ISSN 0291 8390

Société d'Histoire Naturelle

ET DES

Amis du Muséum d'Autun

n° 204/ 2013

Publié en avril 2013

5 €

Bulletin

de la

Société d'Histoire Naturelle

et des

Amis du Muséum d'Autun

Fondée le 1er avril 1886 – Reconnue d'utilité publique le 15 mai 1895

ADHÉSION A LA SOCIÉTÉ

Membres titulaires, par an..... 7 €

Les membres de la Société sont exonérés du droit d'entrée au Muséum d'Histoire Naturelle d'Autun sur présentation de leur carte.

Le règlement des cotisations est à effectuer soit par chèque adressé au trésorier, soit par virement postal à notre **CCP Dijon – 4073 34 T.**

Site internet

www.shna-autun.net

ADRESSES

Siège : 15, rue St-Antoine, 71400 AUTUN – France
et : Maison du Parc – SHNA
58230 SAINT-BRISSON
Tél 03 86 78 79 38 · Fax 03 86 78 74 22

Président :
M. G. GAND – 27, rue des Bruyères
71210 Torcy
Tél. 09 79 25 91 93
georgesb.gand@orange.fr

Trésorier :
M. R. PILLON – les Ruets
71400 –St-Forgeot.
Tél. 03 85 52 34 07
rnpillon@sfr.fr

Vice-Présidents :
Mme M. BLIGNY
20, Faubourg d'Arroux
71400 – Autun.

M. D. BEAUDOIN
1, rue du Lavoir
21340 – Aubigny-la-Ronce
beaudoin-david@orange.fr

Secrétaire Général :
M. J.-P. PASSAQUI
15, rue St Antoine – Autun

Tarifs :

Adhésion à la SHNA.....**7** €

Abonnement à Bourgogne Nature pour 2 n^{os} annuels : adhérents ..... **18** €

Les membres *à la fois adhérents à la SHNA et abonnés à la Revue Scientifique Bourgogne Nature*, reçoivent le présent bulletin.

Nous remercions les nombreux sociétaires qui sont à jour de leur cotisation 2013. **Merci aux retardataires de penser à faire le nécessaire...** (à adresser au Trésorier, R. Pillon).

Votre étiquette d'envoi porte l'année de votre dernière cotisation

NOTE AUX AUTEURS

a) Les articles paraissent sous la responsabilité des auteurs.

b) Pour les articles originaux, les auteurs voudront bien :

fournir un fichier informatique et l'accompagner d'un tirage sur papier. Prendre contact avec R. Pillon (rnpillon@sfr.fr), surtout avant des travaux complexes).

SOMMAIRE

Agenda..... page 2

Assemblée générale..... page 3

Notes et études scientifiques :

Suggestions méthodologiques pour l'analyse socio-écologique des communautés d'espèces

application démonstrative aux inventaires malacologiques (Mollusques Gastéropodes continentaux)

par J. Béguinot ..... page 5

Données géologiques nouvelles sur la partie occidentale du Bassin permien de Lodève (Hérault, France) – 2re partie

New data about the Lodève Permian West part (Hérault, France). 2^{d} part

par J. Garric ..... page 29

COMMUNIQUÉ

Faute de place, la Société des Sciences Naturelles et Mycologiques de Chalon-sur-Saône, cède une collection d'**anciens bulletins de la SHNA et de la Société Eduenne :**

– SHNA : 1888 à 1911, 1914, 1924, 1926, 1930. (Soit la collection complète sauf les n° XXIV – XXV – XXIX 2 et 4 – XXX)

– Mémoires de la Société Eduenne (Nouvelle série) : de 1876 à 1885, de 1887 à 1889 et 1896 n° 18 à 31.

– 1874 : Recherches Historiques sur les Médecins et la Médecine.

Faire offre au Président Claude Prost – 3, chemin des Chartys – 71100 LA CHARMÉE
prost.cl@wanadoo.fr – 06 28 60 18 14

Publié en : avril 2013
Dépôt légal : mai 2013

Directeur de la publication
R. PILLON

Composition – Maquette : SHNA
Imprimerie PELUX
Rue du Vieux-Collège – 71400 AUTUN

AGENDA

Mars-Mai 2013 – Fréquence Grenouille

Comme tous les ans, plusieurs soirées d'animations sur les amphibiens seront proposées en Bourgogne. Gratuit, ouvert à tous. Pour plus de précisions rendez-vous sur le site internet de la SHNA ou sur le portail www.bourgogne-nature.fr.

Pour plus de renseignements : Nicolas VARANGUIN – Société d'Histoire Naturelle d'Autun – Maison du Parc – 58230 SAINT-BRISSON au 03 86 78 79 44 – Mail : shna.nicolas@orange.fr

Mercredi 8 Mai 2013 – Journée de découverte et de prospection Busard cendré, à 9 h 00 devant la mairie de Pougny (58)

La fédération régionale d'Étude et Protection des Oiseaux en Bourgogne (EPOB) met en place depuis plus de 5 ans un programme de suivi et de protection du Busard cendré, espèce menacée par la destruction des nids lors des moissons en milieux agricole, mais aussi par la régression des milieux naturels pour sa reproduction. En 2013, la Société d'histoire naturelle d'Autun (SHNA) assure au sein du programme de l'EPOB ce suivi sur le département de la Nièvre. Nous avons donc besoin de volontaires pour repérer les secteurs occupés par l'espèce et nous aider à protéger les nids. Une sortie d'observation de l'espèce à la période des parades est prévue dans cette optique. Elle sera l'occasion de faire découvrir les busards et de localiser les couples. Cette sortie est ouverte à tous donc venez nombreux !

Pour plus de renseignements et réservation : Cécile DÉTROIT – Société d'Histoire Naturelle d'Autun – Maison du Parc – 58230 SAINT-BRISSON au 03 86 78 79 87 – Mail : shna.cecile@orange.fr

15 mai, 5 juin, 3 juillet et 18 septembre 2013 – Botanique à Autun.

Sortie botanique dans les rues d'Autun à partir de 10 h puis détermination dans la salle pédagogique du muséum jusqu'à 16 h.

Inscription souhaitée. Nombre de places limité. Repas tiré du sac.

Renseignements : David Beaudoin, muséum d'Autun – beaudoin-david@orange.fr.

17 Mai 2013 – les Oiseaux du Morvan, Saint-Honoré-les-bains (58)

Diaporama de présentation des oiseaux du Morvan suivi d'une sortie d'observation autour des thermes. Rendez-vous à 15 h 00 aux thermes de Saint-Honoré-les-bains.

Pour plus de renseignements et réservation : Christian ALUZE – Société d'Histoire Naturelle d'Autun – Mail : christian.aluze@orange.fr

25 mai 2013 – Sortie multithématique à Biche dans le Bazois (58)

Journée de prospection faune/flore (odonates, papillons, oiseaux…). Rendez-vous à 9H00 devant l'Église de Biche. Durée prévue : de 9 h 00 à 18 h 00.

Pour plus de renseignements et réservation : Sylvain BELLENFANT, Alexandre RUFFONI et Cécile DÉTROIT – Société d'Histoire Naturelle d'Autun – Maison du Parc – 58230 SAINT-BRISSON au 03 86 78 79 87 – Mails : shna.sylvain@orange.fr, shna.ruffoni@orange.fr ou shna.cecile@orange.fr

Juin 2013 – Prospections Bécasse des bois, Morvan

2 soirées de prospections croule seront organisées dans les secteurs du Morvan où elle est peu recensée habituellement. Dates et lieux précis de rendez-vous à définir.

Pour plus de renseignements et réservation : Damien LERAT – Société d'Histoire Naturelle d'Autun – Maison du Parc – 58230 SAINT-BRISSON au 03 86 78 79 44 – Mail : shna.damien@orange.fr.

Samedi 1er juin 2013 – Sortie botanique entre calcaire et granite RdV à 14 h 30 devant l'église de Pouques-Lormes (58)

Découverte de la flore des friches, bois et bords de chemin. Sortie organisée avec l'association de la Coopérative des savoirs.

Pour plus de renseignements et réservation : Sylvain BELLENFANT – Société d'Histoire Naturelle d'Autun – Maison du Parc – 58230 SAINT-BRISSON au 03 86 78 79 87 – Mail : shna.sylvain@orange.fr.

5 juin – Botanique à Autun cf. 15 mai

ASSEMBLÉE GÉNÉRALE Vendredi 7 juin 18 heures

Cher(e)s Sociétaires,

Vous êtes conviés à l'Assemblée Générale de notre Association le vendredi 7 juin 2013 à 18 heures au Muséum d'Histoire Naturelle Jacques de la Comble, 14 rue St-Antoine à Autun.

De manière classique, seront successivement envisagés :

– le rapport moral et d'activités par le Président ;
– la présentation des Comptes 2012 par le Contrôleur de Gestion et les affectations diverses ;
– le rapport du commissaire aux comptes.

En raison de la publication des nouveaux statuts et du règlement intérieur de notre association, validés par le Ministre de l'Intérieur, l'élection d'un nouveau Conseil d'Administration aura lieu à la suite (cf. "Mot du Président" paru dans notre dernier bulletin n° 203 p. 7). Les Sociétaires voulant faire partie de ce conseil sont priés de le faire savoir au Président. Les Administrateurs actuels sont rééligibles.

Candidats et votants doivent être à jour de leur cotisation 2013 (voir l'étiquette d'envoi)

Un pouvoir et une formule de candidature sont joints au présent bulletin de tous les membres de la SHNA

Vendredi 21 au dimanche 23 juin 2013 – Week-end prospections Pie-grièche à tête rousse, sud Morvan (58)

Dans le cadre du Plan régional d'actions Pies-grièches, 3 journées organisées par l'EPOB seront consacrées à la recherche de la Pie-grièche à tête rousse dans le sud Morvan du vendredi au dimanche. Hébergement en gîte proposé à Larochemillay (58). Possibilité de participer à une, deux, ou trois journées au choix.

Renseignements et réservation : Cécile DÉTROIT – Société d'histoire naturelle d'Autun – 58230 Saint-Brisson – Tél. 03 86 78 79 87 – shna.cecile@orange.fr

Eté 2013 – Animation sur la Cistude d'Europe, Saône-et-Loire

3 juillet – Botanique à Autun cf. 15 mai

Animation découverte de la Cistude d'Europe. Dates et lieux précis à définir.

Pour plus de renseignements et réservation : Damien LERAT – Société d'Histoire Naturelle d'Autun – Maison du Parc – 58230 SAINT-BRISSON au 03 86 78 79 44 – Mail : shna.damien@orange.fr

Août 2013 – 17e Nuit de la Chauve-souris

Conférence organisée et animée par la Société d'Histoire Naturelle d'Autun et le Groupe Chiroptères Bourgogne. Lieux et dates restant à définir. Gratuit, ouvert à tous. Pour plus de précisions rendez-vous sur le site internet de la SHNA ou sur le portail www.bourgogne-nature.fr

Renseignements : Ludovic JOUVE – Société d'histoire naturelle d'Autun – 58230 Saint-Brisson – Tél. 03 86 78 79 38 – shna.ludovic@orange.fr

Samedi 19 août au dimanche 1er septembre inclus – Campagne de fouilles paléontologiques de Muse

Situé sur la commune de Dracy-Saint-Loup le site de Muse est la référence du stratotype de l'Autunien. Il fut acheté par la SHNA il y a plus de 30 ans, aux fins de protection, grâce à une souscription . Ce sera en 2013 la 4e campagne de fouilles.

Renseignements : Georges GAND (directeur des fouilles) – georgesb.gand@orange.fr – 09 79 25 91 93

18 septembre – Botanique à Autun cf. 15 mai

Samedi 5 et dimanche 6 octobre 2013 – Exposition mycologique dans le cadre de la Fête de l'automne à la Maison du Parc à St-Brisson.

Découvrez le monde fascinant des champignons avec 2 à 400 espèces de la région « fraîchement cueillies » et présentées lors de la Fête de l'Automne à la Maison du Parc – 58230 Saint-Brisson. Si vous avez un doute sur une espèce, une question à poser, apportez vos spécimens, des experts identifieront l'espèce pour vous et répondront à toutes vos interrogations. Contact : rnpillon@sfr.fr.

Mercredi 16 octobre 2013 – Conférence sur les écrevisses, Talant (21)

Conférence organisée par la LPO Côte-d'Or dans ses locaux. Gratuit, ouvert à tous.

Renseignements : Damien LERAT – Société d'histoire naturelle d'Autun – 58230 Saint-Brisson – Tél. 03 86 78 79 44 – shna.damien@orange.fr

Octobre 2013 – Jour de la Nuit

Plusieurs animations seront organisées en Bourgogne sur les différents aspects du monde de la nuit. Lieux et dates restent à définir. Gratuit, ouvert à tous. Pour plus de précisions rendez-vous sur le portail www.bourgogne-nature.fr

Samedi 12 octobre 2013 – Sortie mycologique dans l'Autunois

Reconnaissance des genres et des espèces rencontrées, comestiblité, curiosités..., en fonction de nos découvertes, sans objectif alimentaire ! Ouvert à tous (enfants accompagnés).

Rendez-vous à 10 h 00 devant le cimetière de Monthelon. GPS 4°13'58"E-46°57'58"N, (route de Monthelon à Autun). Repas tiré du sac. Bois des Crots et de Chantal, bois des Essarons/Garennes (route de Mesvres) et/ou Brisecou.

Renseignements : Robert PILLON 03 85 52 34 07 – rnpillon@sfr.fr

Samedi 19 au lundi 21 octobre 2013 – Exposition mycologique d'Autun – Salle Colonel Lévêque (Hôtel de Ville).

Suivant les conditions météorologiques au moins 300 espèces récoltées uniquement dans la proche région seront présentées. Les mycologues seront à votre disposition pour identifier vos récoltes incertaines. Vous pouvez aussi participer en apportant vos récoltes à partir du vendredi soir. Contact : rnpillon@sfr.fr.

15 et 16 Novembre 2013 – Les 10e rencontres Bourgogne-Nature

Cette année, les rencontres scientifiques Bourgogne-Nature se tiendront à la Grande Orangerie du Muséum-Jardin des sciences de l'Arquebuse à Dijon. Cette dixième édition est aussi l'occasion de fêter les 100 ans de la Société des sciences naturelles de Bourgogne ! Au programme : « Cent ans de remue-ménage dans la Nature : l'évolution des milieux, des connaissances, des mentalités et le rôle des sociétés naturalistes ». Il s'agit de deux journées scientifiques mêlant conférences, tables rondes et temps d'échanges autour de divers posters et stands.

Consultez le pré-programme des rencontres sur www.bourgogne-nature.fr
Renseignements : contact@bourgogne-nature.fr ou au 03 86 76 07 36.

N'hésitez pas à nous contacter pour les sorties de terrain naturalistes et participer aux différents inventaires menés par la SHNA (chauves-souris, loutre, amphibiens, oiseaux, écrevisses, insectes…) au 03 86 78 79 72, aussi bien en hiver qu'en été !

Pour retrouver les manifestations de la SHNA et celles de nos partenaires en Bourgogne, rendez-vous sur www.bourgogne.nature.fr. et www.shna-autun.net

 Bull. soc. hist. nat. Autun – 2013 – pp. 5-28

SUGGESTIONS MÉTHODOLOGIQUES POUR L'ANALYSE SOCIO-ÉCOLOGIQUE DES COMMUNAUTÉS D'ESPÈCES

APPLICATION DÉMONSTRATIVE AUX INVENTAIRES MALACOLOGIQUES (MOLLUSQUES GASTÉROPODES CONTINENTAUX)

Jean BÉGUINOT *

Résumé : au-delà du simple listage des observations de présence-absence des espèces, les inventaires de biodiversité régionale offrent, en outre, une matière brute susceptible de servir de base à une analyse beaucoup plus riche d'enseignements, en termes socio-écologiques.

Cette possibilité d'exploitation analytique des données de terrain suppose toutefois que les inventaires incluent la liste des abondances de chacune des espèces participantes au sein de chaque communauté d'espèces inventoriée.

Des outils statistiques d'usage simple, y compris au niveau des amateurs (souvent devenus les opérateurs d'inventaires les plus fréquents), permettent d'extraire, à partir des simples données d'abondance, une masse considérable d'informations susceptibles d'enrichir significativement l'appréhension des facteurs sociologiques et écologiques impliqués au sein des communautés d'espèces inventoriées.

Parmi les éléments éclairants qui peuvent être dévoilés à partir de traitements des données d'abondance des espèces dans leurs communautés, citons notamment :

➢ analyse descriptive approfondie des communautés :

- degré d'exhaustivité de l'échantillonnage : proportion de la richesse spécifique totale de la communauté effectivement échantillonnée ;
- mise en évidence de la structure fonctionnelle de la communauté, visant à mettre en évidence la hiérarchisation des niveaux de compétitivités relatives de chacune des espèces en présence.

➢ synthèse descriptive d'un recensement au niveau régional :

- hiérarchisation des performances relatives de chacune des espèces, en termes à la fois de leur abondance moyenne (au sein des communautés échantillonnées où elles figurent) et de fréquence d'occurrence (parmi l'ensemble des communautés échantillonnées) ;
- estimation de la part de la richesse spécifique régionale susceptible d'être attribuée à l'hétérogénéité écologique de la région (i.e., écart entre la richesse spécifique régionale effectivement constatée et ce à quoi elle se réduirait si toute la région était écologiquement homogène).

➢ analyse écologique plus approfondie à partir d'un ensemble de communautés :

- analyse des affinités réciproques espèces – sites échantillonnés, validation statistique puis essai de discrimination entre affinités « effectives » d'origine véritablement écologique et affinités « apparentes », liées aux aléas de l'historique de colonisation des sites, entre autres effets de contagion.

Ces procédures sont applicables à toutes les catégories taxonomiques, tant végétales qu'animales, pour lesquelles la notion de communauté plurispécifique fait sens. Leur mise en oeuvre est illustrée par quelques exemples pratiques appliqués à un inventaire de la faune malacologique (communautés d'Escargots terrestres non aquatiques) en cours de réalisation en

* Société d'Histoire Naturelle du Creusot.
12 rue des Pyrénées F 71200 – Le Creusot

Publié en avril 2013

Chatillonais – Plateau de Langres et dans la Combe Lavaux. Insistons encore sur, à la fois, l'utilité et sur l'accessibilité au naturaliste amateur de ces méthodes et outils de traitement statistique et d'analyse socio-écologique des données d'abondance au sein des communautés d'espèces.

Mots-clés : méthode, analyse, abondance, compétitivité, écologie, sociologie, espèces, communautés, analyse des correspondances, richesse spécifique, diversité, malacologie, escargots.

1 – INTRODUCTION

Les inventaires régionaux en général (et ceux concernant la faune malacologique continentale en particulier) se limitent le plus souvent au simple listage des espèces rencontrées sur chaque site d'échantillonnage (voire même, parfois, laissant de côté les espèces « trop » communes et ne notant seulement que les espèces plus ou moins rares).

La prise en considération, sans exclusive, de l'ensemble des espèces rencontrées et le décompte supplémentaire des *abondances relatives des espèces* au sein de chacune des communautés échantillonnées représentent évidemment un travail supplémentaire. Mais qui se justifie largement par les *précieuses indications* qui pourront être déduites, en réponse à toute une série de questions relatives :

(i) au degré d'exhaustivité et donc de représentativité des échantillonnages de communautés,

(ii) à la structuration descriptive et fonctionnelle des communautés considérées individuellement ou comparativement,

(iii) aux affinités socio-écologiques propres à chacune des espèces participantes, telles qu'elles se déduisent de l'inventaire régional, ainsi qu'à la part prise par les aléas de colonisation des sites échantillonnés,

(iv) à la contribution de l'hétérogénéité écologique régionale à la richesse spécifique globale de la région.

On présente et développe ci-après une série de *méthodes simples de traitement quantitatif des abondances relatives des espèces au sein des communautés* visant à répondre respectivement à chacune des thématiques ci-dessus évoquées.

Sur un plan théorique d'abord, on argumentera le bien fondé du choix d'une expression *logarithmique* des abondances relatives des espèces, dès lors qu'il s'agit de mettre en évidence les niveaux de compétitivité relative des espèces au sein d'une même communauté (choix logarithmique au demeurant déjà classiquement utilisé dans les "distribution d'abondance spécifiques" (SAD : *Specific Abundance Distribution*).

On montrera ensuite comment l'utilisation des abondances relatives (exprimées, selon le cas, soit directement en l'état, soit *log-transformées* comme mentionné ci-dessus) permet de traiter efficacement une série de questions associées à l'établissement des inventaires, en particulier :

*** l'analyse descriptive plus approfondie d'une communauté :**

– appréciation du degré de "représentativité" de l'échantillonnage d'une communauté en termes du niveau d'*exhaustivité* de la liste des espèces établie sur le terrain et, par là même, du degré de *représentativité* des valeurs d'abondances relatives des espèces échantillonnées au sein de la communauté ;

– analyse de la structuration fonctionnelle de la communauté, dégageant la hiérarchisation des niveaux compétitivités relatives de chacune des différentes espèces en présence (selon une approche dérivée et enrichie des classiques "distributions d'abondance spécifiques" ["SAD"]).

*** synthèse descriptive d'un recensement au niveau régional :**

– analyse hiérarchique des performances relatives de chacune des espèces, en termes à la fois de leur abondance moyenne (au sein des communautés de la région où elles figurent) et de leur fréquence d'occurrence (parmi l'ensemble des communautés de la région) ;

– estimation de la part de la richesse spécifique régionale susceptible d'être attribuée à l'hétérogénéité écologique de la région (i.e., écart entre la richesse spécifique régionale effectivement constatée et ce à quoi elle se réduirait si toute la région était écologiquement homogène).

*** analyse écologique plus approfondie, à partir d'un ensemble de communautés :**

– *analyse des affinités réciproques espèces – sites échantillonnés, validation statistique puis essai de discrimination entre affinités « effectives » d'origine véritablement écologique et affinités « apparentes » et en fait fictives, liées aux aléas de l'historique de colonisation des sites, entre autres, les effets de contagion.*

Les méthodes appropriées à ces différents objectifs seront successivement présentées sous un angle pratique, en les illustrant d'emblée par leur application à un ensemble régional de communautés malacologiques (communautés d'Escargots en milieux forestiers, en Chatillonnais – Plateau de Langres et à la Combe Lavaux près Gevrey-Chambertin). Mais il est entendu que ces méthodes sont d'application pratique plus générale, s'étendant à toutes les catégories taxonomiques, tant végétales qu'animales, pour lesquelles la notion de *communauté plurispécifique* fait sens.

2 – NOTE PRÉLIMINAIRE :

la liste des abondances relatives des espèces considérée comme outil d'analyse des facteurs gouvernant la composition spécifique d'une communauté :

choisir opportunément entre expressions directe ou bien logarithmique de l'abondance

L'abondance relative d'une espèce 'i' dans une communauté 'j' (nombre n_{ij} d'individus de cette espèce rapporté à l'effectif total n_j échantillonné au sein de cette communauté – peut être considéré *directement, en valeur brute*, ou bien par le biais de son *logarithme* (abondance *log-transformée*).

Chacune de ces deux expressions de l'abondance a *son intérêt propre*, qu'il convient de garder à l'esprit, afin d'exploiter l'une ou l'autre de ces deux expressions de manière appropriée, comme il sera précisé ci-après.

La composition particulière d'une communauté (liste des abondances relatives des espèces participantes) dépend schématiquement de deux types de causes : les *conditions écologiques* du site d'une part et les *facteurs historiques* ayant présidé à l'établissement de la communauté sur ce site d'autre part (dont notamment l'histoire des apports exogènes d'espèces colonisatrices sur le site de la communauté). À ces deux types de causes "mécaniques" régissant la composition spécifique vient s'adjoindre une modulation supplémentaire, de nature *purement statistique* et concernant non plus la composition de la communauté elle même, mais celle de *l'échantillon* qui en est extrait : l'*aléa stochastique d'échantillonnage* (d'autant plus marqué, bien sûr, que l'effectif échantillonné est plus faible).

La prise en compte de ces deux grands ordres de causes ("*stochastique*" et "*mécaniques*") régissant conjointement la composition en espèces de l'échantillon, requiert de considérer, respectivement, *soit l'une soit l'autre* des deux expressions ci-dessus mentionnées pour l'abondance spécifique :

➢ pour l'aspect *stochastique* résultant de l'aléa statistique de tirage lors de l'échantillonnage (et conditionnant donc le degré de représentativité de celui-ci), on se doit de considérer les dénombrements eux-mêmes et, par conséquent, *directement*, les abondances *brutes*, telles qu'observées. Ce sera le cas, par exemple :

  – lorsqu'il y a lieu d'estimer le degré d'exhaustivité de l'échantillonnage d'une communauté (ratio du nombre d'espèces échantillonnées au nombre total – inconnu mais qui peut s'estimer – des espèces de la communauté) ;

  – ou encore, lorsque l'on cherche à tester la signification statistique des écarts d'abondances observés entre espèces, soit au sein d'une même communauté, soit entre plusieurs communautés distinctes ;

➢ pour les aspects "*mécaniques*" (écologiques et historiques), il y aura intérêt, au contraire, à préférer l'expression *log-transformée* de l'abondance, choix qui, au demeurant, ne heurte pas l'intuition et que confirme un modèle "didactique" brièvement développé ci-après et plus en détail en Annexe 1.

Cas où l'expression log-transformée de l'abondance se révèle plus pertinente ; définition associée d'un "Indice de Compétitivité" spécifique ("ICN")

Sur une base simplement intuitive, on se convainc assez facilement que les abondances d'espèces se comparent entre elles de façon plus appropriée en terme *de ratio* plutôt qu'en terme d'écart. Ainsi, de deux espèces d'abondances respectives 5 % et 15 %, on dira plus volontiers, et même spontanément, que la seconde est trois fois plus abondante que la première plutôt que de signaler que l'écart d'abondance entre elles est de 10 %. Ce faisant, on reconnaît implicitement cette évidence intuitive, à savoir qu'il y a "plus de différence" entre les abondances 5 % et 15 % qu'entre les abondances 55 % et 65 %. Et ce, précisément parce que le ratio entre les deux premières est bien supérieur au ratio entre les deux suivantes, lors même que les écarts en valeurs absolues restent les mêmes.

Ceci revient à dire, et invite donc à reconnaître, que c'est le *logarithme de l'abondance*, bien plutôt que l'abondance directe elle-même, qui est significative. Raison, bien sûr, pour laquelle les échelles empiriques d'abondance, telles que couramment utilisées en Phytosociologie par exemple, présentent volontiers des écarts dont l'amplitude va graduellement croissante à mesure que croît le niveau d'abondance (GUINOCHET 1973). Plus profondément, et dans un autre domaine, la tendance, plus ou moins nette, mais en tous cas tout à fait générale, des abondances rangées par valeurs décroissantes, à s'ordonnancer de manière *exponentiellement* décroissante – donc *linéairement* décroissante pour l'expression *log-transformée* – incite également à reconnaître la valeur plus significative du logarithme de l'abondance spécifique (MAY 1975).

Enfin, et surtout, on peut montrer (voir Annexe 1) que c'est encore sous la forme *log-transformée* que l'abondance relative d'une espèce *rend le mieux compte* du degré de compétitivité relative de cette espèce, au sein de la communauté dans laquelle elle subsiste. Compétitivité étant compris ici au *sens le plus large qui soit*, incluant non seulement sa performance relative "*actuelle*" face aux autres espèces de la communauté mais incluant aussi les aspects "*antérieurs*" environnementaux et historiques qui ont conjointement régi l'ancienneté et l'intensité de la colonisation du site en cette espèce (lesquels facteurs peuvent en effet continuer à influer de façon plus ou moins rémanente sur la performance actuelle apparente de l'espèce).

On définit ainsi un "*Indice Contextuel de Compétitivité Numérique*" (ICN) identifié au logarithme de l'abondance relative. On peut utiliser indifféremment, à cet effet, le logarithme népérien ou, comme on le fera ici, un logarithme en base quelconque, disons 10. L'Indice de Compétitivité "ICN" sera donc exprimé par le logarithme décimal de l'abondance relative exprimée en % (celle-ci augmentée de 1 pour assurer conventionnellement la nullité de ICN quand a % = 0) :

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

où a_{ij} % (= $n_{ij}/n_j \times 100$) représente l'abondance relative de l'espèce considérée 'i' au sein de la communauté étudiée 'j', exprimée en %.

Dans la dénomination de cet Indice, le qualificatif "*Numérique*" précise que les performances relatives des espèces sont ici appréciées en terme de *nombre d'individus* (il pourrait l'être différemment, par exemple en terme de biomasses relatives) ; le qualificatif "*Contextuel*" souligne que l'Indice ne caractérise pas l'espèce en toute généralité mais seulement telle que placée *dans le contexte compétitif particulier* de la communauté envisagée.

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 %".**

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

$$\textbf{ICN \%} = 100 \text{ x ICN}/ \sum (\text{ICN})$$

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

où $\sum_k$ représente la sommation sur l'ensemble des espèces de la communauté 'j'

3 – ANALYSE DESCRIPTIVE APPROFONDIE D'UNE COMMUNAUTÉ

3.1 – Estimation du degré d'exhaustivité de l'échantillonnage d'un site donné

En vue d'assurer un degré minimal d'exhaustivité des échantillonnages, des préconisations générales simples (mais cependant fort empiriques et incertaines) ont parfois été proposées, du type "effectif minimum d'individus échantillonné" ou bien encore "ratio minimal de cet effectif rapporté au nombre d'espèces récoltées". Ainsi, par exemple, pour la malacofaune continentale, CAMERON & POKRYSZKO (2005) conseillent-ils soit un effectif minimum d'individus échantillonné de 250, soit encore un ratio de cet effectif rapporté au nombre d'espèces reconnues d'au moins 10 (les deux critères se rejoignant donc pour une richesse spécifique échantillonnée de 25 espèces). Des modes de détermination plus élaborés du seuil souhaitable pour la taille des échantillons, en fonction du degré de précision recherché, sont par ailleurs proposés par CAMERON & POKRYSZKO (2005) et par BÉGUINOT (2008a).

Depuis une vingtaine d'années, de nouveaux estimateurs, dits 'non paramétriques' (i.e. ne présumant rien quant à l'allure de distribution statistique des abondances spécifiques) ont été proposés afin d'évaluer *a priori* le degré d'exhaustivité d'un échantillonnage. L'estimateur de richesse spécifique totale "CHAO 1" (CHAO 1984), l'un des plus couramment adoptés à cet effet (AUBRY *et al.* 2005 ; CODDINGTON *et al.* 1996 ; BÉGUINOT 2012) permet d'évaluer la richesse spécifique totale S (inconnue) d'une communauté d'espèces en fonction de la richesse en espèces S_o *observée sur l'échantillon* et des nombres n_1 et n_2 d'espèces "singletons" et "doubletons" (espèces représentées respectivement *une* fois et *deux* fois dans l'échantillon). Cet estimateur est formulé comme suit (CHAO, 1984) :

$$S = S_o + n_1^2/(2\ n_2) \quad (1)$$

Dans le cas particulier où n_2 se trouve être nul, cette formule devient évidemment inapplicable. D'ailleurs, on montre, en fait, qu'elle tend à diverger à l'excès dès que $n_2 < 3$ (BÉGUINOT 2008b, 2009a). Aussi, pour $n_2 = 0$, il a été préconisé la formule modifiée suivante :

$$S = S_o + n_1.(n_1 - 1)/(2\ (n_2+1)) \quad (2)$$

On a de plus montré (BÉGUINOT 2008b) que cette dernière formulation reste encore à préférer (car bénéficiant d'une moindre variance) non pas seulement pour $n_2 = 0$ mais dès que n_2/n_1 est inférieur ou égal à 0.4.

Enfin, une formulation plus rationnelle, à considérer dès que $n_2 < 3$, vient d'être proposée (BÉGUINOT 2009a). Elle consiste, non plus à corriger approximativement la formulation établie à partir de n_1 et n_2 comme ci-dessus équation (2), mais à prendre en considération n_3, le nombre de "tripletons" (espèces représentées *trois* fois dans l'échantillon) en lieu et place de n_2, sous réserve bien sûr que n_3 ne soit pas lui-même nul ou voisin de zéro :

$$S = S_o + [n_1^3/(6\ n_3)]^{0.5} \quad (3)$$

Plus généralement, on a montré (BÉGUINOT 2009a) que :

$$S = S_o + [\mathbf{n_1^x/(x!\ n_x)}]^{(1/(x-1))} \quad (4)$$

où n_x représente le nombre d'espèces représentées 'x' fois dans l'échantillon et x! désigne la factorielle de x.

En fait, l'expérience montre que, pour des inventaires de taille raisonnable, la valeur de n_2 n'est qu'assez rarement < 3, en sorte que la formulation de base (1) demeure assez souvent suffisante.

Il est intéressant de comparer les préconisations empiriques relatives à la taille minimale d'échantillonnage relatées précédemment (effectif minimum d'individus échantillonné de 250 ou bien encore ratio de cet effectif au nombre d'espèces observées d'au moins 10) à ce qu'indique la démarche plus rationnelle d'estimation de la richesse spécifique qui vient d'être décrite.

À cet effet, on définit l'indice de couverture (ou d'exhaustivité d'échantillonnage) de la communauté étudiée par le ratio S_o/S (en %) rapportant la richesse spécifique S_o obtenue sur échantillon à la richesse spécifique totale S, telle qu'estimée pour le site avec la formulation CHAO 1.

Considérant, à titre d'exemple, un lot de 18 communautés malacologiques en milieux forestiers ou péri-forestiers, échantillonnées dans le sud de la Haute-Marne (BÉGUINOT 2010), les figures 1 et 2 montrent comment le taux de couverture S_o/S évolue avec (i) la taille de l'échantillon (nombre d'individus échantillonnés) et (ii) avec le ratio taille échantillon/nombre d'espèces observées. Ces figures montrent que l'application de l'un ou de l'autre des deux critères-seuils évoqués plus haut (taille échantillon > 250 ou ratio taille/nombre d'espèces > 10) garantirait ici des taux de couverture de 60 % et 50 %, respectivement. Noter cependant que, d'après ces figures, ces deux types de préconisation, conçues comme conditions suffisantes, apparaissent loin d'être toujours nécessaires.

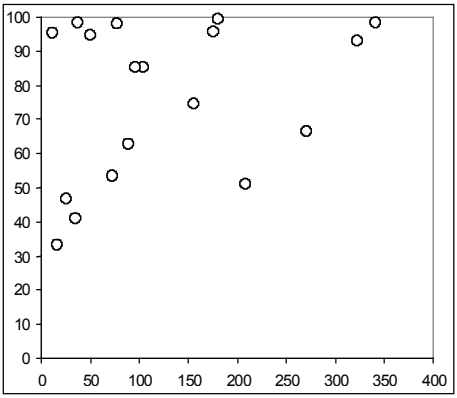


Figure 1 – "taux de couverture" (%) de l'échantillon (en ordonnée) en fonction de la taille de l'échantillon (nombre d'individus échantillonnés, en abscisse)

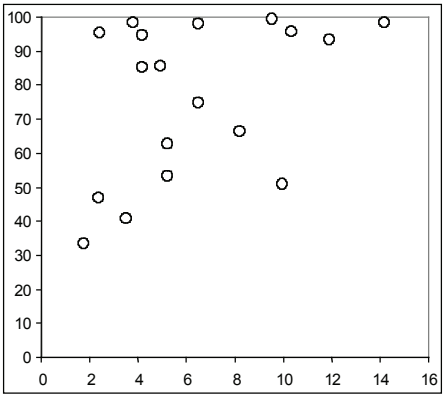


Figure 2 – "taux de couverture" (%) de l'échantillon (en ordonnée) en fonction du ratio 'taille d'échantillon sur nombre d'espèces observées'

3.2 – Suggestions pour une description structurale et fonctionnelle des communautés d'espèces à partir de l'Indice de Compétitivité ICN

À la liste des abondances spécifiques [… , $\mathbf{a_i\%}$, …], classiquement déclinée pour la description physionomique d'une communauté d'espèces, on propose d'adjoindre la liste (directement déduite) des abondances *log-transformées*, en l'occurrence, la liste des valeurs de l'Indice de Compétitivité "ICN" défini plus haut (§ 2).

La liste correspondante, [… , $\mathbf{ICN_i}$ (= $\log(a_i\%+1)$), …] offre l'intérêt supplémentaire, on l'a dit, de rendre compte plus explicitement des niveaux de compétitivité relative (*sensu latissimo*) des espèces co-présentes, dans le contexte de la communauté considérée : *Indice Contextuel de Compétitivité Numérique* "ICN".

Une exploitation plus parlante de cette liste peut être obtenue sous forme graphique en représentant l'histogramme des niveaux d'ICN% des différentes espèces participant à la communauté considérée, classés par valeurs croissantes ou décroissantes (au choix). Cet histogramme fournit alors une sorte de vision panoramique de la façon dont *s'échelonne et s'organise la concurrence* entre les différentes espèces co-présentes et livre donc comme une esquisse de la « structure fonctionnelle » de la communauté d'espèces. Cet histogramme des niveaux de compétitivité (*sensu latissimo*) des différentes espèces constitue ainsi le document de base d'une ébauche d'analyse structurale des communautés. Élément de base qui peut ensuite être utilement complété :

- d'abord, bien sûr, en précisant les identités des espèces émargeant respectivement à chacune des classes de valeurs d'ICN,
- ensuite, en précisant, de la même façon, telle ou telle caractéristique intéressante rattachable à l'identité de chacune des espèces co-présentes : affinité écologique, taille, forme, etc, …

Ce qui permet notamment de détecter d'éventuelles relations entre les niveaux de compétitivité relative des espèces et telle ou telle caractéristiques qui leur sont respectivement rattachées.

On constitue ainsi une "*Fiche d'Analyse Structurale*" caractérisant la façon dont s'organise la dynamique compétitive inter-spécifique au sein de la communauté d'espèces considérée.

Les modalités méthodologiques concrètes se comprendront mieux au moyen d'exemples.

Ces exemples sont choisis dans un travail sur la faune malacologique continentale (escargots terrestres) actuellement en cours dans les régions calcaires du Centre-Est de la France.

En outre, on trouvera un exemple d'exploitation détaillé d'une "Fiche d'Analyse Structurale" dans BÉGUINOT (2009 b).

Quelques exemples de "Fiche d'Analyse Structurale d'une Communauté"

On donne, ci-après, deux exemples de « *fiches d'analyse structurale* » concernant deux communautés d'Escargots établies, l'une et l'autre, en milieu forestier à quelques kilomètres de distance l'une de l'autre mais sur des natures physiques de sol distinctes (*Znieff* d'Antheuil et de Saint Victor sur Ouche, en Arrière-Côte de Beaune).

Ces fiches comportent successivement :

* *l'histogramme des niveaux de Compétitivité* ICN (établi en divisant en cinq parties égales l'espace compris entre la plus faible et la plus forte valeur d'ICN, ces intervalles étant cotés I, II, III, IV, V, par valeurs croissantes de compétitivité) ;
* le même histogramme, faisant apparaître en superposition les *identités des espèces* ;
* le même histogramme encore, faisant successivement apparaître en superposition, *trois types de caractères spécifiques* (i.e. liés à l'identité des espèces), à savoir :

– « *l'appartenance écologique* » des espèces, conformément à la classification malaco-écologique de PUISSEGUR (1976),

– leur statut en terme de *valeur patrimoniale* éventuelle, à l'échelle de la région considérée,

– la *taille moyenne* des individus (en l'occurrence des coquilles qui les contiennent) selon l'espèce (d'après les données de KERNEY & CAMERON (1999)),

– le type de *forme de la coquille* : arrondie à discoïdale (h/d < 1) ou bien conique à fusiforme (h/d > 1) avec 'h' et 'd' représentant respectivement la hauteur et le diamètre de la coquille spiralée.

analyse structurale des communautés malacologiques

litière sur sol argilo-humique sous futaie en fond de vallon humide à .21 – ANTHEUIL 8 / 12 / 2009

une des stations les plus méridionales de l'espèce micro-endémique ***Cochlostoma conicum*** subsp. *conicum*

niveaux ICN	22 esp.								**histogramme des niveaux d'ICP**
V									
IV									
III									
II									
I									

niveaux ICN	22 esp.								**identité spécifique**
V	Cochlost. sept	Pomatias eleg							
IV	Aegop. nitens	Aegop. nitidula	Carychium trid	Discus rotundat	Trichia hispida				
III	Cochlodina lam	Cochlost. conic	Macrogastra att	Merdigera obsc					
II	Helicodonta ob	Helicigona lap	Magrogastra rol						
I	Azeca goodalli	Cepaea sp.	Clausilia bident	Ena montana	Pagodulina pag	Punctum pygm	Trichia striolata	Vitrina pellucid	

niveaux ICN	**classes écologiques** (Puissegur) et **intérêt patrimonial : *souligné***							
V	1/2-forest	1/2-forest						
IV	forestier	forestier	hygroph	1/2-forest	mésoph			
III	forestier	forestier	forestier	forestier				
II	forestier	mésoph	forestier					
I	forestier	1/2-forest	forestier	forestier	forestier	mésoph	1/2-forest	mésoph

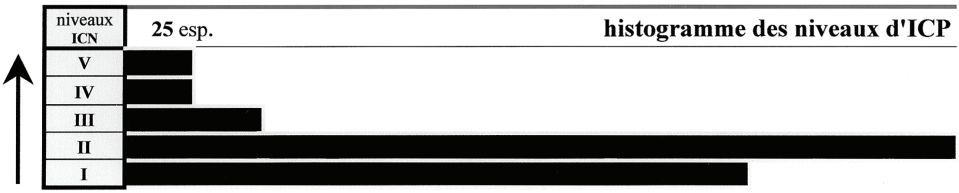
niveaux ICN	**taille moyenne coquille** (mm)							
V	3	8						
IV	4	5	1	3	4			
III	4	4	4	3				
II	6	8	3					
I	2	10	2	5	1	1	6	3

niveaux ICN	**forme coquille** O : arrondie (h/d <1) ; V : conique (h/d > 1)							
V	v	v						
IV	o	o	v	o	o			
III	v	v	v	v				
II	o	o	v					
I	v	o	v	v	v	o	o	o

analyse structurale des communautés malacologiques

terreau noir dispersé dans éboulis gravillonneux fond Combe Venait **.21 – St-Victor / Ouche** 8 / 12 / 2009

NB : station hébergeant ***Orcula dolium***, espèce très rare en Bourgogne



niveaux ICN	25 esp. — identité spécifique											
V	Coch sep											
IV	Pom eleg											
III	Aeg niten	Coch lam										
II	Cary trid	Cecil acic	Clausil bi	Clausil pa	Coch coni	Discus r	Helicig la	Helicod o	Macrog a	Macrog r	Merdigera	Orcula do
I	Aeg nitid	Aeg pura	Cepaea	Clausil du	Euomphal	Macrog pl	Platyla du	Trich seri	Vitrea co			

niveaux ICN	classes écologiques (Puissegur) et intérêt patrimonial : *souligné*											
V	½ forest											
IV	½ forest											
III	forest	forest										
II	hygroph	steppiq	forest	mésoph	forest	½ forest	mésoph	forest	forest	forest	forest	½ forest
I	forest	forest	½ forest	mésoph	xérother	forest	½ forest	mésoph	mésoph			

niveaux ICN	taille moyenne coquille (mm)											
V	3											
IV	8											
III	4	4										
II	1	1	3	2	4	3	8	6	4	3	3	3
I	4	2	10	2	8	3	1	4	1			

niveaux ICN	forme coquille O : arrondie (h/d <1) ; V : conique (h/d > 1)											
V	v											
IV	v											
III	o	v										
II	v	v	v	v	v	o	o	o	v	v	v	v
I	o	o	o	v	o	v	v	o	o			

Ces fiches peuvent être riches d'enseignement.

On note d'abord que, dans chacune des deux communautés, les espèces se distribuent de façon assez hétérogène entre les 5 classes de valeurs d'ICN, les espèces de moindres performances relatives étant les plus nombreuses. Cette hétérogénéité est plus particulièrement accusée pour la communauté de Saint-Victor.

On remarque ensuite :

– que, parmi les espèces à affinités forestières, les plus « performantes » sont celles qui montrent la plus large amplitude écologique (comme telles notées 'semi-forestières' dans la classification classique de PUISSEGUR (1976)) ; cette moindre exigence pouvant aller logiquement de pair avec une forte capacité compétitive ;
– que les espèces de bonne valeur patrimoniale au niveau régional sont, au contraire, presque exclusivement classées comme strictement forestières, leurs exigences écologiques plus étroites participant sûrement à leur relative rareté à l'échelle régionale ;
– cependant, que là où les conditions permettent leurs présences, ces espèces de bonne valeur patrimoniale y figurent alors avec des niveaux de compétitivité ICN qui sont loin d'être systématiquement les plus faibles ;
– enfin, aucune relation significative ne ressort entre le niveau d'ICN d'une part (la performance étant, rappelons le, appréciée en terme de nombre d'individus, pas de biomasse) et d'autre part, soit la taille adulte moyenne des espèces, soit encore le type de forme des coquilles.

3.3 – Diversité spécifique d'une communauté

Le nombre S d'espèces co-présentes ('richesse spécifique') dans une communauté – ou dans l'échantillon qui en est extrait (cf. § 3.1), ne représente qu'une première appréciation de la richesse de composition de la communauté, comme on peut s'en rendre compte aisément à partir du constat suivant. Imaginons deux communautés réunissant chacune le même nombre d'espèces, celles-ci étant toutefois soit à peu près également représentées dans un cas, soit au contraire très inégalement présentes dans l'autre cas (par exemple, l'abondance de l'une des espèces dominant très largement celles de toutes les autres, conséquemment très minoritaires).Malgré l'égalité de richesse spécifique des deux communautés, on "ressent" évidemment bien plus de richesse et de diversité à l'examen de la première communauté (qui présente d'emblée la multiplicité de ses espèces constituantes) qu'à l'examen de la seconde communauté (dans laquelle se présente presque toujours la même espèce et seulement très épisodiquement l'une ou l'autre des autres). Au reste, par simple continuité, on voit bien que la deuxième communauté se sépare bien peu d'une population strictement mono-spécifique. Ainsi, le nombre d'espèces ne dit pas tout sur la véritable richesse, la vraie diversité d'une communauté poly-spécifique. Une estimation de la diversité doit rendre compte du nombre d'espèces, mais *modulé* par la mesure dans laquelle chacune d'elles affirme effectivement sa présence relative. De nombreuses expressions sont susceptibles de rendre compte 'diversement' de ce double aspect de la diversité spécifique (voir notamment DAGET (1979)). Deux formulations notamment connaissent une popularité certaine : la formule de Shannon et l'indice de diversité de Simpson.

L'*Indice de Diversité de Simpson* s'écrit : $I_{dS} = S\ (1 - \sum_i\ p_i^2)$, avec $\sum_i$ représentant la sommation sur l'ensemble des S espèces 'i' de la communauté (ou de son échantillonnage) et, p_i, la probabilité de rencontrer l'espèce 'i' d'abondance relative $a_i = n_{ij}/n_j$ (= p_i). Le terme $(1 - \sum_i\ p_i^2)$, qui module la valeur de richesse brute S, est l'expression même de la probabilité $\sum_i\ [p_i(1 - p_i)]$ que la rencontre d'une quelconque espèce 'i' ne soit pas suivie immédiatement de la rencontre de la *même* espèce mais bien de l'une quelconque des autres : façon très "sensible" de formuler le "ressenti" de la diversité, à richesse spécifique S donnée. À noter, en outre, que ce même terme $(1 - \sum_i p_i^2)$ ($= \sum_i[p_i(1 - p_i)]$) rend également compte de la variance des compositions (variances des abondances de chacune des différentes espèces) obtenues pour une série d'échantillons extraits d'une même communauté (STEVENS *et al.* 2003), ce qui affirme bien la pertinence de l'indice de Simpson pour exprimer la notion de diversité selon nos concepts statistiques d'usage habituel.

L'*Indice de Diversité de Shannon*, $-\sum_i\ [p_i\ \log_2(p_i)]$, bien que construit sur la même conception statistique de base que l'indice de Simpson, s'exprime cependant dans le cadre, et avec

la terminologie, de la théorie de l'information, laquelle ne fait pas référence explicite aux notions statistiques familières (probabilité, variance, ...). À ce point de vue, son expression (en terme de niveau d'indétermination de l'identité spécifique de chacun des individus successivement rencontrés lors d'un échantillonnage, formulé en terme de 'bit' pour binary digit) est moins évocatrice à l'esprit que l'expression de Simpson en terme de probabilité de double rencontre successive d'une même espèce (que multiplie le nombre d'espèces).

3.4 – Cas particulier des recensements de la Malacofaune continentale (Escargots terrestres)

On trouvera, en Annexes 2 et 3, quelques préconisations pratiques relatives au mode de récolte des coquilles (Annexe 2) et au mode de présentation et d'analyse des affinités socio-écologiques des communautés d'escargots terrestres, dans la lignée de la procédure proposée par PUISSEGUR (1976), devenue classique depuis lors (Annexe 3)

4 – DESCRIPTION SYNTHÉTIQUE D'UN RECENSEMENT RÉGIONAL

4.1 – Performances relatives des espèces, en termes conjugués d'abondance moyenne et de fréquence d'occurrence sur un ensemble de sites

Un recensement de faune régional permet notamment de caractériser les performances relatives des espèces participantes, en terme d'impact relatif de chacune d'elles sur l'ensemble des sites investigués.

Or, l'impact d'une espèce, au sein d'un ensemble régional de communautés, peut s'apprécier de deux manières distinctes et complémentaires :

– par la *fréquence* de cette espèce *parmi l'ensemble des sites* investigués : pourcentage de sites hébergeant l'espèce ;

– par l'*abondance* moyenne de l'espèce, sur les sites *où elle figure*. On notera que ce mode particulier de définition de l'abondance moyenne, *en référence aux seuls sites où l'espèce est présente* – plutôt qu'évaluée sur l'ensemble des sites – permet d'assurer l'*indépendance* souhaitable entre les évaluations de *fréquence* d'une part et d'*abondance moyenne* d'autre part.

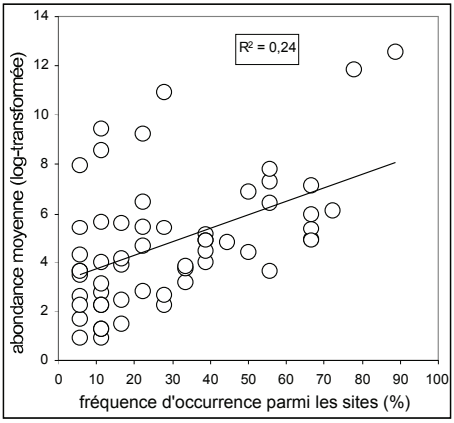


Figure 3 – Distribution des "impacts" respectifs de 58 espèces d'Escargots pour un ensemble des 18 sites investigués, en termes (i) de fréquence parmi les sites et (ii) d'abondance (*log-transformée*) moyenne (= compétitivité relative) sur les sites où elles figurent.

Enfin, on préférera faire usage de l'expression *log-transformée* de l'abondance, pour les raisons mentionnées plus haut, c'est-à-dire dans le souci de rendre compte assez directement de la performance compétitive relative de chacune des espèces en jeu.

À titre d'illustration de l'approche proposée, on considère ci-après le recensement préliminaire de communautés malacologiques (Escargots terrestres) en milieux forestiers et péri-forestiers, réalisé en sud Haute-Marne, sur l'emprise projetée du futur Parc National de la "Forêt feuillue" (BÉGUINOT 2010).

Dix huit communautés d'Escargots ont été échantillonnées, rassemblant un ensemble de 58 espèces. La figure 3 rend compte des "impacts" respectifs de chacune de ces 58 espèces au niveau de cet ensemble de communautés. On constate une très large diversité de valeurs d'"impact" entre ces 58 espèces, tant en termes de fréquence que d'abondance moyenne sur les sites de présence. Diversité qui peut ensuite être utilement analysée espèce par espèce.

On note par ailleurs que les valeurs de fréquence sur l'ensemble de sites d'une part et d'abondance moyenne sur sites de présence d'autre part, apparaissent peu corrélées entre-elles ($r^2 = 0.24$ seulement), dès lors qu'on s'est prémuni contre la triviale source d'interdépendance susmentionnée entre formulation des fréquences et formulation des abondances. Constat d'autant plus intéressant qu'on aurait pu être tenté d'imaginer qu'au contraire, les espèces à forts (respectivement faibles) impacts au point de vue fréquence le soient aussi vis à vis des abondances (et réciproquement).

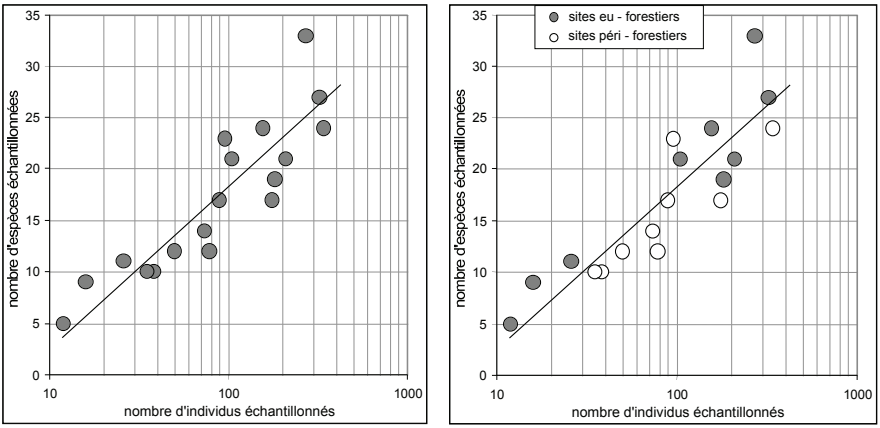
4.2 – La contribution à la richesse spécifique d'ensemble de l'hétérogénéité écologique d'un ensemble de communautés : comment parvenir à l'estimer ?

Schématiquement, la richesse spécifique (nombre d'espèces) d'une flore ou faune régionale résulte de la richesse spécifique moyenne des sites *considérés individuellement*, augmentée de la contribution liée à l'*hétérogénéité écologique* entre les sites recensés. Dans la terminologie en usage, ces deux contributions sont respectivement qualifiées de "*point-diversity*" (ou encore "*α-diversity*") et de "*pattern-diversity*" (ou encore "*γ-diversity*").

La richesse (ou diversité) spécifique régionale, telle que recensée, est la somme de ces deux composantes complémentaires.

La réalisation d'un inventaire ayant permis d'estimer la diversité spécifique régionale, il reste donc ensuite intéressant de tenter de quantifier séparément les deux contributions causales susmentionnées. On propose, ci-après, une approche possible dans ce but.

Il est classiquement admis (voir notamment l'argumentation théorique développée *in* DAGET (1979), p. 66-67) que le nombre d'espèces recensées dans un échantillon (écologiquement subhomogène) s'accroît approximativement en proportion du logarithme de la taille de l'échantillon (nombre total d'individus échantillonnés), ce que tend à confirmer d'ailleurs les figures 4 & 4bis, établies, à titre d'illustration, pour le lot de 18 échantillons malacologiques précédemment considérés. Cette "règle" n'est bien entendu que tendancielle, d'une part parce qu'elle n'est que "statistique" et d'autre part parce que l'écologie particulière d'un site peut favoriser plus ou moins la richesse en espèces, à taille d'échantillon donnée. Cette règle servira néanmoins de base acceptable pour la suite du raisonnement.



Figures 4 & 4bis – Evolution du nombre d'espèces échantillonnées en fonction de la taille des échantillons (nombre d'individus échantillonnés, ici représenté en *échelle logarithmique*).

La régression linéaire fait apparaître l'approximative proportionnalité du nombre d'espèces échantillonnées avec le logarithme de la taille d'échantillon. La figure 4 bis montre que cette régularité relative peut se trouver quelque peu nuancée par les différences écologiques entre sites échantillonnés : sites péri-forestiers tendanciellement un peu moins riches en espèces que les sites eu-forestiers (la différence de proportion de sites au dessus ou au dessous de la régression selon leur type écologique ressort statistiquement significative : test χ^2 avec correction de Yates : $\chi^2 = 5.6$, $p < 0.02$).

Fondamentalement, le respect de cette règle suppose que chaque site échantillonné soit en interne écologiquement homogène (comme, d'ailleurs, il se doit de l'être au moins approximativement). Dès lors, si on faisait l'hypothèse que tous les sites inventoriés aient des écologies semblables, leur réunion formerait un "méga-échantillon" d'écologie homogène. Et qui devrait alors sensiblement se positionner sur le prolongement de la régression logarithmique, au droit de la taille de ce "méga-échantillon" cumulé : *cf.* figure 5.

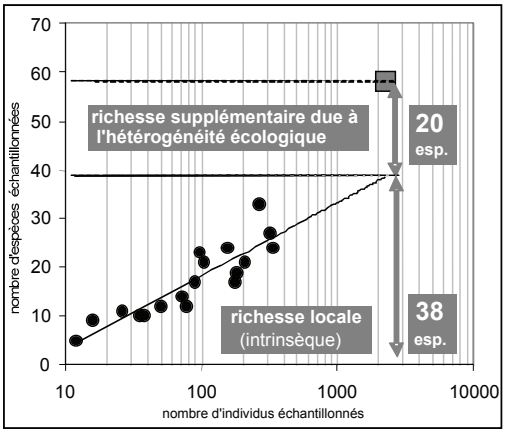


Figure 5 – Estimation de la part de richesse spécifique attribuable aux différences écologiques entre sites échantillonnés : le cumul des 18 échantillons comporte 2273 individus conduisant à une richesse spécifique, estimée par extrapolation, de 38 espèces ***si*** les écologies des sites étaient identiques ou similaires (cf. ligne de régression). La richesse spécifique effectivement recensée, 58 espèces, conduit à inférer que la vingtaine d'espèces supplémentaires correspondante résulte de différences écologiques significatives entre sites.

L'écart entre le nombre d'espèces ainsi estimé dans le cadre de l'hypothèse (usuellement fausse) de similarité des écologies des différents sites et le nombre d'espèces *effectivement* inventoriées est logiquement attribuable à l'existence d'une appréciable hétérogénéité d'écologie entre sites. Illustrons ceci avec le lot de 18 échantillons malacologiques précédemment considéré : figure 5.

La taille de l'échantillon formé par le cumul des 18 échantillons est de 2273 individus, conduisant à un nombre d'espèces de 38, dans l'hypothèse nulle de similitude écologique de l'ensemble des sites. Or le nombre d'espèces *effectivement* inventoriées est de 58, de sorte qu'on est fondé à attribuer la vingtaine d'espèces supplémentaires, menant à 58, aux différences écologiques entre les 18 sites échantillonnés. Ainsi, dans le cas illustré ici, pas moins d'un tiers environ de la richesse spécifique globale résulterait de l'hétérogénéité écologique entre les sites recensés et deux tiers représenterait en quelque sorte la richesse spécifique moyenne "intrinsèque" (c'est à dire à écologie donnée "moyenne").

5– ANALYSE ÉCOLOGIQUE PLUS APPROFONDIE D'UN ENSEMBLE DE COMMUNAUTÉS : "ANALYSE NUMÉRIQUE DES CORRESPONDANCES" ENTRE SITES & ESPÈCES"

On se propose ici d'examiner les relations d'affinités réciproques entre espèces et sites ("*analyse de correspondances*"). L'inégale affinité de chacune des différentes espèces pour chacun des différents sites, et son corollaire réciproque, l'inégale hospitalité de chacun des sites pour chacune des différentes espèces, témoignent évidemment des différences de préférences écologiques entre espèces.

Ces relations réciproques espèces-sites sont commodément décrites au moyen de l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC). Cette méthode, devenue classique, offre l'avantage d'une présentation synthétique, directement graphique et en quelque sorte "clé en main", des relations espèces – sites. Sa mise en oeuvre est présentée dans les manuels appropriés. Cependant, les potentialités de l'AFC, en termes de quantification des affinités espèces – sites et d'estimation de leurs degrés respectifs de signification statistique (seuls garants d'une distinction objective entre les liaisons statistiquement validées et celles qui peuvent n'être qu'apparentes), ne sont pas

ordinairement explicités. De plus l'Analyse Factorielle des Correspondances est généralement utilisée comme une "boîte noire", conduisant directement des données introduites au résultat final, sans que le naturaliste n'ait ordinairement la maîtrise de la procédure.

On propose ici (en substitution ou bien en complément à l'Analyse Factorielle des Correspondances classique) une procédure alternative, "l'*Analyse Numérique des Correspondances*", plus dépouillée que l'AFC mais, en revanche, entièrement maîtrisable par l'utilisateur non spécialisé. Et qui, en outre, permet de nuancer l'analyse en fonction du degré de signification statistique des éléments soumis à analyse (valeurs de χ^2 dans la procédure décrite au § 5.2).

Les "correspondances" peuvent être examinées à deux échelles de résolutions s'agissant des sites (communautés) : soit à échelle 'fine', site par site (c'est-à-dire communauté par communauté) ; soit à échelle plus 'globale' en considérant seulement des regroupements de sites hébergeant des communautés plus ou moins affines, au vu de leurs compositions spécifiques.

La première approche (présentée en second lieu, au § 5.2) 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 par les aléas liés à l'historique particulier de colonisation propre à chacun des sites (et par la stochasticité d'échantillonnage si l'effectif échantillonné est par trop faible).

La seconde approche (présentée en premier lieu, au § 5.1), en se référant à des regroupements de communautés affines, tendra à restreindre les modulations précédentes, de nature circonstancielle et donc plus ou moins aléatoire, au profit d'un dégagement plus net du déterminisme écologique structurant.

Conformément à l'argumentation développée précédemment (§ 2), on utilisera les données brutes d'abondance pour le traitement statistique mais l'analyse interprétative sera ensuite, préférentiellement, menée en considérant les Indices de Compétitivité (ICN) issus des niveaux d'abondance log-transformée. Ce choix s'explique par le fait que la distribution des abondances des différentes espèces, au sein d'une même communauté, ne dépend des déterminismes écologiques et environnementaux que de manière *indirecte*, par *le biais* de l'échelonnement des niveaux de compétitivité relatives (au sens large décrit plus haut) des différentes espèces co-présentes.

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 (d'emblée disponible dans la boîte à outils standard "*Excel*") réalisée entre les listes des valeurs d'ICN des espèces au sein de chacune des communautés considérées, c'est à dire entre les colonnes au sein du tableau des ICN. Noter que la transformation logarithmique appliquée aux abondances, dans l'expression des ICN, tend aussi à rapprocher de la normalité statistique les valeurs non nulles des ICN et, à cet égard également, est favorable à la mise en oeuvre pertinente de l'analyse en terme de coefficients de corrélation de Pearson (DAGET 1979, p. 115).

Par jeu classique de regroupements de lignes et colonnes au sein de la matrice de corrélation ainsi obtenue, on met ensuite 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 page suivante présente la matrice de corrélation ainsi établie pour neuf communautés malacologiques (labellisées 1 à 9) échantillonnées dans la 'Combe Lavaux' à Gevrey-Chambertin (BÉGUINOT 2009b).

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 chacune de 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, avec un substrat encore humique mais très gravillonneux et donc plus séchard. Au sein du commun milieu général boisé, le facteur écologique discriminant et déterminant apparaît donc être ici la qualité du substrat et, en l'occurrence, probablement surtout sa capacité de rétention hygrométrique.

	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

Matrice de corrélations entre neuf communautés malacologiques échantillonnées dans le fond de la Combe Lavaux (établie sur la base des coefficients de corrélation entre les listes d'ICN des sites),

La matrice a été ensuite réorganisée en rapprochant les sites montrant des coefficients de corrélation élevés, de sorte à faire mieux apparaître les regroupements de sites par affinités.

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 : figure 6.

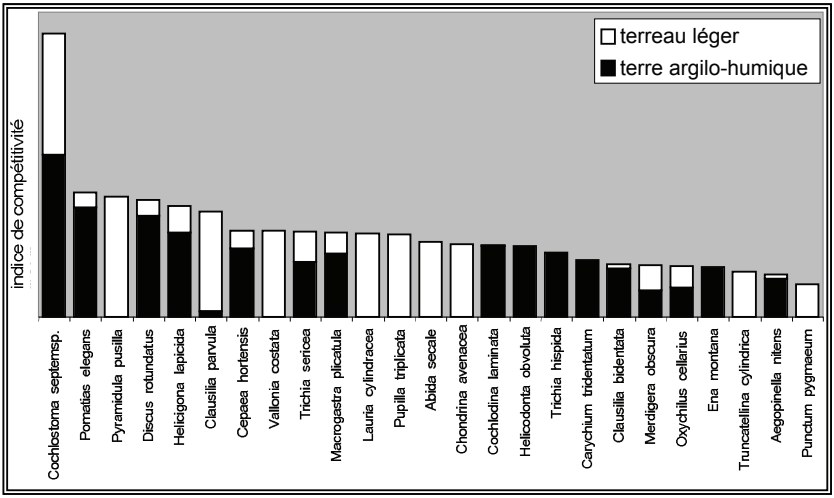


Figure 6 – Préférences écologiques "bipolaires" { terre argileuse humique *versus* terreau léger } pour les 25 espèces d'Escargots les plus compétitives en moyenne sur un ensemble des communautés échantillonnées au creux de la Combe Lavaux

(préférences établies en fonction des compétitivités relatives spécifiques "ICN" : moyenne des valeurs d'ICN au sein de chacun des deux groupes écologiques)

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

5.2 – analyse des "correspondances" à partir d'un ensemble de communautés considérées individuellement

L'approche simplifiée que propose "l'Analyse *Numérique* des Correspondances" (par comparaison aux classiques AFC) ne comporte plus l'analyse matricielle conduisant au dégagement des axes factoriels et à la représentation spatiale des degrés de liaisons. Elle offre, en revanche, une *présentation explicitement quantifiée* des affinités réciproques espèces – sites, après *tri sélectif des liaisons les plus statistiquement significatives* (via test χ^2). La procédure se déroule de manière entièrement explicite, "à la main" de l'utilisateur, et comporte deux étapes :

* la première étape, facultative mais fortement recommandée, vise à caractériser le degré de signification statistique des liaisons au moyen du tableau de contingence (*cf.* Annexe 5, pour précisons complémentaires) analysé en terme de valeur de χ^2, permettant d'emblée de sélectionner les liaisons (positives ou négatives) les plus significatives. Pour celles-ci seulement, une quantification ultérieure du degré de liaison méritera plus particulièrement d'être faite (on rappelle que pour cette étape de validation statistique, via test χ^2, il est évidemment impératif de travailler sur des données de dénombrement (donc données brutes, *non* log-transformées).

* la seconde étape conduit à quantifier les liaisons ("affinités" positives ou négatives) entre espèces et sites, notamment celles retenues comme statistiquement significatives. On pourra (préférentiellement) recourir à une expression de l'affinité qui soit, de plus, insensible (invariante) aux biais liés aux conditions pratiques d'échantillonnage, notamment le biais résultant de la variabilité usuelle des tailles d'échantillons (nombre d'individus échantillonnés par site). Les indices de liaisons *usuels* sont tous affectés de biais à cet égard (DAGET & GODRON, 1982). En revanche, on a montré que "*l'Indice d'affinité Bi-invariant*" (BÉGUINOT 1989, 1995) répond, lui, aux invariances requises pour échapper aux biais liés aux contraintes pratiques d'échantillonnage. Cet indice rapporte l'abondance $a_{ij} = n_{ij}/n_j$ de l'espèce 'i' sur le site 'j' à la *moyenne des abondances* de l'espèce i sur chacun des sites étudiés (et non pas à l'abondance moyenne *globale* de l'espèce sur l'ensemble des sites étudiés ce qui générerait des biais d'évaluation dès lors que les tailles des échantillons sont distincts comme c'est pratiquement toujours le cas). L'indice *bi-invariant* d'affinité de 'i' pour 'j' s'écrit ainsi :

$$A_{ij} = a_{ij} / < a_{ik} >_k = (n_{ij}/n_j) / < n_{ik}/n_k >_k$$

où $< >_k$ désigne l'opérateur moyenne arithmétique étendu à l'ensemble des communautés (sites) étudiées (BÉGUINOT 1989).

D'autre part, on préférera ici, pour les raisons explicitées plus haut, la version intégrant l'abondance *log-transformée*, en pratique exprimée sous la forme de l'ICN (*cf.* § 2) :

$$A^*_{ij} = \log (a_{ij} \% +1) / < \log (a_{ik} \% +1) >_k$$

Réciproquement, on peut aussi s'intéresser à ce que l'on pourrait appeler "symétriquement", l'affinité – ou plus exactement *l'attractivité* – (positive ou négative) du site 'j' pour chacune des espèces 'i'. Pour les mêmes raisons d'échappement au biais d'estimation (ici liés notamment aux nombres variables d'espèces co-présentes sur différents sites), cette 'attractivité bi-invariante' d'un site 'j' pour différentes espèces 'i' est définie par :

$$T^*_{ij} = A^*_{ij} / < A^*_{lj} >_l$$

$$= [\log (a_{ij} \% +1) / < \log (a_{ik} \% +1) >_k] / < [\log (a_{lj} \% +1) / < \log (a_{lk} \% +1) >_k] >_l$$

où $< >_k$ et $< >_l$ désignent l'opérateur moyenne arithmétique étendu respectivement à l'ensemble des communautés (sites) étudiées et à l'ensemble des espèces reconnues.

La mise en oeuvre pratique de cette procédure d'*Analyse Numérique des Correspondances* est illustrée, ci-après, en poursuivant le traitement des 18 communautés malacologiques recensées en sud Haute-Marne, déjà considérées précédemment, aux § 4.1 & 4.2 (le tableau de distribution des abondances des espèces dans chacune des 18 communautés, antérieurement publié (BÉGUINOT 2010), est rappelé Annexe 4).

Le *Tableau de Contingence* (tableau 1), déduit du tableau de distribution des abondances des espèces dans chacune des 18 communautés, indique les contributions $\chi^2_{(i,k)}$ de chaque couple (espèce (i) – site (k)) au χ^2 global du tableau de contingence. Par ailleurs, les contributions $\chi^2_{(i\ .)}$ (= $\Sigma_k \chi^2_{(i,k)}$) de chacune des 58 espèces 'i', sur la base de leurs abondances sur les 18 sites, figurent dans la colonne à en-tête "tous" (tous les sites). Enfin, les valeurs de $\chi^2_{(.\ k)}$ (= $\Sigma_i \chi^2_{(i,k)}$) pour chaque site 'k', sur la base des abondances des 58 espèces, figurent dans l'avant-dernière ligne. (NB : dans ce tableau, les espèces ont été rangées par valeurs décroissantes de $\chi^2_{(i\ .)}$).

Les affinités de chacune des 58 espèces pour chacun des 18 sites échantillonnés sont proposées au Tableau 2, calculées au moyen de *l'indice bi-invariant* appliqué aux abondances *log-transformées* (A^*_{ij}). En gras sont distinguées les affinités (positives ou négatives) sélectionnées précédemment en raison de leur signification statistique (on a choisi de requérir une contribution plutôt élevée : $\chi^2_{(i,j)} > 10$).

Dans le Tableau 2, les sites ont été ordonnancés selon leur type écologique manifeste : ea, ef, efs, es. Le label 'ef ' désigne une 'écologie ' globalement forestière, 'es' une situation de type pelouse sèche ensoleillée, 'efs' une situation intermédiaire (effet de lisière), enfin 'ea' dénote une situation anthropisée en milieu plutôt ouvert. Les espèces sont classées selon leur rôle estimé dans la constitution des communautés échantillonnées.

➢ les distributions des espèces parmi les 18 sites peuvent être considérées, *pour 41 d'entre elles*, comme conformes à leurs affinités écologiques respectives, notoirement connues (PUISSEGUR 1976, KERNEY & CAMERON 1999). On soulignera cependant l'importante modulation attribuable aux effets de colonisation, évoquée plus loin. Par exemple, au sein de l'ensemble des communautés forestières labellisées 'ef', on remarquera des niveaux d'impacts fort différents d'une communauté à l'autre pour des espèces cependant bien typiquement forestières telles que les *Aegopinella* ou les *Macrogastra*, ou bien encore pour la si commune *Cochlodina laminata*. Toutefois, malgré ces modulations, le déterminisme écologique reste encore bien perceptible : la préférence forestière reste apparente, par comparaison aux communautés ouvertes 'es' où ces espèces sont totalement inexistantes.

➢ quant aux *17 autres espèces*, leurs distributions parmi les 18 sites ne correspondent plus du tout à leurs préférences écologiques connues. Ici, l'effet perturbateur des conditions historiques de colonisation peut manifestement aller jusqu'à égaler, voire surpasser, le déterminisme écologique, en sorte que disparaissent alors les correspondances espèces-sites logiquement attendues sur base purement écologique. Ceci n'est évidemment pas spécifique à la présente étude et s'observe plus ou moins couramment dans les études éco-sociologiques portant aussi bien sur faunes que flores (TILMAN 2004).

Mais il est vraisemblable qu'ici, avec la faune malacologique, la faiblesse numérique des apports extérieurs initiant la colonisation des sites (du fait de la faible mobilité légendaire des Escargots) renforce d'autant plus l'effet lié aux aléas historiques de colonisation (HAUSDORF & HENNIG 2003, p.108). L'important aléa statistique sur la composition des communautés, lié à la faiblesse des effectifs fondateurs, peut laisser une trace de longue rémanence, avant que le « crible écologique » finisse par rétablir progressivement une composition spécifique plus conforme aux conditions écologiques particulières du site (*).

C'est l'un des apports de l'Analyse *Numérique* des Correspondances, décrite ici, de bien aider à mettre en valeur, non seulement les liaisons d'origine causale *écologique* mais aussi, conjointement, les modulations d'origine *environnementale* (notamment historique de colonisation ou encore effet de contagion par proximité) susceptibles d'affecter et perturber, parfois de manière si importante, le déterminisme écologique premier.

(*) la composition spécifique d'un échantillon extrait d'une communauté d'espèces est, (comme déjà évoqué plus haut) 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'**aléa de tirage** lors de la récolte des individus formant l'échantillon (aléa d'autant plus élevé bien sûr que la taille de l'échantillon (effectif total d'individus échantillonné) 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, et dont on doit se garder, justement par élimination sélective au moyen de tests statistiques de signification tels que, ici, le test χ^2 appliqué au tableau de contingence des abondances.

sites	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	tous
Candidula unifasciata	0	0	2	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	**446**	*456*
Helicella itala	**11**	**46**	0	**64**									1	0	3	2	1	**125**	*293*
Fruticicola fruticum	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	2	**225**	0	*234*
Abida secale	3	3	**13**	**85**	6	**15**	1	**21**	8	5	7	7	2	1	1	4	1	1	*184*
Trichia sericea	1	0	3	**12**	6	8	0	6	5	**30**	**45**	**29**	2	**11**	4	1	1	1	*166*
Pupilla bigranata	0	**56**	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**61**	*121*
Pagodulina pagodula	2	1	0	8	4	**66**	**11**	4	5	2	**27**	4	1	0	2	2	1	1	*140*
Cryptomphalus aspersus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**130**	0	0	0	0	0	*133*
Cepaea hortensis	1	1	1	6	3	0	**14**	3	0	0	**43**	3	**39**	0	0	0	**13**	1	*131*
Pomatias elegans	**17**	1	0	3	2	4	2	1	**20**	6	**39**	**23**	2	0	1	3	0	5	*129*
Ena montana	0	0	0	2	1	2	0	1	1	**109**	1	1	0	0	1	1	0	0	*121*
Pupilla muscorum	0	**79**	0	2	1	2	0	1	1	0	1	1	**58**	0	5	0	0	0	*153*
Cochlostoma conicum conicum	0	2	4	4	3	5	1	**58**	7	1	8	9	3	0	5	5	1	2	*119*
Clausilia parvula	0	1	1	5	1	9	0	0	5	3	**10**	**56**	0	1	**20**	0	1	1	*113*
Helicodonta obvoluta	0	2	3	9	**29**	3	0	1	**49**	2	2	2	2	1	1	2	0	1	*109*
Cochlodina laminata	1	0	1	2	3	5	**76**	0	0	0	1	1	1	2	2	1	1	1	*99*
Vallonia costata	1	0	0	**10**	2	1	0	2	2	1	3	0	**63**	0	1	1	0	8	*95*
Vertigo pygmaea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	**83**	*91*
Cochlostoma septemspirale	0	4	6	0	6	1	3	8	1	3	**16**	4	2	0	0	**17**	0	9	*81*
Monachoides incarnatus	1	0	1	4	5	0	0	2	0	7	0	2	4	0	0	1	**48**	0	*75*
Discus rotundatus	0	2	4	4	8	3	1	2	1	3	**31**	9	3	1	0	2	0	2	*74*
Chondrula tridens	0	0	0	**63**	1	2	0	1	1	1	2	1	0	0	1	1	0	0	*74*
Trichia hispida	1	1	1	0	**51**	1	0	2	3	0	0	7	1	0	1	1	0	0	*73*
Helicigona lapicida	1	1	1	7	1	2	0	3	4	2	**22**	**16**	1	0	0	2	1	1	*64*
Pupilla triplicata	0	0	**29**	1	1	1	0	1	1	0	1	1	**19**	0	0	0	0	**6**	*61*
Clausilia bidentata	0	1	2	**18**	2	1	**22**	2	0	2	4	0	1	0	0	0	1	1	*57*
Cepaea nemoralis	0	0	**14**	0	1	1	0	1	1	0	1	4,8	0	0	0	0	0	**33**	*57*
Pyramidula rupestris pusilla	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	**51**	0	0	0	0	0	0	*54*
Aegopinella nitens	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	**45**	1	0	0	0	0	0	0	*52*
Arianta arbustorum	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	**46**	0	0	0	0	0	0	0	*52*
Ceciliioides acicula	0	0	0	1	1	2	0	1	1	1	1	1	**11**	**10**	0	1	0	**18**	*50*
Euomphalia strigella	0	0	0	1	0	1	0	0	1	**43**	0	0	0	0	0	0	0	0	*48*
Sphyradium doliolum	0	0	0	1	0	1	0	0	1	**11**	1	**31**	0	0	0	0	0	0	*47*
Carychium tridentatum	1	1	1	5	3	1	0	0	1	0	**17**	3	0	0	1	0	7	1	*43*
Helix pomatia	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	**11**	**14**	0	6	4	*42*
Vallonia excentrica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**40**	0	0	0	0	0	0	0	0	*42*
Macrogastra rolphii	0	0	0	1	3	1	**22**	1	1	0	1	1	0	0	1	9	0	0	*41*
Acanthinula aculeata	0	0	0	8	1	2	0	1	1	1	2	**19**	0	0	1	1	0	0	*37*
Aegopinella nitidula	1	0	1	3	1	0	0	2	2	1	**18**	0	0	5	1	0	0	0	*36*
Truncatellina cylindrica	0	0	0	**29**	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	*34*
Phenacolimax major	0	0	0	1	1	1	0	1	2	0	0	4	0	0	**21**	0	0	0	*32*
Merdigera obscura	0	1	2	4	8	1	0	2	1	2	5	1	1	0	1	0	0	1	*32*
Macrogastra attenuata	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	**27**	0	0	0	0	0	0	*31*
Trichia striolata	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	**27**	0	0	0	0	0	0	*31*
Oxychilus cellarius	1	1	1	5	3	7	0	0	1	0	0	1	8	0	0	0	0	0	*29*
Platyla dupuyi	0	0	2	1	1	0	0	1	1	0	3	1	0	**14**	1	1	0	0	*27*
Azeca goodalli	0	0	0	0	**21**	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*23*
Aegopinella pura	1	0	1	0	1	7	0	2	1	4	1	2	1	0	1	1	0	0	*21*
Vitrea subrimata	0	0	0	0	0	**16**	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*18*
Vitrea crystallina	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	5	0	0	0	4	5	0	0	*17*
Vitrea contracta	0	0	2	0	1	2	0	0	1	0	1	1	0	0	7	0	0	0	*16*
Vitrea diaphana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	**13**	0	0	0	0	0	0	*14*
Punctum pygmaeum	0	0	3	1	1	0	0	0	1	0	1	5	0	0	0	0	0	0	*12*
Vitrina pellucida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	5	0	0	0	0	0	0	*9*
Euconulus fulvus	0	0	0	3	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	*8*
Macrogastra plicatula	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	2	0	0	0	0	0	0	0	*8*
Cochlicopa lubricella	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	*7*
Limacidae sp.	0,1	0,0	0,1	0,3	0,2	1,8	0,0	0,2	0,2	0,1	2,4	0,1	0,0	0,0	0,1	0,1	0,0	0,0	*6*
toutes espèces	*53*	***207***	***104***	***381***	***193***	***195***	***156***	***145***	***147***	***291***	***440***	***380***	***361***	*61*	***113***	*72*	***312***	***817***	**4428**
nb total individus échantillonnés	78	38	73	341	181	322	12	176	209	104	271	156	50	16	96	89	26	35	*2273*

Tableau 1

Tableau de Contingence issu des données d'abondance de 58 espèces sur 18 sites (voir Annexe 2 pour la constitution du Tableau). En gras les valeurs de $\chi^2_{(i,j)} > 10$

indices **bi-invariants** des **affinités espèces** envers **sites** (abondances *log-transformées*)																				
types écologiques sites	ea	ef	ef	ef	ef	ef	ef	ef	ef	ef	efs	efs	efs	es	es	es	es	es	déterminisme distribution des espèces	
n° **sites**	13	5	6	7	9	10	11	12	14	17	8	15	16	1	2	3	4	18		
Cryptomphalus aspersus	**18,0**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(anthrop)
Acanthinula aculeata	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**8,1**	0,0	0,0	4,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,7	0,0	**écolo**	(forest)
Aegopinella nitens	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0	**14,0**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Aegopinella nitidula	0,0	2,4	1,6	0,0	0,0	2,6	**3,6**	1,2	4,8	0,0	0,0	0,0	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Aegopinella pura	0,0	3,1	4,0	0,0	1,2	4,3	2,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,5	0,0	**écolo**	(forest)
Arianta arbustorum	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**18,0**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Azeca goodalli	0,0	**18,0**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Carychium tridentatum	1,9	0,0	2,0	0,0	0,7	1,1	**2,9**	2,5	0,0	3,7	1,3	0,0	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Cepaea hortensis	**3,4**	0,0	1,2	**3,6**	1,1	0,9	**2,7**	0,0	0,0	**3,2**	0,0	0,9	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Cochlodina laminata	0,0	1,7	1,6	**4,1**	1,2	1,2	0,6	0,6	2,3	1,8	0,9	0,0	0,0	0,0	1,5	0,0	0,5	0,0	**écolo**	(forest)
Cochlostoma conicum conicum	0,0	2,1	2,1	0,0	2,2	1,2	0,8	0,0	1,8	0,0	**2,7**	0,0	0,0	1,4	0,0	2,3	1,3	0,0	**écolo**	(forest)
Ena montana	0,0	3,6	0,0	0,0	0,0	**10,9**	3,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Helicigona lapicida	0,0	1,4	1,2	0,0	2,9	0,0	**3,6**	**3,7**	0,0	0,0	0,0	2,1	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Helicodonta obvoluta	0,0	**2,7**	1,2	0,0	**2,8**	0,7	2,0	1,1	0,0	1,7	1,2	1,2	0,8	1,9	0,0	0,0	0,7	0,0	**écolo**	(forest)
Macrogastra attenuata	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,1	**13,9**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Macrogastra plicatula	0,0	0,0	0,0	0,0	10,0	0,0	8,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Macrogastra rolphii	0,0	2,5	1,6	**7,5**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,4	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Monachoides incarnatus	2,8	2,3	1,4	0,0	1,2	2,8	1,3	0,0	0,0	**4,9**	0,0	1,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Oxychilus cellarius	3,5	2,4	2,6	0,0	0,7	1,2	1,9	0,9	0,0	0,0	1,4	2,0	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Pagodulina pagodula	0,0	0,0	**5,1**	**6,4**	0,0	0,0	**4,6**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,9	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Phenacolimax major	0,0	0,0	0,0	0,0	3,7	0,0	1,8	4,6	0,0	0,0	0,0	**7,9**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Platyla dupuyi	0,0	0,0	1,6	0,0	0,0	0,0	2,4	0,0	**6,4**	0,0	0,0	2,3	2,4	0,0	0,0	2,8	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Punctum pygmaeum	0,0	0,0	1,7	0,0	0,0	0,0	0,0	5,2	0,0	0,0	2,8	0,0	0,0	0,0	0,0	5,4	2,9	0,0	**écolo**	(forest)
Sphyradium doliolum	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**8,2**	0,0	**9,8**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Trichia hispida	0,0	**5,9**	1,3	0,0	0,0	1,8	2,0	4,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,7	0,0	**écolo**	(forest)
Trichia sericea	0,0	0,0	0,5	0,0	0,4	**2,8**	**2,6**	**2,7**	**3,1**	0,0	0,0	2,2	0,8	0,9	1,9	0,0	**0,0**	0,0	**écolo**	(forest)
Trichia striolata	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,1	**13,9**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Vitrea crystallina	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,9	0,0	0,0	0,0	0,0	6,4	6,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Vitrea diaphana	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**18,0**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Vitrea subrimata	0,0	0,0	**18,0**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Vitrina pellucida	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	7,0	11,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(forest)
Vallonia costata	**5,4**	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	2,4	0,0	0,0	0,0	1,8	**2,7**	4,0	**écolo**	(ouvert)
Vertigo pygmaea	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**13,1**	**écolo**	(ouvert)
Pupilla muscorum	**6,1**	0,0	0,0	0,0	0,0	1,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,1	0,0	0,0	**6,8**	0,0	0,0	0,0	**écolo**	(ouvert)
Pupilla bigranata	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**8,8**	0,0	0,0	**9,2**	**écolo**	(steppiq)
Abida secale	0,0	0,4	**0,0**	0,0	0,4	0,0	0,8	0,0	0,0	0,0	**2,6**	1,1	0,0	2,3	2,5	**2,7**	**2,8**	2,3	**écolo**	(steppiq)
Candidula unifasciata	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,8	0,0	**14,2**	**écolo**	(steppiq)
Chondrula tridens	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**18,0**	0,0	**écolo**	(steppiq)
Helicella itala	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**3,3**	**4,4**	1,9	**3,4**	**5,1**	**écolo**	(steppiq)
Pupilla triplicata	**5,7**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**5,8**	1,6	**4,8**	**écolo**	(steppiq)
Truncatellina cylindrica	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**18,0**	0,0	**écolo**	(steppiq)
Cecilioides acicula	**3,5**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**4,3**	0,0	1,6	1,5	1,6	0,0	0,0	0,0	1,4	**4,1**	**historiq colon**	
Cepaea nemoralis	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**5,5**	1,1	**8,0**	**historiq colon**	
Clausilia bidentata	0,0	0,7	1,0	**3,2**	1,4	1,7	0,5	1,1	0,0	0,0	0,7	1,1	1,4	1,2	1,8	0,0	**2,0**	0,0	**historiq colon**	
Clausilia parvula	1,2	1,3	0,3	0,0	0,4	0,0	**2,3**	**3,0**	0,0	0,0	1,7	**2,8**	1,3	1,8	0,0	1,0	0,9	0,0	**historiq colon**	
Cochlicopa lubricella	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	18,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**historiq colon**	
Cochlostoma septemspirale	1,0	1,0	1,2	0,0	1,2	1,0	**0,9**	1,2	1,2	1,1	1,3	1,2	**1,4**	1,1	0,8	1,3	1,2	0,0	**historiq colon**	
Discus rotundatus	0,0	2,0	1,7	0,0	1,3	0,9	**2,1**	0,0	0,0	1,3	1,1	1,3	1,8	1,4	2,0	0,0	1,2	0,0	**historiq colon**	
Euconulus fulvus	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,6	0,0	0,0	0,0	6,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6,8	0,0	**historiq colon**	
Euomphalia strigella	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	**14,0**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**historiq colon**	
Fruticicola fruticum	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,2	0,0	**12,4**	0,0	0,0	3,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**historiq colon**	
Helix pomatia	0,0	0,0	1,6	0,0	0,0	0,0	0,7	0,0	**4,7**	3,8	0,0	**3,4**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	3,2	**historiq colon**	
Limacidae sp.	0,0	0,0	8,3	0,0	0,0	0,0	9,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**historiq colon**	
Pomatias elegans	1,4	1,3	1,3	0,0	**1,4**	1,4	**0,0**	**0,0**	1,1	1,1	1,1	1,3	1,4	**1,5**	1,3	1,2	1,1	0,0	**historiq colon**	
Vallonia excentrica	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**18,0**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**historiq colon**	
Vitrea contracta	0,0	0,0	3,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,3	5,7	0,0	0,0	0,0	4,4	2,3	0,0	**historiq colon**	
Pyramidula rupestris pusilla	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**18,0**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**historiq colon**	
Merdigera obscura	0,0	2,3	1,1	0,0	1,0	2,0	0,4	1,8	0,0	1,8	2,0	0,8	1,4	1,5	0,0	0,0	1,9	0,0		

Tableau 2

Affinités (*bi-invariantes logarithmiques*) calculées pour 58 espèces d'Escargots terrestres vis-à-vis de 18 sites échantillonnés.

En gras les valeurs correspondant aux couples espèce-site apportant une contribution $\chi^2_{(i,k)} > 10$ dans le Tableau de Contingence

ANNEXE 1

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 pluri-spécifique

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(t)** 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 :

$$\partial a\,\% = (c(t).\partial t).a\% \qquad (1)$$

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

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

$$\partial a\,\% / a\,\% = c(t).\partial t \qquad (1\text{ bis})$$

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

$$\ln(a\,\%) = \int c(t).\partial t \qquad (2)$$

l'intégration étant étendue au temps écoulé 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) :

$$\mathbf{\ln(a\,\%) = c.(t - t_0)} \qquad (3)$$

t_0 étant la date d'introduction sur le site de l'individu colonisateur primordial pour l'espèce considérée 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.

À 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 :

$$\mathbf{ICN \approx c.(t - t_0)} \qquad (4)$$

(*) 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 continue (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 antériorisant 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.

* 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), $c.(t - t_0)$ 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* de cette abondance relative, rassemblés dans l'ICN (équation (3)).

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

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

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.

ANNEXE 2

Procédure d'échantillonnage appropriée aux recensements des communautés malacologiques terrestres

Les prélèvements pour caractérisation d'une communauté d'Escargots terrestres sont préférentiellement 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 m^2 environ, incluant aussi bien les individus frais que les coquilles vides. Cette manière de procéder est conforme 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 sont déterminés au niveau spécifique. Il est classiquement fait référence, à cet effet, à l'ouvrage de KERNEY & CAMERON (KERNEY & CAMERON, 1999) en consultant également, si nécessaire, le manuel de GERMAIN (GERMAIN, 1930-31).

ANNEXE 3

À propos de l'approche des « spectres écologiques » proposée par J.J. PUISSEGUR

A la suite d'autres auteurs, PUISSEGUR (1976) propose d'utiliser la faune coquillière fossile pour établir un diagnostic écologique de l'environnement immédiat des paléo-sites quaternaires, tout au moins ceux sur substrats pas trop acides. Moins exposée à dispersion que ne le sont les pollens, la faune malacologique peut fournir, de ce fait, des indications spatialement plus précises et offrir ainsi des reconstitutions paléo-environnementales souvent *à bien meilleure résolution*. À cet effet, PUISSEGUR a proposé d'utiliser un 'spectre diagnostic de l'écologie locale', établi en prenant en compte les nombres d'espèces (ou bien leurs abondances cumulées), classées par *groupes écologiques* préalablement déterminés. Cette méthode, à la fois simple et suggestive, est désormais, couramment employée en Archéologie et Paléontologie du Quaternaire.

On propose ici d'exploiter cette approche, mais en y remplaçant la prise en compte des abondances brutes par celle de leurs valeurs *log-transformées*. Deux types d'avantages peuvent découler de ce léger amendement : d'une part, au plan théorique, les avantages déjà évoqués et argumentés précédemment (§ 2, annexe 1) ; d'autre part, au plan pratique, on notera que le diagramme PUISSEGUR avec abondances *log-transformées* représente, *à lui seul*, un mode de

présentation synthétique des deux modes de représentation complémentaires de PUISSEGUR : par nombres d'espèces et par nombres d'individus par espèce. En effet, le diagramme en abondances *log-transformées* tient bien compte des nombres d'individus par espèce tout en tempérant opportunément l'influence du nombre d'espèces, excessive si elle n'est pas log-transformée.

ANNEXE 4

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		f%
Abida secale (Draparnaud 1801)	7	4	10	52	1			21	1		3				2			3	104	56
Acanthinula aculeata (O.F. Müller 1778)				6				2				5							13	17
Aegopinella nitens (Michaud 1831)									1		8								9	11
Aegopinella nitidula (Draparnaud 1805)					3	3				2	9	1		1		1			20	39
Aegopinella pura (Alder 1830)				4	3	8			1	3	4								23	33
Arianta arbustorum (Linnaeus 1758)											7								7	6
Azeca goodalli (A. Férussac 1821)					2														2	6
Candidula unifasciata (Poiret 1801)			1															8	9	11
Carychium tridentatum (Risso 1826)						7		2	1	1	12	5	1			2	2		33	50
Cecilioides acicula (O.F. Müller 1774)				3				2					2	1	1	1		2	12	39
Cepaea hortensis (O.F. Müller 1774)						5	2		3	1	20		7		1	1	3		43	50
Cepaea nemoralis (Linnaeus 1758)			2	1								2						2	7	22
Chondrula tridens (O.F. Müller 1774)				13															13	6
Clausilia bidentata (Ström 1765)	2	2		22	2	6	3	2	7	5	2	3			2	3			61	72
Clausilia parvula Férussac 1807	3		1	4	4	1		6	1		18	22	1		11	2			74	67
Cochlicopa lubricella (Porro 1838)											1								1	6
Cochlodina laminata (Montagu 1803)		1		2	6	10	4	2	4	2	2	1		1			1		36	67
Cochlostoma conicum (Vallot 1801) ssp. ***conicum***	3		8	11	16	28		34	21	3	4			1					129	56
Cochlostoma septemspirale (Razoumowsky 1789)	17	3	29	92	29	90		63	58	17	35	51	8	5	26	42	5		570	89
Cryptomphalus aspersus (O.F. Müller 1774)													3						3	6
Discus rotundatus (O.F. Müller 1774)	4	4		11	19	25		5	8	2	37				4	8	1		128	67
Ena montana (Draparnaud 1801)					2					9	3								14	17
Euconulus fulvus (O.F. Müller 1778)				2				1			1								4	17
Euomphalia strigella (Draparnaud 1801)									1	3									4	11
Fruticicola fruticum (O.F. Müller 1774)												1				1	4		6	17
Helicella itala (Linnaeus 1758)	7	8	2	34														12	63	28
Helicigona lapicida (Linnaeus 1758)	3				2	3			8		16	10			2				44	39
Helicodonta obvoluta (O.F. Müller 1774)	4			3	22	7		4	29	1	16	3			2	1	1		93	67
Helix pomatia Linnaeus 1758				1		3					1			1	3		1	1	11	39
Limacidae sp.						1					1								2	11
Macrogastra attenuata (Rossmässler 1835)											1	3							4	11
Macrogastra plicatula (Draparnaud 1801)									1		1								2	11
Macrogastra rolphii (Turton 1826)					2	2	1								1	2			8	28
Merdigera obscura (O.F. Müller 1774)	2			15	11	5		8	3	5	1	6			1	2	1		60	67
Monachoides incarnatus (O.F. Müller 1774)					5	4			2	4	3		2		1		4		25	44
Oxychilus cellarius (O.F. Müller 1774)					5	10		2	1	1	5	1	3		2	1			31	56
Pagodulina pagodula (Des Moulins 1830)			1			29	2				19								51	22
Phenacolimax major (A. Férusac 1807)									2		1	2			3				8	22
Platyla dupuyi (Paladihle 1868)			1			2					3			1	1	1			9	33
Pomatias elegans (O.F. Müller 1774)	25	8	12	38	33	61		20	55	25			11	2	18	19	3		330	78
Punctum pygmaeum (Draparnaud 1801)			1	2		1		1				2							7	28
Pupilla muscorum muscorum (Linnaeus 1778)		4								1			4		2				11	22
Pupilla muscorum ssp bigranata (Linnaeus 1778)		2																2	4	11
Pupilla triplicata (Studer 1820)			3	2									2					1	8	22
Pyramidula rupestris pusilla (Vallot 1801)												4							4	6
Sphyradium doliolum (Bruguière 1792)										2		4							6	11
Trichia hispida (Linnaeus 1758)				6	14	2				1	3	6							32	33
Trichia sericea (Draparnaud 1801)	1	2				2			1	14	30	18		3	7	1			79	56
Trichia striolata (Pfeiffer 1828)											1	3							4	11
Truncatellina cylindrica (A. Férussac 1807)				6															6	6
Vallonia costata (O.F. Müller 1774)			1	9		1						1	6		2			2	22	39
Vallonia excentrica (Sterki 1892)										2									2	6
Vertigo pygmaea (Draparnaud 1801)															1			2	3	11
Vitrea contracta (Westerlund 1871)			1	2		3		1							2				9	28
Vitrea crystallina (O.F. Müller 1774)											2				1	1			4	17
Vitrea diaphana (Studer 1820)												1							1	6
Vitrea subrimata (Rheihardt 1871)						3													3	6
Vitrina pellucida (O.F. Müller 1774)											1	1							2	11
nombre d'individus	78	38	73	341	181	322	12	176	209	104	271	156	50	16	96	89	26	35	2273	
nombre d'espèces	**12**	**10**	**14**	**24**	**19**	**27**	**5**	**17**	**21**	**21**	**33**	**24**	**12**	**9**	**23**	**17**	**11**	**10**	**58**	
richesse spécifique estimée (Chao 1)	12	10	26	24	19	29	5	18	41	25	50	32	13	27	27	27	24	25	63	
% estimé de richesse spécifique totale	98	98	53	98	99	93	95	96	51	85	66	75	95	33	85	63	47	41	93	
mesures conservatoires au titre de la richesse spécifique			**X**	**X**		**X**			**X**	**X**	**X**	**X**		**X**	**X**	**X**	**X**			
mesures conservatoires au titre de n espèces patrimoniales	1	0	3	1	3	5	2	1	1	2	4	3	0	2	2	2	0	0		

Composition spécifique des 18 communautés d'Escargots échantillonnées (abondance = nombre d'individus par échantillon)

ANNEXE 5

Le Tableau de Contingence [espèces – sites]

Pour I espèces 'i' et K sites échantillonnés 'k', on constitue un tableau de I lignes (= espèces) et K colonnes (= sites) (*).

La valeur en case [i, k] correspond à la valeur de $\chi^2_{(i,k)}$ pour l'espèce 'i' au site 'k' vis-à-vis de la distribution globale de l'ensemble des I espèces sur les K sites. Cette valeur $\chi^2_{(i,k)}$ s'écrit classiquement :

$$\chi^2_{(i,k)} = [n_{ik} - (\Sigma_l\, n_{il})(\Sigma_j\, n_{jk})/\ (\Sigma_l\, \Sigma_j\, n_{jl})]^2 / [(\Sigma_l\, n_{il})(\Sigma_j\, n_{jk})/\ (\Sigma_l\, \Sigma_j\, n_{jl})]$$

avec n_{ik} représentant le nombre d'individus de l'espèce 'i' échantillonnés sur le site 'k' ; Σ_l et Σ_j désignant les sommations sur 'l' de 1 à K (ensemble des sites échantillonnés) et sur 'j' de 1 à I (ensemble des espèces observées).

Les valeurs de χ^2 associées à chacune des espèces et à chacun des sites sont listées dans une colonne et une liste adjacentes au tableau :

La valeur $\chi^2_{(i\,.)}$ pour l'espèce 'i' sur la série des K sites est égale à :

$$\chi^2_{(i\,.)} = \Sigma_l\, \chi^2_{(i,l)}$$

La valeur $\chi^2_{(.\,k)}$ pour le site 'k' relativement à l'ensemble des I espèces observées est égale à :

$$\chi^2_{(.\,k)} = \Sigma_j\, \chi^2_{(j,k)}\ ;$$

Enfin la valeur $\chi^2_{(.\,.)}$ pour l'ensemble du tableau [I espèces & K sites] est égale à

$$\chi^2_{(.\,.)} = \Sigma_j\, \chi^2_{(j\,.)} = \Sigma_l\, \chi^2_{(.\,l)} = \Sigma_l\, \Sigma_j\, \chi^2_{(j,l)}$$

(*) le logiciel correspondant à cette Analyse du Tableau de Contingence en terme de valeurs de χ^2 est disponible auprès de l'auteur

Remerciements

Au responsable de la conservation de la Réserve Naturelle Nationale de la Combe Lavaux pour la permission de travail sur le site

BIBLIOGRAPHIE

AUBRY S., MAGNIN T., BONNET V. & PREECE R.C., 2005 – Multi-scale altitudinal patterns in species richness of land snails communities in south-eastern France. *Journal of Biogeography* **32** : 985-998.

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. 2008 a – Comparing species-abundances within and between communities using samples of limited sizes : statistical significance and practical advice. Application to land-snails communities. *Mémoires de la Société d'Histoire Naturelle du Creusot* **4** : 6 – 16.

BÉGUINOT J. 2008 b – Would the classically modified formulation of the species-richness estimator 'CHAO 1' when no doubletons occurs, still remain useful for low (but non-zero) numbers of doubletons ? *Mémoires de la Société d'Histoire Naturelle du Creusot* **4** : 1-5.

BÉGUINOT J. 2009 a – 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. 2009 b – Premier aperçu de la faune malacologique terrestre (Escargots non aquatiques) dans la Combe Lavaux à Gevrey-Chambertin *Mémoires de la Société d'Histoire Naturelle du Creusot* **5** : 43-62.

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.

BÉGUINOT J. 2012 – Comment tester de manière simple le degré d'exhaustivité d'un échantillonnage au sein d'une communauté plurispécifiques animale ou végétale. *Revue scientifique Bourgogne Nature* **15** : 64-65.

CAMERON R.A.D & POKRYSZKO B..M. 2005 – Estimating the species richness and composition of land mollusc communities: problems, consequences and practical advice. *Journal of Conchology* **38** (5) : 529-547.

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.

DAGET P. & GODRON M. 1982 – *Analyse de l'écologies des espèces dans les communautés*. Masson, Paris.

GERMAIN L. 1930-1931 – *Mollusques terrestres et fluviatiles*, *Faune de France* tomes 21 & 22, Lechevalier édit., Paris, 897 p.

GUINOCHET M. 1973 – *Phytosociologie*. Masson, Paris. HAUSDORF B. & HENNIG C. 2003 – Nestedness of north-western European land snail ranges as a consequence of differential immigration from Pleistocene refuges. *Oecologia* **135**: 102-109.

KERNEY M.P. & CAMERON R.A..D. 1999 – *Guide des escargots et Limaces d'Europe*. Delachaux & Niestlé edit. Paris, 370 p.

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.

PUISSÉGUR J.-J. 1976 – Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne. Thèse. *Mémoires Géologiques de l'Université de Dijon*, Doin éditeurs.

RUNDELL R.J. & COWIE R.H. 2003 – Preservation of species diversity and abundances in Pacific island land snails death assemblages. *Journal of Conchology* **38** (2) : 155-163

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.

TILMAN D. 2004 – Niche tradeoffs, neutrality and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion and community assembly. Proceedings of the National Academy of Science USA **101** (30) : 10854-10861.

 Bull soc hist nat Autun – 2013 – pp 29-40

DONNÉES GÉOLOGIQUES NOUVELLES SUR LA PARTIE OCCIDENTALE DU BASSIN PERMIEN DE LODÈVE (HÉRAULT, FRANCE)

NEW DATA ABOUT THE LODÈVE PERMIAN WEST PART (HÉRAULT, FRANCE)

par **Jacques GARRIC***

2e PARTIE[1]

3. LA BORDURE SUD DU BASSIN

3. 1. COMPLÉMENTS AUX LEVERS ANTÉRIEURS CONCERNANT LA LIMITE ENTRE LE STÉPHANIEN ET L'AUTUNIEN.

* Au sud de l'Aire Raymond, le Stéphanien réapparaît dans le dièdre sud des failles f6 et f7 aux rejets inverses (fig. 8). Cette zone où le charbon a été recherché est quadrillée presque orthogonalement par les failles du faisceau de l'Orb et celles de la Tour-sur-Orb (f 10). Étant donné la plasticité des shales charbonneux et des argilites rouges incluses, on distingue mal les compartiments faillés de ceux restés en place. Cependant, sur la route du col de l'Aire Raymond à Boussagues, nous avions observé, côte à côte, des dépôts gris et rouges : poudingues à gros éléments arrondis, gris dans un ciment argilo-gréseux gris vert, poudingues et brèches cimentés par de l'argilite rouge ; ensemble faisant partie de cônes d'alluvions stéphaniens.

* D'autres dépôts rouges dispersés dans le Stéphanien, localisés dans le dièdre limité par les failles f6 et f10 dans la crête de l'Albade pourraient recouvrir le Stéphanien qui a été morcelé par la tectonique.

* De tels dépôts rouges sont connus en plusieurs endroits au-dessus du Stéphanien dans le petit bassin voisin de Neffiés-Fouzilhon, à la bordure méridionale de la Montagne Noire (BERGER 1981).

- La coupe suivante, relevée approximativement en x = 679,8 et y = 3138,7, sur 5 m d'épaisseur, montre de bas en haut, la succession suivante : conglomérats décimétriques puis shales noirs fossilifères du Stéphanien recouvert par un banc très épais d'une roche volcano-sédimentaire, repérée VSI et connue antérieurement dans un autre bassin, sous le nom de tuf de la Roubayre. Ce dernier rougeâtre est constitué de cendres volcaniques mêlées à des sédiments détritiques.
- Dans une autre coupe passant par 5 sondages, l'épaisseur du Stéphanien est de 25 à 30 m, au-dessous du même repère VSI. Ces dépôts rouges ont été rapportés à l' « Assise du Ponsard » *sensu* FEYS & GREBER (1958) par la COGEMA.
- Plus à l'est, dans le sondage GBN 2, le tuf VSI repose aussi sur le Stéphanien par l'intermédiaire d'un conglomérat plus épais. L' « Assise du Ponsard » y est épaisse de 13 m et se trouve encadrée par le tuf VSI et une cinérite VSII blanche qui a été numérotée XXIII par ODIN (1988).

---

[1] La 1re partie est parue dans le bulletin n° 203.

* Ingénieur Géologue Honoraire de la COGEMA
16 rue des Azalées – La Chamberte – 34070 MONTPELLIER.

Publié en avril 2013

• À 2,5 km, au sud du précédent sondage, un autre dit SSC1, dû à Total, a recoupé 25 m d'une série rouge qui a été attribuée à l' « Assise du Ponsard ». Elle repose sur le Stéphanien.

Ainsi, en différents endroits du bassin de Neffiès-Fouzilhan, la Formation 1 du Mont Sénégra serait en concordance avec le Stéphanien. L' « Assise du Ponsard » pourrait correspondre aux premiers dépôts autuniens provenant de l'érosion du substratum et du Stéphanien rubéfié et latéritisé.

* Dans la tranchée de l'ancienne voie ferrée au-dessus du petit affleurement de shales stéphaniens de l'extrémité sud, repose en concordance semble-t-il, la couverture silto-pélitique rouge de quelques mètres d'épaisseur surmontée par des bancs de conglomérats grossiers. Le tout doit être attribué à l'Autunien jusqu'à la route de la Tour-sur-Orb, où l'on voit les nappes conglomératiques superposées, pentées vers le N-NE.

* Dans le sondage GRS 17 de Galinié, les conglomérats plus ou moins grossiers sont gris. Les passages rouges y sont peu fréquents. À la base des 377 m de conglomérats, il existe au-dessus du Stéphanien charbonneux une couche rouge épaisse de 2,5 m. Il est possible que celle-ci ait été beaucoup plus épaisse comme dans le fossé du Col de l'Aire Raymond (cf. supra). D'après les affleurements vus précédemment, on peut admettre que tout l'ensemble situé au-dessus du Stéphanien est Autunien. Ce dernier a glissé sur le Stéphanien, peut être à la suite du coulissage dextre du bassin sur les failles f5.

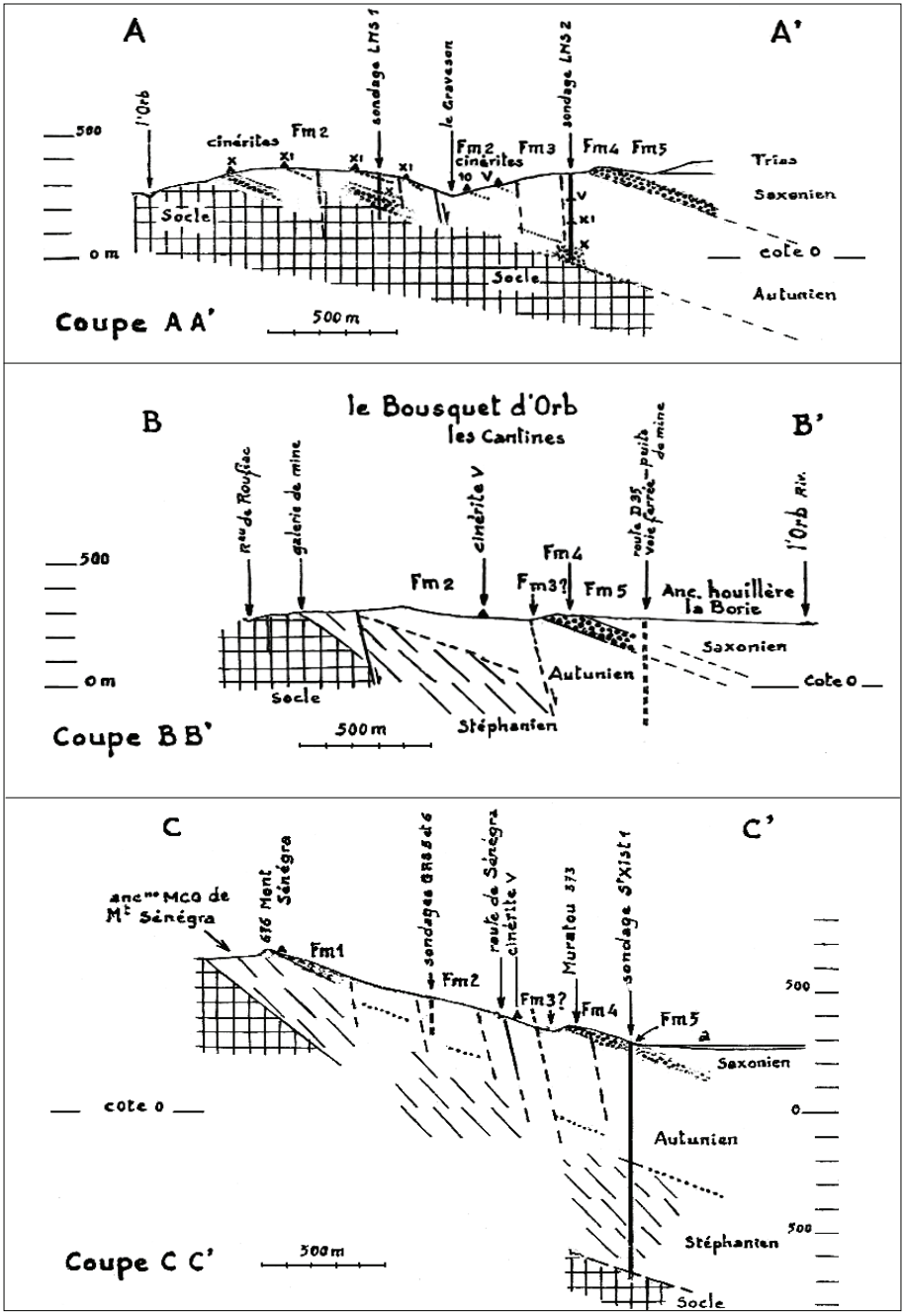
Tableau I I– Failles les plus remarquables (f) repérées sur la figure 4.

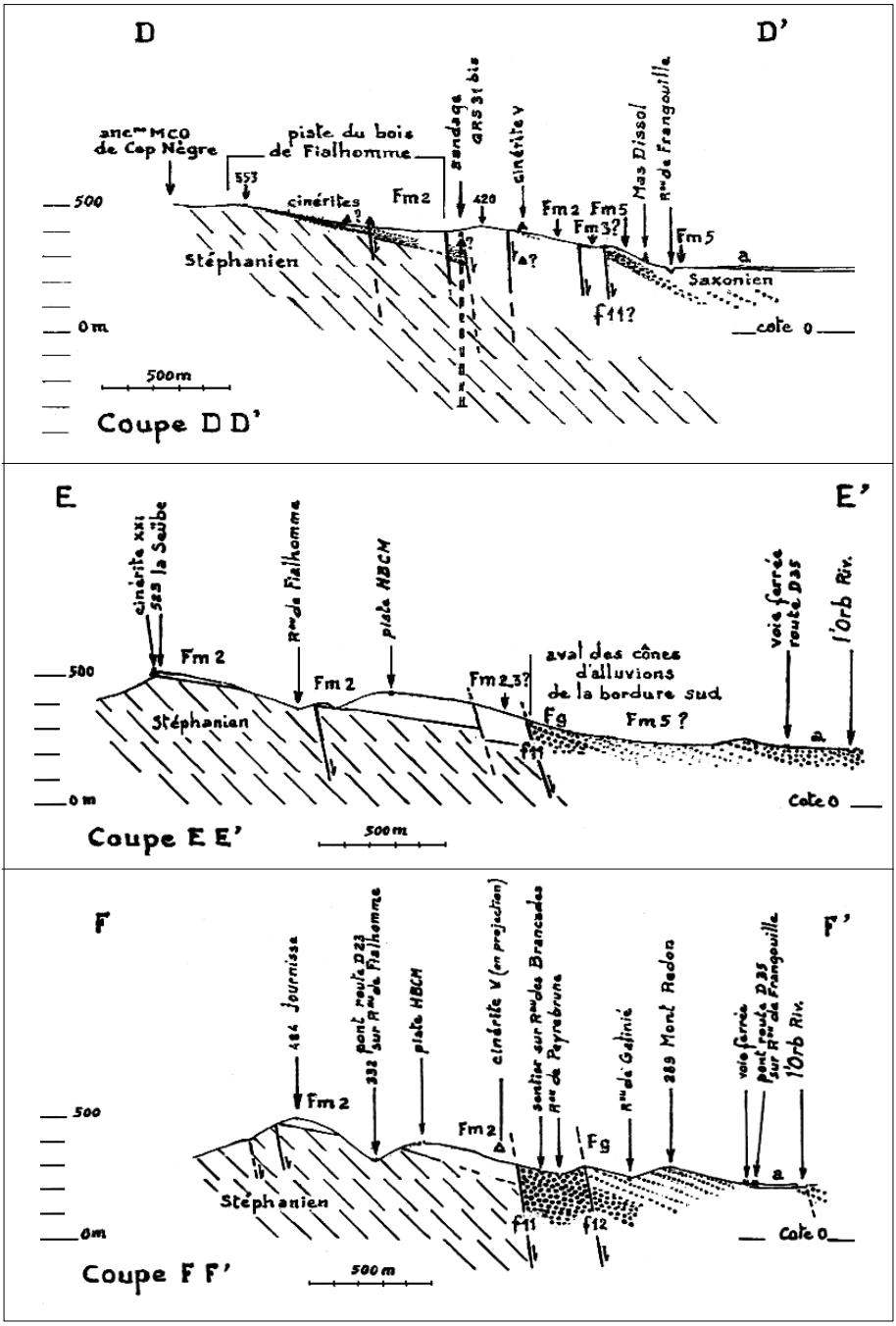
N°	Coordonnées en grades Lambert III	Situation au lieu-dit Localisation précise	Caractéristiques
1	X : 667,95 Y : 3157,05	Est de cote 458 de Rigaudet : sentier partant de piste forestière vers SE, à 100 m du départ talus S subvertical silicifié	Mur de brèche d'éléments du Trias cimentés par du quartz, anciennes recherches de barytine. Faille de Rigaudet f1, Bull. Autun n° 137
2	X : 668,9 Y : 3157,0	Les Fourques : sentier montant de l'O de Lunas à la piste forestière vers le N, à mi-parcours	Contact entre l'Autunien rouge F 2-3 du ravin à l'O du sentier et les grès et calcaires du Trias dans le sentier. Faille de l'Orb f5, Bull. Autun n° 137
3	X : 667,88 Y : 3156,08	Route D8 de Lunas : grand virage à l'O de ligne électrique, talus E de 4 m de hauteur	Plusieurs failles NO-SE de Rigaudet, effondrements nets de la Formation 2 au niveau de la « couche » 10. Faille f4 Bull. Autun n° 137
4	X : 665,19 Y : 3154,51	MCO du Mont Sénégra : gradin 2 dans le Stéphanien, couche 3 de charbon dans le virage	Laminage de la couche 3 par une faille qui recoupe la Formation 1 de la cote 676 du Mont Sénégra (fig.5)
5	X : 666,05 Y : 3154,76	Campredon : petite carrière de recherche de charbon au bord S de la piste HBCM	Contact par faille de l'Orb sur 3 m de hauteur entre le Stéphanien et l'Autunien, Formation 2 de la base

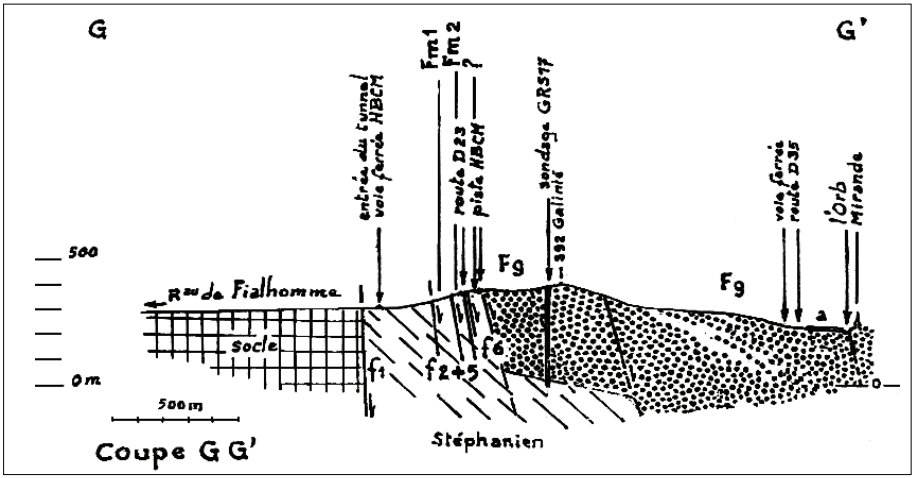
6	X : 666,48 Y : 3154,68	Talus O de la piste en virage	Large zone de broyage dans la Formation 2 sur failles de l'Orb
7	X : 666,98 Y : 3154,04	Talus O de route D35 de Sénégra	Massif de plusieurs mètres de hauteur de brèche de la base de Formation 2 sur faille de l'Orb
8	X : 666 Y : 3153,7	Talus N du sentier, près d'une ancienne fouille pour cuivre	Plan de faille de l'Orb NE-SO vertical Formation 2, séquence 5 tout près
9	X : 665,45 Y : 3153,2	Dans le fond d'un talweg descendant à l'O de Mouchou	Faille de l'Orb, contact entre siltites grises verticales de Formation 2 et pélite rouge de Formation 2-3
10	X : 664,6 Y : 3153,2	Bois de Fialhomme : sur la piste HBCM près talus SO	Faille de l'Orb remplie de cinérite blanche épaisse (XXI)
11	X : 664,15 Y : 3151,80	Vallon du ruisseau de Fialhomme : route D23 du versant O, talus dans le virage à 90° juste au N de ligne électrique Dans le lit du ruisseau : juste au N de la ligne électrique	Une des failles bordières des bassins : f2 dans Bull. Autun n° 194, contact au S grès rubanés à charbon du Stéphanien, au N Formation 1 de l'Autunien : brèche de faille à éléments rouges volcano-sédimentaires ? La même faille f2 – 2 branches avec broyage – contact au S grès gris clair Stéphanien, au N un banc mince de conglomérat dans grès rosés de la base ? de la Formation 1, fig.8
12	X : 664,32 Y : 3151,64	Vallon du ruisseau de Fialhomme : route D23 du versant E talus de 2 virages au S de la ligne électrique	Passages de plusieurs failles f5 fig.8 : - miroir de faille penté SSE avec larges rides parallèles plongeant O - zone broyée subverticale Formation 2 avec « couches » - large zone broyée de siltites et pélites rouges dressées à la verticale dans fossé entre les failles f1 et f5
13	X : 664,4 Y : 3151,5	Au départ de la piste HBCM : vers NE au col de l'Aire Raymond sur 100m dans talus et fossé série rouge conglomératique	- passage de la faille de l'Orb f6 au sommet du talus : pendages NO et SE - passages des failles EO f5 recoupées dont la plus au N dans virage décroche f6 vers Est : cinérite blanche dans f5.
14	X : 664,65 Y : 3151,55	Au croisement du ruisseau de Peyrebrune et d'un affluent de rive gauche	Croisement des failles f11 et f5 respectivement, murs énormes de conglomérats verticaux très grossiers (cônes d'alluvions) cinérite V ? en éboulis dans l'affluent
15	X : 664,9 Y : 3151,85	Dans petit coude du ruisseau des Brancades : lit du ruisseau et talus	Passage de la faille de l'Orb f11 dans fond du ruisseau mettant en contact F2 gris et conglomérats rouges du talus, à la base poudingue blanc très grossier

N°	Coordonnées en grades Lambert III	Situation au lieu-dit Localisation précise	Caractéristiques
16	X : 665,05 Y : 3151,65	Au croisement de 2 chemins : chemin montant à cote Galinié, chemin récent allant vers l'O dans un virage vers l'E	Bordant au SE chemin de Galinié, mur de brèche quartzeuse haut de 2m sur faille de l'Orb, f12 (fig.8), au contact SE série rouge pélite + conglomérats
17	X : 664,7 Y : 3151,1	Ancienne voie ferrée HBCM à 150m du tunnel vers SE talus NE : large zone broyée argileuse grise	Croisement de failles orthogonales dans du Stéphanien conglomératique, une faille en prolongement de faille bordière du bassin Carbonifère f7
18	X : 664,85 Y : 3150,90	Route D23 entre 2 virages talus NE-SO affleurement sur 10 m de haut	Faille de l'Orb f9 (fig.8) passage argileux dans Stéphanien gris+débris noirs charbonneux, descendant du sommet SO jusqu'au fossé NE, encadré de conglomérats rouges
19	X : 665,45 Y : 3150,50	Réservoirs d'eau de la Tour-sur-Orb entre la tranchée de chemin de fer et route D23	Shales charbonneux stéphaniens broyés sur le passage de la faille f10 non visible au contact avec calcaires hettangiens visibles talus O de la route
20	X : 665,8 Y : 3151,0	Lit de l'Orb à l'O de Mirande	Grès gris et conglomérats gris en pendages contraires sur faille de l'Orb ? filonnets de barytine et carbonates blancs
21	X : 666,40 Y : 3151,10	Talus S de piste forestière près virage en épingle	Faille NO-SE traversant la piste dans siltites et conglomérats rouges
22	X : 666,95 Y : 3151,10	Talus O de piste forestière	Plusieurs failles NO-SE, passage argilo-gréseux gris ou rouge avec filons de sidérose (?) à cœur de barytine
23	X : 666,95 Y : 3151,95	Au S de Boubals chemin vers le SO au bord de la plaine	Faille NO-SE mettant en contact siltite et pélite rouge de Formation 5 au N avec conglomérats rouges des cônes d'alluvions, compartiment N abaissé
24	X : 666,90. Y : 3150,10	Juste à l'aval du barrage sur l'Orb : affleurement dans l'Orb moitié rive gauche	Faille E-O mettant en contact au S calcaires redressés du sinémurien et au N conglomérats gris grossiers (boules) en pendage N , sur la berge série rouge de conglomérats et pélite
25	X : 667,20 Y : 3150,15	Affleurements dans lit du ruisseau du Vernoubrel	Faille E-O suite de la précédente (prolongement Est de faille f10) même disposition = conglomérats moyens et gris clairs (idem n° 20)
26	X : 667,20 Y : 3150,15	Talus rive gauche du Vernoubrel	Faille E-O contact entre les grès conglomératiques gris précédents et pélite rouge de la série des cônes d'alluvions
27	X : 668,22 Y : 3150,03	Dans le fond du ruisseau étroit encaissé affleurement cascade	Faille entre calcaires du Jurassique verticaux et série rouge des cônes d'alluvions pentée N

Figure 9 – Coupes géologiques de la bordure ouest repérées sur la figure 1.




D
D'
anc.ne MCO de Cap Nègre
piste du bois de Fialhomme
553
cinérites
Fm2
Stéphanien
500
0m
500m
Coupe D D'
sondage
cinérite V
420
Fm2 Fm5
Fm3?
Mas Dissol
R.ne de Frangouille
Fm5
a
Saxonien
f11?
cote 0
E
E'
cinérite XXI
553 la Saube
R.ne de Fialhomme
piste HBCM
Fm 2
Fm 2
Fm 2,3?
aval des cônes d'alluvions de la bordure sud
Fg
Fm5 ?
f11
voie ferrée
route D35
l'Orb Riv.
a
Stéphanien
500
0 m
Cote 0
Coupe E E'
500m
F
F'
484 Journiss.
pont route D23 sur R.ne de Fialhomme
332
piste HBCM
cinérite V (en projection)
sentier sur R.ne des Brancades
R.ne de Peyrebrune
R.ne de Galinié
289 Mont Radon
voie ferrée
pont route D35 sur R.ne de Frangouille
l'Orb Riv.
Fm2
Fm2
Fg
a
Stéphanien
f11
f12
500
0m
Cote 0
Coupe F F'
500 m



3. 2. Levers inédits

Au-delà de la faille f7, vers le NE on remarque deux avancées de cônes d'alluvions qui sont d'âge Permien (fig. 5).

* À l'ouest, en bordure de la grande faille f11 du ruisseau de Peyrebrune, puis dans son prolongement dans le ruisseau des Brancades, affleurent tantôt des brèches, tantôt des poudingues très grossiers. Puis ces conglomérats passent vers le NE à des grès microconglomératiques et à des argilites rouges dans le secteur de Frangouillle. Nous sommes arrivés ici à la limite des épandages de piémont. La plaine d'inondation commence à Mas Dissol où apparaissent les pélites de la Formation F5 du Salagou.

* À l'est, la deuxième avancée de fanglomérats constitue les affleurements à la limite de la plaine alluviale de l'Orb. Des conglomérats forment la butte du Mont Redon puis se dispersent au-delà vers le NE dans l'argilite rouge.

* Entre ces deux avancées des cônes d'alluvions, à partir de la butte de Galinié vers le NE, on observe des bandes de conglomérats en bancs de moins en moins épais, mêlés à de l'argilite rouge qui devient prépondérante à mi-distance du Mas de l'Église. La paléoplaine d'inondation est atteinte ici plus rapidement. Dans cette configuration, on aurait en vis-à-vis les versants est et ouest convergents de deux cônes d'alluvions.

* Dans le versant est de la vallée de l'Orb, les conglomérats sont les mêmes que ceux de la rive droite, avec le même pendage dirigé vers le NE, sauf par exemple dans le secteur du Chêne (x = 666,5 et y = 3151,2) où le pendage est orienté vers le NO. En effet dans les collines de la rive gauche, il existe une série de failles orientées NNO-SSE qui contrarient le pendage général vers le NE. Certaines d'entre elles sont minéralisées avec de la barytine et de la sidérite ; par exemple en cet endroit précisé par les coordonnées suivantes (x = 666, 9 et y = 3151, 1). Cette série de failles dite du Plo (cote 364) rappelle celle de Rigaudet du secteur de Lunas où la barytine a été recherchée près du Trias. La base de la couverture mésozoïque du Causse de Lunas se trouve à la cote 350, de l'autre côté de la plaine (Plaine Basse, Plaine d'Oulious) où la Formation 5 pend vers le SE. Toute la bordure sud du bassin a donc pu être recouverte par les niveaux évaporitiques du Trias.

* Dans la bordure sud, les failles du Plo ont fonctionné dans le même sens que celles de Rigaudet dues à l'extension en largeur du bassin. D'après la seule faille

interprétable de Boubals (repère 23), nous avons considéré que les autres accidents avaient un regard nord. Dans cette hypothèse, il en résulte que les compartiments NE se seraient affaissés sur les failles du sud, entraînant la réduction de l'épaisseur des cônes d'alluvions. En allant du nord vers le sud, on observerait ainsi les dépôts les plus anciens (cf. infra).

On remarquera qu'il n'existe pas de faille NE-SO du type faisceau de l'Orb dans tout le massif des cônes d'alluvions de l'est.

* À Boubals, on passe rapidement des conglomérats aux pélites des « ruffes » de la Formation du Salagou dans la Plaine Basse. On a pu observer, sur une courte distance pour la première fois, que vers l'aval NE, le conglomérat rouge passe à des siltites de même couleur et que le sommet du conglomérat gris fait place à une siltite gris vert (x = 667,15 et y = 3152). Il en est de même avec celui de la Croix de Mounis situé dans l'ouest du bassin Stéphanien.

* La bordure sud du bassin est limitée par la faille f10 prolongée à l'est de la Tour-sur-Orb par deux branches (fig. 6). Le fleuve Orb coule entre elles, 3 km à l'est, au Mas Blanc :

- juste à l'aval d'un barrage sur l'Orb (x = 666, 9 et y = 3150, 1), on observe au contact faillé avec les calcaires du Lias, des conglomérats gris à blancs à gros éléments arrondis et, au-dessus, la série des grès et conglomérats rouges.
- dans le lit du Vernoubrel (x = 667, 15 et y = 3150, 05), on voit à peu près la même succession : grès conglomératiques gris à blanc puis, au dessus vers le nord des pélites rouges et au-delà d'une faille, la série typique des siltites et des conglomérats rouges du massif de Roque Rouge.
- plus à l'est, la branche nord de la faille se dirige vers l'est au fond d'un étroit ruisseau (x = 668,24 et y = 3150,05) où les dolomies du Bathonien sont en contact avec la série rouge précédente très bouleversée.

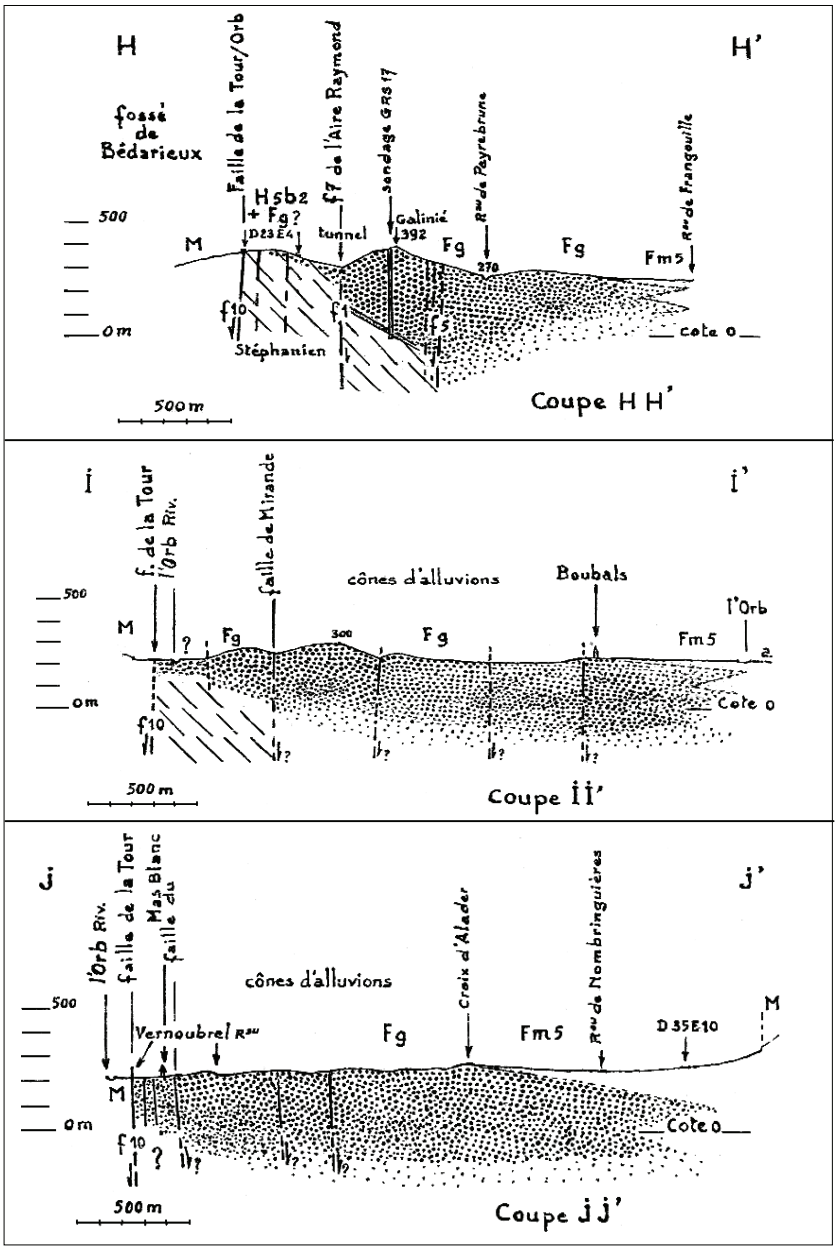
* À partir de la Tour-sur-Orb, nous venons de voir que l'Orb avait changé de direction à 90°. En remontant son lit, vers le nord, ce ne sont plus que des grès et des conglomérats gris et blancs, comme ceux du Vernoubrel affleurant sur une distance de 1300 m ! La couleur rouge y apparaît vers 500 m dans de rares bancs décimétriques de grès. Vers 1000 m, ces derniers atteignent 1 m d'épaisseur. Au niveau du fleuve, nous sommes à une trentaine de mètres au-dessous de la tranchée de l'ancienne voie ferrée où les conglomérats sont rougis. Dans ces deux endroits, les pendages sont les mêmes, dirigés vers le NNE à nord. Ce sont des dépôts autuniens, complètement décolorés dans l'Orb. Les shales charbonneux stéphaniens de l'extrémité sud de la tranchée, pentés vers le nord, devraient être immergés en aval du pont du Moulin de la Tour-sur-Orb. Comme ce n'est pas le cas, il est donc vraisemblable que les cônes d'alluvions de la rive gauche de l'Orb, dans la colline du Ga (cote 333) sont autuniens.

* Dans la partie grise du lit de l'Orb et particulièrement au sud, nous avons aperçu des tronçons de faille dirigés vers le NE-SO, comme le fleuve. Aurait-on, en cet endroit, la dernière faille du faisceau de l'Orb ? Serait-ce là, une faille tardi-hercynienne, comme celle d'Olmet-la-Lieude qui aurait fait barrage à l'extension du bassin suivant sa longueur avec le faisceau des failles de l'Orb ?

Certaines fractures sont minéralisées en barytine et en carbonates blancs. Finalement la vallée de l'Orb, dans les limites de la carte (fig. 6), serait d'origine tectonique en grande partie.

* Il semble qu'il y ait un décalage, entre les deux rives de l'Orb, dans le passage des dépôts fluvio-torrentiels aux fluviolacustres, au Mont Redon sur la rive droite et à Boubals sur celle de gauche.

Figure 10 – Coupes géologiques de la bordure sud repérées sur la figure 1.
formation : **Fm** – faille : **f** – fanglomérat : **Fg**



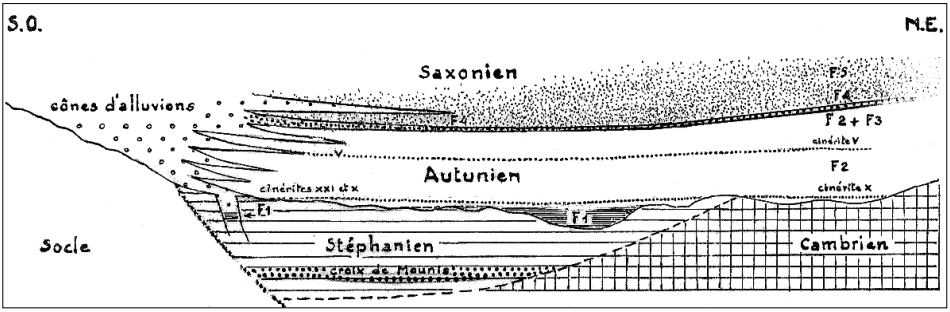


Figure 11 – Coupe synthétique transversale des bassins carbonifère et permien.

4. BILAN STRATIGRAPHIQUE

4. 1. STRATIGRAPHIE DE LA BORDURE OCCIDENTALE

* La recherche des cinérites dans la bordure occidentale du bassin de Lodève a concerné les marqueurs majeurs du Groupe Autunien caractérisés, pour la première fois, dans la partie orientale. Mais les nombreux niveaux volcano-sédimentaires découverts au Mont Sénégra et à l'Aire Raymond n'ont pas toujours pu être corrélés avec ceux de référence. À la base de la première Formation Autunienne, un ou plusieurs niveaux rouges de l'Aire Raymond pourraient être rangés dans l'Assise du Ponsard. Compte tenu de la rubéfaction, il a été difficile de connaître l'organisation de la Formation 2 qui constitue la plus grande partie du versant SE de la vallée de l'Orb. La cinérite V, y a été, néanmoins, nettement reconnue dans sa partie supérieure. Par contre dans sa base, on ne sait si les cinérites observées sont la X ou la XXI ou les deux à la fois. La cinérite V a été repérée en cinq endroits qui se répartissent entre les cotes 400 et 300 m, dans des compartiments tectoniques différents, de plus en plus effondrés vers l'est, par le fonctionnement du faisceau des failles de l'Orb (fig. 6).

* Nous avons répertorié dans le tableau I, les éboulis et les affleurements de « cinérites » et sur une carte (fig. 3). Un ou plusieurs échantillons ont été prélevés dans chaque repère de la carte et une fiche descriptive a été établie pour chacun d'eux. Le tableau I est un condensé de ces fiches. Dans notre texte l'échantillon est désigné par un numéro ; la référence complète est Ld.Ci n°. Le dépositaire de la collection Garric sera le Musée Fleury de Lodève (Hérault).

* Les « couches bitumineuses » ont été rarement observées à l'affleurement. Et, quand c'est le cas, on ne distingue pas (ou mal) les séquences sédimentaires qui y sont associées. Exceptionnellement, la cinérite V est reliée à la « couche » 5. Par contre, dans les trois sondages du Mas de Nouguier, plusieurs de ces « couches » autuniennes sont localisées dans des mégaséquences complètes *sensu* LAVERSANNE (1976). Dans le sondage LNS 2 du secteur de Lunas, les « couches » disparaissent complètement au-dessus de la cinérite VIII ; les dépôts étant devenus rouges et essentiellement fluviatiles.

* La Formation 3 du Viala qu'on ne peut séparer de la partie supérieure de la Formation 2, semble disparaître en allant du NE vers le SO. Il en est de même de la Formation 4 des conglomérats de Saint-Xist qui n'y est plus visible. Dans cette partie centrale de la bordure occidentale, il donc possible, que les rejets des failles du faisceau de l'Orb soient très importants.

* Bien que l'on n'ait pu voir aucune discordance entre l'Autunien et le Saxonien, les auteurs de la carte géologique de Bédarieux (BOGDANOFF *et al.* 1984) suggèrent une discordance cartographique entre ces deux groupes.

* En résumé, il apparaît que faute de caractères suffisants pour déterminer la plupart des cinérites et en raison d'une forte rubéfaction/oxydation des sédiments à l'affleurement, il n'a pas été toujours possible de distinguer macroscopiquement, aussi clairement qu'à l'est, les divers découpages stratigraphiques dans l'Autunien de la partie occidentale du bassin.4. 2. Stratigraphie de la bordure méridionale

* Dans les cônes d'alluvions de cette bordure sud, la limite entre les groupes Autunien et Saxonien n'est pas lisible. Tout au plus, peut-on dire que les parties les plus septentrionales des cônes sont saxoniennes. Il est évident que les pélites de la Formation F5 des « ruffes » de la Plaine d'Olious, en bordure droite de la carte (fig. 6) sont plus récentes que celles du Ruffas (x = 667,1 et y = 3153,5). Il en est de même, pour les fanglomérats du Caylus (x = 669 et y = 3151) vis-à-vis des conglomérats de Saint-Xist (Formation F4) situés en amont de Ruffas. Il est possible aussi que la colline de Galinié qui est le sommet culminant (392 m) de la partie située à l'est de la Grande faille f11 de l'Orb, soit coiffée par des conglomérats saxoniens (fig. 8).

* Dans la plaine inondable qui se trouve entre les deux avancées de fanglomérats à l'est de la colline de Galinié, des pélites, tout à fait semblables à celles saxoniennes du Salagou, pourraient être autuniennes ainsi qu'une partie des cônes d'alluvions dont elles sont issues. En parallèle, les parties méridionales des cônes d'alluvions de l'est de l'Orb seraient autuniennes comme la colline du Ga. Quoi qu'il en soit, les grès et les conglomérats du lit de l'Orb à la Tour-sur-Orb semblent bien être autuniens. Et à la limite sud du bassin, le Saxonien doit exister dans l'angle droit de la carte au niveau du ruisseau de Vernoubrel (fig. 6).

BIBLIOGRAPHIE

BERGER, G., FEIST, R. et FREYTET, P. 1981 – Feuille de Pézenas à 1/50 000 et Notice explicative, BRGM n° 26-44.

BECQ-GIRAUDON, J-F, VAN DEN DRIESSCHE, J. 1993 – Continuité de la sédimentation entre le Stéphanien et l'Autunien dans le bassin de Graissessac-Lodève (sud du Massif central) implications tectoniques. C. R. Acad. Sc. Paris, 317, 2, 939-945.

BECQ-GIRAUDON, J-F, BOITEAU, A., BOGDANOFF, S., BOULANGER, A-H., DEMANGE, M.,DONNOT, M., ELLENBERGER, F., FREYTET, P., ILDEFOSSE, J-P., LATOUCHE, L., PINNA, P., PRUNAC, M., ROLET, J., SANTARRELLI, N et CEA. 1984 – Béda-rieux. Carte géologique de la France à 1/50 000, BRM, Orléans-la-Source.

BOGDANOFF, S., DONNOT, M., ELLENBERGER, F., 1984 – Note explicative de la feuille de Bédarieux à 1/50 000, BRGM, Orléans, 105 p.

BRUGIER, O., BECQ-GIRAUDON, J. F., CHAMPENOIS, M., DELOULE, E., LUDDEN, J., MANGIN, D., 2003 – Application of in situ zircon geochronology and accessory phase chemistry to constraining basin development during post-collisionnal extension: a case study from the French Massif Central. Chemical Geology, 201: 319-336.

CABANIS, B., LEROY, S., et NMILA, A – Nature et origine du volcanisme à l'origine de la minéralisation uranifère du bassin de Lodève (inédit), 2 p.

CHÂTEAUNEUF, J. J. et FARJANEL, G. 1989 – Synthèse géologique des bassins permiens français, Mémoire BRGM, Orléans- la-Source, n°128.

DEBRIETTE, P. et GAND, G. 1990 – Conséquences stratigraphiques et paléoenvironnementales de nouvelles observations paléontologiques dans la Permien de la partie occidentale du bassin de Lodève (Sud du Massif Central). Géologie de la France, 1 :19-32.

FEYS, R. et GREBER, C. 1958 – Le bassin houiller de Blanzy et le Creusot. Revue de l'industrie minérale, BRGGM, 21, 42 p.

GAND, G., GALTIER, J., GARRIC, J., TEBOUL, P-F. et PELLENARD, P. (à paraître) – Discovery of an Autunian macroflora on the western border of the Lodève Permian basin (Mont Sénégra, Hérault, France): Stratigraphical and Paleoenvironmental implications.

GARRIC, J. 1965 – L'uranium dans le Carbonifère et le Permien de Lodève. Les minerais uranifères français. Institut national des Sciences et Techniques nucléaires. P.U.F. éd. Paris, 3, 2 :147-265.

GARRIC, J., 2003 – Les cinérites du groupe Autunien du bassin de Lodève. Bull. soc. hist. Nat. Autun, 188 : 25-34

GARRIC, J., 2004 – Le passage du Stéphanien à l'Autunien dans la découverte des houillères (HBCM) du mont Sénégra, à la limite du bassin carbonifère de Graissessac et du bassin Permien de Lodève (Hérault). Bull. soc. hist. Nat. Autun, 194, 29-40.

GARRIC, J., 2007 – Le passage du Stéphanien à l'Autunien au nord-ouest de La Tour-Sur-Orb, à la limite du bassin de Graissessac et du bassin Permien de Lodève (Hérault- France). Bull. soc. hist. Nat. Autun, 192, 29-51.

GARRIC, J. 2008 – Étude stratigraphique et tectonique de la partie nord de la bordure occidentale du basin permien de Lodève, secteur de Lunas (Hérault, France). Bull. soc. hist. Nat. Autun, 197 : 31-44.

HENRIOT, O. 1982 – Géologie détaillée du Saxonien. Rapport final COGEMA, inédit.

KRUSEMAN, G. P. 1962 – Etude paléomagnétique et sédimentologique du bassin de Lodève, Hérault. Thèse Univ. Utrech : 65 p.

LAVERSANNE, J. 1976 – Sédimentation et minéralisation du Permien de Lodève (Hérault). Thèse Doct. Ing. Univ. Paris Sud, 300 p.

LOPEZ, M., GAND, G., GARRIC, J. et GALTIER, J. 2005 – Playa environments in the Lodève basin and the triassic cover (Languedoc, France). A. S. F., 54 p.

MARTIN-CLOSAS, C. et GALTIER, J. 2005 – Plant taphonomy and Paleoecology of late Pennsylvanian intramontane Wetlands in the Graissessac Lodève Basin, Languedoc-France. Palaios, 20 : 249-265.

NMILA, A. 1995 – L'empreinte du volcanisme dans le remplissage permien du bassin de Lodève. Etude pétrographique et géochimique. Implication métallogénique. Thèse de Doctorat en Sciences, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris VI (inédit) : 202 p.

NMILA, A., CABANIS, B., DARDEL, J., SAINT-MARTIN, J. et TREUIL, M. 1989 – Reliques volcaniques dans le remplissage permien du bassin de Lodève. Incidences métallogéniques. *C.R. Ac Sc. :* 1931-1938.

NMILA A., CABANIS, B., LEROY, S., HENRIOT, O. et MATHIS, V. 1992 – Découverte de nouveaux horizons tuffiques dans le Permien rouge supérieur du bassin de Lodève (Hérault, France). Essai de caractérisation du volcanisme. C. R. Ac. Sc., 315, II : 689-696.

ODIN, B. 1986 – Les Formations permiennes, Autunien supérieur à Thuringien du « bassin » de Lodève (Hérault, France). Thèse Doct. Univ. Marseille III, Spécialité Géologie, 392 p.

PUAUD, S. 2001 – Étude géologique des parties occidentale et centrale du bassin stéphanien de Graissessac (Montagne Noire, Hérault). Mémoire I.G.A.L. n° 139.

SAINT-MARTIN, M. 1993 – Evolution du bassin stéphanien de Graissessac en relation avec les tectoniques hercyniennes et tardi-hercyniennes de la Montagne Noire (Sud du Massif central français). Thèse Univ. Montpellier, 234 p.

TEBOUL, P. A. 2010 – Caractérisation pétrographique et minéralogique de cinérites permiennes du bassin de Lodève (Hérault, France). Univ. Bourgogne. Rapport de stage, inédit, 24 p.

Remerciements

L'auteur remercie Georges GAND et Robert PILLON pour la finalisation et l'édition de son travail.

n° 204 – SOMMAIRE

Agenda ..... page 2

Assemblée générale ..... page 3

Notes et études scientifiques :

Suggestions méthodologiques pour l'analyse socio-écologique des communautés d'espèces

application démonstrative aux inventaires malacologiques (Mollusques Gastéropodes continentaux)

par J. Béguinot ..... page 5

Données géologiques nouvelles sur la partie occidentale du Bassin permien de Lodève (Hérault, France) – 2re partie

New data about the Lodève Permian West part (Hérault, France). 2d part

par J. Garric ..... page 29