



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

Édité par Lilian LÉONARD

Que conclure de neuf années de suivi d'une population de *Vertigo* de Des Moulins *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849)?

Xavier CUCHERAT, Baptiste HUBERT & Cédric VANAPPELGHEM



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 – Hauts-de-France, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Olivereau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (UMS PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (OFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (UMS PatriNat, Paris)
Laurent Tillon (ONF, Paris)
Julien Touroult (UMS PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER*:

Spécimen de Vertigo de Des Moulins *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849) en recherche d'une menue proie dans le Marais Audomarois. Crédit photo: Xavier Cucherat.

MUSÉUM
(D'HISTOIRE NATURELLE)

 Nantes
Métropole

 Grotia
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 / <https://sciencepress.mnhn.fr>

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2021
ISSN (électronique / *electronic*): 1638-9387

Que conclure de neuf années de suivi d'une population de Vertigo de Des Moulins *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849)?

Xavier CUCHERAT

Arion.idé, 10 rue Louis Aragon, F-59147 Gondecourt (France)
arion.ide@orange.fr

Baptiste HUBERT

Cédric VANAPPELGHEM

Conservatoire d'Espaces naturels des Hauts-de-France,
160 rue Achille Fanién, ZA de la Haye, F-62190 Lillers (France)
baptiste.hubert@laposte.net
c.vanappelghem@cen-hautsdefrance.org

Soumis le 3 juillet 2019 | Accepté le 8 mai 2021 | Publié le 7 juillet 2021

Cucherat X., Hubert B. & Vanappelghem C. 2021. — Que conclure de neuf années de suivi d'une population de Vertigo de Des Moulins *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849)?, in Léonard L. (éd.), Colloque national de malacologie continentale, Nantes, 6 et 7 décembre 2018. *Naturae* 2021 (15): 213-226. <https://doi.org/10.5852/naturae2021a15>

RÉSUMÉ

La présence du Vertigo de Des Moulins *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1848) a justifié l'inscription du site du marais de la Grenouillère dans le réseau Natura 2000 et a motivé le suivi de la population de cet escargot inscrit à l'Annexe II de la Directive Habitats-Faune-Flore. Un suivi a été mené pendant neuf ans sur l'espèce à l'aide d'un protocole non-invasif. Les données ont été traitées à l'aide de techniques statistiques adaptées. La fluctuation de l'abondance du Vertigo de Des Moulins est faible à l'échelle du site, mais varie selon les transects. La variabilité des abondances relevées a une incidence sur la précision des estimations et ne permet pas de conclure sur l'état de conservation de l'espèce sur le site. En effet, l'espèce est capable de restaurer ses abondances d'une année sur l'autre, même lorsque les effectifs sont très bas. La recherche de facteurs explicatifs ne permet pas de dire quelle variable mesurée influence le plus l'espèce, dans la mesure où leur significativité change selon les années de suivi. La pertinence du suivi est discutée et des perspectives sont proposées pour pouvoir établir un nouveau protocole adapté.

ABSTRACT

What conclude from nine years of monitoring of a population of Desmoulin's whorl snail Vertigo moulinsiana (Dupuy, 1849)?

The presence of the Desmoulin's whorl snail *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1848) justified the inclusion of the "marais de la Grenouillère" site in the Natura 2000 network and motivated the monitoring of the population of this snail, which is listed in Annex II of the Habitats-Fauna-Flora Directive. Monitoring of the species was carried out over nine years using a non-invasive protocol. The data were processed using appropriate statistical techniques. The fluctuation in abundance of Desmoulin's whorl snail is low at the site level, but varies between transects. The variability of the abundances recorded has an impact on the precision of the estimates and does not allow us to conclude on the conservation status of the species on the site. Indeed, the species is capable of restoring its abundance from one year to the next, even when numbers are very low. The search for explanatory factors does not make it possible to say which of the measured variables has the greatest influence on the species, insofar as their significance changes according to the monitoring years. The relevance of the monitoring is discussed and perspectives are proposed in order to establish a new adapted protocol.

MOTS CLÉS
Protocole non-invasif,
évaluation de
la population,
suivi temporel,
échantillonnage.

KEY WORDS
Non-invasive protocol,
population assessment,
temporal monitoring,
sampling.

INTRODUCTION

Le Gastéropode *Vertigo* de Des Moulins *Vertigo mouliinsiana* (Dupuy, 1849) est l'un des quatre *Vertigos* inscrits à l'Annexe II de la Directive européenne Habitats-Faune-Flore 92/43 CE (DHFF) présents en France. N'excédant pas 2,7 mm de haut pour 1,5 mm de large (Cameron *et al.* 2003), cet escargot est inféodé aux milieux humides calcaires, qu'ils soient (para) tourbeux ou non, où se développent des massifs de grandes héliophytes (Drake 1999; Cameron *et al.* 2003), mais il peut aussi être abondamment trouvé dans des massifs d'héliophytes de petite taille (Holyoak 2003). Il est particulièrement sensible à l'humidité de son habitat. En effet, lorsque la moyenne annuelle de la hauteur de la nappe d'eau se trouve en dessous de 0,40 m de la surface du sol, l'espèce disparaît même si la végétation persiste (Tattersfield & McInnes 2003a, b). Sa biologie n'est pas connue dans le détail, mais l'espèce peut pratiquer l'autofécondation (Pokryszko 1990) et présente la particularité d'escalader la végétation dressée au cours de l'année (Książkiewicz-Parulska 2019), ainsi que de réagir rapidement à des changements de régime hydrique (Lipińska *et al.* 2020). Sa sensibilité aux modes de gestion, en particulier au pâturage, a été démontrée (Ausden *et al.* 2005) comme lui étant défavorable même à faible charge.

L'espèce est considérée comme vulnérable à l'échelle mondiale et en Europe (Cuttelod *et al.* 2011). Les deux derniers rapportages de l'évaluation de l'état de conservation en France l'ont classée en état « défavorable mauvais » (Bensettiti & Trouvilliez 2009; Bensettiti & Puissauve 2015). Dans le nord-ouest de la France, ce Gastéropode est largement répandu dans les marais calcaires (Cucherat & Boca 2007; Cucherat 2013), mais son statut de menace global n'a pas encore été évalué. Sa présence peut justifier l'inscription d'un site dans le réseau Natura 2000. Par conséquent, la découverte de cet escargot en 1999 sur le site du marais de la Grenouillère, sur la commune d'Auchy-les-Hesdin dans le département du Pas-de-Calais, a motivé ce classement (Cucherat 1999). Depuis la désignation du Conservatoire d'espaces naturels comme opérateur technique du site Natura 2000 Marais de la Grenouillère en 2005 et animateur en 2012, le plan de gestion et le Document d'Objectifs, validé par arrêté préfectoral le 17 octobre 2012, ont prévu la mise en place d'un protocole de suivi puis d'évaluation de l'état de conservation de l'espèce sur la durée de vie desdits documents de gestion.

L'article 17 de la DHFF impose d'établir une évaluation de l'état de conservation des espèces inscrites aux annexes de ladite Directive. Cette évaluation doit reposer sur des données factuelles. Pour répondre à cette exigence, Killeen & Moorkens (2003) ont élaboré un protocole de suivi de l'espèce en Grande-Bretagne. Compte tenu du contexte biogéographique commun entre le marais de la Grenouillère et les sites anglais, le Conservatoire d'espaces naturels a décidé de réaliser plusieurs études sur l'espèce sur le site : protocole de suivi Killeen & Moorkens (2003) dès 2004 (Cucherat *et al.* 2004) et caractérisation des végétations préférentielles en 2006 (Cucherat *et al.* 2006). Le protocole de Killeen & Moorkens (2003) propose un suivi reposant sur des techniques de prélèvements non-invasifs

(les animaux ne sont pas récoltés pour être traités en laboratoire), permettant d'obtenir des résultats immédiats depuis le terrain et, selon les auteurs, de donner une interprétation précise de l'état de la population, en indiquant des seuils de variations d'abondance pour apprécier l'état de conservation. Le protocole permet également d'apporter des informations nécessaires pour la recommandation de mesures particulières de gestion pour le *Vertigo*. Il ne détaille cependant pas les outils de traitement de données permettant d'exploiter au mieux les données recueillies.

Nous détaillons ici les résultats et les analyses du suivi de l'abondance du *Vertigo* de Des Moulins sur le site Natura 2000 du marais de la Grenouillère, dans le but d'apprécier l'évolution de la population dans le temps et d'évaluer la pertinence d'un tel suivi pour caractériser l'état de conservation de l'espèce sur le site.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

AIRE D'ÉTUDE

Le site Natura 2000 Marais de la Grenouillère est localisé sur les communes d'Auchy-les-Hesdin et de Rollancourt, dans le département du Pas-de-Calais (Fig. 1). Sa superficie est de 16 ha 63 a. Le marais fait partie d'un complexe de milieux alluviaux dans le lit majeur de la Ternoise, à quelques kilomètres de la confluence entre la Ternoise et la Canche. Il est également classé Réserve naturelle régionale. Originellement, c'est un marais communal, servant de zones de pâturage pour les bovins et les équins, usage qui s'est maintenu au-delà du classement en site Natura 2000.

Les principales végétations dominantes sur le site sont des prairies humides à Jonc glauque *Juncus inflexus* L. et à Pulicaire dysentérique *Pulicaria dysenterica* (L.) Bernh., des communautés à grandes herbacées à Reine des prés *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. et Cirse maraîcher *Cirsium oleraceum* (L.) Scop. ou à Ortie dioïque *Urtica dioica* L. et à Baldingère faux-roseau *Phalaris arundinacea* L. et, enfin, des aulnaies marécageuses. D'autres végétations sont également présentes, mais en proportion moindre comme les magnocariçales à Laïche paniculée *Carex paniculata* L. ou à Laïche aiguë *Carex acutiformis* Ehrh.. Le détail des formations végétales est fourni dans l'Annexe 1.

PROTOCOLE DE SUIVI

De manière à avoir une vision non biaisée de sa répartition sur le marais, l'espèce a d'abord été cartographiée sur le site à l'aide d'un échantillonnage stratifié à un niveau (Thompson 2002), correspondant aux végétations décrites sur le site. Cette approche a été préférée à celle de Killeen & Moorkens (2003), qui recommandaient de rechercher l'espèce dans des habitats considérés comme favorables (voir Killeen & Moorkens 2003, ainsi que Cameron *et al.* 2003 pour la liste des habitats considérés comme favorables).

À partir de la cartographie de l'espèce sur le site, six transects ont été disposés dans les zones où le *Vertigo* de Des Moulins a été observé. Les six transects sont composés de deux transects

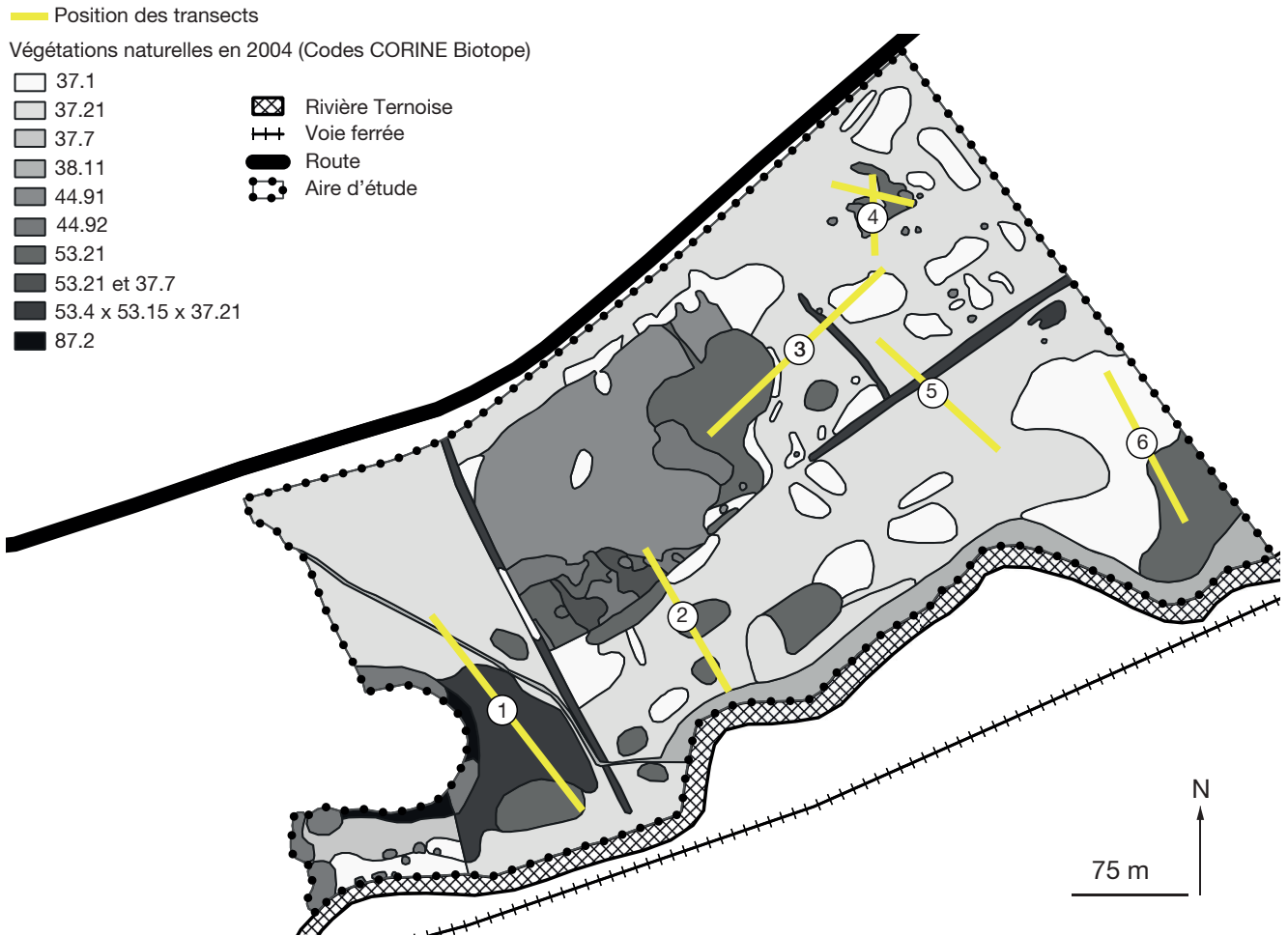


FIG. 1. — Localisation du site Natura 2000 du marais de la Grenouillère, cartographie des habitats naturels lors de l'année de référence et positionnement des différents points de mesures (transects et points d'échantillonnage). Les codes CORINE Biotope des végétations sont détaillés dans l'Annexe 1.

d'une longueur de 150 m et quatre de 100 m, dont un est cruciforme (2×50 m) (Fig. 1). Killeen & Moorkens (2003) proposent la disposition de transects pouvant être de longueurs différentes, avec des interpoints compris entre 5 m et 10 m, selon le gradient d'humidité et la topographie traversés par ces transects. En l'espèce, les longueurs de transects et les distances interpoints qui ont été choisies correspondent à des situations de gradients perceptibles sur le site d'étude. Les extrémités des transects, ainsi que leur milieu, ont été matérialisés par un piquet permanent en bois coloré. Entre chaque piquet, une corde a été tendue en veillant à ne pas écraser la végétation située en dessous de celle-ci. Depuis le point de départ d'un transect, les points d'observation ont été espacés tous les 5 m (pour les transects 01 et 03) et tous les 10 m (pour les transects 02, 04 a et b, 05 et 06).

À chaque point d'observation, les hauteurs maximale et minimale de la végétation ont été notées, ainsi que le taux d'humidité du sol selon les classes définies par Killeen & Moorkens (2003). Au même point, à une distance de 0,25 m de la ligne de transect, un coffre de $0,8 \times 0,6 \times 0,18$ m a été centré sur le point d'observation et posé sur le sol, la face la plus longue étant parallèle à la corde de la ligne de transect

(Fig. 2). Une surface de végétation dressée de $0,80 \times 0,25$ m a été délicatement penchée sur le coffre, puis vigoureusement battue pendant une durée comprise entre 10 et 20 secondes. Après le battage, les gros débris végétaux ont été retirés du coffre en prenant soin de vérifier la présence d'individus fixés de *Vertigo moulinsiana*. Ensuite, les individus restant dans le coffre ont été triés selon leur âge (juvénile = individus à péristome tranchant et sans formule lamellaire, adulte = péristome épaissi et formule lamellaire complète), puis chaque catégorie a été comptabilisée. Après cette étape, le coffre a été retourné et nettoyé à l'aide d'un pinceau à poils souples de 50 mm de large, puis l'opération a été répétée de l'autre côté de la ligne de transect. Compte tenu de la hauteur du bac de prélèvement, les individus situés entre le sol et la hauteur du bac n'ont pas été récoltés. Seuls les spécimens situés entre 18 cm et le reste de la végétation dressée ont été récoltés. Une seule campagne de comptage a eu lieu par an.

L'état initial a été effectué en 2004 (août), puis le suivi a été mené en 2006 (octobre), 2007 (août), 2008 (août), 2009 (août), 2010 (septembre), 2011 (septembre), 2012 (septembre) et 2013 (octobre). Pour 2005, il n'y a pas de relevés. En 2006, seuls les transects 1 et 3 ont été comptés. En 2007, ce sont les transects



FIG. 2. — Aperçu de la méthode de battage de la végétation à l'aide d'un coffre pour la collecte des spécimens de *Vertigo* de Des Moulins *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849). Crédit photo : X. Cucherat 2021.

1, 2, 3 et 5 qui ont été étudiés. Pendant ces deux années, les autres n'ont pas été réalisés faute de temps. Les comptages effectués à l'occasion de l'estimation de l'abondance de l'espèce sur le site en 2006 ont montré une corrélation significative entre les effectifs adultes et juvéniles (corrélation de Spearman, $S = 11848$, $\rho = 0,89$, $P < 0,05$). De plus, compte tenu des risques élevés de confusion des juvéniles avec d'autres espèces, il a été décidé de ne compter que les individus adultes à partir de 2007. Lors du comptage annuel, Killeen & Moorkens (2003) recommandaient d'affecter des classes d'abondance (0, < 10, > 10 individus). Toutefois, les classes de Killeen & Moorkens (2003) n'étaient pas pertinentes pour réaliser des tests statistiques de suivis. De ce fait, les adultes ont été dénombrés à chaque point de prélèvement. Les transects 1 et 3 ont été effectués sur la base d'une distance de dix mètres entre chaque point de prélèvement à partir de 2008, pour alléger le protocole initial en termes de temps passé. Le transect 6 a été abandonné à partir de 2007, du fait de l'importante modification de la végétation.

En parallèle de ce suivi, une cartographie des végétations présentes au sein du marais a été effectuée en 2004 et une autre en 2009.

ANALYSES DES DONNÉES

Pour évaluer la tendance des effectifs de *Vertigo moulinsiana* pour l'ensemble des transects et par transect, nous avons adopté trois échelles d'approche :

- à l'échelle du site, en regroupant toutes les abondances des adultes du *Vertigo* de Des Moulins relevées le long des transects pour lesquels il existe des données sur la durée du suivi et en recherchant des différences dans les effectifs observés entre toutes les années où des relevés ont été réalisés ;

- à l'échelle de chaque transect, en comparant les abondances des adultes du *Vertigo* de Des Moulins relevées le long des transects ayant fait l'objet de relevés ;

- à l'échelle de l'unité de végétation. Une jointure spatiale a été effectuée entre la position des points et l'habitat dans lequel ils se projettent. Compte tenu du fait que la cartographie de végétation a été réalisée en 2004 et en 2009, seules les abondances des adultes de ces deux années 2004 et 2009 ont été comparées.

Deux approches ont été utilisées pour évaluer les différences d'abondances observées entre les différentes années à l'échelle de chaque transect et à l'échelle du site. Dans un premier temps, les différences ont été appréciées par une série de tests de Friedman (Siegel & Castellan 1988), avec pour H_0 l'absence de différences entre les abondances relevées au cours des différentes années au niveau du site ou au niveau de chaque transect. En cas de rejet de H_0 , des tests de rangs de Wilcoxon ont été effectués pour déterminer les années où il existait des différences d'abondance d'adultes. Dans un second temps, les différences observées ont été appréciées selon l'approche de Elzinga *et al.* (2001) sur la base des seuils de variation d'abondance indiqués par Killeen & Moorkens (2003) pour évaluer l'état de conservation de l'espèce par rapport à l'année de référence (ici 2004). Cette approche repose sur la position du seuil fixé par rapport aux bornes de l'intervalle de confiance de la statistique estimée (ici la moyenne des abondances). Si la valeur seuil se trouve en dehors des bornes de l'intervalle de confiance, alors la différence observée entre la variable mesurée et le seuil est écologiquement significative. À l'inverse, si la valeur du seuil se trouve à l'intérieur des bornes de l'intervalle, il n'est pas possible de conclure à une différence écologique, puisque les bornes représentent les valeurs limites de la probabilité de trouver la valeur de la statistique estimée. Autrement dit, plus l'intervalle de confiance de la statistique est grand, plus il sera difficile de conclure à des différences écologiques significatives. Dans ce cadre, l'estimation de la moyenne des abondances, ainsi que leur intervalle de confiance à 95 %, à l'échelle du site et de chaque transect pour chaque année, ont été calculés à l'aide d'un bootstrap avec 1000 répliquations et avec la méthode BCa (DiCiccio & Efron 1996).

L'effet de l'évolution de la végétation sur les abondances du *Vertigo* de Des Moulins a été testé entre les années 2004 et 2009. Pour cela, pour chacune de ces deux années, les points d'observation de chaque transect ont été projetés dans les polygones des unités de végétations à l'aide d'un SIG. Ensuite, l'abondance des points ayant changé d'unité de végétation du fait de l'évolution de cette dernière entre les deux années a été comparée à l'aide d'un test bilatéral de Wilcoxon-Mann-Whitney pour échantillons appariés (Siegel & Castellan 1988). Cette analyse repose sur l'hypothèse qu'une végétation favorable présente des abondances élevées.

L'influence des facteurs écologiques relevés (hauteur de végétation, humidité du sol) sur les abondances du *Vertigo* de Des Moulins a été appréciée par une corrélation de Spearman (Siegel & Castellan 1988). L'ensemble des analyses a été réalisé à l'aide du logiciel R (R Core Team 2018).

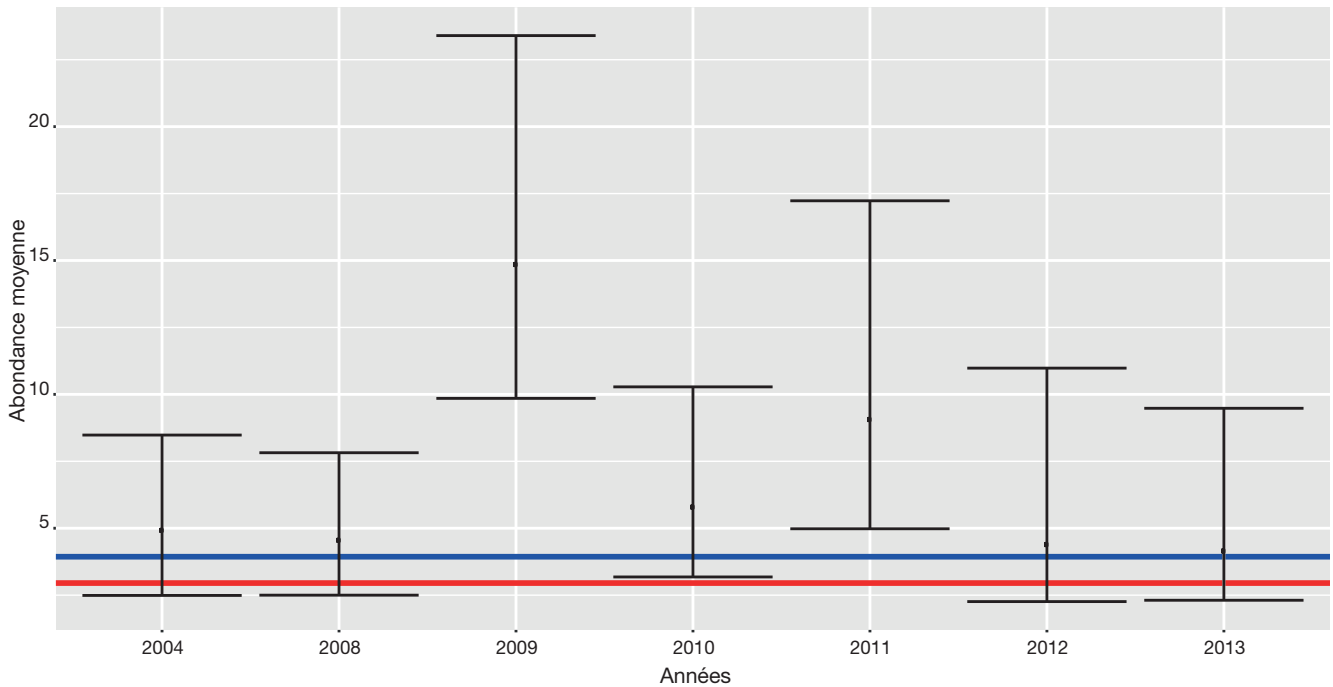


FIG. 3. — Abondance moyenne du *Vertigo* de Des Moulins *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849) par prélèvement en fonction des années de suivi sur l'ensemble du site (les barres représentent l'intervalle de confiance à 95 % calculé par une statistique bootstrap avec 1000 réplifications). Ligne horizontale bleue : seuil de variation de -20 % de l'abondance par rapport à l'année de référence (2004); ligne horizontale rouge : seuil de variation de -40 % de l'abondance par rapport à l'année de référence (2004).

RÉSULTATS

VARIATIONS DE L'ABONDANCE SUR LE SITE ET PAR TRANSECT AU COURS DU TEMPS

Entre 2004 et 2013, on observe globalement à l'échelle du site une faible variation d'abondance, à l'exception d'un pic d'abondance en 2009 (Fig. 3). Sur cette période, il existe une différence significative entre au moins deux années pour les abondances du *Vertigo* de Des Moulins (test de Friedman, $P < 0,001$). Les différences dans les abondances totales concernent les années 2004-2009, 2008-2009, 2009-2012 et 2009-2013 (test de Wilcoxon, $P < 0,05$), avec l'année 2009 qui présente des abondances supérieures aux années 2004, 2008, 2012 et 2013.

Aucune des abondances estimées par bootstrap ne croise ou ne se trouve en dessous des valeurs seuils de -20 % et de -40 % de l'abondance de référence (année 2004). Seule la valeur obtenue pour l'année 2013 est très proche du seuil de 20 %. Toutefois, étant donné que ce seuil se trouve inclus dans l'intervalle de confiance de l'abondance estimée de 2013, il n'est pas possible de conclure à une baisse effective de -20 % par rapport à la valeur de référence (2004). On soulignera que les valeurs des intervalles de confiance sont importantes quelle que soit l'année considérée (Annexe 2).

Le long du transect 1, on observe une tendance à l'augmentation de l'abondance du *Vertigo* de Des Moulins au cours des années de suivi. Aucun spécimen n'a été observé en 2006. Il existe au moins une différence significative entre les années pour les abondances relevées le long du transect 1 (Fig. 4) (test de Friedman, $P < 0,05$). Les différences dans les abon-

dances concernent les années 2007-2013 et 2008-2012 (test de Wilcoxon, $P < 0,05$), avec l'année 2013 qui présente des abondances supérieures aux années 2007, 2008 et l'année 2012 qui est supérieure à 2008. Selon l'approche de Elzinga *et al.* (2001), les bornes des intervalles de confiance de l'abondance des 2007 et 2008 se trouvent en dessous des seuils de -20 % et -40 % de l'année de référence (Annexe 2).

Aucun spécimen n'a été observé en 2006 le long du transect 2. Il n'existe pas de différence significative entre les années pour les abondances relevées le long de ce transect (Fig. 5) (test de Friedman, $P > 0,05$). Toutefois, selon l'approche de Elzinga *et al.* (2001), on observe une baisse significative de plus de 20 % de l'abondance de référence pour l'année 2008, la valeur seuil se trouvant en dehors de la borne supérieure de l'intervalle de confiance. En revanche, cette variation d'abondance n'est pas significative pour le seuil de -40 %, la valeur se trouvant dans l'intervalle de confiance de l'estimation de l'abondance de 2008. Les seules variations négatives d'abondance de plus de 40 % concernent les années 2010 et 2012. Toutefois, les années 2011 et 2013 font l'objet d'une augmentation de l'abondance du *Vertigo* de Des Moulins (Annexe 2).

L'abondance du *Vertigo* de Des Moulins le long du transect 3 montre une tendance à l'augmentation jusqu'en 2012, puis celle-ci chute brusquement vers une valeur proche de celle de l'état initial de 2004 (Fig. 6). Il existe au moins une différence significative entre les années pour les abondances relevées le long du transect 3 (test de Friedman, $P < 0,05$). Les différences dans les abondances concernent les années 2006-2009 et 2006-2012 (test de Wilcoxon, $P < 0,05$), avec les années 2009 et 2012 qui présentent des abondances

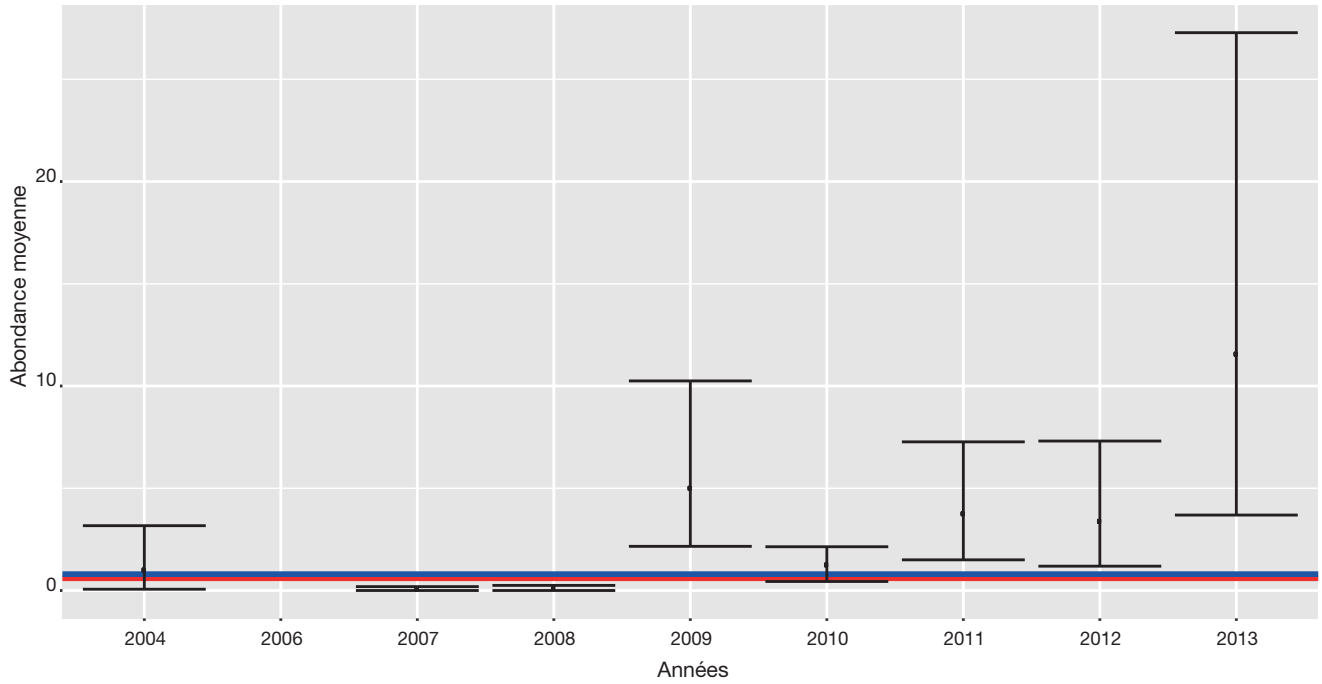


Fig. 4. — Abondance moyenne du Vertigo de Des Moulins *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849) par prélèvement en fonction des années de suivi pour le transect 1 (les barres représentent l'intervalle de confiance à 95 % calculé par une statistique bootstrap avec 1000 réplifications). Ligne horizontale **bleue**: seuil de variation de - 20 % de l'abondance par rapport à l'année de référence (2004) ; ligne horizontale **rouge**: seuil de variation de - 40 % de l'abondance par rapport à l'année de référence (2004).

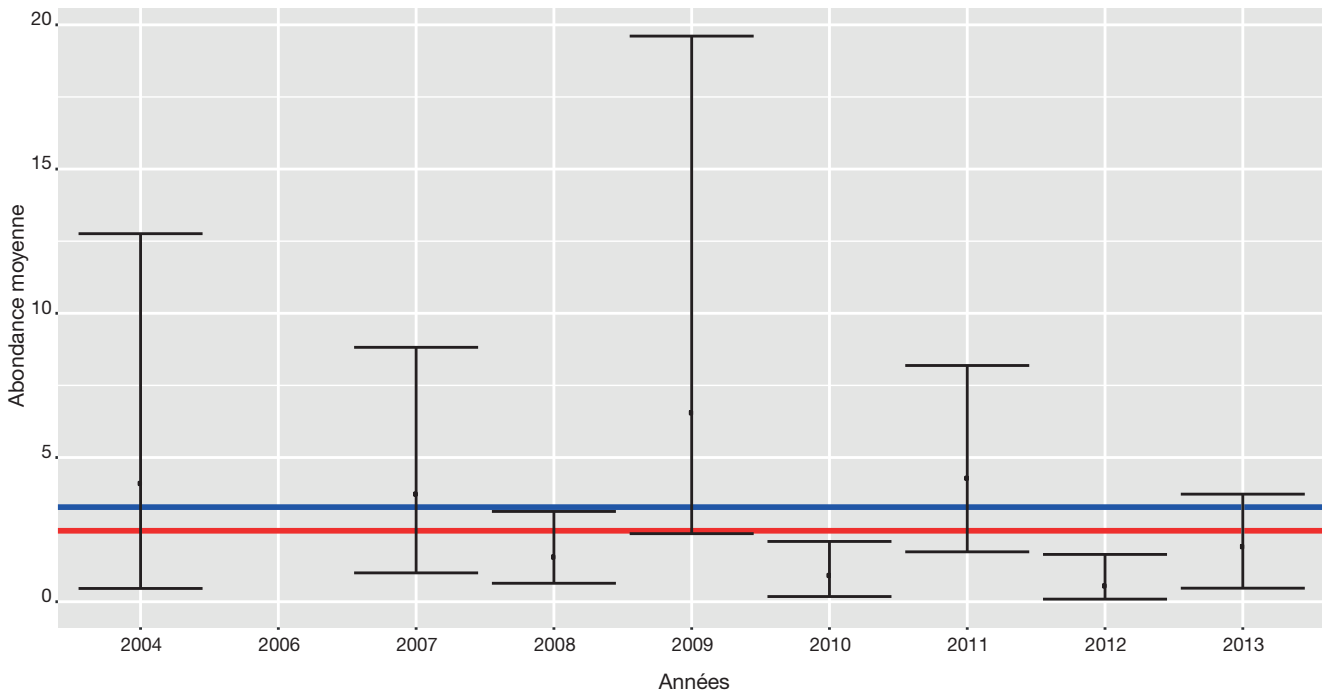


Fig. 5. — Abondance moyenne du Vertigo de Des Moulins *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849) par prélèvement en fonction des années de suivi pour le transect 2 (les barres représentent l'intervalle de confiance à 95 % calculé par une statistique bootstrap avec 1000 réplifications). Ligne horizontale **bleue**: seuil de variation de - 20 % de l'abondance par rapport à l'année de référence (2004) ; ligne horizontale **rouge**: seuil de variation de - 40 % de l'abondance par rapport à l'année de référence (2004).

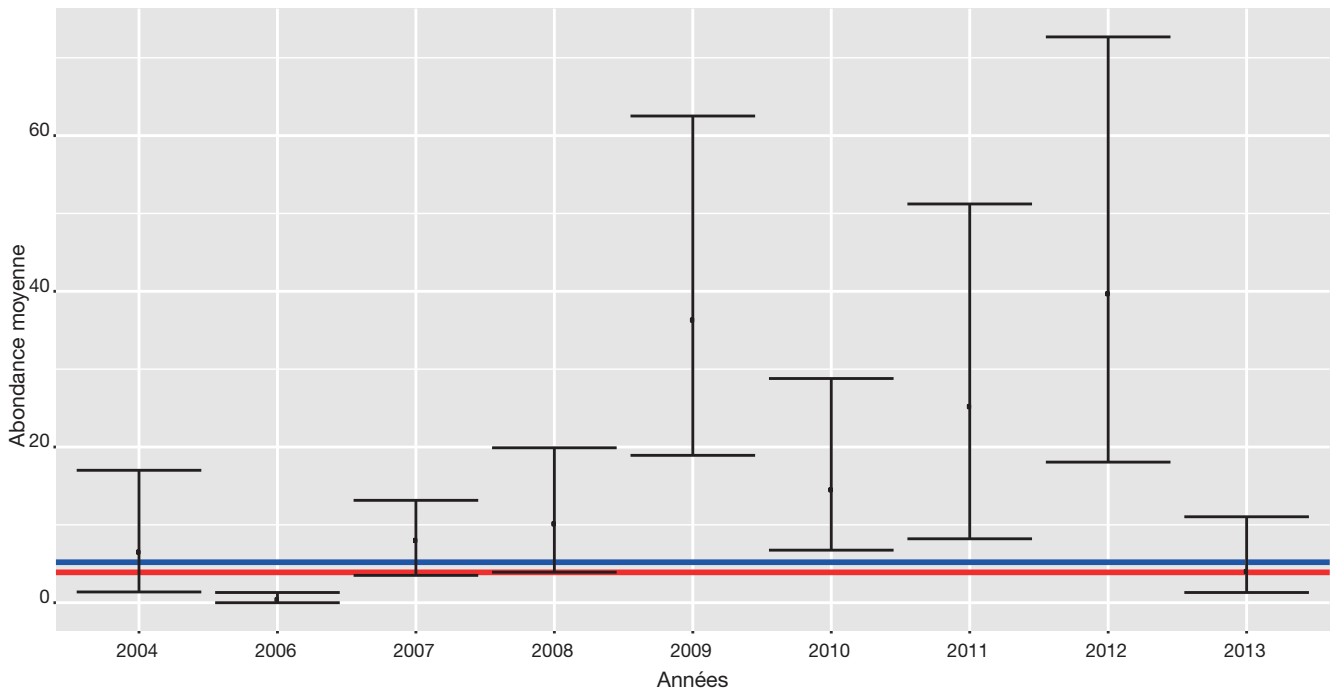


Fig. 6. — Abondance moyenne du *Vertigo* de Des Moulins *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849) par prélèvement en fonction des années de suivi pour le transect 3 (les barres représentent l'intervalle de confiance à 95 % calculé par une statistique bootstrap avec 1000 réplifications). Ligne horizontale bleue : seuil de variation de -20 % de l'abondance par rapport à l'année de référence (2004) ; ligne horizontale rouge : seuil de variation de -40 % de l'abondance par rapport à l'année de référence (2004).

supérieures à l'année 2006. Selon l'approche de Elzinga *et al.* (2001), les bornes des intervalles de confiance de l'abondance des 2006 se trouvent en dessous des seuils de -20 % et -40 % de l'année de référence (Annexe 2).

Pour le transect 4 (Fig. 7), bien que l'on observe une tendance à la baisse des effectifs, il n'y a pas de différence significative entre les années (test de Friedman, $P > 0,05$). Cependant, en appliquant l'analyse des seuils de variation de -20 % et -40 %, on constate que les années 2008 et 2010 ont une baisse significative de plus de 20 %. De 2008 à 2013, alors que les abondances de ces années sont nettement supérieures à une variation d'abondance de -40 % par rapport à l'abondance initiale, aucune n'est significative à l'exception des années 2012 et 2013 où l'espèce disparaît du transect. En effet, la valeur seuil de -40 % par rapport à l'abondance de référence (2004) est nettement au-dessus de la borne supérieure des intervalles de confiance de l'abondance estimée de 2012 et 2013 (Annexe 2).

Enfin, pour le transect 5 (Fig. 8), on observe une forte augmentation des abondances jusqu'en 2009, puis une baisse progressive jusqu'à 2013 avec une valeur estimée proche de la valeur de référence. Il existe au moins une différence significative entre les années pour les abondances relevées le long du transect 5 (test de Friedman, $P < 0,05$). Les différences dans les abondances concernant les années 2004-2009, 2009-2013 (test de Wilcoxon, $P < 0,05$), avec l'année 2009 qui présente des abondances supérieures aux années 2004 et 2013. Toutes les abondances des années comprises entre 2007 et 2012 sont supérieures aux valeurs estimées pour 2004 et 2013 (Annexe 2).

L'EFFET DE L'ÉVOLUTION DE LA VÉGÉTATION SUR LES ABONDANCES DU VERTIGO DE DES MOULINS

L'évolution des végétations entre 2004 et 2009 est traduite ici par le fait que des points situés dans certaines unités en 2004 se trouvent dans d'autres végétations en 2009, sans qu'il y ait eu de modification de la localisation spatiale des points. Ainsi d'une manière globale, la proportion de points localisés dans l'unité de végétation correspondant à la mégaphorbiaie neutrophile à Cirse des marâchers et Reine des prés (CORINE Biotope [CB] : 37.1) augmente sensiblement entre 2004 et 2009, respectivement 15 et 50 points. En conséquence, les points situés dans d'autres végétations diminuent en proportion (Tableau 1). Les points d'observation qui ont le plus changé de type de végétation sont ceux qui étaient placés dans la cariçaie (CB : 53.21), la prairie hygrophile pâturée (CB : 37.21) et la mosaïque de roselière flottante et de prairie hygrophile pâturée (CB : 53.4 × 53.15 et 37.21). Aux mêmes points, les abondances relevées en 2004 sur la cariçaie et la prairie hygrophile pâturée sont inférieures à celles observées dans les végétations remplaçantes en 2009 (Wilcoxon, $P < 0,001$). À l'inverse, les abondances relevées en 2004 dans la mosaïque de roselière flottante et de prairie hygrophile pâturée étaient supérieures à celles observées en 2009 dans les autres végétations remplaçantes (Wilcoxon, $P < 0,001$). On précisera que pour les points qui n'ont pas connu de changement de type de végétation, les abondances relevées en 2004 sont inférieures à celles notées en 2009 pour la cariçaie et la mégaphorbiaie (Wilcoxon, $P < 0,001$). On observe l'inverse pour les points concernant la prairie hygrophile pâturée (Wilcoxon, $P < 0,001$).

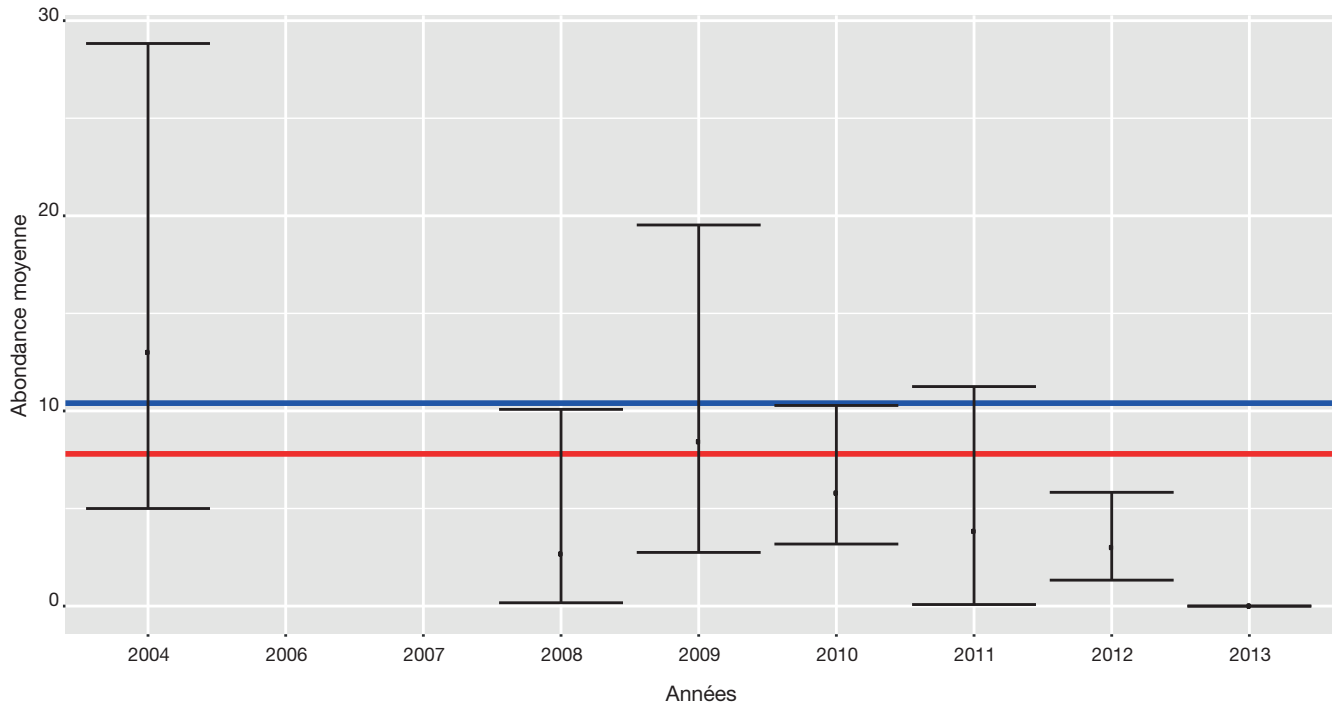


Fig. 7. — Abondance moyenne du Vertigo de Des Moulins *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849) par prélèvement en fonction des années de suivi pour le transect 4 (les barres représentent l'intervalle de confiance à 95 % calculé par une statistique bootstrap avec 1000 réplifications). Ligne horizontale **bleue**: seuil de variation de - 20 % de l'abondance par rapport à l'année de référence (2004) ; ligne horizontale **rouge**: seuil de variation de - 40 % de l'abondance par rapport à l'année de référence (2004).

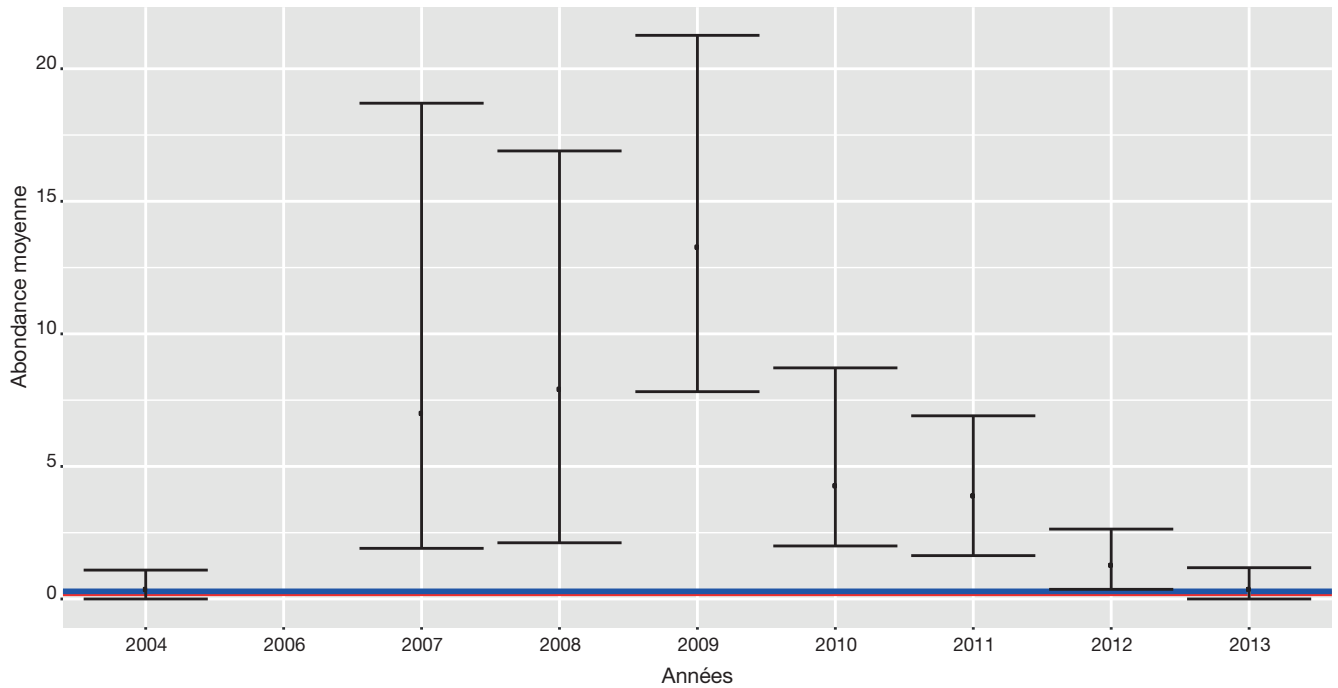


Fig. 8. — Abondance moyenne du Vertigo de Des Moulins *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849) par prélèvement en fonction des années de suivi pour le transect 5 (les barres représentent l'intervalle de confiance à 95 % calculé par une statistique bootstrap avec 1000 réplifications). Ligne horizontale **bleue**: seuil de variation de - 20 % de l'abondance par rapport à l'année de référence (2004) ; ligne horizontale **rouge**: seuil de variation de - 40 % de l'abondance par rapport à l'année de référence (2004).

TABLEAU 1. — Nombre de points de suivi du *Vertigo* de Des Moulins *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849) pour les années 2004 et 2009. Abréviation : CB, CORINE Biotope.

Nombre de points dans les habitats décrits en 2004	Nombre de points dans les habitats décrits en 2009
1 : Aulnaies marécageuses (CB : 44.91)	1 : Fourré turficole basophile à Saule cendré et Fougère des marais (CB : 44.921)
26 : Cariçaie (CB : 53.21)	14 : Cariçaie (CB : 53.21) 4 : Fourré turficole basophile à Saule cendré et Fougère des marais (CB : 44.921) 4 : Mégaphorbiaie neutrophile à Cirse maraîcher et Reine des prés (CB : 37.1) 4 : Prairie pâturée des sols riches en bases à Pulicaire dysentérique et Jonc glauque (CB : 37.24)
15 : Mégaphorbiaie à Reine des prés (CB : 37.1)	15 : Mégaphorbiaie neutrophile à Cirse maraîcher et Reine des prés (CB : 37.1)
41 : Prairie hygrophile pâturée (CB : 37.21)	1 : Cariçaie (CB : 53.21) 2 : Fourré turficole basophile à Saule cendré et Fougère des marais (CB : 44.921) 1 : Groupements à Grande glycérie (CB : 53.15) 29 : Mégaphorbiaie neutrophile à Cirse maraîcher et Reine des prés (CB : 37.1) 1 : Prairie inondable à Eléocharide des marais et Oenanthe fistuleuse (CB : 37.2) 3 : Prairie mésohygrophile pâturée à Renoncule rampante et Ivraie vivace (CB : 38.1) 5 : Prairie pâturée des sols riches en bases à Pulicaire dysentérique et Jonc glauque (CB : 37.24)
3 : Saulaie marécageuse (CB : 44.92) : 3	2 : Fourré turficole basophile à Saule cendré et Fougère des marais (CB : 44.921) 1 : Mégaphorbiaie neutrophile à Cirse maraîcher et Reine des prés (CB : 37.1)
20 : Mosaïque de roselière flottante et de prairie hygrophile pâturée (CB : 53.4 × 53.15 et 37.21)	3 : Mosaïque de prairie inondable à Eléocharide des marais et Oenanthe fistuleuse (CB : 37.2) et de prairie flottante à glycéries (CB : 53.4) 1 : Mégaphorbiaie neutrophile à Cirse maraîcher et Reine des prés (CB : 37.1) 16 : Prairie pâturée des sols riches en bases à Pulicaire dysentérique et Jonc glauque (CB : 37.24)
1 : Prairie mésohygrophile pâturée (CB : 38.11)	1 : Prairie mésohygrophile pâturée à Renoncule rampante et Ivraie vivace (CB : 38.1)

FACTEURS INFLUENÇANT L'ABONDANCE DU VERTIGO DE DES MOULINS

Il existe une corrélation positive entre la hauteur de la végétation et l'abondance du *Vertigo* de Des Moulins sur l'ensemble de site pour les années 2007, 2009 et 2012 ($P < 0,05$, Tableau 2), ce qui signifie que plus la végétation est haute, plus l'abondance est élevée. Les autres années, les corrélations ne sont pas significatives ($P > 0,05$). En 2013, cette relation est sub-négative, mais non significative ($P > 0,05$). En ce qui concerne les indices d'humidité, les corrélations sont significatives pour les années de 2009 à 2012. Les autres années, elles ne le sont pas. En 2013, cette relation est sub-négative, mais non significative ($P > 0,05$).

DISCUSSION

À notre connaissance, les résultats présentés ici semblent être les premiers à détailler le bilan d'un suivi de l'espèce sur neuf ans en France. Killeen (2003) expose les résultats d'un suivi, mais sur cinq années sur un site situé en Grande-Bretagne. Sur toute la durée du suivi et à l'échelle globale du site, la moyenne des abondances montre des variations

interannuelles assez peu marquées, à l'exception d'un pic observé l'année 2009. Ce pic survient l'année de la destruction d'un drain situé en plein cœur de marais, qui évacuait l'eau d'une source artésienne du marais vers la rivière Ternoise. L'espèce aurait donc réagi positivement à l'augmentation globale de l'humidité du marais, sachant que les abondances du *Vertigo* de Des Moulins sont les plus importantes dans les conditions les plus humides (Tattersfield & McInnes 2003a, b). En revanche, transect par transect, les variations de l'abondance moyenne sont plus contrastées, montrant une réaction non uniforme de l'espèce sur le site et suggérant une influence plus forte du microhabitat sur l'espèce (Książkiewicz *et al.* 2013). Certains transects voient l'espèce disparaître, tandis que pour d'autres il y a une augmentation des effectifs. Cependant, compte tenu du fait que le suivi n'a pas été poursuivi au bout des neuf années, il n'est pas possible de dégager une tendance globale de l'espèce sur le site selon des analyses de séries chronologiques (Aragon 2011). Quoi qu'il en soit, les résultats du suivi montrent que l'espèce est capable de recouvrer ses abondances, et même les dépasser, même lorsque celles-ci tombent en dessous des seuils de -20% ou -40% par rapport à l'année de référence. Ces seuils sont considérés par Killeen & Moor-

TABLEAU 2. — Corrélations entre les abondances du Vertigo de Des Moulins *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849) et la hauteur moyenne de la végétation, d'une part, et les indices d'humidité, d'autre part, à l'échelle du site pour les différentes années de suivi. *, $P < 0,05$; **, $P < 0,01$; ***, $P < 0,001$.

Année	Corrélation abondances / hauteur moyenne de végétation	Corrélation abondances / indice d'humidité
2007	$\rho = 0,4976 / P = 1,978e^{-06***}$	$\rho = 0,2145 / P = 0,0530$
2008	$\rho = 0,1613 / P = 0,1958$	$\rho = 0,2326 / P = 0,0602$
2009	$\rho = 0,3880 / P = 0,0013**$	$\rho = 0,5583 / P = 1,11e^{-06***}$
2010	$\rho = 0,1882 / P = 0,1301$	$\rho = 0,3692 / P = 0,0023**$
2011	$\rho = 0,2276 / P = 0,0661$	$\rho = 0,5112 / P = 1,154e^{-05***}$
2012	$\rho = 0,2424 / P = 0,0499*$	$\rho = 0,3740 / P = 0,00198**$
2013	$\rho = -0,0076 / P = 0,9514$	$\rho = -0,0068 / P = 0,9568$

kens (2003) comme des points critiques pour caractériser l'état de conservation de l'espèce. Cette capacité de recouvrer rapidement des abondances élevées en rapport avec les conditions du milieu (Cameron *et al.* 2003) et en rapport avec la particularité des individus à ne pas présenter de pénis (ils sont dits aphalliques) (Pokryszko 1990) est probablement une stratégie pour coloniser rapidement des espaces perdus. Cela suggère que les seuils fixés ont été déterminés arbitrairement et ne correspondent pas à une réalité biologique. Des travaux supplémentaires seraient donc nécessaires pour déterminer une valeur critique – en tenant compte des critères de génétique des populations – en dessous de laquelle la survie de l'espèce peut être compromise et ainsi améliorer la grille d'évaluation de l'état de conservation à l'échelle du réseau Natura 2000.

L'approche de Elzinga *et al.* (2001) est intéressante pour évaluer les variations des abondances, mais elle est tributaire de la qualité de l'échantillonnage et de l'estimation de la statistique étudiée. La méthode repose sur le positionnement d'une valeur seuil par rapport aux bornes de l'intervalle de confiance de la statistique estimée. Elle ne nécessite pas des modèles statistiques sophistiqués. Toutefois, le calcul des valeurs de bornes de l'intervalle de confiance dépend de la nature des données. Les données d'effectifs ne suivant pas une loi Normale par essence du fait de la forte proportion de zéros (Gotelli & Ellison 2004), nous avons opté pour un bootstrap pour l'estimation des bornes des intervalles de confiance. Ceci dit, les valeurs des bornes dépendent fortement de la qualité et de l'effort d'échantillonnage et, sur ce point, Elzinga *et al.* (2001) recommandent de déterminer cet effort d'échantillonnage en tenant compte de ce seuil et de réaliser un test de puissance. Un tel test, qui aurait permis d'ajuster l'effort d'observation et donc d'avoir une meilleure qualité de l'échantillonnage (effort à consentir et précision) et d'éviter ainsi des changements dans le suivi au cours des années, n'a pas été mis en œuvre. C'est l'un des inconvénients majeurs du suivi mené ici, puisque les intervalles de confiance sont très importants, montrant des différences significatives avec les tests statistiques mais qui n'ont pas de réalités écologiques selon l'approche de Elzinga *et al.* (2001). Enfin, un autre inconvénient du protocole est que Killeen & Moorkens (2003) ne proposent pas d'outils statistiques pour l'évaluation des données. C'est donc au moment de l'exploitation des données que les outils ont dû être trouvés pour assurer l'interprétation.

Entre 2004 et 2009, le marais de la Grenouillère a connu une évolution de la végétation et cela s'est traduit lors du suivi par des remplacements de végétation au niveau des points de suivi le long des transects. Certaines végétations ont régressé au profit d'autres. En considérant qu'une végétation est jugée favorable lorsqu'elle présente de fortes abondances, il a été montré que la végétation à Cirse maraîcher et à Reine des prés n'était pas considérée comme une végétation favorable au Vertigo de Des Moulins (résultats non publiés). Par conséquent, on aurait pu s'attendre à une diminution de l'abondance du Vertigo de Des Moulins au niveau des points correspondant à des végétations ayant été remplacées par la végétation à Cirse maraîcher et à Reine des prés. Or sur les points situés dans les cariçaias et dans la prairie hygrophile, il n'en est rien. Seules les abondances relevées en 2004 dans les points situés dans la mosaïque de roselière flottante et de prairie hygrophile pâturée sont supérieures à celles observées en 2009 dans les végétations remplaçantes. Pour les stations de suivi n'ayant pas changé de végétation, les abondances de 2004 sont inférieures à celles de 2009. La progression de la mégaphorbiaie à Cirse maraîcher et à Reine des prés est considérée ici comme la conséquence d'une baisse de la pression de pâturage. Cependant, les abondances supérieures observées dans une végétation considérée comme non favorable seraient la conséquence d'une augmentation globale de l'humidité du site par la destruction du drain central du site en 2009, ce qui souligne l'importance de l'humidité globale comme facteur prépondérant sur l'abondance de l'espèce (Tattersfield & McInnes 2003a, b; Książkiewicz-Parulska & Ablett 2016). Le relâchement du pâturage pourrait être également un facteur favorisant (Ausden *et al.* 2005). Il se pourrait également que les abondances dans la mosaïque de roselière flottante et de prairie hygrophile pâturée observées en 2009, qui sont inférieures à celles de 2004, soient liées à une surfréquentation des animaux, et l'augmentation de l'humidité du site n'aurait pas compensé la pression de pâturage. Cependant, ce ne sont que des hypothèses dans la mesure où aucun suivi de pression de pâturage n'a été mené pour pouvoir tester cela.

Le Vertigo de Des Moulins peut abondamment être trouvé dans des végétations basses, contrairement à des végétations hautes (Holyoak 2003). Les résultats montrent ici une relation positive, certaines années, entre l'abondance et la hauteur de la végétation. Il est surprenant que cette relation

positive ne s'observe pas toutes les années. Il est possible que l'abondance observée soit davantage liée à l'activité de l'espèce lors des épisodes météorologiques favorables (Książkiewicz-Parulska & Ablett 2016). Par ailleurs, Lipińska *et al.* (2011) soulignent que l'espèce peut abondamment être trouvée dans des cariçales, alors que les indices d'humidité sont classés comme « secs », suggérant que le microhabitat généré par la structure de la végétation influencerait l'abondance. Ceci permettrait d'expliquer pourquoi il n'y a pas de relation positive certaines années entre les valeurs d'humidité et les abondances observées. Mais il est également possible que l'effet observateur soit responsable, notamment dans l'appréciation différentielle de l'attribution des indices.

CONCLUSION

Le suivi montre que l'espèce est capable d'avoir des variations d'effectifs interannuels marquées, à la fois à l'échelle d'un site mais aussi plus localement, et qui ne vont pas toutes dans le même sens. Cela implique de prendre des précautions dans l'interprétation des résultats des suivis de l'espèce disponibles dans la littérature grise, mais aussi dans l'interprétation des études sur son écologie sur de courts laps de temps. Bien qu'ayant duré neuf années, le suivi du marais de la Grenouillère ne s'est malheureusement pas poursuivi au-delà de 2013, du fait de son coût en termes de moyens humains. Cela limite les conclusions de l'évolution de l'espèce sur le long terme. Ceci est lié à l'essence même du protocole proposé par Killen & Moorkens (2003), qui repose sur la réalisation de transects sans détailler les analyses statistiques à suivre pour définir l'effort d'observation et l'interprétation des données. Ces analyses sont pourtant développées dans la plupart des manuels de monitoring des populations animales et végétales (Elzinga *et al.* 2001; Williams *et al.* 2002; Gitzen *et al.* 2012). Les outils statistiques ont été trouvés ici *a posteriori*. Par ailleurs, au regard des analyses selon la méthode d'Elzinga *et al.* (2001), les seuils d'évaluation ne semblent pas être pertinents compte tenu du fait que l'espèce est capable de recouvrir, voire dépasser, ses effectifs antérieurs. De nouveaux seuils seraient à définir, compte tenu des exigences de l'exercice de rapportage sur l'état de conservation des espèces de la Directive Habitats-Faune-Flore à mener dans le cadre des évaluations des Documents d'Objectifs et à l'échelle des pays.

La redéfinition d'un nouveau protocole paraît indispensable. Pour répondre aux critères d'évaluation de l'état de conservation, la définition de nouveaux seuils en dessous duquel l'espèce peut être considérée comme en mauvais état de conservation, permettrait de déterminer l'effort à consentir pour détecter les variations d'abondance critiques (Elzinga *et al.* 2001). L'appui de recherches en génétique des populations pourrait aider à la définition de tels seuils. Ensuite, l'approche par transects pourrait être abandonnée au profit de relevés plus proches du microhabitat de manière à pouvoir détecter les variations locales d'un site (Lipińska *et al.* 2020). Cela impliquerait une approche stratifiée, reposant sur des unités d'échantillonnage disposées dans des entités écologiques perceptibles et pouvant

être distinguées par les gestionnaires (auréoles d'humidité et/ou unités de végétation), ce qui permettrait le relevé de variables explicatives (relevés et hauteur de végétation). Le caractère invasif ou non du protocole (Książkiewicz-Parulska & Goldyn 2017) pourrait être évalué au regard du gain informatif, en particulier pour des sites de grandes dimensions, à l'aide d'un test de puissance. Le suivi doit-il reposer sur un inventaire total avec prélèvement de litière ou ne reposer que sur les individus escaladant la végétation? Sachant qu'il existe une corrélation positive entre le nombre d'adulte et de juvéniles, est-il nécessaire d'avoir une comptabilisation du nombre total d'individus? Les réponses sont à trouver tout en gardant à l'esprit que le risque de confusion des juvéniles des différentes espèces de *Vertigo* est important.

Se pose enfin le problème du déploiement d'un tel protocole sur l'ensemble des sites Natura 2000 où l'espèce est citée, sachant que rien n'est connu sur la dynamique des populations à l'échelle du paysage. L'espèce fonctionne-t-elle par métapopulations ou n'existe-t-il qu'une seule et même population? Aussi, est-il nécessaire de mettre en œuvre un protocole lourd sur des sites de taille variable? N'est-il pas possible de définir un protocole de contrôle à grande échelle couplé à un protocole sur quelques sites pilotes? L'adoption d'une double lecture de l'évolution de l'espèce apporterait une meilleure évaluation de son état de conservation à l'échelle des sites et à l'échelle nationale, sur la base des protocoles qui répondent aux exigences des monitorings sur le long terme (Gitzen *et al.* 2012).

Remerciements

Nous tenons à remercier Mathieu Bredèche, John Holliday, Julien Masquelin et Gaëtan Rey qui ont contribué à la réalisation des relevés au cours du suivi. Nous remercions également Benoît Fontaine, Cécile Patrelle et Bénédicte Lefèvre pour leur relecture et leurs remarques qui ont contribué à améliorer la qualité de l'article.

RÉFÉRENCES

- ARAGON Y. 2011. — *Séries temporelles avec R. Méthodes et cas*. Springer Verlag, Paris, 265 p.
- AUSDEN M., HALL M., PEARSON P. & STRUDWICK T. 2005. — The effects of cattle grazing on tall-herb fen vegetation and molluscs. *Biological Conservation* 122: 317-326. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.07.021>
- BENSETTITI F. & PUISSAUVÉ R. 2015. — *Résultats de l'évaluation de l'état de conservation des habitats et des espèces dans le cadre de la directive Habitats-Faune-Flore en France. Rapportage « article 17 »*. Période 2007-2012. MNHN-SPN, MEDDE, Paris, 204 p.
- BENSETTITI F. & TROUVILLIEZ J. 2009. — *Rapport synthétique des résultats de la France sur l'état de conservation des habitats et des espèces conformément à l'article 17 de la directive habitats*. MNHN-DEGB-SPN, Paris, 48 p.
- CAMERON R. A. D., COLVILLE B., FALKNER G., HOLYOAK G. A., HORNUNG E., KILLEEN I. J., MOORKENS E. A., POKRYSZKO B. M., VON PROSCHWITZ T., TATTERSFIELD P. & VALOVIRTA I. 2003. — Species accounts for snail of the genus *Vertigo* listed in Annex II of the Habitats Directive: *V. angustior*, *V. genesii*, *V. geyeri* and

- V. moulinsiana* (Gastropoda, Pulmonata: Vertiginidae). *Heldia* 5: 151-170.
- CUCHERAT X. 1999. — *Inventaire des Mollusques continentaux des habitats naturels remarquables du Nord et du Pas-de-Calais Villeneuve d'Ascq*. Conservatoire des Sites naturels du Nord et du Pas-de-Calais, Villeneuve d'Ascq, 58 p.
- CUCHERAT X. 2013. — Bilan des connaissances sur les espèces de mollusques continentaux de la Directive Habitats-Faune-Flore dans la région Nord-Pas-de-Calais durant la période 1992-2011. *MalaCo* 9: 467-484.
- CUCHERAT X. & BOCA F. 2007. — Bilan des connaissances sur les espèces de Mollusques continentaux de la Directive Habitat-Faune-Flore dans la région Picardie pour la période 1994-2007. *MalaCo* 4: 164-175
- CUCHERAT X., RAEVEL P. & ELLEBOODE C. 2004. — *Suivi des populations de Vertigo moulinsiana (Dupuy 1849) sur le site du marais de la Grenouillère (Natura 2000 FR 31002001), Auchy-lez-Hesdin et Rollancourt, Pas-de-Calais*. Rapport d'étude. Conservatoire des Sites naturels du Nord et du Pas-de-Calais/GREET Ingénierie, Wambrechies, 73 p.
- CUCHERAT X., RAEVEL P. & ELLEBOODE C. 2006. — *Caractérisation de l'habitat de Vertigo moulinsiana (Dupuy 1849) sur le site du marais de la Grenouillère (Natura 2000 FR 31002001), Auchy-lez-Hesdin et Rollancourt, Pas-de-Calais*. Rapport d'étude. Conservatoire des Sites naturels du Nord et du Pas-de-Calais; GREET Ingénierie, Wambrechies, 33 p.
- CUTTELOD A., SEDDON M. B. & NEUBERT E. 2011. — *European Red List of Non-Marine Molluscs*. European Commission, Luxembourg, 97 p. <https://doi.org/10.2779/84538>
- DICICCIO T. J. & EFRON B. 1996. — Bootstrap confidence intervals. *Statistical Science* 11 (3): 189-228.
- DRAKE C. M. 1999. — A review of the status, distribution and habitat requirement of *Vertigo moulinsiana* in England. *Journal of Conchology* 36: 63-79.
- ELZINGA C. L., SALZER D. W., WILLOUGHBY J. W. & GIBBS J. P. 2001. — *Monitoring Plant and Animal Populations*. Blackwell Science, Malden, 360 p.
- GITZEN R. A., GITZEN R. A., MILLSPAUGH J. J., COOPER A. B. & LICHT D. S. (éds.) 2012. — *Design and Analysis of Long-Term Ecological Monitoring Studies*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, 560 p.
- GOTELLI N. J. & ELLISON A. M. 2004. — *A Primer of Ecological Statistics*. Sinauer Associates Publishers, Sunderland, 510 p.
- HOLYOAK G. A. 2003. — Habitats of *Vertigo moulinsiana* (Gastropoda: Vertiginidae) in Cornwall. *Journal of Conchology* 38: 79-86.
- KILLEEN I. J. 2003. — A review of EUHSD *Vertigo* species in England and Scotland (Gastropoda: Pulmonata: Vertiginidae). *Heldia* 5: 73-84
- KILLEEN I. J. & MOORKENS E. A. 2003. — *Monitoring Desmoulin's Whorl Snail, Vertigo moulinsiana Rivers Monitoring Series n°6*. English Nature, Peterborough, 33 p.
- KŚIAŹKIEWICZ-PARULSKA Z. 2019. — Vertical migrations in two hygrophilous species of micro-snails in relation to time of the year and habitat type. *Invertebrate Biology* 138 (2): e12253. <https://doi.org/10.1111/ivb.12253>
- KŚIAŹKIEWICZ-PARULSKA Z. & ABLETT J. D. 2016. — Investigating the influence of habitat type and weather conditions on the population dynamics of land snails *Vertigo angustior* Jeffreys, 1830 and *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849). A case study from western Poland. *Journal of Natural History* 50 (27-28): 1749-1758. <https://doi.org/10.1080/00222933.2016.1156178>
- KŚIAŹKIEWICZ-PARULSKA Z. & GOŁDYN B. 2017. — Can you count on counting? Retrieving reliable data from non-lethal monitoring of micro-snails. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15 (2): 124-128. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.03.005>
- KŚIAŹKIEWICZ Z., KLASZEWICZ K. & GOTDYN B. 2013. — Microhabitat requirements of five rare Vertiginid Species (Gastropoda, Pulmonata: Vertiginidae) in Wetlands of Western Poland. *Malacologia* 56 (1-2): 95-106. <https://doi.org/10.4002/040.056.0207>
- LIPIŃSKA A. M., GOŁA, B. M. J. & ĆMIEL A. M. 2011. — Occurrence of Desmoulin's whorl snail *Vertigo moulinsiana* (Dupuy 1849) in the Nida Wetlands (South Poland): interactive effects of vegetation and soil moisture. *Journal of Conchology* 40 (5): 1-5.
- LIPIŃSKA A. M., ĆMIEL A. M., KWAŚNA D., MYZYK S., ZAJAC K. & ZAJAC T. 2020. — The role of microhabitat and water level in regulating the small-scale distribution, seasonal abundance and overwintering success of the protected snail *Vertigo moulinsiana* in a natural wetland. *Polish Journal of Ecology* 68: 229-241. <https://doi.org/10.3161/15052249PJE2020.68.3.004>
- POKRYSKO B. M. 1990. — The Vertiginidae of Poland (Gastropoda: Pulmonata: Pupiloidea) – a systematic monograph. *Annales Zoologici* 43: 134-257
- R CORE TEAM 2018. — *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- SIEGEL S. & CASTELLAN N. J. 1988. — *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. McGraw-Hill, New York, 399 p.
- TATTERSFIELD P. & MCINNES R. J. 2003a. — *Ecological Requirements of Vertigo moulinsiana English Nature Research Reports*. English Nature, Peterborough, 41.
- TATTERSFIELD P. & MCINNES R. J. 2003b. — Hydrological requirements of *Vertigo moulinsiana* on three candidate Special Areas of Conservation in England (Gastropoda: Pulmonata: Vertiginidae). *Heldia* 5: 135-147.
- THOMPSON S. K. 2002. — *Sampling*. [2nd edition]. John Wiley & Sons, New York, xvii + 367 p.
- WILLIAMS B. K., NICHOLS J. D. & CONROY M. J. 2002. — *Analysis and Management of Animal Populations: Modeling, Estimation, and Decision Making*. Academic Press, San Diego, 817 p.

Soumis le 3 juillet 2019;
 accepté le 8 mai 2021;
 publié le 7 juillet 2021.

ANNEXES

ANNEXE 1. — Description des végétations en 2004.

AULNAIE MARÉCAGEUSE (CB:44.91) : l'Aulne glutineux *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. domine et structure cet habitat, avec quelques introgressions de Saules (*Salix* sp.). Le sous-bois est très pauvre en herbacées, avec quelques touffes de Grandes laïches *Carex acutiformis* Ehrh. et *C. paniculata* L., compact et uniforme. Cet habitat occupe une position centrale et une surface non négligeable dans l'aire d'étude.

CARIÇAIE (53.21) : cet habitat se présente sous deux variantes, une à Laïche aiguë *Carex acutiformis* (CB: 53.212) et une autre à Laïche paniculée *Carex paniculata* (53.216). Prises ensemble, ces deux variantes occupent une surface importante dans l'aire d'étude. Toutes deux se trouvent au sein de secteurs particulièrement hydromorphes tels les fossés atterris ou dans une ancienne fosse de tourbage. La variante à Laïche paniculée colonise, néanmoins, des secteurs encore plus hydromorphes que la première.

MÉGAPHORBIAIE À REINE DES PRÉS *FILIPENDULA ULMARIA* (L.) MAXIM. ET ÉPILOBE HIRSUTE *EPILOBIUM HIRSUTUM* L. (CB: 37.1) : cet habitat est dominé par les espèces citées et colonise les portions de prairies hygrophiles sous-pâturées. Il tend à progresser au sein du périmètre d'étude et arrive en deuxième place en termes de surface d'occupation. Il existe également au sein du site une variante à Phragmite commun *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. où le Phragmite structure cette formation végétale. Elle a été regroupée pour l'étude avec la mégaphorbiaie à Reine de prés.

MÉGAPHORBIAIE EUTROPHISÉE À BALDINGÈRE *PHALARIS ARUNDINACEA* L. ET ORTIE DIOÏQUE *URTICA DIOICA* L. (CB: 37.7) : elle se développe hors de la zone pâturée, dans l'extrême sud-ouest du site. Cette mégaphorbiaie pousse au pied d'un remblai de terre du site. C'est une formation eutrophe largement dominée par la Baldingère, produisant une litière particulièrement consistante.

MOSAÏQUE DE CARIÇAIES ET DE MÉGAPHORBIAIES À REINE DES PRÉS (CB: 53.21 & 37.1) : cet habitat a une distribution spatiale restreinte au sein de l'aire d'étude et est cantonné au pourtour sud-ouest de l'aulnaie. Il s'agit d'une combinaison quasi équilibrée entre les habitats 53.21 (variante à *C. acutiformis*) et 37.1, avec toutefois des signes de domination par le 37.1, mais également par l'habitat 44.92.

MOSAÏQUE DE ROSELIÈRE FLOTTANTE ET DE PRAIRIE HYGROPHILE PÂTURÉE (CB: 53.4 × 53.15 × 37.21) : le chef de file de cet habitat est la Grande glycérie *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb., avec une forte introgression d'espèces de la prairie hygrophile. Cet habitat apparaît au niveau de fossés et en contrebas des secteurs remblayés.

PRAIRIE HYGROPHILE PÂTURÉE (CB: 37.24) : dominé par la Pulicaire dysentérique *Pulicaria dysenterica* (L.) Bernh. et le Jonc glauque *Juncus inflexus* L., il s'agit de la formation végétale dominante, qui tend à perdre de sa surface au profit de l'habitat 37.1. Les deux espèces végétales qui structurent l'habitat créent des touffes çà et là et laissent entre elles des zones beaucoup plus rases. Cet habitat se maintient grâce au pâturage extensif.

PRAIRIE MÉSO HYGROPHILE PÂTURÉE (CB: 38.11) : cette formation végétale est exclusivement composée d'espèces végétales graminoides, particulièrement courtes. Cet habitat se développe sur le chemin qui traverse le site et sur les berges de la rivière Ternoise.

SAULAIE MARÉCAGEUSE (CB: 44.92) : composé d'espèces du genre *Salix* (e.g., *Salix cinerea* L. et *Salix caprea* L.), cet habitat se développe sur le pourtour de l'aulnaie marécageuse. Le sous-bois est particulièrement pauvre. L'installation de cet habitat élimine les herbacées héliophiles. Cet habitat témoigne d'une évolution dynamique vers le boisement alluvial.

ANNEXE 2. — Estimation de l'abondance moyenne observée du Vertigo de Des Moulins *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849) sur l'ensemble du site et des transects par année et de son intervalle de confiance à 95 % (avec correctif BCa) par bootstrap (R = 1000).

Année	Abondance moyenne (IC 95%)					
	Ensemble du site	Transect 1	Transect 2	Transect 3	Transect 4	Transect 5
2004	4,92 (2,49 ; 8,48)	1 (0,06 ; 3,17)	4,10 (0,46 ; 12,76)	6,5 (1,38 ; 17,01)	13 (5,00 ; 28,83)	0,36 (0 ; 1,09)
2005	–	–	–	–	–	–
2006	–	–	–	0,38 (0 ; 1,31)	–	–
2007	–	0,06 (0 ; 0,19)	3,73 (1,00 ; 8,82)	8 (3,51 ; 13,15)	–	7 (1,91 ; 18,7)
2008	4,55 (2,50 ; 7,82)	0,13 (0 ; 0,25)	1,55 (0,64 ; 3,13)	10,13 (3,92 ; 19,9)	2,67 (0,17 ; 10,08)	7,91 (2,12 ; 16,90)
2009	14,85 (9,85 ; 23,40)	5 (2,16 ; 10,25)	6,55 (2,36 ; 19,61)	36,31 (18,93 ; 62,52)	8,42 (2,75 ; 19,53)	13,27 (7,82 ; 21,26)
2010	5,79 (3,18 ; 10,28)	1,25 (0,44 ; 2,14)	0,91 (0,18 ; 2,09)	14,5 (6,75 ; 28,8)	5,79 (3,18 ; 10,28)	4,27 (2,00 ; 8,72)
2011	9,06 (4,98 ; 17,23)	3,75 (1,5 ; 7,27)	4,28 (1,73 ; 8,19)	25,19 (8,21 ; 52,22)	3,83 (0,08 ; 11,25)	3,89 (1,64 ; 6,91)
2012	4,39 (2,26 ; 10,98)	3,38 (1,19 ; 7,31)	0,55 (0,09 ; 1,64)	39,69 (18,06 ; 72,68)	3 (1,33 ; 5,83)	1,27 (0,36 ; 2,64)
2013	4,15 (2,31 ; 9,48)	11,56 (3,69 ; 27,28)	1,91 (0,47 ; 3,73)	4 (1,31 ; 11,04)	–	0,36 (0 ; 1,18)