

Mollusques terrestres et températures : une nouvelle fonction de transfert quantitative

Olivier Moine^{a,*}, Denis-Didier Rousseau^{a,b}

^a Paléoenvironnements & palynologie, institut des sciences de l'Évolution (UMR CNRS 5554), université Montpellier-2, case 61, place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5, France

^b Lamont-Doherty Earth Observatory of Columbia University, Palisades, NY 10964, États-Unis

Reçu le 7 janvier 2002 ; accepté le 6 mai 2002

Présenté par Georges Pédro

Abstract – Terrestrial molluscs and temperature: a new quantitative transfer function. Terrestrial molluscs are reliable environmental proxies in Quaternary sequences. Correlations between the geographic distribution of the species and the minimum mean monthly temperature and the annual thermal magnitude distributions have been characterised. New temperature estimates based on the Mutual Climatic Range method were then performed. The latitudinal thermal gradient has been reconstructed using modern assemblages from Western Europe, and a calibration on modern temperature values has been calculated. The application to the sequence of Achenheim (Alsace, France) allowed the reconstruction of the temperature variations of the last climatic cycle. *To cite this article: O. Moine, D.-D. Rousseau, C. R. Palevol 1 (2002) 145–151.* © 2002 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

terrestrial molluscs / Mutual Climatic Range (MCR) method / continental palaeoclimatology / temperature estimates / Quaternary / Achenheim / France

Résumé – Les mollusques terrestres sont de bons marqueurs environnementaux dans les séquences quaternaires. Des corrélations ont été mises en évidence entre les distributions géographiques modernes des espèces, des températures moyennes mensuelles minimales et de l'amplitude thermique annuelle. Ainsi, de nouvelles quantifications de températures basées sur la méthode du « rang climatique mutuel » ont été réalisées. Le gradient thermique latitudinal a été restitué à partir d'assemblages actuels d'Europe de l'Ouest, tandis qu'un calibrage sur des températures modernes de référence a été adapté. L'application à la séquence d'Achenheim (Alsace, France) a permis la reconstruction des variations de température du dernier cycle climatique. *Pour citer cet article : O. Moine, D.-D. Rousseau, C. R. Palevol 1 (2002) 145–151.* © 2002 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

mollusques terrestres / méthode du « rang climatique mutuel » / paléoclimatologie continentale / quantifications de températures / Quaternaire / Achenheim / France

Abridged version

Numerous studies have shown that temperature and humidity strongly influence the biology of terrestrial molluscs [25, 30]. Both parameters determine the specific optimal life intervals limited by particular physiological thresholds. Moreover, terrestrial molluscs record climate and environment changes [32]. They are assumed to have kept the same ecological characteristics all along the Quaternary

[21, 28]. In addition, mollusc shells are easily identifiable at the species rank that allows applying the modern ecological characteristics of a species to its fossil individuals. As others different proxies, terrestrial molluscs were already used for climate reconstruction [29, 31]. The analogue method was used to estimate mean monthly temperatures and precipitation [33–35]. However, the modern analogue assemblages used in these studies are restrained to western Europe, and characterise few different environments.

* Correspondance et tirés à part.

Adresse e-mail : omoine@isem.univ-montp2.fr (O. Moine).

Conversely, the Mutual Climatic Range (MCR) method is based on a global climatic data and on the associated geographic distributions of the species. For these reasons, we decided to test out the MCR method on malacofauna.

Linking precipitation to terrestrial molluscs remaining problematic, we focused our test on temperatures. The meteorological data were extracted from a climatic database [18], then interpolated to the knots of a grid, whose mesh is 0.5° in longitude and latitude, using an artificial neural network [6] (Fig. 1). Using the same grid, we digitised malacological maps [16] by using a binary code (1 = presence and 0 = absence). The homogenised new meteorological maps were checked by comparison with a climatic atlas [43]. The distributions of each mollusc species and of the analysed temperature parameters were then linked through a polynomial model from which we calculated the Akaike's criterion [1]. This criterion, characterising the robustness of the relationship between the two parameters, indicates that the minimal monthly mean temperature (T_{\min}) and the annual thermal magnitude (T_{amp}) are the two parameters that best fit the species distributions. Using these two parameters, we determined the Specific Climatic Range (SCR) of each species (Fig. 2). The superimposition of different SCRs leads to the characterisation of the Mutual Climatic Range (MCR), defined as the climatic area shared by all the taxa of an assemblage. For each parameter studied, the most probable value is expressed by using the median calculated on the distribution of the MCR along each axis. The plot of the MCR on each axis yields the error interval of the estimate, and the maximal mean monthly temperature is calculated by the addition of T_{\min} to T_{amp} .

The MCR method was tested on modern mollusc assemblages sampled from northern Norway to southern France, for which the associated temperatures are known (Fig. 3). The results indicate a bias between observed and estimated temperatures. Thus, for each parameter, a correction was applied, based on the equation of its linear curve, and determining the new transfer functions. They have been used on fossil assemblages from the Upper Pleistocene of Achenheim (Alsace, France), between 130 000 and 10 000 years BP [36] (Fig. 4). The variations of the reconstructed temperatures are lower than the modern ones and support the

correlation of this sequence with the marine isotopic stages (MIS) [33]. The difficulty in estimating T_{\min} comes from the incompleteness of the specific distribution previously notified. Moreover, as we do not use the species counts, the plateaus visible on the MCR curves are explained by the fact that two assemblages, with the same species but not necessary with the same number of individuals, lead to the same reconstruction.

The identified difference between estimated and observed temperatures has already been observed with the same method applied on insects [4]. Concerning molluscs, two main hypotheses can be proposed to explain this difference. First, the incompleteness of the SCRs, contrary to insect estimations, excludes the species distributions of the molluscs in the former USSR. However, knowledge of the whole specific distributions would not totally solve this problem, as it remains when considering the insects. Second, calculation of the most probable value using the median can be problematic. Indeed, some of the identified species in fossil extreme environments also live in modern more temperate conditions. In that case, an asymmetric distribution of the MCR on both axes, stretched towards mean values of temperature, for an assemblage of extreme environment, consequently increases the distance between the median and the mode of its distributions.

Our reconstructions were compared with those of Rousseau [33] obtained on the same assemblages using the analogues method (Fig. 4). Others comparisons have been realised with the results obtained from two general circulation models (GCM) [15] and the pollen [27] collected at La Grande Pile (southern Vosges Mountains, France). Although the values reconstructed from molluscs are closer to those of GCMs (-10 to -20°C) than those from pollen (-25 to -32°C), they remain higher than those obtained by the two latter.

The Mutual Climatic Range method has been, for the first time, successfully applied to terrestrial malacofauna with the characterisation of the European modern latitudinal temperature gradient and the main climatic variations of the last climatic cycle. Nevertheless, the MCR method needs improvements of both the data and the method to allow better reconstructions.

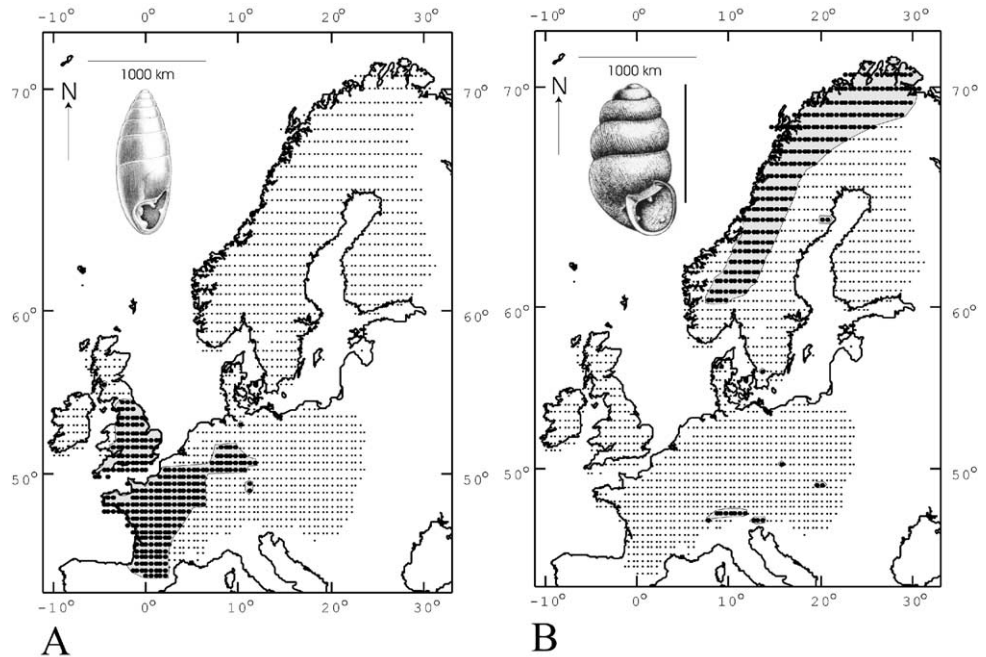
1. Introduction

D'après les études réalisées en conditions contrôlées sur la croissance des gastéropodes terrestres, la température et l'humidité sont les principaux facteurs intervenant sur la croissance [8, 42], la physiologie [3, 17], l'activité [25, 30] et le cycle de développement [38, 41], en définissant des intervalles de vie préférentiels limités par des seuils physiologiques [39]. En milieu naturels, les espèces sont en équilibre avec leur environnement, réagissent rapidement à ses variations [19] et les enregistrent [32].

Depuis les travaux de Lozek, il est admis que les mollusques terrestres actuels ont gardé les mêmes tolérances écologiques tout au long du Quaternaire [21]. De plus, les individus fossiles entiers et la plupart de ceux présents sous forme fragmentaire peuvent être identifiés aisément jusqu'au rang de l'espèce, grâce à la forme et à l'ornementation des coquilles [21, 28]. Ces éléments permettent donc de transférer les caractéristiques actuelles de chaque espèce à leurs individus fossiles. En outre, les mollusques terrestres sont présents en grande quantité dans les sédiments quaternaires continentaux, en particulier dans les lœss où

Figure 1. Cartes de distribution géographique d'*Azeca goodalli* (A) et de *Vertigo modesta* (B) choisies pour illustrer la méthode du rang climatique mutuel. L'échelle attenante aux coquilles figurées est de 1 mm. Les distributions géographiques originales (zones grisées), sous forme vectorielle, ont été redessinées d'après Kerney et al. [16]. Les distributions numérisées, sous forme matricielle binaire (présence = 1, absence = 0), ont été superposées aux précédentes. À chaque nœud de la grille, un cercle noir signale la présence et un point noir l'absence de l'espèce.

Figure 1. Geographical distribution maps of *Azeca goodalli* (A) and *Vertigo modesta* (B) selected to illustrate the Mutual Climatic Range method. The scale figured near each shell is 1 mm long. Original geographical distributions (greyish zones) have been drawn from Kerney et al. [16]. Matrix-formatted digitised distributions (presence = 1, absence = 0) have been superimposed to the previous ones. At every knot of the grid, a full black circle indicates the presence and a black dot the absence of the species.



ils sont le plus souvent les seuls macro-organismes retrouvés. L'ensemble de ces caractéristiques justifie donc que les malacofaunes fossiles aient déjà servi à de nombreuses reconstructions environnementales qualitatives [2, 20, 22, 29, 31, 40].

En parallèle, plusieurs indicateurs paléobioclimatiques du domaine continental, dont les mollusques terrestres, ont aussi servi à l'obtention d'estimations quantifiées de paramètres climatiques et environnementaux, comme le pollen [13], les insectes [9], les rongeurs [23], les diatomées lacustres [11], les ostracodes lacustres [24] et les cernes du bois [10]. De plus, diverses méthodes ont été utilisées pour quantifier des paramètres climatiques, en fonction des caractéristiques du matériel fossile, comme les méthodes des plus proches analogues [12], du rang climatique mutuel [5] et de Hokr [7], variante de la précédente.

Les seules quantifications de température et de précipitations basées sur les mollusques terrestres ont été réalisées grâce à la méthode des analogues [33–35]. Mais, jusqu'à présent, les assemblages analogues des quelques régions climatiques européennes échantillonnées ne sont pas représentatifs de l'ensemble des conditions environnementales actuelles et passées, même en Europe. Bien que les reconstructions ob-

tenues soient satisfaisantes, le faible nombre d'environnements bien contraints par des assemblages modernes restreint l'aire géographique d'application de la méthode des analogues et interdit toute amélioration importante dans un avenir proche. La méthode du rang climatique mutuel utilise quant à elle une banque de données climatiques mondiales et les distributions géographiques des différentes espèces, ce qui permet une caractérisation plus complète des conditions bioclimatiques associées à chaque taxon, et l'application de la méthode partout où ils sont présents. L'objectif principal de cette étude a donc été le test de la méthode du rang climatique mutuel sur les assemblages de mollusques terrestres.

2. Matériel et méthodes

La numérisation homogène des données climatiques et faunistiques a requis la définition d'une grille sur l'Europe, dont la maille est de 0,5° en longitude et en latitude. Les données de la banque climatique utilisée [18] ne concernent que la température et les précipitations. Or, le lien entre les précipitations et l'humidité (paramètre influant sur les organismes) n'étant pas facilement déterminable, nous avons fo-

calisé notre étude sur les reconstitutions de températures. Les températures moyennes mensuelles, d'environ 1800 stations réparties sur toute l'Europe, ont donc été interpolées aux nœuds de la grille, à l'aide d'un réseau neuronal artificiel [6, 26]. Les comparaisons des températures interpolées avec les températures initiales et celles de synthèses météorologiques [43] confirment la justesse des interpolations. Les distributions actuelles de chaque taxon fossile recensé dans les assemblages analysés ont été numérisées à partir d'un atlas malacologique [16] couvrant l'Europe de l'Ouest et l'Europe centrale, en utilisant la même grille (Fig. 1). Ces espèces appartiennent aux sous-classes des pulmonés et des prosobranches. Seul le taxon *Vertigo parcedentata*, uniquement fossile et présent dans un seul assemblage, n'a pu être pris en compte.

Les répartitions géographiques des espèces ainsi que les distributions des valeurs des paramètres thermiques ont en premier lieu été reliées à l'aide d'un modèle de distribution polynomial (choix en rapport avec l'hypothèse d'intervalles de vie préférentiels) de la probabilité de présence/absence en fonction des valeurs de températures. Le calcul du critère d'Akaike [1], caractérisant la vraisemblance de la corrélation des deux paramètres pour chacun des modèles, indique que la température moyenne mensuelle minimale (T_{\min}) et l'amplitude thermique annuelle (T_{amp}) sont les paramètres dont la distribution décrit le mieux le contour des aires de répartition des taxons. Pour chaque espèce, la correspondance entre les distributions numérisées et les températures associées permet la construction de son «enveloppe climatique spécifique» (Fig. 2). Cette étape renseigne sur la présence ou sur l'absence de l'espèce pour chaque couple (T_{\min} , T_{amp}) relevé aux nœuds de la grille sur la totalité de la zone étudiée (Europe de l'Ouest et Europe centrale). De façon pratique, les enveloppes climatiques spécifiques sont sous une forme matricielle et les valeurs des couples arrondies à l'unité. La superposition de différentes enveloppes climatiques spécifiques définit le rang climatique mutuel comme la partie de l'espace climatique partagée par tous les taxons d'un assemblage. Enfin, la valeur la plus probable de chaque paramètre (T_{\min} et T_{amp}) à l'intérieur du rang climatique mutuel est calculée avec la médiane extraite des distributions du rang climatique mutuel, le long des deux axes de l'espace climatique. L'intervalle d'erreur de chaque valeur calculée est représenté par les valeurs extrêmes du rang climatique mutuel projetées le long du même axe. La température moyenne mensuelle maximale est alors calculée par addition de T_{\min} à T_{amp} , ainsi que les bornes de son intervalle d'erreur.

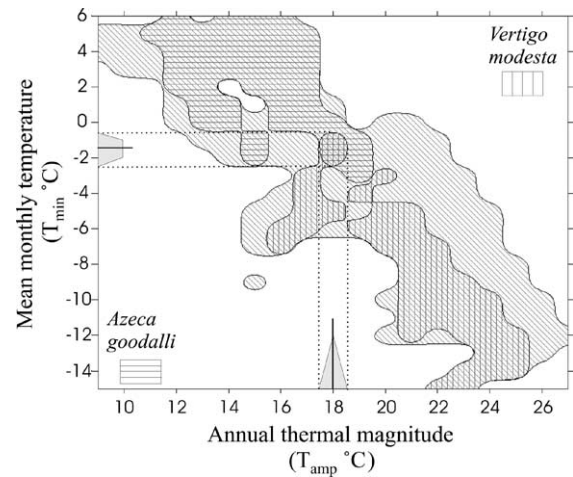


Figure 2. Les enveloppes climatiques spécifiques des deux espèces *Azeca goodalli* (rayures horizontales) et *Vertigo modesta* (rayures verticales), présentées sur la Fig. 1, sont figurées, ainsi que celle de la zone d'étude (rayures diagonales) et du rang climatique mutuel (zone carroyée).

Figure 2. The Specific Climatic Ranges of the two species *Azeca goodalli* (horizontal stripes) and *Vertigo modesta* (vertical stripes) are figured with those of the studied area (diagonal stripes) and those of the Mutual Climatic Range (striped area).

3. Résultats

Une fois les données relatives aux espèces extraites et les enveloppes climatiques spécifiques créées, un test a été effectué sur des assemblages actuels, issus de régions climatiques distinctes s'étalant du Nord de la Norvège au Sud de la France, et dont les températures associées sont connues (Fig. 3). Pour les deux paramètres, températures moyennes mensuelles minimales et maximales, l'alignement des points ne suit pas la droite théorique de pente 1, indiquant un biais dans les températures prédites. Une droite de régression a donc été calculée pour chaque paramètre :

$$T_{\min} \text{ calibrée} = 0,63 T_{\min} \text{ prédite} - 0,91$$

$$T_{\max} \text{ calibrée} = 0,44 T_{\max} \text{ prédite} + 9,00$$

Ces équations servent de base à la correction appliquée aux estimations, afin de les rapprocher de la droite théorique, donc des valeurs mesurées. Ces équations seront aussi utilisées pour les estimations de températures à partir d'assemblages fossiles, à l'exception des bornes des intervalles d'incertitudes, qui ne souffrent pas du biais puisqu'elles découlent directement des données brutes.

L'application du rang climatique mutuel a été réalisée sur des assemblages fossiles du Pléistocène supérieur d'Achenheim, localité située à 5 km à l'ouest de Strasbourg. Les échantillons proviennent d'une séquence qui couvre le dernier cycle climatique, de 130 000 à 10 000 ans BP [36]. Les niveaux de sol datés de l'Éémien et de la base du Pléistocène

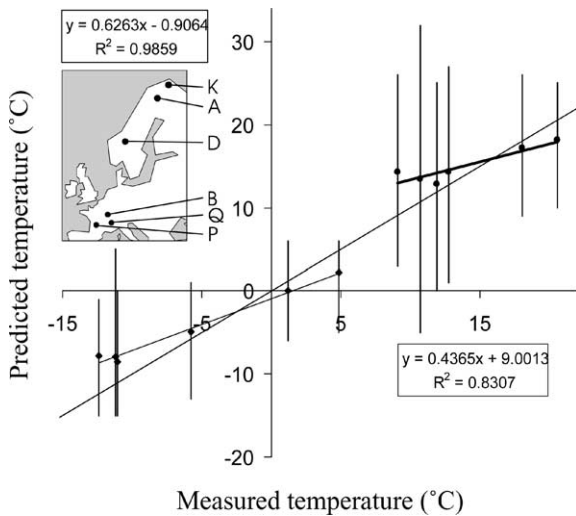


Figure 3. Calibrage des températures prédites sur les températures mesurées pour un ensemble de régions ouest-européennes, comprenant chacune plusieurs localités malacologiques, dont le nombre est précisé entre parenthèses (K = Karasjakk (4), A = Abisko (10), D = Dovrefjell (36), B = Bourgogne (8), Q = Queyras (1) et P = Périgord (7)). Pour les deux paramètres climatiques T_{\min} et T_{\max} , chaque point régional représente la valeur moyenne des valeurs locales. Les valeurs extrêmes des barres d'erreur sont les valeurs locales les plus extrêmes relevées pour chaque région.

Figure 3. Calibration of the temperatures predicted with the modern ones measured in a set of West-European regions including each various malacological localities whose number is indicated between brackets (K = Karasjakk (4), A = Abisko (10), D = Dovrefjell (36), B = Bourgogne (8), Q = Queyras (1) et P = Périgord (7)). For the two climatic parameters T_{\min} and T_{\max} , every regional point represents the mean value of the local values. The extreme values of the error margins are the more extreme local value noted for each region.

supérieur sont stériles. Les valeurs reconstruites à l'aide de la méthode du rang climatique mutuel sont jointes par des lignes pleines et sont toujours inférieures aux valeurs actuelles (Fig. 4). Les courbes obtenues montrent des variations cohérentes avec ce qui est attendu pour le dernier cycle climatique. Tout d'abord, on observe une baisse progressive des températures de la base de la coupe jusqu'à -6 m, puis une phase froide plus prononcée entre -6 et -2 m, englobant le dernier maximum glaciaire, situé vers 2,5 m de profondeur. Les deux mètres supérieurs montrent une proportion de températures basses plus faible, indiquant une tendance au réchauffement.

La comparaison avec les stades isotopiques marins, calibrés sur la séquence d'Achenheim par Rousseau [33], montre que les estimations de température les plus élevées sont enregistrées pendant les stades 3 et 5. Les valeurs les plus froides apparaissent principalement pendant le stade isotopique 2, et dans une moindre mesure au stade 4, incomplet à Achenheim [37]. En outre, les principaux changements de tendance des courbes coïncident relativement bien avec les limites des stades isotopiques marins.

4. Discussion

Le problème intrinsèque du biais mis en évidence lors du calibrage l'a aussi été pour les faunes d'insectes traitées avec la même méthode [4]. Son origine, physiologique ou méthodologique, reste toutefois à déterminer, mais plusieurs pistes sont déjà envisagées. La première est celle de l'incomplétude des enveloppes climatiques spécifiques, qui n'incluent pas les distributions géographiques en domaines de températures extrêmes pour la quasi-totalité des espèces. Or, la méthode du rang climatique mutuel étant une méthode d'interpolation, elle ne permet pas de reconstructions de températures extrêmes qui sont en dehors des limites fixées par les données initiales. La connaissance des distributions géographiques complètes ne résoudrait pas forcément le problème dans sa totalité, puisque même avec cela, le biais est toujours présent pour les insectes. La seconde piste est celle du mode de calcul de la valeur la plus probable utilisant la médiane, comme pour les insectes. Le calcul de ce point médian des distributions du rang climatique mutuel le long des axes des paramètres de l'espace climatique s'éloignerait donc de plus du maximum de la distribution en conditions plus extrêmes, ce qui suppose des distributions plus asymétriques. Cette asymétrie peut être due au fait que les espèces caractérisant les milieux extrêmes peuvent aussi vivre sous des conditions plus clémentes. Ainsi, si toutes les espèces d'un assemblage de climat extrême ont cette particularité, celui-ci aura un rang climatique mutuel possédant une excroissance vers les valeurs plus clémentes. Les enveloppes climatiques spécifiques constituent donc la troisième source possible du biais, qui ne peut alors être amélioré que par une modification du calcul de la valeur la plus probable.

Dans un but comparatif, les estimations obtenues par la méthode des analogues [33] pour les mêmes assemblages ont été projetées sur le même diagramme que celles calculées par la méthode du rang climatique mutuel. Les courbes issues des deux méthodes montrent globalement les mêmes tendances, mais néanmoins des différences apparaissent. Les courbes de T_{\min} , et T_{\max} issues du rang climatique mutuel sont très ressemblantes, alors que celles issues des analogues sont assez distinctes. Cet effet proviendrait de la corrélation qui existe à l'origine entre T_{\min} et T_{\max} pour l'ensemble des valeurs interpolées. L'amplitude des variations de T_{\min} étant faible, les amplitudes thermiques associées sont alors peu différentes et les variations de T_{\max} , reconstruites par addition, proches de celles de T_{\min} . La difficulté à reconstruire les températures très froides proviendrait principalement de l'incomplétude des enveloppes climatiques spécifiques, définies uniquement sur l'Europe centrale et occidentale. Ainsi la méconnaissance des distributions géo-

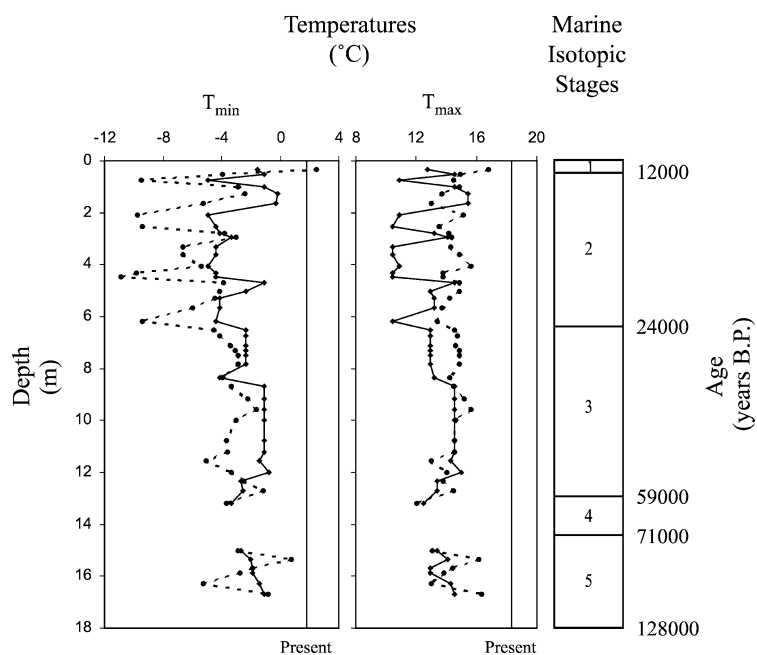


Figure 4. Reconstitution des changements de température à Achenheim durant les derniers 130 000 ans. Les courbes des températures moyennes mensuelles minimales et maximales, déterminées dans cette étude à l'aide de la méthode du rang climatique mutuel, sont représentées en trait plein, et celles issues de la méthode des analogues d'après Rousseau [33] en pointillés. La corrélation avec les stades isotopiques marins sur l'échelle des profondeurs de la séquence d'Achenheim est extraite de [33].

Figure 4. Reconstitution of temperature changes in Achenheim for the last 130 000 years. The minimal and maximal mean monthly temperatures estimated with the Mutual Climatic Range method in this study are drawn with a straight line, and the estimates issued from the analogues method of Rousseau [33] with a dotted line. The correlation between the isotopic marine stages and the depth scale of Achenheim is extracted from [33].

graphiques, sous forme de cartes, des espèces en dehors de la zone étudiée, comme par exemple en Russie, implique que les enveloppes climatiques spécifiques présentent des couples (T_{\min} , T_{amp}) aux valeurs minimales qui soient nettement supérieures aux valeurs qui dominèrent durant la période glaciaire. Les paliers visibles sur les courbes du rang climatique mutuel sont dus au fait que les effectifs de chaque taxon identifié dans les assemblages fossiles n'ont pu être utilisés avec les enveloppes climatiques spécifiques telles qu'elles sont actuellement définies. De même, pour cette première tentative, les effectifs de chaque couple (T_{\min} , T_{amp}) dans les enveloppes climatiques spécifiques n'ont pas été utilisés, mais quelques représentations préliminaires montrent qu'ils délimitent des zones emboîtées, dont l'utilisation pourrait améliorer les reconstructions actuelles. Les températures minimales reconstruites à l'aide des assemblages malacologiques voisines de -5°C sont donc surestimées.

En outre, des températures moyennes mensuelles minimales ont été obtenues à l'aide du pollen et de modèles de circulation générale atmosphérique

(MCGA) pour le site de la Grande Pile dans les Vosges du Sud, non loin d'Achenheim. Les valeurs obtenues varient entre -10 et -20°C , d'après les deux modèles de circulation globale [15], et entre -25 et -32°C , d'après le pollen [27]. Les températures reconstruites à l'aide des assemblages malacologiques, plus proches des reconstructions des modèles que de celles du pollen, sont toutefois supérieures à celles obtenues à l'aide de ces deux méthodes, vérifiant le biais mis en évidence.

5. Conclusions

Les reconstitutions issues de cette application du rang climatique mutuel sur les malacofaunes sont une réussite, aussi bien sur le matériel actuel, avec la caractérisation du gradient thermique européen, que sur le matériel fossile, avec la caractérisation des variations climatiques majeures du dernier cycle climatique. Néanmoins, des améliorations doivent être encore apportées aux données modernes et à la méthodologie utilisées afin de préciser les valeurs reconstruites et de réduire les barres d'erreur.

Remerciements. Nous remercions D. Jolly et M. Vianey-Liaud pour les discussions fructueuses que nous avons eues ensemble ainsi que pour leurs commentaires. Nous remercions aussi J. Guiot et C. Gœury (Imep d'Aix-Marseille-3, France) pour l'accès au logiciel PPhalos (http://medias.obs-mip.fr/paleo_utils/), E. Paradis pour son aide dans l'utilisation du logiciel R-A *Language and Environment* [14] (<http://cran.r-project.org>). Ce travail constitue la contribution Isem 2002-007 de l'institut des sciences de l'Évolution de Montpellier.

Références

[1] H. Akaike, Information theory and an extension of the maximum likelihood principle, in: B.N. Petrov, K. Csaki (Eds.), 2nd Int. Symp. Information Theory, Akademiai Kiado, Budapest, Hongrie, 1973, p. 267.

[2] S.W. Alexandrowicz, Molluscan assemblages from a loess profile at Odonow (Malopolska Upland), Biul. Perygl. 31 (1986) 7–15.

[3] K. Armitage, D. Stinson, Metabolic acclimation to temperature in a terrestrial snail, *Comput. Biochem. Physiol.* 67A (1980) 135–139.

- [4] T.C. Atkinson, K.R. Briffa, G.R. Coope, Seasonal temperatures in Britain during the past 22 000 years, reconstructed using beetle remains, *Nature* 325 (1987) 587–592.
- [5] T.C. Atkinson, K.R. Briffa, G.R. Coope, M.J. Joachim, D.W. Perry, Climatic calibration of coleopteran data, in: B.E. Berglund (Ed.), *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*, John Wiley & Sons Ltd, Chichester, 1986, pp. 851–859.
- [6] M. Caudill, C. Butler, *Understanding Neural Networks: Basic Networks*, Vol. 1, MIT Press, 1992.
- [7] J. Chaline, G. Brochet, Les rongeurs : leurs significations paléocologiques et paléoclimatiques, in: M. Campy, J. Chaline, M. Vuilleme (Eds.), *La Baume de Gigny (Jura)*, Éditions du CNRS, Paris, 1989, pp. 97–109.
- [8] H. Chevallier, Facteurs de croissance chez des gastéropodes pulmonés terrestres paléarctiques en élevage, *Haliotis* 12 (1982) 29–46.
- [9] S.A. Elias, Late Pleistocene climates of Beringia, based on analysis of fossil beetles, *Quat. Res.* 53 (2000) 229–235.
- [10] H.C. Fritts, T.J. Blasing, B.P. Hayden, J.E. Kutzbach, Multivariate techniques for specifying tree-growth and climate relationships and for reconstructing anomalies in paleoclimate, *J. Appl. Meteorol.* 10 (5) (1971) 845–864.
- [11] F. Gasse, F. Tekaia, Transfer functions for estimating paleoecological conditions (pH) from East African diatoms, *Hydrobiologia* 103 (1983) 85–90.
- [12] J. Guiot, Late Quaternary climatic change in France estimated from multivariate pollen time series, *Quat. Res.* 28 (1987) 100–118.
- [13] B. Huntley, C. Prentice, July temperatures in Europe from pollen data, *Science* 241 (1988) 687–690.
- [14] R. Ihaka, R. Gentleman, R: a language for data analysis and graphics, *J. Comput. Graph. Stat.* 5 (3) (1996) 299–314.
- [15] M. Kageyama, O. Peyron, S. Pinot, P. Tarasov, J. Guiot, S. Joussaume, G. Ramstein, The Last Glacial Maximum climate over Europe and western Siberia: a PMIP comparison between models and data, *Clim. Dynam.* 17 (2001) 23–43.
- [16] M.P. Kerney, R.A.D. Cameron, J.H. Jungbluth, *Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas*, P. Parey, Hambourg, Berlin, 1983.
- [17] C.K. Langley, Thermal acclimation of a central neurone of *Helix aspersa*. I. Effects of temperature on electrolyte levels in the haemolymph, *J. Exp. Biol.* 78 (1979) 181–186.
- [18] R. Leemans, W. Cramer, The IIASA climate database for mean monthly values of temperature, precipitation and cloudiness on a global terrestrial grid, *International Institute of Applied Systems Analysis*, 1991, 61 p.
- [19] J.M. Light, I. Killeen, Cartographie de la répartition des mollusques continentaux dans les îles britanniques, *Vertigo* 6 (1996) 33–40.
- [20] N. Limondin, *Paysages et climats quaternaires par les mollusques continentaux*, thèse, université Paris-1 Panthéon-Sorbonne, 1990, 490 p.
- [21] V. Lozek, Quartärmollusken der Tschechoslowakei, *Rozpr. Ustred. ustuvu geol.* 31 (1964) 1–374.
- [22] T. Meijer, The pre-Weichselian non-marine molluscan fauna from Maastricht-Belvédère (Southern Limburg, The Netherlands), *Meded. Rijks. Geol. Dienst* 39 (1) (1985) 75–103.
- [23] S. Montuire, Mammalian faunas as indicators of environmental and climatic changes in Spain during the Pliocene–Quaternary transition, *Quat. Res.* 52 (1999) 129–137.
- [24] P. Mourguiart, T. Corrège, D. Wirmann, J. Argollo, M.E. Montenegro, M. Pourchet, P. Carbonel, Holocene paleohydrology of lake Titicaca estimated from an ostracod-based transfer function, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 143 (1998) 51–72.
- [25] P. Pelseneer, *Essai d'éthologie zoologique d'après l'étude des Mollusques*, Fondation A.-de-Potter, 1935.
- [26] O. Peyron, *Le climat de l'Europe et de l'Afrique au dernier maximum glaciaire et à l'Holocène moyen*, thèse, université Aix-Marseille-3, 1998, 273 p.
- [27] O. Peyron, J. Guiot, R. Cheddadi, P. Tarasov, M. Reille, J.-L. de Beaulieu, S. Bottema, V. Andrieu, Climatic reconstruction in Europe for 18 000 yr B.P. from pollen data, *Quat. Res.* 49 (2) (1998) 183–196.
- [28] J.-J. Puisségur, Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne. Significations stratigraphiques et climatiques. Rapports avec d'autres faunes boréales de France, *Mém. géol. Univ. Dijon* 3 (1976) 1–241.
- [29] J.-J. Puisségur, Les mollusques des séries loessiques à Achenheim, *Rech. géog. Strasbourg* 7 (1978) 71–96.
- [30] D.C. Rollo, Endogenous and exogenous regulation of activity in *Deroceras reticulatum*, a weather-sensitive terrestrial slug, *Malacologia* 33 (1–2) (1991) 199–220.
- [31] D.-D. Rousseau, Les associations malacologiques forestières des tufs « holsteiniens » de la France septentrionale. Une application du concept de biome, *Bull. Centre Géomorphol. CNRS* 32 (1987) 9–18.
- [32] D.-D. Rousseau, Réponse des malacofaunes terrestres quaternaires aux contraintes climatiques en Europe septentrionale, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 69 (1989) 113–124.
- [33] D.-D. Rousseau, Climatic transfer function from Quaternary molluscs in European loess deposits, *Quat. Res.* 36 (1991) 195–209.
- [34] D.-D. Rousseau, N. Limondin, F. Magnin, J.-J. Puisségur, Temperature oscillations over the last 10 000 years in western Europe estimated from terrestrial mollusc assemblages, *Boreas* 23 (1994) 66–73.
- [35] D.-D. Rousseau, R. Preece, N. Limondin-Lozouet, British Late Glacial and Holocene climatic history reconstructed from land snail assemblages, *Geology* 26 (7) (1998) 651–654.
- [36] D.-D. Rousseau, J.-J. Puisségur, A 350 000-years climatic record from the loess sequence of Achenheim, Alsace, France, *Boreas* 19 (1990) 203–216.
- [37] D.-D. Rousseau, N. Soutarmin, L. Gaume, P. Antoine, M. Lang, J.-P. Lautridou, J. Sommé, L. Zöller, I. Lemeur, L. Meynadier, M. Fontugne, A. Wintle, Histoire du dernier cycle climatique enregistrée dans la séquence loessique d'Achenheim (Alsace, France), à partir de la susceptibilité magnétique, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIa* 319 (1994) 551–558.
- [38] C.F. Sacchi, Observations sur le cycle biotique de *Theba pisana* (Müller) (Gastropoda, Pulmonata) en Europe et en Australie, *Boll. Malacol.* 26 (1990) 73–82.
- [39] C.F. Sacchi, F. Testard, *Écologie animale : organismes et milieu*, Doin, Paris, 1971.
- [40] B.W. Sparks, The ecological interpretation of Quaternary non-marine mollusca, *Proc. Linn. Soc. London* 172 (1) (1961) 71–80.
- [41] G. Stern, Effet de la température sur la production et la consommation chez *Agriolimax reticulatus* (Müll.) en période de croissance, *Bull. Ecol.* VI (1975) 501–509.
- [42] T. Uminski, Life cycles in some Vitrinidae (Mollusca, Gastropoda) from Poland, *Ann. Zool. Warsaw* 33 (1975) 17–33.
- [43] C.C. Wallen, *Climates of Northern and Western Europe*, World Survey of Climatology, Vol. 5, Elsevier, Amsterdam, London, New York, 1970.