



HAL
open science

Nouvelle étude paléoenvironnementale de la “ Forêt de Quintefeuille ” d’après les cortèges malacologiques holocènes : du passé à l’actuel (Graye-sur-mer, Calvados, Normandie)

Quentin Wackenheim, Valentine Fichet, Olivier Hesnard, Nicole Limondin-Lozouet, Michal Horsák

► To cite this version:

Quentin Wackenheim, Valentine Fichet, Olivier Hesnard, Nicole Limondin-Lozouet, Michal Horsák. Nouvelle étude paléoenvironnementale de la “ Forêt de Quintefeuille ” d’après les cortèges malacologiques holocènes : du passé à l’actuel (Graye-sur-mer, Calvados, Normandie). *Naturae*, 2020, 7, pp.113-129. 10.5852/naturae2020a7 . hal-02946435

HAL Id: hal-02946435

<https://hal.science/hal-02946435>

Submitted on 22 Jun 2022

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

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

natura e

2020 • 7



COLLOQUE NATIONAL DE MALACOLOGIE CONTINENTALE,
NANTES, 6 ET 7 DÉCEMBRE 2018

Édité par Lilian LÉONARD

Nouvelle étude paléoenvironnementale de la « Forêt de Quintefeuille » d'après les cortèges malacologiques holocènes : du passé à l'actuel (Graye-sur-mer, Calvados, Normandie)

Quentin WACKENHEIM, Valentine FICHET,
Olivier HESNARD, Nicole LIMONDIN-LOZOUET & Michal HORSÁK

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Bruno David,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Jean-Philippe Siblet

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Luc Abbadie (UPMC, Paris)
Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colémbert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Vincent Boulet (Expert indépendant flore/végétation, Frugières-le-Pin)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Patrick De Wever (MNHN, Paris)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Olivier Gilg (Réserves naturelles de France, Dijon)
Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent-sur-Vernisson)
Patrick Haffner (UMS PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (OPIE, Guyancourt)
Isabelle Leviol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Picardie, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Olivereau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (UMS PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (AFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (UMS PatriNat, Paris)
Laurent Tillon (ONF, Paris)
Julien Touroult (UMS PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER*:

Affleurement de niveaux limono-tufacés et tourbeux sur l'estran de Graye sur mer. Crédit photo: L. Maerten.

MUSÉUM
(D'HISTOIRE NATURELLE)

 Nantes
Métropole

 Greta
Groupe d'Etude
des Invertébrés
Américains

 Conservatoire
d'espaces naturels
Pays de la Loire

 UMS
PATRIMOINE
NATUREL
CNRS - CNRS - MNHN

 INPN
Inventaire
National du
Patrimoine
Naturel

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish:*
Adansonia, Zoosystema, Anthropozoologica, European Journal of Taxonomy, Geodiversitas, Cryptogamie sous-sections *Algologie, Bryologie, Mycologie, Comptes Rendus Palevol.*

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél. : 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <http://sciencepress.mnhn.fr>

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2020
ISSN (électronique / *electronic*): 1638-9387

Nouvelle étude paléoenvironnementale de la « Forêt de Quintefeuille » d'après les cortèges malacologiques holocènes : du passé à l'actuel (Graye-sur-mer, Calvados, Normandie)

Quentin WACKENHEIM

Laboratoire de Géographie Physique, CNRS, Université Paris 1 & Université Paris-Est Créteil,
1 Place Aristide Briand, F-92195 Meudon (France)
et Trajectoires, CNRS & Université Paris 1, 21 allée de l'Université, F-92023 Nanterre Cedex (France)
quentin.wackenheim@cnrs.fr

Valentine FICHET

Laboratoire de Géographie Physique, CNRS, Université Paris 1 & Université Paris-Est Créteil,
1 Place Aristide Briand, F-92195 Meudon (France)
fichetgaillard@gmail.com

Olivier HESNARD

Centre permanent d'Initiatives pour l'Environnement des Collines normandes,
Maison de la Rivière et du Paysage, Le moulin F-61100 Ségrie-Fontaine (France)
o.hesnard@cpie61.fr

Nicole LIMONDIN-LOZOUET

Laboratoire de Géographie Physique, CNRS, Université Paris 1 & Université Paris-Est Créteil,
1 Place Aristide Briand, F-92195 Meudon (France)
nicole.limondin@lgp.cnrs.fr

Michal HORSÁK

Department of Botany and Zoology, Masaryk University,
Kotlářská 2, Brno (République Tchèque)
horsak@sci.muni.cz

Soumis le 10 avril 2019 | Accepté le 27 septembre 2019 | Publié le 23 septembre 2020

Wackenheim Q., Fichet V., Hesnard O., Limondin-Lozouet N. & Horsak M. 2020. — Nouvelle étude paléoenvironnementale de la « Forêt de Quintefeuille » d'après les cortèges malacologiques holocènes : du passé à l'actuel (Graye-sur-mer, Calvados, Normandie), in Léonard L. (éd.), Colloque national de malacologie continentale, Nantes, 6 et 7 décembre 2018. *Naturae* 2020 (7): 113-129. <https://doi.org/10.5852/naturae2020a7>

RÉSUMÉ

Les dépôts tourbeux holocènes riches en coquilles de Mollusques continentaux qui affleurent le long de la côte du Calvados représentent un potentiel intéressant pour reconstituer les fluctuations des environnements passés régionaux liées à la remontée du niveau marin. L'étude et la datation d'une séquence malacologique à Graye-sur-mer (Calvados, Normandie) a permis de reconstituer une partie de l'histoire paléoenvironnementale entre la fin de l'Holocène moyen et le début de l'Holocène récent. La succession malacologique est divisée en trois malacozones qui correspondent à trois étapes de l'évolution environnementale entre environ 5500 et 3500 ans cal. BP (âges calibrés « avant le présent »). Les cortèges malacologiques holocènes enregistrent le passage d'une forêt humide et marécageuse à un marécage, qui s'ouvre progressivement. L'influence des dynamiques maritimes est perçue dans la séquence à partir de 4000 ans cal. BP. Les résultats obtenus ont pu être corrélés avec le schéma de l'évo-

MOTS CLÉS

Mollusques continentaux, paléoenvironnements holocènes, lien actuel-passé, tourbe, tuf.

lution environnementale déduit des études palynologiques locales et de la modélisation de remontée du niveau marin. En parallèle, un inventaire malacologique réalisé dans le marais de Graye-sur-mer à proximité du dépôt a permis de recenser 27 taxons continentaux. La confrontation des données actuelles et passées rend possible la discussion sur la répartition des espèces au cours du temps. La présence de *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849), taxon inscrit à l'Annexe II de la Directive européenne Habitats-Faune-Flore, est ainsi attestée dans le marais de Graye-sur-mer depuis environ 4000 ans.

ABSTRACT

New paleoenvironmental study of the Quintefeuille Forests based on the Holocene malacological communities: from the past to the present (Graye-sur-mer, Calvados, Normandy).

Along the Calvados coast, peat deposit outcrops, rich in Holocene land-snails, represent a potential to reconstruct the evolution of the past environments, which are directly linked to the rise of sea-level. Dating and malacological investigation on the sequence of Graye-sur-mer (Calvados, Normandy) has shown a re-established palaeoenvironmental story between the middle Holocene end and the late Holocene beginning. The malacological succession has been divided into three malacozones corresponding to three steps of an environmental evolution between 5500 and 3500 year cal. BP, from a swampy forest to a marsh that opens gradually. Maritime influence are noticed from 4000 year cal. BP. Results have been correlated with the pattern of environmental evolution, which was deduced from previous palynological reconstruction and with sea-level modelling. Parallel, a modern malacological inventory has been made in the marsh of Graye-sur-Mer nearby the deposit, where 27 non-marine mollusc taxa have been discovered. Comparison between past and modern data allow the discussion on species distribution over time. For instance, the presence of *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849), which is a European protected species, has been confirmed for about 4000 years in the marsh of Graye-sur-mer.

KEY WORDS

Non-marine molluscs, Holocene palaeoenvironment, modern-past link, peat, calcareous tufa.

INTRODUCTION

Dans les zones littorales de l'Europe du nord-ouest, au gré des tempêtes et des forts coefficients de marées, l'apparition de bancs de tourbe contenant des troncs d'arbres et des vestiges archéologiques n'est pas rare. L'étendue et l'épaisseur de ces dépôts sont variables, néanmoins, certains d'entre eux peuvent couvrir plusieurs hectares. L'Holocène est une période de réchauffement global du climat ayant succédé à la dernière phase glaciaire (Grootes *et al.* 1993 ; Roberts 2015). En Europe du Nord, la fonte de la calotte fennoscandienne au cours des 10 derniers millénaires a eu pour conséquence la remontée progressive du niveau marin (Lambeck *et al.* 1990 ; Sturt *et al.* 2013 ; Lowe & Walker 2015). Ainsi, le « Doggerland » désigne l'ancienne province émergée au cours de l'Holocène et qui se trouve aujourd'hui sous la mer du Nord (Coles 1998). En France, sur les plages des côtes de la Manche et de l'océan Atlantique, l'affleurement de dépôts tourbeux, témoins des anciens biotopes terrestres, a fait l'objet de la curiosité et de l'intérêt des naturalistes dès le XIX^e siècle (Durocher 1856).

DES ARCHIVES PRÉCIEUSES DE L'HISTOIRE ENVIRONNEMENTALE HOLOCÈNE

Par l'action répétée de la mer, l'érosion a dégagé ponctuellement des bancs de tourbes sur l'estran du littoral bas-normand (Calvados). La topographie et les variations de l'ensablement du littoral ont permis la conservation de certains de ces dépôts riches en débris végétaux, souches d'arbres et parfois, en artefacts archéologiques et restes d'ossements d'animaux (Guadelli *et al.* 2003 ; Odet-Kerhir 2015). Dans le département du Calva-

dos, des formations tourbeuses se concentrent dans une zone qui s'étend de Saint-Côme-de-Fresné à Luc-sur-mer (Fig. 1). Dans l'imaginaire collectif, ces dépôts supportent le mythe d'une forêt engloutie (Van Vliet-Lanoë *et al.* 2015). Régionalement, elle est désignée comme la « forêt de Quintefeuille ». Aujourd'hui, des traces de la forêt de Quintefeuille affleurent régulièrement entre Asnelles et Graye-sur-mer (Fig. 1).

Depuis les premiers travaux de Guillaume (1932, 1935, 1952), les formations tourbeuses de la forêt de Quintefeuille ont fait l'objet de nombreuses études paléoenvironnementales basées sur l'analyse stratigraphique et ponctuellement palynologiques et malacologiques (Hue 1938 ; Dubois & Dubois 1938 ; Bas-sompierre 1941 ; Elhai & Sparks 1958 ; West & Sparks 1960 ; Hommeril 1964 ; Elhai & Larssonneur 1969 ; Clet-Pellerin *et al.* 1987). Le Tableau 1 propose une synthèse des observations stratigraphiques et malacologiques par localité. L'étude des pollens de plusieurs sondages a permis de reconstituer l'évolution des paysages végétaux de la région au cours de l'Holocène et soulignent que les dépôts de la forêt de Quintefeuille renferment un enregistrement qui documente une grande partie de l'Holocène (Elhai & Larssonneur 1969 ; Clet-Pellerin *et al.* 1987). En revanche, les données sur les Mollusques continentaux sont ponctuelles et lacunaires (Tableau 1). Pourtant, les communautés malacologiques sont des bons révélateurs des variations environnementales locales et permettent une approche précise à l'échelle des sites (Puisségur 1976 ; Limondin-Lozouet 2002 ; Limondin-Lozouet *et al.* 2005). La liste d'espèces déjà recensées dans la littérature, ainsi que la grande richesse du nombre de taxons récoltés lors de prospections récentes, ont incité à la réalisation d'une étude malacologique approfondie.



FIG. 1. — Localisation des dépôts de tourbes sur une partie de la côte du Calvados. Fond de carte : Google Earth.

TABLEAU 1. — Synthèse des travaux réalisés sur les tourbes dans la zone d'étude.

Commune	Épaisseur des dépôts	Dépôt observé par l'auteur	Données malacologiques	Référence
Colleville-sur-mer	2-3 m	Non	Oui en stratigraphie	Elhai & Sparks 1958
Saint-Côme-de-Fresné	2 m	Non	Ponctuellement	Guillaume 1932, 1935, 1952 ; West & Sparks 1960
Asnelles	2-3 m	Oui	En stratigraphie mais peu exploitable	Letacq 1906 ; Guillaume 1952 ; West & Sparks 1960 ; Elhai & Larsonneur 1969 ; Clet-Pellerin <i>et al.</i> 1987
Ver-sur-mer	2-3 m	Oui	En stratigraphie mais peu exploitable	Elhai & Larsonneur 1969 ; Clet-Pellerin <i>et al.</i> 1987 ; Guadelli <i>et al.</i> 2003
Graye-sur-mer	± 2 m	Oui	Non	Bassompierre 1941 ; Guadelli <i>et al.</i> 2003
Courseulles-sur-mer	± 2 m	Non	Non	Bassompierre 1941
Bernières-sur-mer	± 1 m	Non	Non	Bassompierre 1941 ; Hommeril 1964
Luc-sur-mer	± 1,50 m	Affleure rarement	Ponctuellement	Letacq 1906 ; Dubois & Dubois 1938 ; Hue 1938 ; Bassompierre 1941
Villers-sur-mer	~1-2 m	Affleure rarement	Non	Bassompierre 1941 ; Bigot 1957

OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

Cet article présente les résultats de l'étude paléoenvironnementale d'une portion de la séquence holocène observée à Graye-sur-mer (Calvados, Normandie). Le premier objectif de cette étude consiste à décrire l'évolution des environnements holocènes déduite de la composition des assemblages malacologiques. Ensuite, en utilisant ces données, ce travail souhaite discuter de l'influence de la montée du niveau marin sur l'enregistrement malacologique. Le troisième objectif est de comparer les résultats obtenus avec ceux des autres études de malacofaunes holocènes réalisées dans le Calvados pour démontrer l'intérêt de cette séquence dans le référentiel malacologique normand holocène.

Enfin, le choix du site de Graye-sur-mer est particulièrement adapté pour amorcer un dialogue entre le passé et le présent, car la commune possède des milieux humides et calcaires

(dont près de 30 ha sont propriété du Conservatoire du littoral) favorables à l'installation des Mollusques continentaux. Le dernier objectif de ce travail est de déterminer quelles sont les espèces toujours présentes, disparues et nouvellement arrivées aujourd'hui par rapport aux données fossiles holocènes.

PRÉSENTATION DU SITE D'ÉTUDE

LA SÉQUENCE HOLOCÈNE DE GRAYE-SUR-MER

Les sédiments holocènes affleurent à marée basse sur plusieurs centaines de mètres dans la partie la plus occidentale de l'estran de Graye-sur-mer (Figs 2A, 2B). Cependant, les souches d'arbres *in situ*, vestiges de l'ancienne forêt, sont aujourd'hui rares (Fig. 2C). L'observation de restes de branches est en revanche très courante (Fig. 2D). Les traces de l'exploitation



FIG. 2. — Planche de présentation du site: **A**, affleurement de bancs de tourbes à Graye-sur-mer; **B**, trace de l'extraction de la tourbe comme combustible; **C**, souche d'arbre conservée dans la tourbe; **D**, racines et branches dans un niveau limono-tufacé; **E**, coquilles de mollusques aquatiques dans un niveau limono-tourbeux; **F**, coquilles terrestres dans un niveau limono-tufacé. Crédits photos: L. Maerten (**A**, **B**, **C**, **D**) et Q. Wackenheim (**E**, **F**).

des tourbes par les populations locales comme combustible jusqu'au début du XX^e siècle sont encore visibles (Fig. 2B) et perturbent la stratigraphie. L'épaisseur des formations varie de 1 m à 1,50 m en moyenne. La séquence sédimentaire de la forêt de Quintefeuille est une complexe alternance de tourbe

franche, tourbe argileuse, argile, tuf calcaire, limon tufacé et de limon organique (Elhaï & Larssonneur 1969; Clet-Pellerin *et al.* 1987). La nature carbonatée des différents niveaux a favorisé la conservation des coquilles de mollusques continentaux (Figs 2E, 2F).

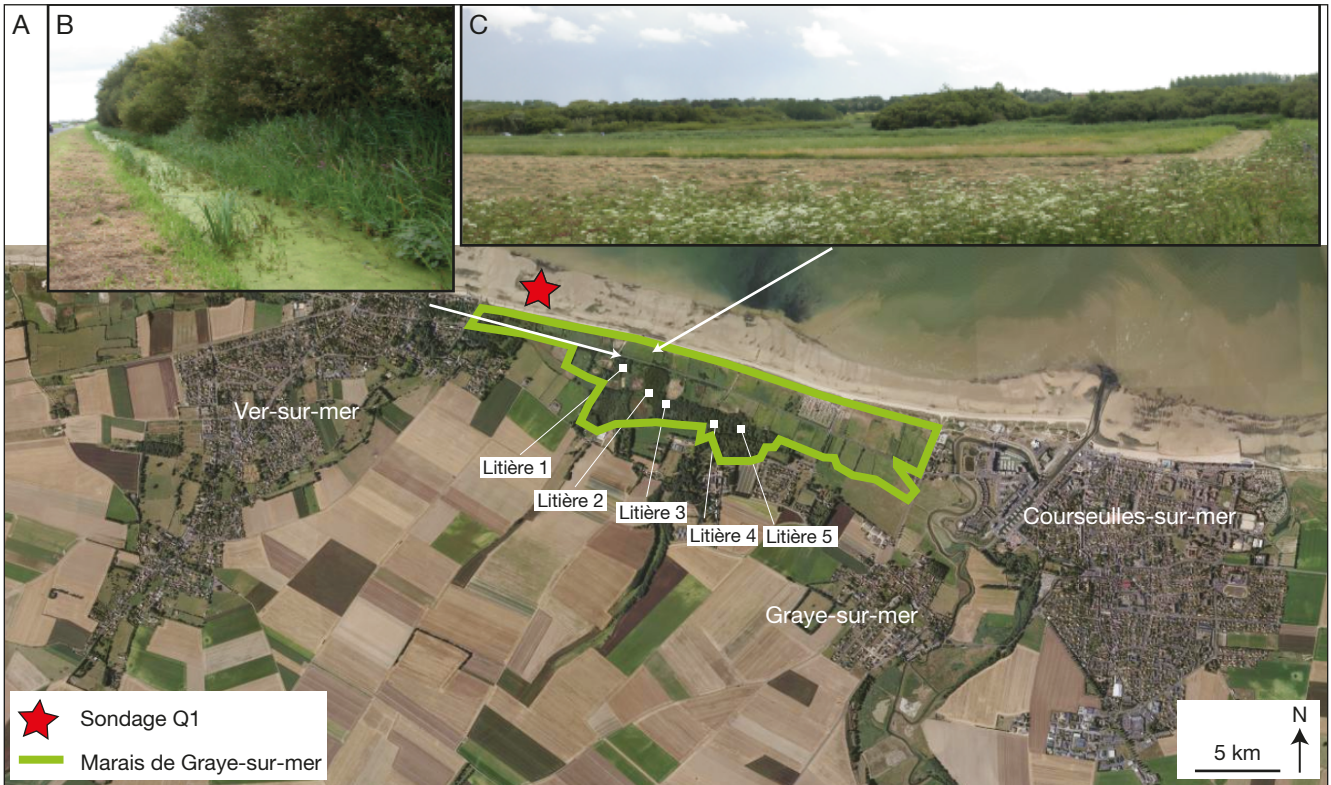


Fig. 3. — A, Localisation du sondage réalisé pour l'étude sur l'estran de Graye-sur-mer; B, bosquets de Saules et Laiches en bordure de la D514; C, vue panoramique du marais de Graye-sur-mer. Fond de carte issu de Google Earth. Crédits photos : O. Hesnard.

Des observations régulières sur le terrain ont permis de choisir l'endroit le moins perturbé possible par les anciennes extractions de tourbes (Fig. 2B) et par l'érosion pour réaliser le sondage (Fig. 3). Pour des raisons techniques, la coupe a été creusée sur seulement 40 cm de profondeur. La portion de la séquence étudiée comporte 8 unités sédimentaires (Fig. 4). Les unités sédimentaires (US) 7, 5, 3 et 0 correspondent à des niveaux de tourbes (Fig. 4). Les US 1 et 4 sont des couches de tufs granuleux et à phytoclastes (débris végétaux encroûtés par la précipitation du tuf). Les unités stratigraphiques 2 et 6 sont limoneuses et très riches en matière organique (Fig. 4).

La datation de la séquence étudiée a été réalisée au radiocarbone sur plusieurs coquilles de *Discus rotundatus* dans les unités 4 et 7 (Fig. 4). La datation de coquilles est parfois délicate car les Mollusques continentaux ingèrent du carbonate de calcium au cours de leur vie. La principale source d'erreur est la présence de vieux carbonate ingéré par l'animal directement sur un substrat rocheux qui implique un vieillissement de la date obtenue (effet réservoir). Pour éviter cet effet le choix de petites espèces vivants dans la végétation est privilégié (Pigati *et al.* 2010; Douka 2017). Les dates obtenues montrent que l'intervalle de temps enregistré couvre une période qui s'étend d'environ 5500 à 3500 ans cal. BP (âges calibrés « avant le présent ») (Tableau 2).

LE MARAIS DE GRAYE-SUR-MER

Le marais de Graye-sur-mer est localisé sur le littoral de la Manche, sur la Côte de Nacre dans le Calvados derrière un mince cordon dunaire sur environ 150 hectares (Fig. 3).

Ce vaste espace présente des habitats variés : mares à végétation aquatique à characées et à potamot coloré, bas marais alcalin, jonçaias, prairies hygrophile à mésophile, roselières, cariçaias, cladiaies, saulaies et boisements mixtes marécageux, etc.

MÉTHODOLOGIE

L'ÉTUDE PALÉOENVIRONNEMENTALE

L'étude de la séquence malacologique a été initiée en août 2017. Auparavant, des prélèvements tests et des recherches à vue dans les dépôts ont été réalisés. De petits volumes de sédiments ont été prélevés et les coquilles ont été extraites manuellement et par tamisage. Il s'agissait d'un travail préliminaire pour d'une part, évaluer la richesse malacologique à différents endroits et d'autre part, de rechercher les grosses espèces dont l'occurrence sur une unique colonne de prélèvement reste très aléatoire.

L'étude préalable de la succession sédimentaire a permis d'adapter l'échantillonnage malacologique aux différentes unités stratigraphiques (Fig. 4). La méthode d'échantillonnage a consisté en des prélèvements successifs, sur une colonne continue de 40 cm échantillonnée du bas vers le haut sur un pas de 5-15 cm, le volume unitaire était de 10 L pour un total de six échantillons (de A à F). L'US 0 n'a pas été prélevée car le niveau sommital de la séquence est fortement bioturbé. Pour une meilleure cohérence stratigraphique les US 3 et 4 ont été regroupées dans un même prélèvement.

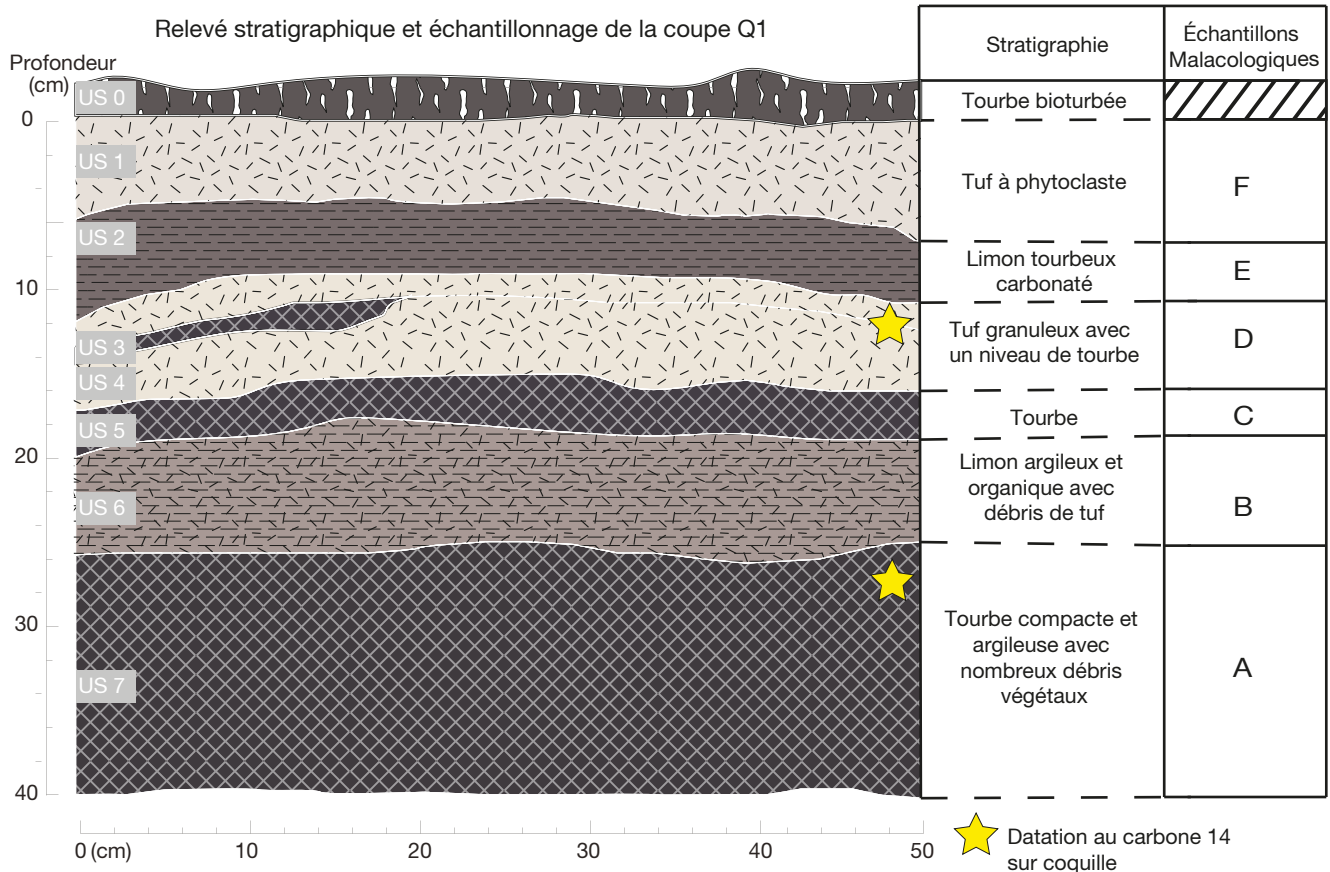


Fig. 4. — Stratigraphie du dépôt et prélèvements malacologiques.

TABLEAU 2. — Dates radiocarbones obtenues pour la séquence étudiée. Lors de l'obtention d'une date radiocarbone il est nécessaire de calibrer le résultat obtenu afin d'éviter une marge d'erreur par la mesure du taux de carbone résiduel (Fontugne 2004). La calibration permet d'obtenir une date BP (Before Present qui a été fixée à 1950 par convention) ou BC (Before Christ) (Nomade 2017).

Code laboratoire	Code échantillons	Position stratigraphique	Matériel daté	14C BP	cal BP 2σ	cal BC 2σ
SacA-54565	P3-P4	Unité stratigraphique 3-4	<i>Discus rotundatus</i> (O.F. Müller, 1774)	3930 ± 30	4249-4507	2299-2557
DeA-17173	P7	Unité stratigraphique 7	<i>Discus rotundatus</i>	5096 ± 143	6204-5587	4255-3638

Les opérations de tamisage à l'eau ont été conduites en laboratoire sur une maille de 500 µm (Figs 5A, 5B). La petite taille de la maille est une condition *sine qua non* pour récupérer les petites coquilles et fragments (Evans 1972; Limondin-Lozouet 2002). Après séchage complet, les refus de tamis ont été triés sous loupe binoculaire (Figs 5C, 5D). La grande richesse en coquilles a nécessité la réalisation d'un fractionnement du résidu pour diminuer le temps de tri. Par conséquent, la moitié du volume des six échantillons a été triés. La détermination des espèces a été accomplie en utilisant les ouvrages de références (Evans 1972; Puisségur 1976; Kerney *et al.* 1999; Glöer 2002; Welter-Schultes 2012) et avec l'aide des auteurs dans le cas d'espèces délicates à identifier. Pour chaque échantillon, le comptage du nombre minimal d'individus a été réalisé.

Les données malacologiques ont été analysées par la méthode des groupes écologiques (Puisségur 1976; Limondin-Lozouet 2002). Les Mollusques continentaux sont sensibles aux conditions locales d'un milieu, c'est pourquoi Puisségur (1976) a élaboré 11 groupes écologiques pour classer les mollusques bourguignons et construire des associations malacologiques typiques d'environnements définis. Les résultats ont également été traités sous la forme de diagramme de fréquence spécifique (Limondin-Lozouet 2002).

LA RECHERCHE DES MOLLUSQUES ACTUELS À GRAYE-SUR-MER Deux courtes recherches à vue individuelles ont été réalisées ponctuellement en août 2007, en juillet 2015, puis en avril 2016 (Hesnard 2008; Lecaplain 2018). Une journée



FIG. 5. — Planche de présentation des méthodes. **A**, tamisage des prélèvements à l'eau; **B**, exemple de refus de tamis lavé; **C**, tri des refus de tamis sous la loupe binoculaire; **D**, exemple de résultat du tri d'un échantillon. Crédits photos: O. Moine (**A**, **B**) et F. Fichet (**C**, **D**).

de recherche complète à deux personnes a été effectuée en décembre 2018. Ces prospections se sont engagées le long de la D514, qui suit le trait de côte, puis dans les zones les plus humides. Les stations de chasses à vue ont été sélectionnées à l'aide de la cartographie d'habitats afin de couvrir un maximum de surface et un choix de zones d'observation préférentiellement riches en mollusques dans le marais de Graye-sur-mer (Cucherat & Demuyneck 2008). Les cariçaies, saulaies et roselières ont été choisies en priorité. Les secteurs de prairies hygro-mésophiles et de zones dunaires n'ont pas fait l'objet de recherches approfondies car les malacofaunes qu'elles contiennent sont généralement peu diversifiées. Lors de cette session de terrain, une quinzaine de stations a été investiguée. Une chasse à vue a été effectuée dans un plan d'eau. En dehors de cette station, aucune technique particulière pour la recherche des espèces aquatiques n'a été mise en place. Afin de compléter les chasses à vue, cinq prélèvements de 5 L de litière et de végétation ont été effectués. Quatre lots de litière ont été collectés dans les fourrés de saules et un en cariçaie. Les prélèvements de litière et de végétation ont été séchés puis tamisés, sur une maille de 2 mm.

RÉSULTATS

LA SUCCESSION MALACOLOGIQUE HOLOCÈNE : LA COUPE Q1
L'ensemble des données obtenues après comptage est présenté dans le Tableau 3. L'analyse des spectres écologiques (Fig. 6) et du diagramme de fréquence spécifique (Fig. 7) a permis d'identifier trois « malacozones » dans la séquence.

La malacozone 1 est caractérisée par un assemblage de taxons de milieu forestier et humide. Cette malacozone correspond au niveau de tourbe compacte de la base de la séquence (échantillon A). Les taxons forestiers et semi forestiers représentent 22 % du nombre total d'espèces de cet échantillon et près de 38 % du nombre d'individus (Fig. 6). La malacozone 1 est la zone qui comprend le plus grand nombre de taxons forestiers avec comme représentants *Acicula fusca* (Montagu, 1803), *Clausilia bidentata* (Strøm, 1765), *Acanthinula aculeata* (Müller, 1774), *Aegopinella nitidula* (Draparnaud, 1805), *Discus rotundatus* et *Vitrea crystallina* (Müller, 1774). Les espèces palustres et aquatiques sont également bien présentes dans cette partie de la séquence (Figs 6, 7) et témoignent d'un milieu marécageux. Les conditions environnementales induites par cette malacocénose sont celles d'une forêt marécageuse.

TABLEAU 3. — Tableau de comptage du nombre minimal d'individus par espèce dans chaque échantillon. Les espèces sont classées par groupe écologique: **vert foncé**, forestiers; **vert clair**, semi forestiers; **jaune**, taxons de terrain ouvert; **orange**, mésophiles; **violet**, palustres; **bleu clair**, hygrophiles; **bleu foncé**, aquatiques; **bleu turquoise**, marin; **gris**, limaces; blanc, taxons non affiliés à un groupe écologique. Les lettres de **A à F** correspondent aux noms des échantillons.

Taxon	A	B	C	D	E	F
<i>Acicula fusca</i> (Montagu, 1803)	58	68	56	48	88	16
<i>Clausilia bidentata</i> (Strøm, 1765)	4	—	—	—	—	—
<i>Acanthinula aculeata</i> (Müller, 1774)	4	—	—	4	9	—
<i>Aegopinella nitidula</i> (Draparnaud, 1801)	42	60	40	—	—	4
<i>Aegopinella pura</i> (Alder, 1830)	—	4	4	8	—	—
<i>Discus rotundatus</i> (Müller, 1774)	358	584	452	681	884	1056
<i>Vitrea crystallina</i> (Müller, 1774)	80	164	356	120	492	356
<i>Vallonia pulchella</i> (Müller, 1774)	4	—	—	—	—	2
<i>Pupilla muscorum</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	—	—	—	2
<i>Vertigo pygmaea</i> (Draparnaud, 1801)	—	—	—	4	40	36
<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller, 1774)	56	100	180	218	692	756
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)	16	48	28	60	356	350
<i>Vitrea contracta</i> (Westerlund, 1871)	56	8	28	14	—	40
<i>Euconulus fulvus</i> (Müller, 1774)	8	68	40	66	112	56
<i>Nesovitrea hammonis</i> (Strøm, 1765)	30	172	104	64	420	252
<i>Trochulus hispidus</i> (Linnaeus, 1758)	2	—	16	60	168	254
<i>Carychium minimum</i> Müller, 1774	440	932	1420	918	3328	1346
<i>Oxyloma elegans</i> (Risso, 1826)	40	68	180	162	72	200
<i>Vertigo angustior</i> Jeffreys, 1830	—	—	—	2	4	100
<i>Vertigo antivertigo</i> (Draparnaud, 1801)	24	64	112	226	192	442
<i>Vertigo moulinsiana</i> (Dupuy, 1849)	—	—	—	6	24	44
<i>Carychium tridentatum</i> (Risso, 1826)	44	248	1152	100	240	180
<i>Columella edentula</i> (Draparnaud, 1805)	—	—	—	6	4	8
<i>Peringia ulvae</i> (Pennant, 1777)	—	—	—	—	8	16
<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)	16	128	412	296	92	46
<i>Valvata cristata</i> Müller, 1774	56	120	376	640	508	214
<i>Acroloxus lacustris</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	8	20	—	—
<i>Galba truncatula</i> (Müller, 1774)	76	140	596	472	260	922
<i>Stagnicola</i> sp.	—	12	24	—	76	4
<i>Radix</i> sp.	6	12	64	36	—	18
<i>Physa fontialis</i> (Linnaeus, 1758)	—	4	4	20	—	—
<i>Aplexa hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)	2	—	—	—	4	—
<i>Gyraulus crista</i> (Linnaeus, 1758)	14	20	36	182	—	2
<i>Anisus leucostoma</i> (Millet, 1813)	168	153	1088	258	522	140
<i>Bathymorphalus contortus</i> (Linnaeus, 1758)	—	4	28	92	168	2
<i>Rissoa parva</i> (da Costa, 1778)	—	—	—	—	—	1
Limaces	34	80	16	78	244	204
<i>Oxychilus</i> sp.	60	56	44	10	—	2
<i>Cepaea</i> sp.	10	12	24	4	20	10

La malacozone 2 présente un assemblage dominé par des taxons aquatiques et palustres. Cette malacozone correspond à une alternance de tuf et de tourbe et aux échantillons B, C et D. Au cours de la malacozone 2, la proportion des espèces palustres passe de 15 à 20 % (Fig. 6). En moyenne les taxons aquatiques représentent près de 40 % des assemblages. *Bathymorphalus contortus* (Linnaeus, 1758), *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1758) ou encore *Acroloxus lacustris* (Linnaeus, 1758) apparaissent au cours de cette partie de la séquence et la proportion relative de toutes les autres espèces aquatiques augmente (Fig. 7). L'apparition de *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849) et de *Vertigo angustior* Jeffreys, 1830 sont des éléments supplémentaires qui attestent du développement d'une zone marécageuse. Le déclin des taxons forestiers est compensé par une augmentation de la proportion des effectifs de palustres et l'apparition de nouveaux mollusques aquatiques et palustres (Figs 6, 7). L'augmentation de *Carychium tridentatum* (Risso, 1826) et l'apparition de *Columella edentula* (Draparnaud, 1805) s'accordent avec la tendance humide du milieu. Par ailleurs, la persistance de taxons tels qu'*Acicula fusca* et *Aegopinella nitidula* ainsi que l'apparition d'*Aegopinella pura* (Alder, 1830) supposent la présence proche d'un couvert végétal fermé. L'assemblage malacologique implique le développement d'une zone humide marécageuse dans laquelle un boisement persiste.

La malacozone 3 comporte un assemblage toujours dominé par les mollusques aquatiques et palustres mais avec une augmentation des espèces de milieux ouverts et le développement des mésophiles. Cette malacozone correspond aux prélèvements E et F dans des unités stratigraphiques limoneuses et tufacées. L'augmentation des taxons palustres est relativement constante au cours de la malacozone et avoisine les 20-22 % (Fig. 6). Une nette différence se fait sentir par l'apparition des taxons de milieux ouverts (Fig. 7). Il s'agit principalement de *Vallonia pulchella* (Müller, 1774), *Pupilla muscorum* (Linnaeus, 1758) et de *Vertigo pygmaea* (Draparnaud, 1801) qui représentent alors 10 % des espèces de l'assemblage malacologique. La proportion d'espèces mésophiles est constante au long de la séquence mais leur fréquence augmente légèrement au cours de la malacozone 3 (Fig. 7). Cette augmentation se fait au profit des espèces aquatiques qui déclinent et dont certaines disparaissent. Les malacocénoses traduisent un changement environnemental, la zone marécageuse est toujours en place mais elle est en cours d'ouverture.

Par ailleurs, dans l'assemblage malacologique du prélèvement F, une unique coquille de l'espèce marine *Rissoa parva* (da Costa, 1778) a été identifiée (Fig. 7). Dans cette malacozone, l'espèce *Peringia ulvae* (Pennant, 1777), une hydrobiidae qui supporte les milieux saumâtres, est également présente. En parallèle de l'ouverture du milieu palustre, la présence de ces deux taxons laisse supposer une influence des dynamiques marines dans le milieu palustre.

Chacune des malacozones correspond à une étape de l'évolution paléoenvironnementale déduite des cortèges malacologique. La forêt humide et marécageuse a évolué vers un marécage qui s'ouvre progressivement. En sommet de séquence l'influence de la remontée du niveau marin devient perceptible.

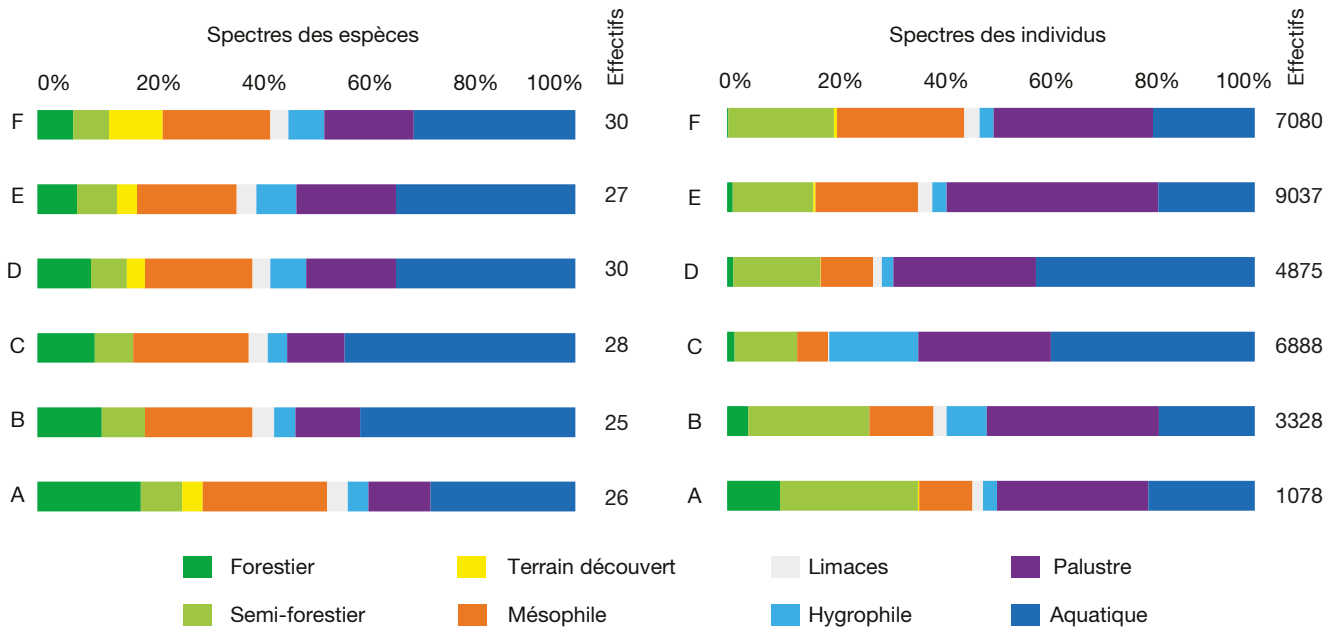


Fig. 6. — Spectres écologiques élaborés à partir des groupes de Puisségur (1976). Les lettres de A à F correspondent aux noms des échantillons.

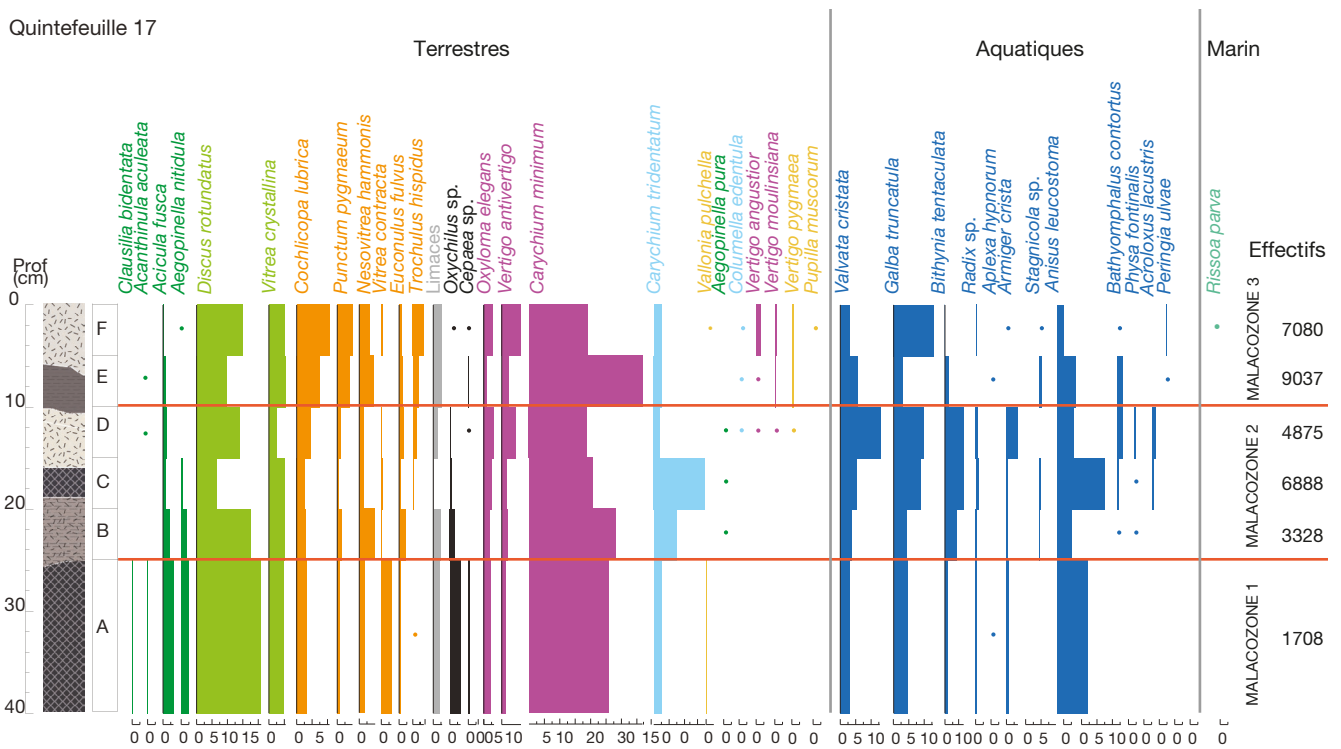


Fig. 7. — Diagramme de fréquence spécifique. Les couleurs reprennent les groupes écologiques des taxons : vert foncé, forestiers; vert clair, semi forestiers; orange, mésophiles; gris, limaces; noir, taxons non affiliés à un groupe écologique; violet, palustres; bleu clair, hygrophiles; jaune, terrain ouvert; bleu foncé et turquoise, aquatiques.

LES DONNÉES MALACOLOGIQUES HOLOCÈNES :
RÉCOLTES À VUE ET PRÉLÈVEMENTS TEST
Au total près de 51 taxons ont été identifiés à partir des récoltes à vue et des prélèvements tests dans les dépôts (Tableau 4). Les récoltes à vue ont permis de trouver des grosses espèces aquatiques telles que *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) et

Planorbarius corneus (Linnaeus, 1758). De plus, les taxons à affinité forestière tels que *Macrogastrea rolphii* (Turton, 1826), *Hygromia limbata* (Draparnaud, 1805), *Helicigona lapicida* (Linnaeus, 1758) ou encore *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758) et *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803) ont pu être recensés alors qu'ils sont absents de la séquence Q1 (Tableau 4).

Lors de recherche à vue *Cochlicella acuta* (Müller, 1774) et *Helicella itala* (Linnaeus, 1758) ont été retrouvés dans un niveau de la partie sommitale des sédiments holocènes. Enfin, *Vallonia enniensis* (Gredler, 1856) a été récolté en faible nombre dans plusieurs prélèvements tests.

LES MALACOFAUNES ACTUELLES DU MARAIS DE GRAYE-SUR-MER

L'ensemble des espèces recensées dans les marais de Graye-sur-mer est présenté dans le Tableau 5. Après confrontation des différentes études, près de 32 taxons dont 11 sont dulcicoles ont été identifiés.

La population importante de *Vertigo moulinsiana* observée sous des saulaies marécageuses lors des premières recherches réalisées en 2007 (Hesnard 2008) n'a pas été retrouvée dans cet habitat. Néanmoins, il a été observé en faible effectif avec *Vertigo antivertigo* (Draparnaud, 1801), sur *Carex riparia* Curtis, 1783 en marge peu profondes de mares à gabion. Sous les saulaies inondés, les feuilles de *Carex* qui dépassent de la surface de l'eau ont été auscultées mais aucun gastéropode n'y a été observé, cependant *Balea heydeni* von Maltzan, 1881 a été découvert sur les troncs de saules en faible nombre. Dans les secteurs de roselière à *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., 1840, *Succinea putris* (Linnaeus, 1758) et *Zonitoides nitidus* (Müller, 1774) ont été observés ponctuellement. La zone cartographiée comme bas marais alcalin dont la végétation inondée est essentiellement composée de *Cladium mariscus* (L.) Pohl, 1809 n'a pas permis la récolte de litière. Néanmoins, des boisements humides mixtes situés au sud du marais (Fig. 3) ont pu faire l'objet de collectes de litière, elles se sont révélés très pauvres en mollusques (Litières 2, 3 & 5, Tableau 5). En revanche, l'un d'eux a permis de collecter *Carychium minimum* Müller, 1774 non observé en chasse à vue. *Columella edentula* est présent dans le prélèvement de litière collecté en cariçaies.

La plupart des stations investiguées sont peu riches en mollusques. Le plus grand nombre d'espèce a été récolté lors des chasses à vue. À l'avenir un test de tamisage sous une maille plus fine de la litière pourrait peut-être permettre de récolter davantage de petites espèces. L'ensemble du corpus de faune est dominé par les taxons palustres et mésophiles. Une population de *Vertigo moulinsiana* est toujours présente dans le marais (Tableau 5). Par ailleurs, la découverte *Balea heydeni* fait du marais de Graye-sur-mer une nouvelle station pour cette espèce en Normandie.

DISCUSSION

L'ÉTUDE PALÉOENVIRONNEMENTALE DE LA SÉQUENCE

DE GRAYE-SUR-MER DANS SON CONTEXTE LOCAL ET RÉGIONAL

L'évolution paléoenvironnementale, déduite des cortèges malacologiques, est cohérente avec le schéma d'évolution proposée par Clet-Pellerin *et al.* (1987) à partir des analyses polliniques (Fig. 8). Le passage progressif d'un milieu forestier (i.e. la forêt de Quintefeuille) à un marais maritime est enregistré par les pollens et les mollusques. Les deux dates obtenues

sur la séquence de Graye-sur-mer apportent un contrôle chronologique. La datation au carbone 14 est nécessaire pour confirmer et affiner le calage dans le temps de la séquence et discuter les résultats.

D'après la chronostratigraphie, la base de la séquence étudiée correspond au début de la transgression durant la fin de l'Holocène moyen (Fig. 8). L'optimum forestier de l'Holocène moyen est une phase clairement identifiée dans les séquences malacologiques de Saint-Germain-le-Vasson et de Thaon (Lespez *et al.* 2005 ; Limondin-Lozouet *et al.* 2005) mais elle n'est pas enregistrée dans la portion de séquence étudiée à Graye-sur-mer. Le faible nombre de taxons forestiers identifiés à Graye-sur-mer ne permet pas d'attester d'une phase forestière importante. Toutefois, la présence d'un couvert forestier semble persister durant la phase de transgression. Les dernières malacozones de Saint-Germain-le-Vasson sont contemporaines des zones 1 et 2 de la séquence de Quintefeuille (Fig. 8). À Saint-Germain-le-Vasson cette période témoigne d'un éclaircissement du milieu forestier tandis qu'à Graye-sur-mer il s'agit d'un marais où persiste un couvert forestier partiel. *Acicula fusca*, *Aegopinella nitidula* et *Discus rotundatus* sont des taxons communs aux deux sites durant cette phase. Par ailleurs, la découverte de taxons à affinités forestières strictes tels que *Macrogastrea rolphii*, *Hygromia limbata*, *Helicigona lapicida*, ou encore *Cochlodina laminata* aussi présents à Saint-Germain-le-Vasson, induit la présence d'un milieu forestier développé (Tableau 5). Ces espèces ont été récoltées lors de prélèvements tests et prospections sur le terrain dans différents niveaux sédimentaires mais non retrouvées lors de l'étude de la séquence Q1.

L'enregistrement d'une influence maritime dans la séquence malacologique par la présence d'une espèce marine et d'une espèce à affinité saumâtre est conforté par la datation de la séquence et son calage par rapport au schéma pollinique de Clet-Pellerin *et al.* (1987). En effet, *Rissoa parva* est une espèce de l'infra-littoral qui vit principalement sur les algues dans une gamme de milieux variés (Wigham 1975). La présence d'une unique coquille de ce taxon est à interpréter avec prudence. Néanmoins, l'Hydrobiidae *Peringia ulvae* affectionne les milieux littoraux et tolère la salinité (Glöer 2002 ; Welter-Schultes 2012). Cette espèce est aujourd'hui présente à trois kilomètres à l'est du site dans les roselières de l'estuaire de la Seules. Les données de modélisation de la remontée du niveau marin évaluent sa position à $-2,23 \pm 0,9$ m sous le niveau actuel autour de 4530 ans cal. BP (Stéphan & Goslin 2014). Par conséquent, la présence d'une influence marine enregistrée à partir d'environ 4000 ans cal. BP dans la séquence est cohérente avec l'évolution globale.

Les intérêts que représente la séquence malacologique de Graye-sur-mer sont, sa position géographique qui lui permet d'enregistrer l'influence maritime et sa couverture chronologique. Dans le Calvados, les séquences de Saint-Germain-le-Vasson et de Thaon enregistrent une période qui couvre l'Holocène ancien et moyen tandis que les études à Bellenegreville et Vieux documentent l'Holocène récent (Fig. 8). L'étude de la série sédimentaire Q1 permet de présenter la phase de transition entre la fin de l'Holocène moyen et le

TABLEAU 4. — Tableau récapitulatif des espèces actuelles de mollusques présentes dans le marais de Graye-sur-mer.

	Asnelles	Graye-sur-mer	Graye-sur-mer	Quintefeuille total	St-Germain-le-Vasson	Thaon	Vieux (site archéologique)	Bellengreville (site archéologique)
	Elhai & Larsonneur 1969	Prospections Wackenheim 2014-2018	Sondage Q1		Limondin-Lozouet et al. 2005	Lespez et al. 2005	Granai 2012	Granai 2017
<i>Cochlicella acuta</i> (Müller, 1774)	–	X	–	X	–	–	–	–
<i>Vallonia enniensis</i> (Gredler, 1856)	–	X	–	X	–	–	–	–
<i>Vertigo angustior</i> Jeffreys, 1830	–	–	X	X	–	–	–	–
<i>Peringia ulvae</i> (Pennant, 1777)	–	X	X	X	–	–	–	–
<i>Ecrobia ventrosa</i> (Montagu, 1803)	X	–	–	X	–	–	–	–
<i>Aplexa hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X	X	–	–	–	–
<i>Physa fontinalis</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	X	X	–	–	–	–
<i>Planorbarius corneus</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	–	X	–	–	–	–
<i>Lymnaea stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	–	X	–	X	–	–	–	–
<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)	–	X	X	X	X	X	X	–
<i>Valvata cristata</i> Müller, 1774	X	X	X	X	–	X	X	–
<i>Valvata piscinalis</i> (Müller, 1774)	X	–	–	X	–	X	X	–
<i>Acroloxus lacustris</i> (Linnaeus, 1758)	–	X	X	X	–	–	–	–
<i>Gyraulus crista</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X	X	X	X	X	–
<i>Stagnicola</i> sp.	X	X	X	X	–	X	X	–
<i>Radix</i> sp.	X	X	X	X	X	X	X	–
<i>Planorbis planorbis</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	–	X	–	X	–	–
<i>Bathyomphalus contortus</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X	X	–	–	X	–
<i>Galba truncatula</i> (Müller, 1774)	X	X	X	X	X	X	X	–
<i>Anisus leucostoma</i> (Millet, 1813)	X	X	X	X	–	–	–	–
<i>Macrogastera rolphii</i> (Turton, 1826)	–	X	–	X	X	X	–	–
<i>Columella edentula</i> (Draparnaud, 1805)	–	X	X	X	X	–	–	–
<i>Vertigo antivertigo</i> (Draparnaud, 1801)	–	X	X	X	X	X	–	–
<i>Vertigo moulinsiana</i> (Dupuy, 1849)	–	–	X	X	X	X	–	–
<i>Hygromia limbata</i> (Draparnaud, 1805)	–	X	–	X	X	X	–	–
<i>Acicula fusca</i> (Montagu, 1803)	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Helicigona lapicida</i> (Linnaeus, 1758)	–	X	–	X	X	X	–	–
<i>Oxyloma elegans</i> (Risso, 1826)	X	X	X	X	X	X	X	–
<i>Zonitoides nitidus</i> (Müller, 1774)	X	X	–	X	X	X	X	–
<i>Vallonia pulchella</i> (Müller, 1774)	–	X	X	X	X	X	X	–
<i>Vallonia costata</i> (Müller, 1774)	–	X	–	X	X	X	X	X
<i>Vallonia excentrica</i> Sterki, 1893	–	X	–	X	–	X	X	X

TABEAU 4. — Suite.

	Asnelles	Graye-sur-mer	Graye-sur-mer	Quintefeuille total	St-Germain-le-Vasson	Thaon	Vieux (site archéologique)	Bellengreville (site archéologique)
	Elhai & Larsonneur 1969	Prospection Wackenheim 2014-2018	Sondage Q1		Limondin-Lozouet <i>et al.</i> 2005	Lespez <i>et al.</i> 2005	Granai 2012	Granai 2017
<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu, 1803)	–	X	–	X	X	–	–	X
<i>Euconulus fulvus</i> (Müller, 1774)	X	X	X	X	X	–	–	–
<i>Oxychilus</i> sp.	–	X	X	X	X	–	–	–
<i>Helicella itala</i> (Linnaeus, 1758)	–	X	–	X	–	X	X	X
<i>Pupilla muscorum</i> (Linnaeus, 1758)	–	X	X	X	X	X	X	X
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)	X	X	X	X	X	X	–	X
<i>Acanthinula aculeata</i> (Müller, 1774)	–	X	X	X	X	X	–	X
<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller, 1774)	–	X	X	X	X	X	X	X
<i>Carychium minimum</i> Müller, 1774	X	X	X	X	X	X	X	–
<i>Carychium tridentatum</i> (Risso, 1826)	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Arianta arbustorum</i> (Linnaeus, 1758)	–	X	–	X	–	X	–	–
<i>Vertigo pygmaea</i> (Draparnaud, 1801)	X	X	X	X	–	X	X	X
<i>Clausilia bidentata</i> (Strøm, 1765)	–	X	X	X	X	X	X	–
<i>Pomatias elegans</i> (Müller, 1774)	–	X	–	X	X	X	X	X
<i>Nesovitrea hammonis</i> (Strøm, 1765)	X	X	X	X	X	X	X	–
Limaces	X	X	X	X	X	X	X	–
<i>Discus rotundatus</i> (Müller, 1774)	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Vitrea contracta</i> (Westerlund, 1871)	–	X	X	X	X	–	X	–
<i>Vitrea crystallina</i> (Müller, 1774)	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Aegopinella nitidula</i> (Draparnaud, 1805)	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Aegopinella pura</i> (Alder, 1830)	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Trochulus hispidus</i> (Linnaeus, 1758)	–	X	X	X	X	X	X	X
<i>Cepaea nemoralis</i> (Linnaeus, 1758)	–	X	–	X	–	–	–	–
<i>Cepaea hortensis</i> (Müller, 1774)	X	–	–	X	X	–	–	–
<i>Cepaea</i> sp.	–	X	X	X	X	X	X	X
<i>Planorbis carinatus</i> Müller, 1774	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Gyraulus albus</i> (Müller, 1774)	–	–	–	–	X	–	X	–
<i>Ancylus fluviatilis</i> Müller, 1774	–	–	–	–	–	X	X	–
<i>Succinella oblonga</i> (Draparnaud, 1801)	–	–	–	–	–	–	X	X
<i>Vertigo alpestris</i> Alder, 1838	–	–	–	–	X	–	–	–
<i>Helicodonta obvoluta</i> (Müller, 1774)	–	–	–	–	X	–	–	X
<i>Leisotyla anglica</i> (Férussac, 1821)	–	–	–	–	X	–	–	–

TABLEAU 4. — Suite.

	Asnelles	Graye-sur-mer	Graye-sur-mer	Quintefeuille total	St-Germain-le-Vasson	Thaon	Vieux (site archéologique)	Bellengreville (site archéologique)
	Elhai & Larsonneur 1969	Prospections Wackenheim 2014-2018	Sondage Q1		Limondin-Lozouet et al. 2005	Lespez et al. 2005	Granai 2012	Granai 2017
<i>Lauria cylindracea</i> (da Costa, 1778)	-	-	-	-	X	X	-	-
<i>Vertigo pusilla</i> Müller, 1774	-	-	-	-	X	X	-	-
<i>Merdigera obscura</i> (Müller, 1774)	-	-	-	-	X	X	X	X
Vitrinidae	-	-	-	-	X	X	-	-
<i>Oxychilus navarricus helveticus</i> (Blum, 1881)	-	-	-	-	X	X	-	-
<i>Oxychilus cellarius</i> (Müller, 1774)	-	-	-	-	X	X	X	-
<i>Monacha</i> sp.	-	-	-	-	-	-	X	-
<i>Cornu aspersum</i> (Müller, 1774)	-	-	-	-	-	-	X	-
<i>Macrogastrea plicatula</i> (Draparnaud, 1801)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Azeca goodali</i> (Férussac, 1821)	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Vertigo substriata</i> (Jeffreys, 1833)	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Helix pomatia</i> Linnaeus, 1758	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Potamopyrgus antipodarum</i> (Gray, 1843)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Balea heydeni</i> von Maltzan, 1881	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Succinea putris</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oxychilus alliarius</i> (Miller, 1822)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hygromia cinctella</i> (Draparnaud, 1801)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cerneuella virgata</i> (da Costa, 1778)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Theba pisana</i> (Müller, 1774)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ceciliodes acicula</i> (Müller, 1774)	-	-	-	-	-	X	X	-

début de l'Holocène récent dans une zone où la hausse du niveau marin a une influence perceptible sur l'environnement. En s'ajoutant aux études précédentes, elle permet de compléter le référentiel malacologique bas-normand holocène.

LA PERSPECTIVE D'UNE CONNAISSANCE DES MOLLUSQUES DANS LE TEMPS : DU PASSÉ À L'ACTUEL

Les résultats obtenus dans le marais de Graye-sur-mer apportent de nouveaux éléments de connaissance sur les Mollusques continentaux de la commune. Au-delà de la connaissance des faunes présentes aujourd'hui, ces données permettent une approche diachronique en comparant les malacocénoses actuelles et fossiles.

À l'exception de neuf taxons, l'ensemble des Mollusques qui vivent actuellement dans le marais de Graye-sur-mer sont également présents à l'état de fossiles (Tableau 5). L'absence

d'*Oxychilus draparnaudi* (Beck, 1837), *Oxychilus navarricus helveticus* (Blum, 1881), *Oxychilus alliarius* (Miller, 1822) et *Succinea putris* peut s'expliquer par la difficulté de déterminer ces espèces sur leurs coquilles à l'état fossile. *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843) n'est pas présente car son arrivée en Europe date du XX^e siècle (Welter-Schultes 2012). *Hygromia cinctella* (Draparnaud, 1801) est une espèce aujourd'hui également considérée comme introduite au cours du XX^e siècle en Angleterre et dans le nord de la France (Evans 1972; Welter-Schultes 2012; Cameron 2016). L'absence d'*Hygromia cinctella* dans le registre fossile est liée à une colonisation récente du marais de Graye-sur-mer par cette espèce. Bien qu'il soit identifié à Saint-Germain-le-Vasson et Thaon, *Lauria cylindracea* (da Costa, 1778) a une occurrence très ponctuelle limitée à un laps de temps très court (Lespez et al. 2005; Limondin-Lozouet et al. 2005). Il est possible que ce taxon soit présent

TABLEAU 5. — Tableau présentant les espèces holocènes identifiées dans la séquence de Graye-sur-mer et lors de prospections du dépôt ainsi que les données des autres études malacologiques régionales. Les cases en vert sont les taxons toujours présents aujourd'hui dans le marais.

Taxons	Hesnard 2008 (août 2007)		Lecaplain 2018 (juillet 2015)	Wackenheim (avril 2016)	Hesnard & Wackenheim (décembre 2018)					
	Chasse à vue	Litière	Chasse à vue & litière	Chasse à vue	Chasse					
					à vue	Litière 1	Litière 2	Litière 3	Litière 4	Litière 5
<i>Potamopyrgus antipodarum</i> (Gray, 1843)	–	–	X	–	–	–	–	–	–	–
<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	X	–	–	–	–	–
<i>Aplexa hyporum</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	X	–	X	–	–	–	–	–
<i>Valvata cristata</i> Müller, 1774	–	–	–	–	X	–	–	–	–	–
<i>Stagnicola</i> sp.	–	–	–	–	X	–	–	–	–	–
<i>Galba truncatula</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	X	–	–	–	–	–	–	–
<i>Radix</i> sp.	–	–	–	–	X	–	–	–	–	–
<i>Planorbis carinatus</i> Müller, 1774	–	–	–	–	X	–	–	–	–	–
<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller, 1774)	X	X	X	X	X	–	–	–	–	–
<i>Succinea putris</i> (Linnaeus, 1758)	X	–	X	–	X	–	–	–	–	–
<i>Carychium tridentatum</i> (Risso, 1826)	–	X	–	–	X	X	–	X	X	X
<i>Carychium minimum</i> Müller, 1774	–	–	–	–	–	–	X	–	–	–
<i>Vertigo moulinsiana</i> (Dupuy, 1849)	X	X	X	–	X	–	–	–	–	–
<i>Vertigo antivertigo</i> (Draparnaud, 1801)	–	X	–	–	X	–	–	–	–	–
<i>Columella edentula</i> (Draparnaud, 1805)	–	X	–	–	X	X	–	–	–	–
<i>Lauria cylindracea</i> (da Costa, 1778)	–	X	–	–	X	–	–	–	–	–
<i>Discus rotundatus</i> (Müller, 1774)	–	X	X	X	X	–	–	–	–	–
<i>Balea heydeni</i> von Maltzan, 1881	–	–	–	–	X	–	–	–	X	–
<i>Euconulus fulvus</i> (Müller, 1774)	–	–	–	X	–	–	–	–	–	–
<i>Vitrea</i> sp.	–	–	–	–	X	–	–	–	–	–
<i>Aegopinella nitidula</i> (Draparnaud, 1805)	–	–	–	X	X	–	–	–	–	–
<i>Aegopinella</i> sp.	–	X	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Zonitoides nitidus</i> (Müller, 1774)	X	X	X	–	X	X	–	–	–	–
<i>Oxychilus draparnaudi</i> (Beck, 1837)	–	–	X	–	X	–	–	–	–	–
<i>Oxychilus navarricus helveticus</i> (Blum, 1881)	X	X	X	X	X	–	–	–	–	–
<i>Oxychilus alliaris</i> (Miller, 1822)	–	–	X	–	–	–	–	–	–	–
<i>Oxychilus</i> sp.	–	–	X	–	X	–	–	–	–	–
<i>Cochlicella acuta</i> (Müller, 1774)	–	–	X	X	–	–	–	–	–	–
<i>Ceruella virgata</i> (da Costa, 1778)	–	–	X	X	–	–	–	–	–	–
<i>Hygromia cinctella</i> (Draparnaud, 1801)	–	–	–	–	X	–	–	–	–	–
<i>Trochulus hispidus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	X	X	–	–	–	–	–
<i>Trochulus</i> sp.	–	X	X	–	–	–	–	–	–	–
<i>Theba pisana</i> (Müller, 1774)	–	–	–	X	–	–	–	–	–	–
<i>Pisidium milium</i> Held, 1836	–	–	–	–	X	–	–	–	–	–

dans les dépôts holocènes de la forêt de Quintefeuille mais que les prélèvements ponctuels et la séquence Q1 n'aient pas permis de le retrouver. Aucun élément ne permet d'expliquer avec certitude l'absence de *Balea heydeni* dans le corpus fossile. Cette espèce est relativement rare en Normandie (Lecaplain & Pouchard 2008) et pourrait aussi avoir colonisé le littoral normand récemment.

Cette étude documente la présence de *Vertigo moulinsiana*, taxon inscrit à l'Annexe II de la Directive européenne Habitats-Faune-Flore, dans le marais de Graye-sur-mer depuis environ 4000 ans. Les espèces forestières retrouvées telles qu'*Aegopinella nitidula* et *Discus rotundatus* sont des taxons tolérants et largement répandus. Le marais présente des boisements humides qui sont des habitats favorables à *Acicula fusca* mais cette espèce n'a pas été retrouvée. Le reste des mollusques actuellement recensés dans le marais représentent des taxons courants parmi les espèces à affinité palustre en Europe du nord-ouest (Kerney *et al.* 1999; Welter-Schultes 2012). Il est difficile de démontrer avec certitude l'absence d'une espèce mais la présence actuelle de *Vertigo angustior* et

de *Vallonia enniensis* semble peu probable au regard des efforts de recherche entrepris pour les retrouver.

En termes d'habitats floristiques, d'humidité et de substrat calcaire, le marais de Graye-sur-mer présente des conditions écologiques favorables au développement de communautés malacologiques riches. Pourtant, des espèces présentes au cours de l'Holocène ont aujourd'hui disparu de cet espace. De plus, le nombre d'individus récoltés lors des chasses à vue dans l'ensemble du marais est très faible. En comparaison, le prélèvement sommital E comprend près de 32 taxons différents pour un effectif total de 7080 individus. L'échantillon E représente un palimpseste temporel mais l'assemblage malacologique de ce dernier laisse supposer une faune très riche. En effet, il est important de prendre en compte le laps de temps enregistré lorsque l'on compare des données passées avec des occurrences actuelles dans une même zone. Néanmoins, la richesse des effectifs et la diversité spécifique présentes dans chacun des échantillons de la séquence Q1 laissent supposer que cet espace fut un spot de biodiversité au cours des différentes périodes enregistrées. La transformation et la fragmentation des marais sont anciennes.

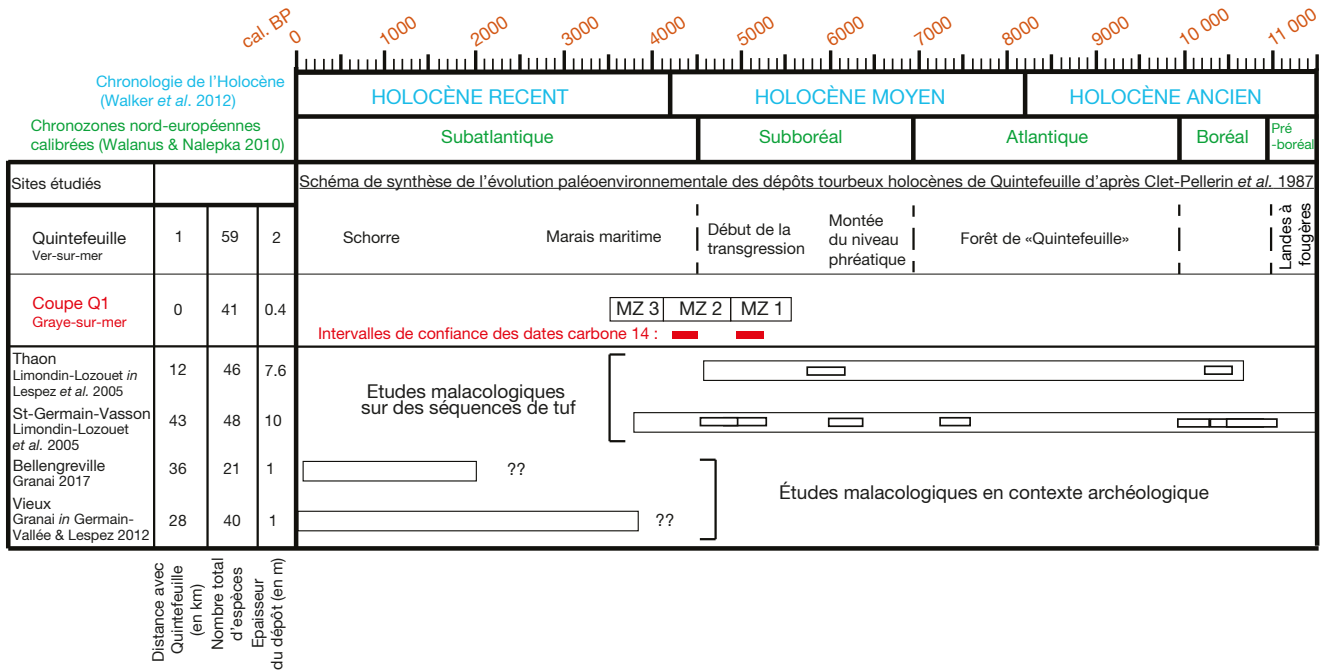


Fig. 8. — Synthèse présentant la chronologie de l'Holocène, le schéma d'évolution paléoenvironnementale proposé par Clet-Pellerin et al. 1987 ainsi que la couverture chronologique de la séquence de Graye-sur-mer et des autres études malacologiques dans le département. Les rectangles blancs correspondent aux intervalles des dates radiocarbone pour chacune des séquences (en rouge pour Q1).

La pression anthropique (e.g. aménagement des zones humides pour la chasse, drainage) sur cet espace qui a perturbé les habitats des espèces sensibles de Mollusques continentaux pourrait expliquer l'appauvrissement des faunes actuelles.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Au regard des résultats obtenus lors de l'étude réalisée à Graye-sur-mer sur la séquence holocène et sur son marais, les conclusions suivantes peuvent être proposées :

- la succession malacologique est divisée en trois malacozones qui correspondent à trois étapes de l'évolution paléoenvironnementale du milieu entre environ 5500 à 3500 ans cal. BP. Les cortèges malacologiques holocènes enregistrent le passage d'une forêt humide et marécageuse vers un marécage qui s'ouvre progressivement ;
- l'influence maritime liée à la remontée du niveau marin est suggérée à partir de 4000 ans cal. BP dans la dernière malacozone de la séquence ;
- les 27 taxons recensés lors de l'étude des espèces dans le marais de Graye-sur-mer complètent la connaissance des faunes à l'échelle de la commune ;
- la réalisation en parallèle d'une étude sur la faune actuelle permet d'initier un dialogue entre le passé et le présent. À Graye-sur-mer, la paléobiodiversité malacologique holocène est plus riche qu'aujourd'hui. L'appauvrissement des faunes de mollusques peut s'expliquer par l'évolution environnementale du milieu et l'augmentation de la pression anthropique qui a pu modifier les habitats.

D'un point de vue malacologique, la séquence holocène de Graye-sur-mer possède un enregistrement paléoenvironnemental intéressant pour la période holocène en Normandie. Pour des raisons techniques l'étude présentée n'a pas pu couvrir la totalité de la séquence sédimentaire. Les analyses malacologiques méritent d'être poursuivies afin de couvrir le reste de l'Holocène présent dans des tourbes et tuf de Graye-sur-mer et pourraient faire l'objet d'un prochain travail.

Remerciements

Les auteurs souhaitent remercier chaleureusement Benoît Lecaplain (GRETIA) pour les données malacologiques qu'il nous a transmises. Nous remercions également Olivier Zucchet (DAG Calvados) pour les informations communiquées. Merci au Laboratoire de Mesure du Carbone 14 (LMC14) Gif-sur-Yvette pour la réalisation d'une date radiocarbone sur le programme ARTEMIS/EscarGo. Une autre date radiocarbone a pu être fournie grâce à la Czech Science Foundation (P504/17-05696S). Quentin Wackenheim souhaite remercier Lionel Maerten et Olivier Moine pour nous avoir laissé utiliser leurs photographies. Un grand merci à Robin Wikström et à Julie Dabkowski pour leurs relectures et corrections de l'abstract. Les relectures de Julien Ryelandt et de Lilian Léonard ont amélioré le manuscrit, merci à eux.

RÉFÉRENCES

BASSOMPIERRE P. 1941. — *La tourbe dans le Calvados et principalement au Nord de Caen*. Rapport inédit, Bureau des recherches

- géologiques et minières, Caen, 41 p.
- BIGOT A. 1957. — *Notice géologique sur Villers-sur-mer et ses environs*. Syndicat d'Initiative de Villers-sur-Mer, Villers-sur-Mer, 16 p.
- CAMERON R. A. D. 2016. — *Slugs and Snails*. Harpers Collins, London, 508 p.
- CLET-PELLERIN M., DUPEUBLE P. A., HELLUIN M., LEFEBVRE D. & PELLERIN J. 1987. — Les formations marines et continentales du Pléistocène récent dans la région d'Asnelles – Saint-Côme-de-Fresné (Calvados). *Bulletin du Centre de Géomorphologie* 32: 71-98.
- COLES B. J. 1998. — Doggerland: a speculative survey. *Proceedings of the Prehistoric Society* 64: 45-81. <https://doi.org/10.1017/S0079497X00002176>
- CUCHERAT X. & DEMUYNCK S. 2008. — Les plans d'échantillonnage et les techniques de prélèvements des mollusques continentaux. *MalaCo* 5: 244-253.
- DUBOIS G. & DUBOIS C. 1938. — Analyses polliniques de tourbe submergée au Moulin de Luc (Calvados). *Bulletin de la Société préhistorique de France* 35 (3): 133-135. <https://doi.org/10.3406/bspf.1938.4605>
- DOUKA K. 2017. — Radiocarbon dating of marine and terrestrial shells, in ALLEN M. J. (éd.), *Molluscs in Archaeology. Methods, approaches and applications*. Oxbow Books, Oxford: 381-399.
- DUROCHER M. J. 1856 — Observations sur les forêts sous-marines de la France occidentale et sur les changements de niveau du littoral. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* 43: 1071-1074.
- ELHAI H. & SPARKS B. W. 1958. — Une tourbière littorale: Colleville-sur-Mer (Calvados). *Bulletin de la Société Géologique de France* 6 (8): 295-304. <https://doi.org/10.2113/gssgfbull.S6-VIII.4.295>
- ELHAI H. & LARSONNEUR C. 1969. — Dépôts tardiglaciaires et post-glaciaires de la côte du Calvados. *Bulletin de l'Association pour l'étude du Quaternaire* 6 (2): 93-104. <https://doi.org/10.3406/quate.1969.1126>
- EVANS J. G. 1972. — *Land Snails in Archaeology. With Special Reference to the British Isles*. Seminar Press, London, 426 p.
- FONTUGNE M. 2004. — Les derniers progrès du calibrage des âges radiocarbones permettent-ils une révision des chronologies entre 25 et 50.000 ans B.P.? *Quaternaire* 15 (3): 245-252. <https://doi.org/10.3406/quate.2004.1771>
- GLÖER P. 2002. — *Die Süßwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas. Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung*. Die Tierwelt Deutschlands. ConchBooks, Hackenheim, 327 p.
- GRANAI S. 2012. — Rapport d'étude malacologique de « La Guigne » à Vieux, in GERMAIN-VALLEE C. & LESPEZ L. (éds), *Archéologie du paysage de la Plaine de Caen du Néolithique à l'époque mérovingienne*. Rapport du Programme collectif de recherche, Caen, 72-84.
- GRANAI S. 2017. — Bellengreville « IFA 2 » – *Analyse malacologique des structures d3, d4 et 50*. Rapport inédit, 6 p.
- GROOTES P. M., STUIVER M., WHITE J. W. C., JOHNSEN S. & JOUZEL J. 1993. — Comparison of oxygen isotope records from the GISP2 and GRIP Greenland ice cores. *Nature* 366 (6455): 552. <https://doi.org/10.1038/366552a0>
- GUADELLI J.-L., CLET M., COUVELARD J. & LAUTRIDOU J.-P. 2003. — Évolution de la côte du Calvados depuis l'Éémien et découverte d'un squelette de cheval dans les tourbières holocènes. *Quaternaire* 14 (1): 43-50. <https://doi.org/10.3406/quate.2003.1728>
- GUILLAUME L. 1932. — Dépôts monastiriens et flandriens de Saint-Côme-de-Fresné et Asnelles-Belle-Plage (Calvados). *Comptes rendus de la Société géologique de France* 9: 118-126.
- GUILLAUME L. 1935. — Observations sur les dépôts quaternaires de Saint-Côme-de-Fresné et Asnelles-Belle-Plage (Calvados). *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie* 8 (8): 63-72.
- GUILLAUME L. 1952. — Les formations quaternaires de la plage du débarquement de Saint-Côme-de-Fresné-Asnelles-Belle-Plage (Calvados). *International Geological Congress, Report of the 18 Session* 13: 105-113.
- HESNARD O. 2008. — Les marais de Graye-sur-mer (14), in HESNARD O. (éd.), *Contribution à la recherche de Vertigo mouliniana (Dupuy, 1849) sur la Basse-Normandie*. Rapport, Direction Régionale de l'environnement, Caen: 5-6.
- HOMMERIL P. 1964. — Les formations quaternaires du littoral de Bernières-sur-mer (Calvados). *Revue de la Société savante de Haute Normandie, Sciences* 33: 31-43.
- HUE E. 1938. — Une progression marine au Moulin de Luc (Calvados). *Bulletin de la Société préhistorique de France* 35 (3): 127-133. <https://doi.org/10.3406/bspf.1938.4604>
- KERNEY M. P., CAMERON R. A. D. & BERTRAND A. 1999. — *Guide des escargots et limaces d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Paris, 370 p.
- LAMBECK K., JOHNSTON P., NAKADA M. 1990. — Holocene glacial rebound and sea-level change in NW Europe. *Geophysical Journal International* 103 (2): 451-468. <https://doi.org/10.1111/j.1365-246X.1990.tb01784.x>
- LECAPLAIN E. 2018. — Poursuite de l'amélioration des connaissances sur les invertébrés des roselières humides de Normandie et accompagnement des gestionnaires dans la mise en œuvre d'opérations de gestion, in JACOB E., COURTIAL C., LECAPLAIN E. & MOUQUET C. (éds), *Rapport du GRETIA pour l'Agence de l'Eau Seine-Normandie, la région Normandie, les Conseils Généraux du Calvados et de la Manche et la ville de Caen*. GRETIA, Caen: 31-31 & Annexe 1.
- LECAPLAIN B. & POUCHARD C. 2008. — Les cartes du pré-atlas (3^e édition). *La Lettre de Germain* 5: 13-33.
- LESPEZ L., CLET-PELLERIN M., LIMONDIN-LOZOUET N., PASTRE J. F. & FONTUGNE M. 2005. — Discontinuités longitudinales des dynamiques sédimentaires holocènes dans les petites vallées de l'Ouest du Bassin Parisien, l'exemple de la Mue (Basse Normandie). *Quaternaire* 16 (4): 273-298. <https://doi.org/10.4000/quaternaire.482>
- LETACQ A. L. 1906. — Liste des coquilles recueillies par MM. Bigot et Leboucher dans les tourbières littorales situées entre Luc et Arromanche. *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie* 5 (10): 3-9.
- LIMONDIN-LOZOUET N. 2002. — Les mollusques continentaux, in MISKOVSKY J.-C. (éd.), *Géologie de la Préhistoire*. Geopre, Perpignan: 773-784.
- LIMONDIN-LOZOUET N., GAUTHIER A. & PREECE R. C. 2005. — Enregistrement des biocénoses de la première moitié de l'Holocène en contexte tufacé à Saint-Germain-le-Vasson (Calvados). *Quaternaire* 16 (4): 255-271. <https://doi.org/10.4000/quaternaire.473>
- LOWE J. J. & WALKER M. J. 2015. — *Reconstructing Quaternary Environments*. Routledge, Abingdon, 468 p.
- NOMADE S. 2017. — Recommandation sur l'utilisation des unités de temps en sciences de la terre. *Quaternaire*, 28 (2): 137-139. <https://doi.org/10.4000/quaternaire.7972>
- ODET-KERHIR C. 2015. — *La préhistoire sous-marine en France et plus particulièrement sur les côtes françaises d'Atlantique nord-ouest et de la Manche*. Mémoire de Master 1 Archéologie et histoire, Université Rennes 2, Rennes, 125 p.
- PIGATI J. S., RECH J. A. & NEKOLA J. C. 2010. — Radiocarbon dating of small terrestrial gastropod shells in North America. *Quaternary Geochronology* 5: 19-32. <https://doi.org/10.1016/j.quageo.2010.01.001>
- PUISSEUR J. J. 1976. — *Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne*. Mémoires Géologiques de l'Université de Dijon, Doin, Paris, 241 p.
- ROBERTS N. 2015. — *The Holocene: an environmental history*. 3^e édition, Wiley Blackwell, Oxford, 364 p.
- STÉPHAN P. & GOSLIN J. 2014. — Évolution du niveau marin relatif à l'Holocène le long des côtes françaises de l'Atlantique et de la Manche: réactualisation des données par la méthode des « sea-level index points ». *Quaternaire* 25 (4): 295-312. <https://doi.org/10.4000/quaternaire.7269>
- STURT F., GARROW D. & BRADLEY S. 2013. — New models of North West European Holocene palaeogeography and inundation. *Journal of Archaeological Science* 40 (11): 3963-3976. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2013.05.023>
- VAN VLIET-LANOË B., FERNANE A., GOSLIN J., HALLEGOUET B.,

- HENAFF A., MEURISSE-FORT M. & PENAUD A. 2015. — Mythes et légendes: la forêt sous la mer. *Bulletin de la Société géologique et minéralogique de Bretagne* 1: 1-16.
- WALANUS A. & NALEPKA D. 2010. — Calibration of mangereud's boundaries. *Radiocarbon* 52 (4): 1639-1644. <https://doi.org/10.1017/S0033822200056368>
- WALKER M. J., BERKELHAMMER M., BJÖRCK S., CWYNAR L. C., FISHER D. A., LONG A. J., LOWE J. J., NEWNHAM R. M., RASMUSSEN S. O. & WEISS H. 2012. — Formal subdivision of the Holocene Series/Epoch: a discussion paper by a working group of INTIMATE (Integration of ice-core, marine and terrestrial records) and the subcommission on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy). *Journal of Quaternary Science* 27 (7): 649-659. <https://doi.org/10.1002/jqs.2565>
- WELTER-SCHULTES F. W. 2012. — *European non-marine molluscs, a guide for species identification*. Planet Poster Editions, Göttingen, 760 p.
- WEST R. G. & SPARKS B. W. 1960. — Coastal interglacial deposits of the English Channel. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 243 (701): 95-133. <https://doi.org/10.1098/rstb.1960.0006>
- WIGHAM G. D. 1975. — The biology and ecology of *Rissoa parva* (da Costa) [Gastropoda: Prosobranchia]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 55: 45-67. <https://doi.org/10.1017/S0025315400015745>

Soumis le 10 avril 2019 ;
accepté le 27 septembre 2019 ;
publié le 23 septembre 2020.