est donc restreinte à une petite minorité d'espèces.



► 3.4.2 - interprétation de la distribution des niveaux de compétitivité

Les espèces les plus compétitives (niv. V et IV) sont de petites tailles (1 à 3 mm) ce qui, certes, n'est pas surprenant en terme de compétition *numérique*, sauf que, pour les niveaux de faibles compétitivité (I et II) les espèces du même domaine de taille, 1 à 3 mm, demeurent malgré tout quatre fois plus nombreuses. Le *facteur taille* n'est donc nullement décisif. La *forme des coquilles* (allongées versus globulaire) ne l'est pas davantage. En revanche, les relations entre niveaux

de compétitivité et préférences écologiques des espèces sont plus suggestives. Conformément à la typologie classique proposée par PUISSEUR, les préférences écologiques des espèces, sont labellisées comme suit, en regard de leurs affinités : forestières = '1' ; semi-forestières = '2' ; mésophiles = '7', optimales en terrains découverts = '5' ; steppiques (helio-thermo-xerotolérants) = '4'.

On note que malgré le contexte pleinement forestier dans lequel est incluse la communauté considérée, les espèces forestières sont sous-représentées et totalement absentes du lot dominant, surtout centré sur les mésophiles ('7') avec une large amplitude allant des semi-forestières ('2') aux heliophiles ('5') et même aux steppiques ('4'). On a là un exemple typique d'influences conjuguées des conditions *macro*-écologiques (ambiance forestière fraîche) et *micro*-écologiques (substrat formé d'une couche d'un terreau léger aisément séchard, au contact du support rocheux).

Aux conditions *macro*-écologiques, typiquement forestières, on doit les présences de représentants des genres *Aegopinella*, *Azeca*, *Acanthinula*, *Macrogastra*, toutes cependant en positions compétitives subordonnées car peu à l'aise dans ce milieu qui, quoique forestier, est ici exposé à des phases de dessèchement excessif.

Aux conditions *micro*-écologiques répondent des espèces faisant, ici, montre d'un fort dynamisme compétitif, telles *Lauria cylindracea*, *Clausilia parvula*, *Pyramidula pusilla*. Toutefois le gros du contingent helio-xérophile ne trouve pas son optimum dans ces conditions écologiques *mixtes*. L'absence de ce contingent limite donc la part des méso- et xérophiles susceptibles de former le lot d'espèces co-dominantes dans ce site. D'où finalement le nombre restreint d'espèces à haute compétitivité relative, capables d'assurer ces positions de co-dominance.

► 3.4.3 - place des espèces patrimoniales au long du gradient de compétitivité relative au sein de la communauté n° 5

Les cinq espèces patrimoniales présentes dans la communauté n° 5 sont, sans surprise, concentrées dans les niveaux de compétitivité inférieurs I et II (ceci n'est cependant pas une règle absolue : voir BÉGUINOT 2010). Les deux tendances, forestière et mésophile sont représentées parmi ces espèces patrimoniales : *Azeca goodalli*, *Macrogastra plicatula*, *Platyla dupuyi*, d'un côté ; *Lauria sempronii* et *Vertigo alpestris* de l'autre.

3.5 - Analyse éco-sociologique de l'ensemble des communautés

On se propose ici d'examiner les relations d'affinités réciproques entre espèces et sites ("*correspondances*"). Les degrés d'affinité variés de chacune des espèces selon les sites, et son corollaire, l'inégale hospitalité de chacun des sites selon les espèces, témoignent évidemment des préférences écologiques nettement différenciées selon les espèces.

Ces correspondances {espèces-sites} peuvent être examinées à deux échelles distinctes de résolution s'agissant des communautés : soit à échelle 'fine', communauté par communauté ; soit à échelle plus 'globale' en considérant des regroupements de communautés plus ou moins affines entre elles, au vu de leurs compositions spécifiques. La première approche mettra pleinement en évidence non seulement les déterminismes d'origine écologique (préférences écologiques

des espèces, conditions écologiques des sites) mais aussi les modulations apportées à ces déterminismes du fait (i) des aléas liés à l'historique de colonisation des sites et même (ii) des aléas liés à la stochasticité de l'échantillonnage (*). La seconde approche, en se référant à des regroupements de communautés, tendra à restreindre l'importance relative des modulations précédentes, au profit d'un dégagement plus net du déterminisme écologique structurant. On examinera ici conjointement ces deux approches.

On basera préférentiellement ces analyses de correspondances sur les valeurs de compétitivité relatives des espèces "ICN" plutôt que directement à partir des données d'abondances, comme il est classiquement d'usage. Les raisons en ont déjà été indiquées plus haut (§ 3.3) : le spectre des abondances spécifiques au sein d'une communauté ne dépend des déterminismes écologiques et environnementaux que de manière *indirecte*, par le biais de l'échelonnement des niveaux de compétitivité relatives (*sensu latissimo*) des espèces co-participantes à la communauté.

► 3.5.1 - analyse des "correspondances" à partir de regroupements préalables de communautés

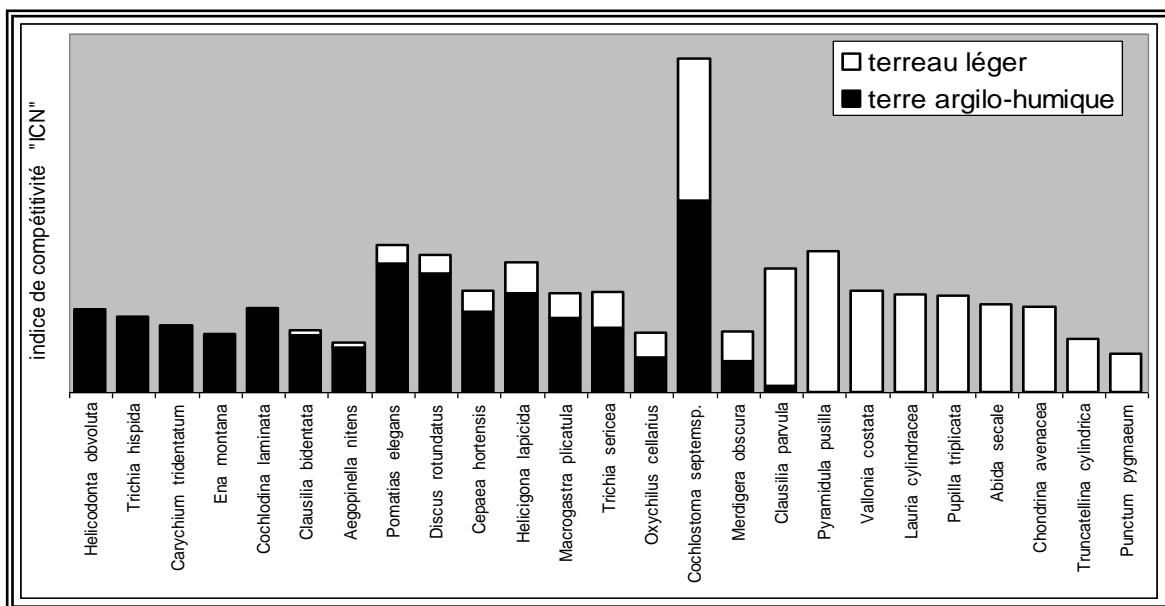
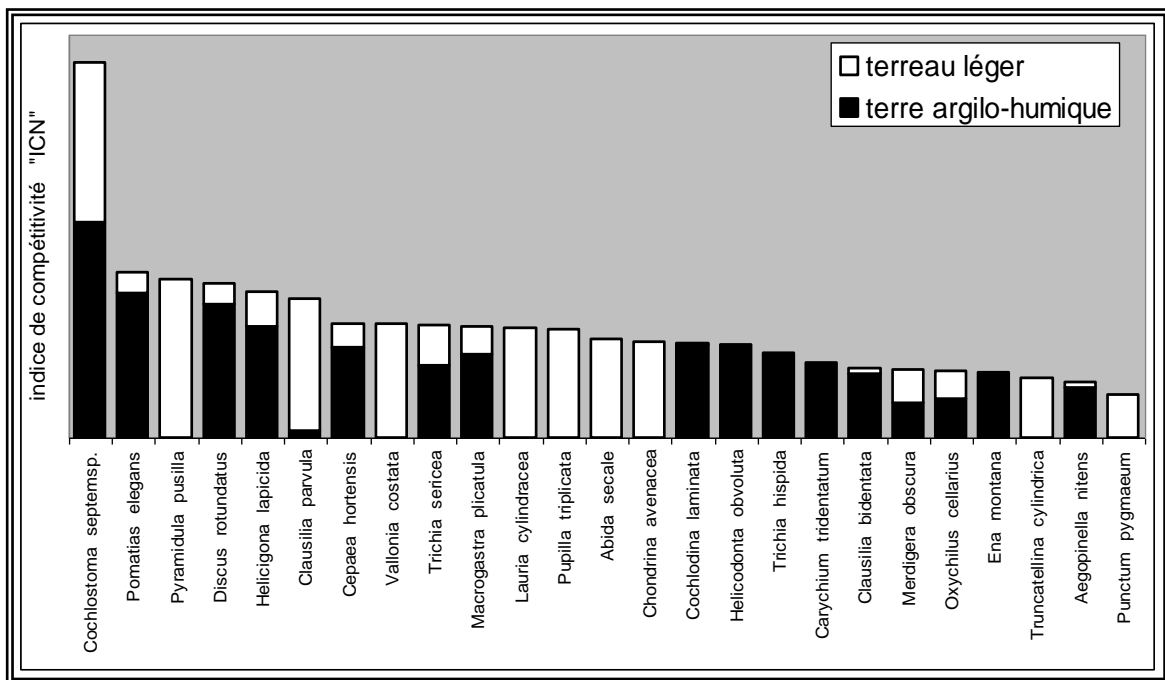
Les regroupements de communautés peuvent aisément se réaliser par une analyse de corrélation (disponible dans la boîte à outils standard "Excel") entre les listes d'ICN spécifiques de chacune des communautés, c'est à dire entre les colonnes au sein du tableau des ICN (Tableau A3). Noter que la transformation logarithmique appliquée aux abondances dans l'expression des ICN tend à rapprocher de la normalité statistique les valeurs non nulles des ICN. A cet égard aussi,

	2	4	9	5	3	1	6	7	8
2	1								
4	0,85	1							
9	0,17	0,34	1						
5	0,59	0,79	0,35	1					
3	0,29	0,44	0,54	0,43	1				
1	-0,08	0,09	0,24	0,25	0,58	1			
6	-0,18	-0,06	0,09	0,08	0,38	0,77	1		
7	-0,16	-0,07	0,12	0,03	0,41	0,63	0,53	1	
8	-0,13	-0,01	0,17	0,15	0,51	0,85	0,70	0,71	1

Tableau 2 - Matrice de corrélations entre neuf communautés échantillonnées dans le fond de la Combe Lavaux (établie sur la base du degré de corrélation entre leurs listes d'ICN respectives)

(*) la composition spécifique d'un échantillon extrait d'une communauté d'espèces est, schématiquement régie par **trois** types de causalités indépendantes : (i) le déterminisme **écologique**, (ii) le déterminisme **environnemental** (aléas d'apports colonisateurs et/ou effets de contagion par adjacence), (iii) l'aléas de **tirage** lors de la récolte des individus formant l'échantillon (aléa d'autant plus élevé, bien sûr, que la taille de l'échantillon est faible ou plus exactement qu'est faible le ratio taille échantillon/nombre d'espèces). Les deux premières causes sont évidemment seules objets d'étude légitimes car seules pertinentes vis à vis de la compréhension de la communauté. La troisième "cause", l'aléa de tirage, n'est qu'un effet "parasite" dont on peut se dégager par l'usage de tests de signification statistique appropriés.

la transformation logarithmique est favorable à l'exploitation pertinente des coefficients de corrélation de Pearson (DAGET 1979, p. 115).



Figures 2 & 3 - Préférences écologiques "bipolaires"

{ terre argileuse humique *versus* terreau léger }

pour les 25 espèces d'Escargots les plus compétitives en moyenne sur l'ensemble des communautés échantillonnées au creux de la Combe Lavaux
Préférences établies en fonction des compétitivités relatives spécifiques ("ICN")

▶ terre argileuse humique : moyenne des ICN sur les communautés 2, 4, 5, 9

▶ terreau léger : moyenne des ICN sur les communautés 1, 6, 7, 8

exemples : espèce exclusive de terreau léger : *Lauria cylindracea* ;
exclusive de terre argilo-humique : *Helicodonta obvoluta* ; mixte : *Cochlostoma septemspirale*

Ordonnement des espèces :

- (i) par valeurs décroissantes de la somme des compétitivités sur les deux types de substrats,
- (ii) par valeurs décroissantes de la préférence relative pour le substrat terre argileuse humique

Par jeu classique de regroupements de lignes et colonnes au sein de la matrice de corrélation ainsi obtenue, on met clairement en évidence les groupes de communautés affines, c'est à dire ayant entre elles les valeurs de coefficients de corrélations les plus élevées. Le Tableau 2 présente la matrice de corrélation ainsi établie pour les neuf communautés échantillonnées dans la Combe Lavaux.

Apparaissent deux groupes de communautés {2, 4, 5, 9} et {1, 6, 7, 8}, la communauté n° 3 faisant transition entre ces deux groupes. En se reportant au descriptif sommaire des sites hébergeant respectivement ces communautés, on constate qu'au sein d'une commune ambiance forestière, les deux groupes se distinguent caractéristiquement par la nature du substrat : *terreau léger* pour {2-4-5-9} ; *terre argileuse humique*, plus lourde et mieux à même de retenir l'humidité pour {1-6-7-8}.

La communauté n° 3 se situe en position intermédiaire, vraisemblablement en relation avec le caractère très gravillonneux et donc plus séchard de son substrat (comme pour la communauté n° 7 mais celle-ci bénéficie en compensation d'un environnement très humide). Au sein du commun abri boisé, le facteur écologique déterminant apparaît donc être la qualité du substrat et, en l'occurrence, probablement, surtout sa capacité de rétention hygrométrique.

On peut dès lors quantifier les affinités réciproques ("correspondances") entre espèces et groupes de communautés en notant la moyenne des niveaux ICN de chaque espèce au sein de chacun de ces deux groupes : figures 2 & 3.

► 3.5.2 - analyse des "correspondances" à partir des communautés considérées individuellement

Les relations de correspondance réciproques {espèces - communautés} sont directement lisibles sur le tableau d'ensemble des 'ICN %' : tableau A3.

Le Tableau 3, qui en est directement extrait, retient les 25 espèces les plus compétitives (pour les suivantes, les effectifs d'occurrence, trop faibles deviennent trop sensibles à l'aléas stochastique d'échantillonnage)

On voit qu'au sein de chacun des deux groupes écologiques préalablement définis (ici différenciés par la nature du substrat) subsistent encore de très notables variations de compétitivité relative pour une même espèce. Ces hétérogénéités sont attribuables, soit à des variations d'autres facteurs écologiques, de moindre ampleur que l'effet substratique, soit encore aux modulations environnementales déjà évoquées.

Afin de pouvoir mieux comparer les espèces entre elles, il convient de rapporter à une même norme les niveaux moyen d'ICN (établis sur l'ensemble des 9 communautés) lesquels sont éminemment variables d'une espèce à l'autre comme le montre la dernière colonne du Tableau 3.

Pour des raisons rappelées par ailleurs (BÉGUINOT 1989, 1995, 2009 a), la normation sans biais impose l'emploi de "l'Indice d'Affinité Bi-invariant" lequel s'écrira ici :

$$A_{ij} = ICN_{ij} / \langle ICN_{ij} \rangle_j$$

où $\langle \rangle_j$ désigne l'opérateur moyenne arithmétique étendu à l'ensemble des neuf communautés indicées 'j' = 1 à 9.

n° communautés	ICN (%)									moy
	2	4	9	5	3	1	6	7	8	
<i>Cochlostoma septemspirale</i> (Razoumowsky 1789)	7	6	19	8	13	17	10	13	13	11,8
<i>Pomatias elegans</i> (O.F. Müller 1774)	0	0	5	1	3	8	13	7	8	4,9
<i>Discus rotundatus</i> (O.F. Müller 1774)	0	2	0	3	5	11	4	8	10	4,8
<i>Pyramidula rupestris pusilla</i> (Vallot 1801)	20	13	0	7	3	0	0	0	0	4,7
<i>Helicigona lapicida</i> (Linnaeus 1758)	0	3	0	5	5	9	10	5	4	4,6
<i>Clausilia parvula</i> Férussac 1807	8	7	8	9	6	0	0	0	2	4,5
<i>Macrogastra plicatula</i> (Draparnaud 1801)	0	4	0	3	5	7	5	4	4	3,6
<i>Abida secale</i> (Draparnaud 1801)	3	6	13	2	8	0	0	0	0	3,6
<i>Chondrina avenacea</i> (Bruguière 1792)	13	8	0	3	7	0	0	0	0	3,4
<i>Lauria cylindracea</i> (Da Costa 1778)	11	8	0	8	3	0	0	0	0	3,4
<i>Pupilla triplicata</i> (Studer 1820)	5	6	14	2	3	0	0	0	0	3,3
<i>Cepaea hortensis</i> (O.F. Müller 1774)	0	3	0	3	0	6	6	7	3	3,1
<i>Vallonia costata</i> (O.F. Müller 1774)	9	9	3	7	0	0	0	0	0	3,1
<i>Trichia sericea</i> (Draparnaud 1801)	3	4	0	3	0	8	4	0	6	3,1
<i>Trichia hispida</i>	0	0	0	0	7	4	0	10	7	3,1
<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu 1803)	0	1	0	0	3	8	7	4	4	3,0
<i>Helicodonta obvoluta</i> (O.F. Müller 1774)	0	0	0	0	2	6	7	6	4	2,8
<i>Merdigera obscura</i> (O.F. Müller 1774)	0	2	5	1	5	5	0	2	2	2,4
<i>Clausilia bidentata</i> (Ström 1765)	1	1	0	0	3	6	4	0	6	2,3
<i>Carychium tridentatum</i> (Risso 1826)	0	0	0	0	2	0	7	7	5	2,3
<i>Ena montana</i> (Draparnaud 1801)	0	0	0	0	2	3	5	2	6	2,0
<i>Oxychilus cellarius</i> (O.F. Müller 1774)	0	1	3	3	0	4	4	0	2	1,8
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud 1801)	0	2	7	2	4	0	0	0	0	1,6
<i>Truncatellina cylindrica</i> (A. Férussac 1807)	2	2	10	1	0	0	0	0	0	1,6
<i>Aegopinella nitens</i> (Michaud 1831)	0	1	0	0	0	0	0	9	3	1,5

Tableau 3 (extrait du Tableau A3)

Niveaux de compétitivité relative "ICN %" de 25 espèces au sein de chacune des 9 communautés échantillonnées au creux de la combe Lavaux.

$$ICN_i \% = 100 \times ICN / \Sigma (ICN) ,$$

où Σ représente la sommation sur l'ensemble des espèces de la communauté considérée

Les communautés ont été ordonnancées conformément aux groupements établis précédemment, au § 3.5.1

n° communautés	INDICES BI-INVARIANTS								
	2	4	9	5	3	1	6	7	8
<i>Abida secale</i> (Draparnaud 1801)	0,8	1,6	3,8	0,7	2,1	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Aegopinella nitens</i> (Michaud 1831)	0,0	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6,1	2,0
<i>Carychium tridentatum</i> (Risso 1826)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,8	0,0	3,1	3,0	2,1
<i>Cepaea hortensis</i> (O.F. Müller 1774)	0,0	0,8	0,0	1,1	0,0	1,9	2,0	2,2	1,0
<i>Chondrina avenacea</i> (Bruguière 1792)	3,7	2,3	0,0	0,9	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Clausilia bidentata</i> (Ström 1765)	0,5	0,2	0,0	0,0	1,4	2,5	1,9	0,0	2,6
<i>Clausilia parvula</i> Férussac 1807	1,7	1,6	1,9	2,0	1,4	0,0	0,0	0,0	0,4
<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu 1803)	0,0	0,2	0,0	0,0	1,0	2,6	2,3	1,5	1,3
<i>Cochlostoma septemspirale</i> (Razoumowsky 1789)	0,6	0,5	1,6	0,7	1,1	1,4	0,9	1,1	1,1
<i>Discus rotundatus</i> (O.F. Müller 1774)	0,0	0,4	0,0	0,7	1,0	2,3	0,9	1,7	2,1
<i>Ena montana</i> (Draparnaud 1801)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,9	1,4	2,7	0,8	3,1
<i>Helicigona lapicida</i> (Linnaeus 1758)	0,0	0,7	0,0	1,2	1,1	1,8	2,2	1,1	0,9
<i>Helicodonta obvoluta</i> (O.F. Müller 1774)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,7	2,0	2,7	2,2	1,4
<i>Lauria cylindracea</i> (Da Costa 1778)	3,3	2,4	0,0	2,5	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Macrogastra plicatula</i> (Draparnaud 1801)	0,0	1,1	0,0	0,8	1,3	1,9	1,5	1,2	1,1
<i>Merdigera obscura</i> (O.F. Müller 1774)	0,0	1,0	1,9	0,5	2,0	2,1	0,0	0,7	0,8
<i>Oxychilus cellarius</i> (O.F. Müller 1774)	0,0	0,5	1,6	1,5	0,0	2,0	2,3	0,0	1,0
<i>Pomatias elegans</i> (O.F. Müller 1774)	0,0	0,0	0,9	0,1	0,6	1,6	2,7	1,3	1,7
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud 1801)	0,0	1,1	4,2	1,3	2,4	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Pupilla triplicata</i> (Studer 1820)	1,5	1,7	4,1	0,7	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Pyramidula rupestris pusilla</i> (Vallot 1801)	4,3	2,7	0,0	1,4	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Trichia hispida</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	2,2	1,4	0,0	3,1	2,3
<i>Trichia sericea</i> (Draparnaud 1801)	0,9	1,3	0,0	0,9	0,0	2,6	1,4	0,0	1,9
<i>Truncatellina cylindrica</i> (A. Férussac 1807)	1,2	1,1	5,9	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Vallonia costata</i> (O.F. Müller 1774)	3,0	2,8	0,9	2,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Tableau 4 (dédit du Tableau 3 ci dessus)

Degrés d'affinités relatives A_{ij} de l'espèce 'i' pour chacune des neuf communautés 'j' échantillonnées au creux de la combe Lavaux.

Les communautés ont été ordonnancées conformément aux groupements établis précédemment, au § 3.5.1

La valeur unité pour A_{ij} représente l'affinité neutre, de sorte que les affinités A_{ij} sont positives (resp. négatives) selon que A_{ij} est >1 (resp. < 1) et ce, d'autant plus que l'écart à l'unité est important.

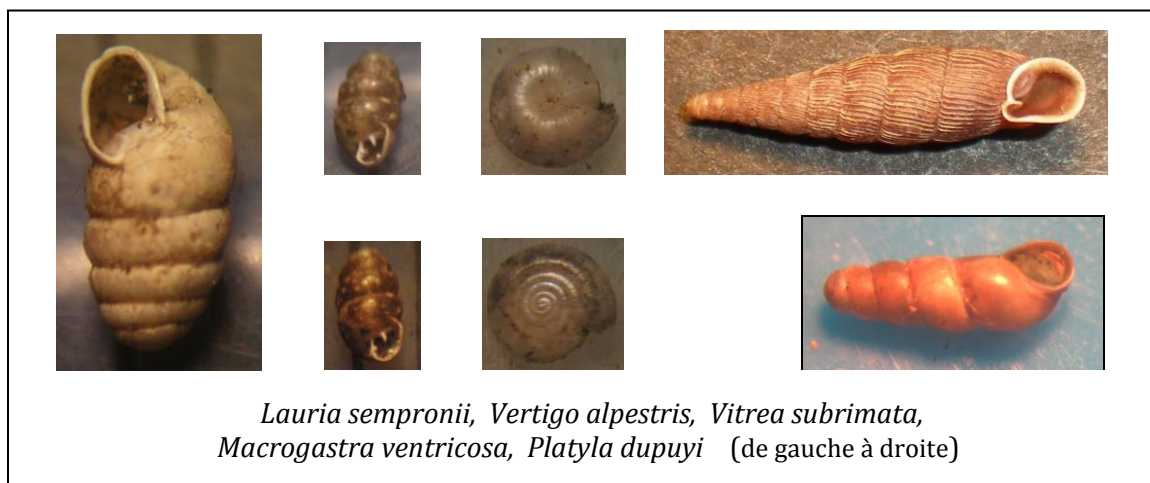
Le Tableau 4 rend compte de l'évaluation "bi-invariante" des affinités des 25 espèces les plus compétitives pour chacune des neuf communautés. Le caractère positif ou négatif et l'intensité de la liaison entre une espèce 'i' et l'une quelconque des communauté 'j' se lit aisément au simple examen du Tableau 4.

On retrouve bien entendu les tendances maîtresses indiquées aux figures 1 & 2 mais on perçoit combien significatives peuvent être les modulations liées, soit à des variations de paramètres écologiques secondaires, moins aisément perceptibles, soit encore (et probablement surtout) aux aléas de colonisation des différents sites.

Discussion

Avec une malacofaune recensée s'élevant à 50 espèces et une diversité potentielle plus élevée encore, la Combe Lavaux se révèle d'une richesse remarquable, surtout considérant l'étendue restreinte d'investigation (d'autant que le recensement s'est jusqu'à présent limité au fond et flanc nord de la Combe, n'incluant pas les corniches xéro-thermophiles exposées). Cette richesse malacologique situe la Combe Lavaux *au tout premier rang* parmi l'ensemble des 86 sites en "reculées" actuellement investigués en Bourgogne (sud Haute-Marne inclus). A elle seule, la Combe Lavaux rassemble plus des deux tiers des espèces recensées sur l'ensemble des ces reculées.

Outre la richesse numérique, il convient encore d'attirer l'attention sur les espèces à valeur patrimoniale significative : *Azeca goodalli*, *Lauria sempronii*, *Macrogastera plicatula*, *Macrogastera ventricosa*, *Platyla dupuyi*, *Vitrea subrimata* et surtout *Vertigo alpestris*, d'affinité nettement alpine. Cette dernière ne figurent pas dans les relevés bourguignons contemporains de PUISSEGUR (PUISSEGUR 1976) et peut être considérée comme nouvellement citée pour la Bourgogne.



Vertigo alpestris figurait cependant, au moins ponctuellement, dans la faune bourguignonne il y a quelque 4000 à 5000 ans, comme en témoigne le

contenu de la tourbe fossile de Beaume-les-Créancey, avant de quitter la Bourgogne au début du Subboréal pour rejoindre les territoires nordiques et les hautes vallées montagneuses (PUISSEGUR 1976, p. 235). La présence de *Vertigo alpestris* au Bec de Judry pourrait donc avoir un caractère relictuel.

Ainsi, les deux communautés (n° 4 & 5) établies sur le pourtour immédiat et à la base même de la paroi du "Bec de Judry" sont non seulement les plus riches numériquement mais, de plus, elles rassemblent la majorité des espèces à hautes valeurs patrimoniales (*).

Malgré cette richesse de la faune malacologique en fond de Combe Lavaux, on notera cependant l'absence d'un autre lot d'espèces patrimoniales représentées dans certaines des combes situées plus en Arrière-Côte (Combe de Bouilland, d'Antheuil, de Ligny sur Ouche, de Saint Victor sur Ouche (BÉGUINOT inédit) ou entre Dijon et Langres (BÉGUINOT 2010). Manque ainsi à la Combe Lavaux (d'après les recensements partiels actuels) : *Cochlostoma conicum* (Vallot) subsp. *conicum*, *Macrogaster attenuata* (Rossmässler), *Macrogaster rolphii* (Turton), *Monachoides incarnatus* (O.F. Müller), *Pagodulina pagodula* (Des Moulins), *Sphyradium doliolum* (Bruguère).

L'analyse structurale approfondie de l'une des communautés en révèle la complexité d'organisation interne, en relation avec l'échelonnement des niveaux de compétitivité des différentes espèces co-présentes, échelonnement lui même en relation avec les conditions écologiques du site, les préférences écologiques contrastées des différentes espèces et les conditions historique de colonisation du site.

L'analyse socio-écologique menée transversalement aux neuf communautés a permis de dégager, sur un fond commun d'ambiance forestière, le rôle discriminant prioritaire de la nature du substrat : terre argileuse humique *versus* terreau léger. Les préférences graduées de chacune des 25 espèces les plus compétitives vis à vis de ces deux pôles substratiques ont été quantifiés.

Enfin, le rôle apparemment très significatif des aléas de colonisation des sites, cause de forte variabilité de composition spécifique, à conditions écologiques apparemment semblables, a été souligné. Cet aspect n'est pas vraiment surprenant, s'agissant d'une faune à moyen de dispersion fort limité. Le corollaire pratique de ce constat est le caractère difficile et aléatoire que prendrait la recolonisation d'un site trop fortement perturbé.

(*) A cet égard, la pratique régulière de l'escalade pose question : plusieurs études (MCMILLAN *et al.* 2003, MORGAN 2003, BAUR *et al.* 2007) ont en effet pointé le rôle néfaste des activités d'escalade sur les communautés malacologiques inféodées aux parois rocheuses et leur environnement immédiat. L'interdiction de l'escalade de la paroi du "Bec de Judry" pendant la seule période de nidification du Faucon pèlerin, ne saurait évidemment suffire à éviter les menaces pesant sur la remarquable communauté malacologique associée à ce site.

Annexe 1

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Σ
<i>Abida secale</i> (Draparnaud 1801)		3	11	25	5				19	63
<i>Acanthinula aculeata</i>				2	2				4	8
<i>Aegopinella nitens</i> (Michaud 1831)				3			18	2		23
<i>Aegopinella nitidula</i> (Draparnaud 1805)			2	1		2				5
<i>Aegopinella pura</i> (Alder 1830)			2	1	4	2				9
<i>Azecea goodalli</i>				1	1			1		3
<i>Carychium tridentatum</i> (Risso 1826)			1			5	9	4		19
<i>Ceciliooides acicula</i> (O.F. Müller 1774)						1				1
<i>Cepaea hortensis</i> (O.F. Müller 1774)	7			7	8	4	9	2		37
<i>Cepaea nemoralis</i> (Linnaeus 1758)			2							2
<i>Chondrina avenacea</i> (Bruguière 1792)		49	9	54	7					119
<i>Clausilia bidentata</i> (Ström 1765)	6	1	2	1		2		6		18
<i>Clausilia parvula</i> Férussac 1807		15	7	41	78			1	6	148
<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu 1803)	11		2	1		5	4	3		26
<i>Cochlostoma septemspirale</i> (Razoumowsky 1789)	114	11	64	28	58	13	56	51	56	451
<i>Discus rotundatus</i> (O.F. Müller 1774)	25		4	4	8	2	13	23		79
<i>Ena montana</i> (Draparnaud 1801)	2		1			3	1	7		14
<i>Euconulus fulvus</i>					1				2	3
<i>Helicigona lapicida</i> (Linnaeus 1758)	14		5	9	20	13	5	3		69
<i>Helicodonta obvoluta</i> (O.F. Müller 1774)	6		1			6	7	3		23
<i>Helix pomatia</i> Linnaeus 1758					1		4			5
<i>Hygromia cinctella</i> (Draparnaud 1801)									1	1
<i>Lauria cylindracea</i> (Da Costa 1778)		32	2	53	58					145
<i>Lauria sempronii</i> (Charpentier)				4	4					8
<i>Limacidae</i> sp.					1					1
<i>Macrogastra plicatula</i> (Draparnaud 1801)	9		4	13	6	3	4	3		42
<i>Macrogastra ventricosa</i>							31	1		32
<i>Merdigera obscura</i> (O.F. Müller 1774)	5		4	6	2		1	1	2	21
<i>Oxychilus cellarius</i> (O.F. Müller 1774)	3			2	6	2		1	1	15
<i>Phenacolimax major</i> (A. Férussac 1807)		1		1	1			2		5
<i>Platyla dupuyi</i>		2		2	1					5
<i>Pomatias elegans</i> (O.F. Müller 1774)	11		2		1	30	8	14	2	68
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud 1801)			3	4	4				4	15
<i>Pupilla muscorum</i> ssp <i>bigranata</i> (Linnaeus 1778)		6								6
<i>Pupilla triplicata</i> (Studer 1820)		7	2	24	5				20	58
<i>Pyramidula rupestris pusilla</i> (Vallot 1801)		234	2	215	30					481
<i>Pyramidula rupestris rupestris</i> (Draparnaud 1801)		12								12
<i>Trichia hispida</i>	4		8				20	9		41
<i>Trichia sericea</i> (Draparnaud 1801)	12	3		14	6	2		6		43
<i>Trichia striolata</i>				4	12			4		20
<i>Truncatellina callicratis</i> (Scacchi 1833)				8	2					10
<i>Truncatellina cylindrica</i> (A. Férussac 1807)		2		4	2				8	16
<i>Vallonia costata</i> (O.F. Müller 1774)		22		72	39				1	134
<i>Vertigo alpestris</i> Alder 1838				1	8					9
<i>Vertigo pusilla</i> (O.F. Müller 1774)		3		1						4
<i>Vertigo pygmaea</i> (Draparnaud 1801)		1		1	2					4
<i>Vitrea contracta</i> (Westerlund 1871)				2	3					5
<i>Vitrea crystallina</i> (O.F. Müller 1774)					12					12
<i>Vitrea subrimata</i> (Rheihardt 1871)			1							1
<i>Vitrina pellucida</i> (O.F. Müller 1774)					2					2
nombre d'individus échantillonnés	229	404	141	609	400	95	190	147	126	2341
nombre d'espèces échantillonnées So	14	17	23	33	34	16	15	21	13	50
nombre d'espèces estimé pour la communauté St	14	18	24	40	38	16	16	24	15	
d° d'exhaustivité estimé de l'échantillonnage (%)	100	94	96	83	89	99	94	88	90	

Tableau A1 - Distribution des nombres d'occurrence 'n_{ij}' de chacune des espèces 'i' dans chacune des neuf communautés 'j' échantillonnées au creux de la combe Lavaux. Les deux dernières lignes indiquent successivement pour chaque communauté : (i) le nombre S₀ d'espèces échantillonnées ; (ii) l'estimation du nombre total d'espèces S_t de la communauté correspondante, établi en utilisant les indications combinées fournies par la formule de CHAO généralisée S_t = S₀ + [f₁^x / (x! f_x)]^{(1/(x-1))} (Béguinot 2009 b) avec x = 2, 3, 4 ; enfin (iii) le degré estimé d'exhaustivité de l'échantillonnage : ratio S₀ / S_t (en %).

NB : *Pyramidula "rupestris rupestris"* est, en fait, *Pyramidula pusilla* f. *pseudo-rupestris*, forme à coquille un peu élevée évoquant *rupestris* stricto sensu mais restant incluse dans le domaine de variabilité de *pusilla*

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Abida secale</i> (Draparnaud 1801)	0,0	0,7	7,8	4,1	1,3	0,0	0,0	0,0	15,1
<i>Acanthinula aculeata</i>	0,0	0,0	0,0	0,3	0,5	0,0	0,0	0,0	3,2
<i>Aegopinella nitens</i> (Michaud 1831)	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	9,5	1,4	0,0
<i>Aegopinella nitidula</i> (Draparnaud 1805)	0,0	0,0	1,4	0,2	0,0	2,1	0,0	0,0	0,0
<i>Aegopinella pura</i> (Alder 1830)	0,0	0,0	1,4	0,2	1,0	2,1	0,0	0,0	0,0
<i>Azecea goodalli</i>	0,0	0,0	0,0	0,2	0,3	0,0	0,0	0,7	0,0
<i>Carychium tridentatum</i> (Risso 1826)	0,0	0,0	0,7	0,0	0,0	5,3	4,7	2,7	0,0
<i>Cecilioides acicula</i> (O.F. Müller 1774)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1	0,0	0,0	0,0
<i>Cepaea hortensis</i> (O.F. Müller 1774)	3,1	0,0	0,0	1,1	2,0	4,2	4,7	1,4	0,0
<i>Cepaea nemoralis</i> (Linnaeus 1758)	0,0	0,0	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Chondrina avenacea</i> (Bruguière 1792)	0,0	12,1	6,4	8,9	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Clausilia bidentata</i> (Ström 1765)	2,6	0,2	1,4	0,2	0,0	2,1	0,0	4,1	0,0
<i>Clausilia parvula</i> Férussac 1807	0,0	3,7	5,0	6,7	19,5	0,0	0,0	0,7	4,8
<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu 1803)	4,8	0,0	1,4	0,2	0,0	5,3	2,1	2,0	0,0
<i>Cochlostoma septemspirale</i> (Razoumowsky 1789)	49,8	2,7	45,4	4,6	14,5	13,7	29,5	34,7	44,4
<i>Discus rotundatus</i> (O.F. Müller 1774)	10,9	0,0	2,8	0,7	2,0	2,1	6,8	15,6	0,0
<i>Ena montana</i> (Draparnaud 1801)	0,9	0,0	0,7	0,0	0,0	3,2	0,5	4,8	0,0
<i>Euconulus fulvus</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	1,6
<i>Helicigona lapicida</i> (Linnaeus 1758)	6,1	0,0	3,5	1,5	5,0	13,7	2,6	2,0	0,0
<i>Helicodonta obvoluta</i> (O.F. Müller 1774)	2,6	0,0	0,7	0,0	0,0	6,3	3,7	2,0	0,0
<i>Helix pomatia</i> Linnaeus 1758	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	2,1	0,0	0,0
<i>Hygromia cinctella</i> (Draparnaud 1801)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,8
<i>Lauria cylindracea</i> (Da Costa 1778)	0,0	7,9	1,4	8,7	14,5	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Lauria sempronii</i> (Charpentier)	0,0	0,0	0,0	0,7	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Limacidae</i> sp.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Macrogastra plicatula</i> (Draparnaud 1801)	3,9	0,0	2,8	2,1	1,5	3,2	2,1	2,0	0,0
<i>Macrogastra ventricosa</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	16,3	0,7	0,0
<i>Merdigera obscura</i> (O.F. Müller 1774)	2,2	0,0	2,8	1,0	0,5	0,0	0,5	0,7	1,6
<i>Oxychilus cellarius</i> (O.F. Müller 1774)	1,3	0,0	0,0	0,3	1,5	2,1	0,0	0,7	0,8
<i>Phenacollimax major</i> (A. Férussac 1807)	0,0	0,2	0,0	0,2	0,3	0,0	0,0	1,4	0,0
<i>Platyla dupuyi</i>	0,0	0,5	0,0	0,3	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Pomatias elegans</i> (O.F. Müller 1774)	4,8	0,0	1,4	0,0	0,3	31,6	4,2	9,5	1,6
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud 1801)	0,0	0,0	2,1	0,7	1,0	0,0	0,0	0,0	3,2
<i>Pupilla muscorum</i> ssp <i>bigranata</i> (Linnaeus 1778)	0,0	1,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Pupilla triplicata</i> (Studer 1820)	0,0	1,7	1,4	3,9	1,3	0,0	0,0	0,0	15,9
<i>Pyramidula rupestris pusilla</i> (Vallot 1801)	0,0	57,9	1,4	35,3	7,5	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Pyramidula rupestris rupestris</i> (Draparnaud 1801)	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Trichia hispida</i>	1,7	0,0	5,7	0,0	0,0	0,0	10,5	6,1	0,0
<i>Trichia sericea</i> (Draparnaud 1801)	5,2	0,7	0,0	2,3	1,5	2,1	0,0	4,1	0,0
<i>Trichia striolata</i>	0,0	0,0	0,0	0,7	3,0	0,0	0,0	2,7	0,0
<i>Truncatellina callicratis</i> (Scacchi 1833)	0,0	0,0	0,0	1,3	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Truncatellina cylindrica</i> (A. Férussac 1807)	0,0	0,5	0,0	0,7	0,5	0,0	0,0	0,0	6,3
<i>Vallonia costata</i> (O.F. Müller 1774)	0,0	5,4	0,0	11,8	9,8	0,0	0,0	0,0	0,8
<i>Vertigo alpestris</i> Alder 1838	0,0	0,0	0,0	0,2	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Vertigo pusilla</i> (O.F. Müller 1774)	0,0	0,7	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Vertigo pygmaea</i> (Draparnaud 1801)	0,0	0,2	0,0	0,2	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Vitrea contracta</i> (Westerlund 1871)	0,0	0,0	0,0	0,3	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Vitrea crystallina</i> (O.F. Müller 1774)	0,0	0,0	0,0	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Vitrea subrimata</i> (Rheihardt 1871)	0,0	0,0	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Vitrina pellucida</i> (O.F. Müller 1774)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0

Tableau A2 - Distribution des abondances relatives ($a_{ij} (\%) = 100 (n_{ij} / n_j)$), pour chacune des espèces 'i' dans chacune des communautés 'j'.

NB : *Pyramidula "rupestris rupestris"* est, en fait, *Pyramidula pusilla* f. *pseudo-rupestris*, forme à coquille un peu élevée évoquant *rupestris* stricto sensu mais restant incluse dans le domaine de variabilité de *pusilla*

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Abida secale</i> (Draparnaud 1801)	0	3	8	6	2	0	0	0	13
<i>Acanthinula aculeata</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	7
<i>Aegopinella nitens</i> (Michaud 1831)	0	0	0	1	0	0	9	3	0
<i>Aegopinella nitidula</i> (Draparnaud 1805)	0	0	3	1	0	4	0	0	0
<i>Aegopinella pura</i> (Alder 1830)	0	0	3	1	2	4	0	0	0
<i>Azeqa goodalli</i>	0	0	0	1	1	0	0	2	0
<i>Carychium tridentatum</i> (Risso 1826)	0	0	2	0	0	7	7	5	0
<i>Cecilioides acicula</i> (O.F. Müller 1774)	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Cepaea hortensis</i> (O.F. Müller 1774)	6	0	0	3	3	6	7	3	0
<i>Cepaea nemoralis</i> (Linnaeus 1758)	0	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Chondrina avenacea</i> (Bruguière 1792)	0	13	7	8	3	0	0	0	0
<i>Clausilia bidentata</i> (Ström 1765)	6	1	3	1	0	4	0	6	0
<i>Clausilia parvula</i> Férussac 1807	0	8	6	7	9	0	0	2	8
<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu 1803)	8	0	3	1	0	7	4	4	0
<i>Cochlostoma septemspirale</i> (Razoumowsky 1789)	17	7	13	6	8	10	13	13	19
<i>Discus rotundatus</i> (O.F. Müller 1774)	11	0	5	2	3	4	8	10	0
<i>Ena montana</i> (Draparnaud 1801)	3	0	2	0	0	5	2	6	0
<i>Euconulus fulvus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	5
<i>Helicigona lapicida</i> (Linnaeus 1758)	9	0	5	3	5	10	5	4	0
<i>Helicodonta obvoluta</i> (O.F. Müller 1774)	6	0	2	0	0	7	6	4	0
<i>Helix pomatia</i> Linnaeus 1758	0	0	0	0	1	0	4	0	0
<i>Hygromia cinctella</i> (Draparnaud 1801)	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Lauria cylindracea</i> (Da Costa 1778)	0	11	3	8	8	0	0	0	0
<i>Lauria sempronii</i> (Charpentier)	0	0	0	2	2	0	0	0	0
<i>Limacidae sp.</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Macrogastra plicatula</i> (Draparnaud 1801)	7	0	5	4	3	5	4	4	0
<i>Macrogastra ventricosa</i>	0	0	0	0	0	0	11	2	0
<i>Merdigera obscura</i> (O.F. Müller 1774)	5	0	5	2	1	0	2	2	5
<i>Oxychilus cellarius</i> (O.F. Müller 1774)	4	0	0	1	3	4	0	2	3
<i>Phenacolimax major</i> (A. Férussac 1807)	0	1	0	1	1	0	0	3	0
<i>Platyla dupuyi</i>	0	2	0	1	1	0	0	0	0
<i>Pomatias elegans</i> (O.F. Müller 1774)	8	0	3	0	1	13	7	8	5
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud 1801)	0	0	4	2	2	0	0	0	7
<i>Pupilla muscorum ssp bigranata</i> (Linnaeus 1778)	0	5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pupilla triplicata</i> (Studer 1820)	0	5	3	6	2	0	0	0	14
<i>Pyramidula rupestris pusilla</i> (Vallot 1801)	0	20	3	13	7	0	0	0	0
<i>Pyramidula rupestris rupestris</i> (Draparnaud 1801)	0	7	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trichia hispida</i>	4	0	7	0	0	0	10	7	0
<i>Trichia sericea</i> (Draparnaud 1801)	8	3	0	4	3	4	0	6	0
<i>Trichia striolata</i>	0	0	0	2	4	0	0	5	0
<i>Truncatellina callicratis</i> (Scacchi 1833)	0	0	0	3	1	0	0	0	0
<i>Truncatellina cylindrica</i> (A. Férussac 1807)	0	2	0	2	1	0	0	0	10
<i>Vallonia costata</i> (O.F. Müller 1774)	0	9	0	9	7	0	0	0	3
<i>Vertigo alpestris</i> Alder 1838	0	0	0	1	3	0	0	0	0
<i>Vertigo pusilla</i> (O.F. Müller 1774)	0	3	0	1	0	0	0	0	0
<i>Vertigo pygmaea</i> (Draparnaud 1801)	0	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Vitrea contracta</i> (Westerlund 1871)	0	0	0	1	2	0	0	0	0
<i>Vitrea crystallina</i> (O.F. Müller 1774)	0	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>Vitrea subrimata</i> (Rheihardt 1871)	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Vitrina pellucida</i> (O.F. Müller 1774)	0	0	0	0	1	0	0	0	0

Tableau A3 - Niveaux de compétitivité relative des espèces "ICN %" dans chacune des 9 communautés échantillonnées au creux de la combe Lavaux.
 $ICN \% = 100 \times ICN / \Sigma (ICN)$,
où Σ représente la sommation sur l'ensemble des espèces de la communauté considérée

Annexe 2

Le logarithme de l'abondance relative comme expression appropriée pour un Indice Contextuel de Compétitivité Numérique "ICN" d'une espèce au sein d'une communauté

Les différentes espèces participant à une même communauté y sont ordinairement représentées avec des niveaux d'abondance différents. De manière très schématique, on peut considérer que l'abondance relative d'une espèce est d'autant plus élevée

- qu'elle est plus "compétitive" (par rapport aux autres espèces co-présentes) dans les conditions écologiques du site considéré,

- qu'elle a plus précocement colonisé le site considéré.

Définissant la "compétitivité" c d'une espèce comme la contribution moyenne de chacun de ses représentants à l'accroissement global $\partial a\%$ de l'abondance $a\%$ de l'espèce pendant un laps de temps à venir ∂t donné, il vient donc:

$$\partial a\% = (c(t) \cdot \partial t) \cdot a\% \quad (1)$$

où $c(t)$ est la compétitivité au temps t .

Cette formulation exprime simplement que l'accroissement total d'abondance $\partial a\%$ résulte du *produit* de la contribution $c(t) \cdot \partial t$ de chaque individu par la quantité $a\%$ de ceux-ci dans la communauté. Il

vient encore :

$$\partial a\% / a\% = c(t) \cdot \partial t \quad (1 \text{ bis})$$

Intégrant sur le temps t l'équation différentielle précédente, il vient pour l'abondance relative au temps t :

$$\ln(a\%) = \int c(t) \cdot \partial t \quad (2)$$

l'intégration étant étendue à la durée depuis la date t_0 d'introduction de l'espèce considérée dans la communauté considérée (introduction qu'on supposera, pour simplifier, être mono-individuelle au départ). Négligeant (*), dans cette approche très schématique et à visée purement didactique, la variation de $c(t)$ au fil du temps, de même que l'apport colonisateur ultérieur par rapport à celui lié au propre développement de l'espèce dans la communauté, il vient alors par intégration de (2):

$$\ln(a\%) = c \cdot (t - t_0) \quad (3)$$

t_0 étant la date d'introduction du premier individu de l'espèce considérée sur le site et c la valeur supposée constante de la compétitivité de l'espèce.

Cette formulation très simplifiée (au delà de ce qui serait admissible pour d'autres utilisations que la schématisation pédagogique présente) n'a ici pour *seule vocation* que de dégager, mettre en évidence et articuler les axes forts gouvernant l'abondance relative de chaque espèce au sein d'une même communauté.

A cet égard, cette formulation montre :

* que les facteurs de compétitivité "*ancienneté d'introduction*" [= $(t - t_0)$] et "*performance*" [$c(t)$, ici c pour simplifier] d'une espèce donnée s'articulent de manière *multiplicative*. On peut dès lors légitimement définir, de manière appropriée, un "Indice Contextuel de Compétitivité Numérique" (ICN) comme étant proportionné (et, par exemple, librement identifié) au produit des deux facteurs précédents, soit :

$$\text{ICN} \approx c \cdot (t - t_0) \quad (4)$$

* que, d'autre part, leurs influences combinées jouent directement non pas sur l'abondance relative mais bien sur son *logarithme* (puisque, conformément à l'équation (3), $c \cdot (t - t_0)$ s'identifie à $\ln(a\%)$).

Dès lors, il apparaît que l'abondance relative n'a pas seulement valeur descriptive (au sens de la "physionomie" de composition de la communauté) mais, sous sa forme *log-transformée* $\ln(a\%)$, est également de nature à renvoyer aux facteurs causaux rassemblés dans l'ICN (équation (3)).

Ainsi, il résulte des équations (3) et (4) que l'Indice Contextuel de Compétitivité Numérique qui, de manière schématique, gouverne l'abondance relative des espèces dans une communauté, est proportionné et peut donc être identifié au logarithme de l'abondance. Choissant conventionnellement la base 10 de logarithme et une valeur d'ICN nulle pour $a\% = 0$, on définira en pratique l'ICN par :

$$\text{ICN} = \log(a\% + 1) \quad (5)$$

Cet intérêt porté à la transformée logarithmique de l'abondance relative rejoint du reste, on l'a vu l'*intuition* commune, s'agissant d'une appréciation parlante et signifiante à l'esprit de l'abondance relative des espèces au sein d'une même communauté.

(*) la prise en compte des facteurs ici négligés [qu'il s'agisse (i) de la variation de $c(t)$ avec t , (ii) de l'existence d'un apport colonisateur extérieur se prolongeant de manière plus ou moins continu (ce qui pourrait d'ailleurs être intégré comme une altération de $c(t)$), enfin (iii) de la possibilité que la colonisation initiale soit pluri-individuelle (ce qui pourrait d'ailleurs s'intégrer par un correctif antérieurisant t_0)] ne changerait rien d'essentiel au raisonnement et, en particulier n'affecterait pas l'adéquation du choix du *logarithme de l'abondance* comme ICN approprié.

Bibliographie

- BAUR B., FRÖBERG L. & MÜLLER S.W. 2007 - Effect of rock climbing on the calcicolous lichen community of limestone cliffs in the northern Swiss Jura Mountains. *Nova Hedwigia* **85** (3-4) : 429-444.
- BÉGUINOT J. 1989 - Sur un critère d'invariance conditionnant la représentativité des indices d'association binaires. *Naturalia monspeliensia*, sér. Bot., **54** : 93-105.
- BÉGUINOT J. 1995 - Nouvelle formulation pour les profils écologiques : "le profil bi-invariant". *Ecologie*, **26** (1) : 41-44.
- BÉGUINOT J. 2009a - Propositions méthodologiques pour l'analyse socio-écologique des communautés d'espèces - application aux peuplements malacologiques forestiers en Chatillonnais - Plateau de Langres. *Mémoires de la Société d'Histoire Naturelle du Creusot* **5** : 15-42.
- BÉGUINOT J. 2009b - Non parametric estimation of the Species Richness : an adaptation of the genuine "Chao 1" formulation when the number of doubletons is zero or very low. *Mémoires de la Société d'Histoire Naturelle du Creusot* **5** : 8-14.
- BÉGUINOT J. 2010 - Un premier aperçu de la faune malacologique (escargots terrestres non aquatiques) dans le sud du département de la Haute-Marne. *Bulletin de la Société de Sciences Naturelles et d'Archéologie de la Haute-Marne*. **9** (nouv. série) : 48-59.
- CHAO A., 1984 - Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* **11** : 265-270.
- CODDINGTON J.A., YOUNG L.H. & COYLE F.A., 1996 - Estimating spider species richness in a southern Appalachian cove hardwood forest. *The Journal of Arachnology* **24** : 111-128.
- DAGET J. 1979 - *Les Modèles mathématiques en Ecologie*. Masson, Paris.
- MAY R.M. 1975 - Patterns of Species Abundances and Diversity. in CODY M.L. & DIAMOND J.M. editors : *Ecology and Evolution of Communities*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts : 81-120.
- McMILLAN M.A., NEKOLA J.C. & LARSON D.W. 2003 - Effects of rock climbing on the land snail community of the Niagara Escarpment in Southern Ontario, Canada. *Conservation Biology* **17** (2) : 616-621.
- MORGAN K. 2003 - Rock climbing cuts mollusk diversity. *Science News*.
- PUISSÉGUR J.-J. 1976 - Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne. Thèse. *Mémoires Géologiques de l'Université de Dijon*, Doin éditeurs.
- STEVENS M.H.H., PETCHEY O.L. & SMOUSE P.E. 2003 - Stochastic relations between species richness and the variability of species composition. *Oikos* **103** : 479-488.