

# Phylogénie moléculaire et données paléobiogéographiques sur le gastéropode terrestre *Tudorella sulcata* (Draparnaud, 1805) en France et en Algérie orientale

**Errol VÉLA**

**Frédéric MAGNIN**

Université Paul Cézanne, Campus Saint-Jérôme,  
Institut méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie, UMR CNRS 6116,  
F-13397 Marseille cedex 20 (France)  
errol.vela@free.fr  
frederic.magnin@univ-cezanne.fr

**Daniel PAVON**

369 boulevard national, F-13003 Marseille (France)  
pavondaniel@yahoo.fr

**Markus PFENNINGER**

J. W. Goethe Universität, BioCampus Siesmayerstraße,  
Abteilung Ökologie & Evolution,  
D-60054 Francfort-sur-le-Main (Allemagne)  
pfenninger@bio.uni-frankfurt.de

---

Véla E., Magnin F., Pavon D. & Pfenninger M. 2008. — Phylogénie moléculaire et données paléobiogéographiques sur le gastéropode terrestre *Tudorella sulcata* (Draparnaud, 1805) en France et en Algérie orientale. *Geodiversitas* 30 (1): 233-246.

## RÉSUMÉ

Le présent travail vise à éclaircir les relations phylogénétiques, taxonomiques et biogéographiques entre les rives sud et nord de la Méditerranée chez le complexe d'espèces *Tudorella sulcata* (Draparnaud, 1805). Les mollusques terrestres du genre *Tudorella* forment dans l'Actuel un groupe à aire disjointe dispersé autour de la Méditerranée occidentale, et dont on peut suivre l'origine en Europe méridionale depuis le début du Miocène. Le séquençage de l'ADN mitochondrial (COI) et nucléaire (ITS-1) est réalisé pour des échantillons provenant de France et d'Algérie afin de nous fournir un outil de taxonomie moléculaire. La présence de nombreux gisements fossiles d'âges variés nous renseigne sur les liens possibles entre les formes du passé et les formes actuelles dans le contexte

**MOTS CLÉS**

Mollusca,  
Gasteropoda,  
taxonomie moléculaire,  
variabilité génotypique,  
dispersion à longue  
distance,  
île fossile continentale,  
Plio-Quaternaire,  
Néogène,  
unité de conservation.

paléogéographique complexe de la Méditerranée occidentale. Les populations provençales (France) proches de la localité type de *Tudorella sulcata* s.s. appartiennent au même taxon que celles de Kabylie et du Constantinois (Algérie), elles-mêmes plus diversifiées et donc plus anciennes et nettement indigènes. Les populations de la presqu'île de l'Edough (Annaba, Algérie) appartiennent, quant à elles, à un ensemble distinct provisoirement nommé « *Tudorella* sp. » et dont les affinités seront à rechercher du côté des îles Tyrrhéniennes. Des perspectives en matière d'écologie de la conservation sont attendues à l'échelle des deux territoires étudiés.

**ABSTRACT**

*Molecular phylogenetics and paleobiogeographic data on the terrestrial gastropode Tudorella sulcata (Draparnaud, 1805) in France and eastern Algeria.*

The present paper aims at highlighting phylogenetic, taxonomical and biogeographical links between northern and southern Mediterranean coasts on the species complex *Tudorella sulcata* (Draparnaud, 1805). In the Recent, the terrestrial molluscs from genus *Tudorella* constitute a group with disjointed area around the western Mediterranean whose origin can be followed in southern Europe since the beginning of the Miocene. Mitochondrial (COI) and nuclear (ITS-1) DNA sequencing is realized for samples from France and Algeria with the aim of providing us a tool for molecular taxonomy. A lot of fossil records with diverse age inform us about the possible links between past and current forms in the complex paleogeographical context of the western Mediterranean. The populations from Provence (France) close to the type locality of *Tudorella sulcata* s.s. belong to the same taxon as those from Kabylia and Constantine area (Algeria) which are more diversified and thus older and clearly natives. The populations from the Edough peninsula (Annaba, Algeria) belong to a distinct unit temporarily named “*Tudorella* sp.” whose affinities with the Tyrrhenian islands will have to be highlighted. Some perspectives regarding conservation strategies in both territories are expected.

**KEY WORDS**

Mollusca,  
Gasteropoda,  
molecular taxonomy,  
genotypic variability,  
long distance dispersal,  
continental fossil island,  
Plio-Quaternary,  
Neogene,  
conservation unit.

**INTRODUCTION**

Le point-chaud ou « *hot spot* » du Bassin méditerranéen (Myers & Cowling 1999) est un centre d'endémisme et une région à forte biodiversité actuelle, vraisemblablement en lien étroit et complexe avec ses fonctions passées de refuges glaciaires (Petit *et al.* 2002) et de refuges actuels (Quézel & Médail 2003). Les principales causes sont sa paléogéographie complexe et mouvementée, et l'histoire diversifiée des modes d'occupation par l'homme (Blondel & Aronson 1995; Covas & Blondel 1998). Or, pour élaborer des stratégies de conservation, et espérer conserver efficacement la biodiversité, il faut tout

d'abord évaluer l'enjeu de manière précise : « Fournir des informations sur le statut de la biodiversité est une première étape critique qui met en évidence la sévérité du problème et encourage les sociétés à commencer à assumer la responsabilité de leurs actions. » (Brackett 2004). C'est dans cette optique que Véla & Benhouhou (2007) ont cherché à mieux caractériser les secteurs de biodiversité végétale au Maghreb méditerranéen et d'estimer leur valeur patrimoniale à une échelle internationale.

Historiquement, c'est Sacchi (1958) qui a initié, chez les mollusques terrestres, l'étude des relations biogéographiques entre l'Afrique du Nord et l'Europe, notamment en étudiant le cas de l'Italie.

Giusti & Manganelli (1984) ont ensuite tenté une synthèse des relations entre la distribution des gastéropodes terrestres en Méditerranée occidentale et l'histoire géodynamique de cette même région. Plus récemment, Guiller *et al.* (2001) ont étudié l'histoire évolutive du gastéropode pulmoné *Helix aspersa* Müller, 1774 en Méditerranée occidentale, en étudiant les populations nord-africaines natives et en les comparant aux populations européennes introduites et envahissantes.

Le genre *Tudorella* Fischer, 1885 appartient à la famille des gastéropodes prosobranches Pomatiidae Newton, 1891 (Bodon *et al.* 1995). Il a été créé sur la base d'une seule espèce endémique des îles Baléares : *Cyclostoma ferruginea* Lamarck, 1822. Plus récemment, Picard (1949) lui a associé une seconde espèce, *Cyclostoma sulcatum* Draparnaud, 1805, qu'il regroupe avec la précédente dans un sous-genre *Tudorella* du genre *Cyclostoma* Lamarck, 1801. Malgré les nouveaux éléments caryologiques apportés par Vitturi *et al.* (1986), l'espèce est, encore aujourd'hui, souvent rangée dans le genre voisin *Pomatias* Studer, 1789, sous le nom de *Pomatias sulcatus* (Draparnaud, 1805). Falkner *et al.* (2002) réunissent finalement sous le nom de genre *Tudorella* l'ensemble des taxons réunis auparavant par Picard (1949) dans le sous-genre du même nom. On considère donc aujourd'hui deux taxons vivants dans le genre *Tudorella* (AnimalBase Project Group 2005, cf. <http://www.animalbase.uni-goettingen.de/zooweb/servlet/AnimalBase/list/species?taxongenus=3360>, consulté le 11 février 2008). Le premier, *Tudorella ferruginea* (Lamarck, 1822), est endémique des îles Baléares où il est présent seulement sur Majorque et Minorque (Fechter & Falkner 1993). Le second, *Tudorella sulcata* (Draparnaud, 1805), est cantonné aux îles Tyrrhéniennes (excluant les Baléares), à Malte, et en divers points du littoral de Méditerranée occidentale (Giusti & Manganelli 1984), tandis qu'en Corse il semble avoir été signalé par erreur (Fechter & Falkner 1993). Cette distribution morcelée s'accompagne de variations phénotypiques, autrefois décrites en tant qu'espèces (Potiez & Michaud 1838; Sowerby 1847; Pallary 1898), aujourd'hui souvent considérées au rang de sous-espèces (Sacchi 1958; Alzona 1971; Cossignani & Cossignani 1995; Falkner *et al.* 2002; Martínez-Ortí & Robles 2005; Pavon & Bertrand 2005) ou bien ignorées dans la synonymie taxono-

mique de l'espèce au sens large (Fechter & Falkner 1993; Giusti *et al.* 1995; Bodon *et al.* 1995).

Devant cette absence de synthèse taxonomique chez *Tudorella sulcata* s.l. à l'échelle de toute la Méditerranée occidentale, il est devenu difficile de se faire un avis sur le nombre de taxons présents, leur appartenance biogéographique, leur statut de conservation et les menaces qui pèsent sur eux. Une première synthèse bibliographique a néanmoins été proposée pour la France par Pavon (2005). D'un point de vue morphométrique, aucune étude complète n'a encore été réalisée, mais selon Martínez-Ortí & Robles (2005), les femelles sont en moyenne plus grosses que les mâles (+ 15 %) avec une variabilité intrapopulationnelle plus grande que le dimorphisme sexuel. Il est donc délicat de vouloir caractériser une variabilité interpopulationnelle à partir de l'étude des seules coquilles vides, sans avoir étudié le sexe des animaux par dissection sur du matériel complet. La variabilité interpopulationnelle et interrégionale existe bel et bien mais est difficile à appréhender sans examen des génitalia, sans une approche globale et sans l'aide de la génétique.

Ce travail, se basant sur des outils moléculaires encore peu utilisés pour ce taxon (cf. toutefois Martínez-Ortí *et al.*, sous presse), se veut une première tentative de clarification à l'échelle de l'Algérie orientale, en incluant les populations françaises, toutes situées en Provence, d'où provient le type nomenclatural de l'espèce décrite originellement à Cuges près de Marseille (Draparnaud 1805). Parallèlement, un premier travail de collecte des données paléontologiques est entrepris sur les taxons fossiles affines à *T. sulcata* s.l. ou à *T. ferruginea*.

Les questions principales qui sous-tendent notre réflexion globale à l'échelle du Bassin méditerranéen occidental, vont au delà d'une simple étude régionale : les taxons de *Tudorella* décrits représentent-ils des entités évolutives ? Éventuellement, y a-t-il des nouvelles entités encore non nommées ? Pouvons-nous, en conjonction avec les données fossiles et subfossiles, reconstruire l'histoire paléobiogéographique des taxons actuels et de leurs ancêtres présumés ? En particulier, la distribution disjointe actuelle est-elle ancienne ou récente et y a-t-il toujours un flux de gènes entre les populations ?

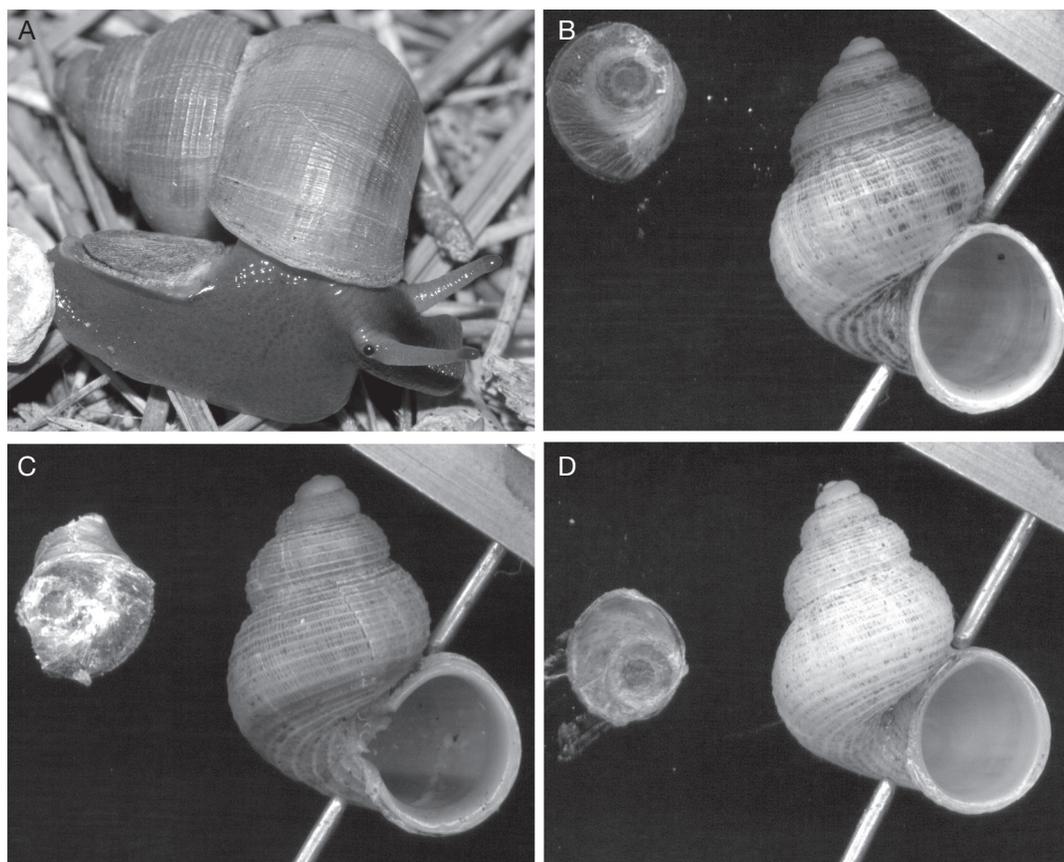


FIG. 1. — *Tudorella sulcata* (Draparnaud, 1805) s.l.: **A**, individu vivant en activité (Marseille, France), 17,5 mm; **B-D**, coquilles après dissection; **B**, Bejaïa, Algérie, 18 mm; **C**, El Khroub, Algérie, 17,5 mm; **D**, Annaba, Algérie, 16,5 mm.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### MATÉRIEL BIOLOGIQUE

Pour chaque population échantillonnée entre février et octobre 2005, plusieurs individus vivants (Fig. 1A) ont été prélevés et conservés dans de l'alcool à 70° ou 90°. L'opercule a ensuite été forcé pour permettre d'accéder au corps de l'animal sans endommager la coquille (Fig. 1B-D), puis une petite partie du pied a été prélevée. La coquille et le fragment d'opercule sont conservés pour des travaux futurs d'identification taxonomique. L'espèce étudiée est *Tudorella sulcata* au sens large autrement dit tout taxon rapporté par le passé à « *T. sulcata* », avec *T. ferruginea* et *Pomatias elegans* (Müller, 1774) utilisés comme

groupe extérieur de référence (*outgroup*). Généralement, deux à cinq individus ont été analysés par population, exceptionnellement un seul (lorsque les individus vivants furent difficiles à trouver dans la population).

Les échantillons examinés sont déposés au laboratoire d'Écologie et d'Évolution de l'université J. W. Goethe (Francfort-sur-le-Main, Allemagne).

### SITES D'ÉTUDES

La présente étude concerne un sous-ensemble représentatif des stations actuellement connues de *Tudorella sulcata* en France (cf. Pavon 2005), et des stations retrouvées dans l'est de l'Algérie par l'un d'entre nous (EV). L'aire de l'espèce, en

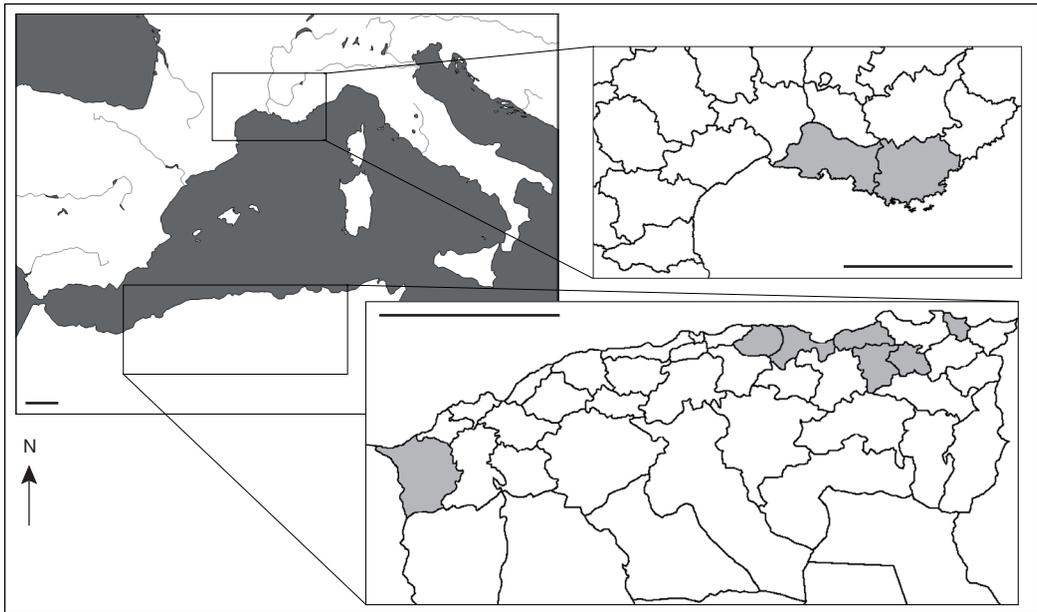


FIG. 2. – Présence de *Tudorella sulcata* (Draparnaud, 1805) s.l. en France et en Algérie. Les divisions administratives (départements ou wilayas) dans lesquelles l'espèce est présente sont représentés en gris. Les localités de l'extrême ouest algérien se rapportent à *T. mauritanica* (Pallary, 1898) et ne sont pas étudiées ici. Échelles: 200 km.

France, s'étendait autrefois des Bouches-du-Rhône aux Alpes-Maritimes. Elle est désormais présumée disparue dans ce dernier département (Pavon 2005) et ne subsiste plus que dans l'extrême ouest du Var et sur le littoral des Bouches-du-Rhône (Fig. 2). C'est dans ce dernier département que nous avons échantillonné quatre populations, deux situées à l'ouest de Marseille, une en position de relique au sein de l'agglomération marseillaise, et une autre au sud-est de Marseille (Tableau 1). L'aire de l'espèce, en Algérie orientale, se limite aux Kabylies et au Constantinois (Bourguignat 1864) (Fig. 2). Tandis qu'en Tunisie septentrionale, où elle a été signalée par le passé (Bourguignat 1868), elle n'a pas été revue récemment (Ktari & Rezig 1976) et mériterait d'y être recherchée (Pavon 2005). Nous avons ainsi échantillonné six populations en Algérie, trois en situation littorale isolée près d'Annaba, une dans les montagnes du Constantinois, une dans les Gorges de Ben Haroun entre Constantine et Jijel, et une dans le massif littoral de Gouraya à cheval entre la Petite et la Grande Kabylie (Tableau 1).

#### EXTRACTION, AMPLIFICATION ET SÉQUENÇAGE DE L'ADN

L'ADN a été extrait selon le protocole de Winnepenninckx *et al.* (1993) et modifié par Bahl & Pfenninger (1996). Un fragment de 689 paires de bases de la sous-unité I de la cytochrome oxydase (COI), ainsi que l'ITS1 (premier espaceur interne transcrit de l'ADN ribosomal nucléaire) ont été amplifiés par PCR (réaction de polymérisation en chaîne) selon les protocoles de Pfenninger *et al.* (2005). Les amorces ont été utilisées à la fois pour les PCR spécifiques et le séquençage direct automatique. Les produits de PCR ont été purifiés en utilisant soit le « Cycle Pure Kit » d'ENZA (Peqlab, Erlangen, Allemagne) soit le kit de purification PCR de PureLink™ (Invitrogen, Carlsbad, États-Unis). Dix nanogrammes par échantillon ont été soumis au séquençage de cycle en utilisant le « Quick Start Kit » de CEQ DTCS (Beckman Coulter, Fullerton, États-Unis). Les séquences ont été analysées sur un séquenceur automatique d'ADN de CEQ 2000 (Beckman Coulter). Afin de vérifier les résultats, les produits de gène ont été séquencés dans les deux

directions et les deux extrémités ont été alignées avec le Sequence Navigator 1.0.1 (Perkin Elmer, Norwalk, États-Unis). Les séquences orthologues d'ADN ont été alignées au départ en utilisant les arrangements par défaut de CLUSTALW (Thompson *et al.* 1994) puis optimisées manuellement.

#### ANALYSE PHYLOGÉNÉTIQUE

Nous avons employé une approche bayésienne d'analyse phylogénétique. Un ensemble fiable à 99,9 % d'arbres phylogénétiques a été estimé séparément pour le COI et l'ITS-1 avec le programme MRBAYES (Ronquist & Huelsenbeck 2003), selon un modèle général réversible dans le temps (General Time-Reversible model). Comme les indels (gaps) étaient potentiellement informatives dans l'ITS-1, elles ont été codées en présence/absence et analysées comme des données standard avec les séquences d'ADN.

Les générations initiales ainsi qu'une inspection postérieure des vraisemblances dans la génération finale ont prouvé qu'une phase de test de 100 000 générations était en grande partie suffisante pour que les valeurs de probabilité atteignent la convergence. La chaîne a été générée 10 000 000 de fois et a été prélevée à chaque centième génération. Un arbre de consensus majoritaire, enraciné avec *P. elegans* comme extra-groupe, a été calculé à partir des arbres prélevés, en excluant les arbres prélevés dans la phase de test.

#### SYSTÉMATIQUE

Pour les taxons actuels, la nomenclature et la taxonomie de référence suit *Fauna Europaea* (cf. <http://www.faunaeur.org>). Pour les taxons fossiles, elle se fonde sur une réinterprétation des données paléontologiques disponibles, en accord avec le point de vue taxonomique développé ici.

#### RÉSULTATS

##### DONNÉES PALÉONTOLOGIQUES

L'analyse de la bibliographie (Jodot 1958; Truc 1971; Granier 1976; Ballesio *et al.* 1979; Alberdi *et al.* 1982; Esu 1982, 1984, 1999; Esu & Kotsakis 1983; Puisségur 1984; Dubar & Magnin 1992;

Stworzewicz 1993; Montoya *et al.* 2001; Martínez-Ortí & Robles 2005) nous a permis de rassembler un lot de données (Tableau 2) paraissant se rapporter à des échantillons pouvant être attribués au genre *Tudorella* tel qu'il est défini actuellement (Falkner *et al.* 2002) et considéré dans le présent travail.

*Tudorella ferruginea*, aujourd'hui cantonné aux îles Baléares, y a été retrouvé fossile dans des dépôts plio-pléistocènes et pléistocènes. Il se trouve également dans le Pliocène de Sardaigne (Esu & Kotzakis 1983; Esu 1984). Esu (1984) pense que la colonisation de ces îles a pu se faire à l'occasion de la crise messinienne, mais Giusti & Manganelli (1984) évoquent plutôt le rôle joué par la fragmentation de la chaîne alpidique.

*Tudorella sulcata* est signalé dès le Pliocène supérieur dans le bassin du Juca (Albacete, Espagne) dans des niveaux datés entre 2,6 et 2,7 Ma (Alberdi *et al.* 1982). Il se trouve aussi dans des dépôts datés du Pléistocène inférieur à Grenade et à Murcie (entre 1,0 et 1,3 Ma; Montoya *et al.* 2001) et dans des dépôts d'âge pléistocène indéterminé de la région d'Almeria (Martínez-Ortí & Robles, 2005). En France, *T. sulcata* est signalé dans le Pléistocène moyen et supérieur de la Côte d'Azur (Germain 1930-1931; Granier 1976), à Saint-Sauveur-de-Tinée, au Cap Ferrat, à Nice, dans les brèches de Menton, etc., mais les références correspondantes sont bien anciennes (et les attributions chronologiques mériteraient sans doute d'être révisées). À l'Holocène *T. sulcata* a été signalé dans un gisement daté du Néolithique cardial, au Cap Ragnon dans les Bouches-du-Rhône (Granier 1976), mais il conviendrait de contrôler l'ancienneté des individus récoltés. *Tudorella sulcata* est mentionné dans des dépôts pliocènes et pléistocènes d'Algérie (Giusti & Manganelli 1984) mais, là encore, les données méritent d'être vérifiées.

##### DONNÉES MOLÉCULAIRES

Le nombre de sites informatifs obtenus est respectivement de 689 paires de bases pour le COI et de 351 pour l'ITS-1. Ces données nous ont permis d'obtenir deux phylogénies partielles de l'agrégat «*sulcata*». Le premier phylogramme (Fig. 3 gauche) a été obtenu à partir du séquençage de l'ADN mitochondrial (locus COI) en utilisant comme

TABLEAU 1. — Localisation des récoltes de *E. Véla* et codes des localités.

Code	Nb	Pays	Département	Site exact	Latitude	Longitude	Altitude
CAB	4	Espagne	Menorca	Cabo de los Caballeros	40°05'14"N	4°05'27"E	50 m
KHR	1	Algérie	Constantine	Entre Ain Abib et El Aria	36°16'17"N	6°54'22"E	900 m
HAM	2	Algérie	Annaba	Rass el Hamra «Argiles»	36°57'42"N	7°46'25"E	50 m
YEM	4	Algérie	Bejaia	Yemma Gouraya	36°46'10"N	5°05'02"E	500 m
SUG	3	France	Bouches-du-Rhône	Sugiton	43°12'55"N	5°26'45"E	220 m
ROU	5	France	Bouches-du-Rhône	Roucas-Blanc	43°16'28"N	5°22'33"E	100 m
BON	3	France	Bouches-du-Rhône	Bonnieu	43°20'42"N	5°01'32"E	5 m
RES	3	France	Bouches-du-Rhône	Resquiadou	43°21'15"N	5°16'53"E	35 m
CEN	6	Algérie	Annaba	Rass el Hamra «Centaurées»	36°57'51"N	7°46'38"E	60 m
GBH	5	Algérie	Jijel/Mila	Gorges de Ben Harun	36°36'07"N	6°16'58"E	200 m
SES	5	Algérie	Annaba	Rass el Hamra «Sésélis»	36°57'43"N	7°46'35"E	70 m

TABLEAU 2. — Distribution stratigraphique et géographique du genre *Tudorella* Fischer, 1885 en Europe et au Maghreb (d'après Jodot 1958; Truc 1971; Granier 1976; Ballesio *et al.* 1979; Alberdi *et al.* 1982; Esu 1982, 1984, 1999; Esu & Kotsakis 1983; Puisségur 1984; Dubar & Magnin 1992; Stworzewicz 1993; Montoya *et al.* 2001; Martínez-Orti & Robles 2005). Abréviations : **inf.**, inférieur; **sup.**, supérieur; #, morphotype affine au morphotype *ferruginea*; \*, morphotype affine au morphotype *sulcata*; ?, datation stratigraphique incertaine.

	Afrique du Nord	Péninsule ibérique	France	Baléares	Sardaigne	Sicile, Malte	Allemagne, Suisse, Europe centrale
Présent	<i>T. sulcata</i> s.l. (dont «mauretana»)	<i>T. sulcata</i> s.l.	<i>T. sulcata</i> s.s. (« <i>sulcata</i> » type)	<i>T. ferruginea</i>	<i>T. sulcata</i> s.l.	<i>T. sulcata</i> s.l. (dont «panormitana» et «melitensis»)	
Holocène	<i>T. sulcata</i> *?		<i>T. sulcata</i> *?	<i>T. ferruginea</i> #	<i>T. sulcata</i> *?	<i>T. sulcata</i> *	
Pléistocène	<i>T. sulcata</i> *?	<i>T. sulcata</i> *	<i>T. sulcata</i> *?		<i>T. sulcata</i> *?	<i>T. sulcata</i> *	
Pliocène sup.	<i>T. sulcata</i> *?		<i>T. sulculatum</i> *	<i>T. ferruginea</i> #?	<i>T. ferruginea</i> # <i>T. sulcata</i> *?		
Pliocène inf.			<i>T. sulculatum</i> *				
Miocène sup.		<i>T. conica major</i> *	<i>T. draparnaudi</i> *				<i>T. conica bielansensis</i> *
		<i>T. draparnaudi minor</i> *	<i>T. draparnaudi minor</i> *				<i>T. conica conica</i> *
		<i>T. caravacensis</i> *					<i>T. larteti</i> #
		<i>T. sp.</i>					
Miocène moyen		<i>T. aff. larteti</i> #	<i>T. draparnaudi</i> *				<i>T. bisulcatum</i> *
			<i>T. larteti</i> #				<i>T. sepulta</i> #
			<i>T. sepulta</i> #				
Miocène inf.			<i>T. aff. larteti</i> #				

extra-groupe *P. elegans*. Le second phylogramme (Fig. 3 droite) a été obtenu à partir du séquençage de l'ADN nucléaire ribosomal (espaceur interne transcrit 1, ITS1) en utilisant comme groupe externe de référence directement *T. ferruginea*.

*Tudorella ferruginea* se positionne comme clade frère d'un grand clade qui englobe tous les taxons échantillonnés rapportées à «*T. sulcata*». Ce dernier clade se compose lui-même de deux sous-clades frères nettement distincts, quel que soit le marqueur

moléculaire considéré. De plus, les échantillons du clade que nous appellerons « *Tudorella* sp. », contenant le sous-ensemble kabylo-constantinois et le sous-ensemble provençal, montrent une relative variabilité génotypique. En effet, on peut distinguer sept haplotypes différant par au moins une paire de bases. Quatre de ces haplotypes sont représentés par un seul individu provenant tous de populations algériennes, et diffèrent respectivement par quatre à neuf paires de bases. Deux des trois autres haplotypes sont représentés par plusieurs individus provenant de plusieurs populations françaises, et ne diffèrent entre eux que d'une seule paire de bases. Un dernier haplotype, en position basale, est représenté par plusieurs individus de la population des gorges de Ben Haroun. Enfin, seulement deux paires de bases séparent le nœud qui amorce les haplotypes observés en France du nœud qui amorce les haplotypes observés en Algérie.

## DISCUSSION

### DONNÉES PALÉONTOLOGIQUES

Connus en Europe pendant le Crétacé, les Pomatiidae, sont largement représentés dans le Néogène européen et nord africain (Truc 1971; Giusti & Manganelli 1984; Esu 1999). Trois genres sont aujourd'hui présents en Méditerranée occidentale: *Pomatias* Studer, 1789; *Tudorella* Fischer, 1885 et *Leonia* Baird, 1850. Nous nous intéresserons ici uniquement aux deux premiers. Une révision complète du matériel paléontologique serait nécessaire, aussi pour l'instant, nous ne pouvons présenter qu'une simple revue critique de la bibliographie disponible, ce qui ne peut permettre de supprimer toutes les incertitudes. Si les données bibliographiques sont effectivement très nombreuses, elles restent cependant difficiles à utiliser, surtout lorsqu'on veut tenter des rapprochements avec les taxons actuels. Ces difficultés sont dues à un polymorphisme qui semble affecter les populations fossiles tout autant que les actuelles, ainsi qu'à une nomenclature mouvante qui rend très incertaine l'attribution de telle ou telle identification ancienne aux genres actuellement définis. Les analyses caryologiques permettant de proposer un rattachement de *P. sulcatus* (Draparnaud, 1805) au genre *Tudorella* sont très récentes

(Vitturi et al. 1986), et cette proposition n'est pas encore connue ou suivie par tous les auteurs. Par conséquent, il est parfois difficile de savoir, sans avoir examiné le matériel, si un *Pomatias* sp. miocène appartient vraiment au genre *Pomatias*, même si l'auteur précise qu'il ne s'agit pas de *Tudorella* (au sens de *T. aff. ferruginea* (Lamarck, 1822)).

En se fondant sur les affinités morphologiques des *Tudorella* du Néogène européen, notamment sur la microstructure et l'enroulement de la coquille, Esu (1984) propose les ensembles suivants:

- *T. baudoni* (Michaud, 1862) (Pliocène inférieur, -5 Ma), *T. larteti* (Noulet, 1854), *T. aff. larteti* de France (Miocène) et *T. sepulta* (Rambur, 1869) (Miocène moyen) sont très comparables entre eux et avec *T. ferruginea* (Lamarck, 1822), espèce actuelle des îles Baléares. Dans ce groupe, *T. baudoni* serait particulièrement proche de *T. ferruginea*;
- *T. conica* (Klein, 1853) (Miocène supérieur) semble présenter des différences plus évidentes avec le premier groupe, ainsi d'ailleurs que le *T. conicum major* (Jodot, 1958) du Miocène supérieur d'Espagne (Jodot 1958);
- *T. draparnaudi draparnaudi* (Matheron, 1842) (Miocène inférieur, -18 Ma) (Fig. 4) et *T. draparnaudi minor* (Depéret & Sayn, 1900) (Miocène supérieur, -7 Ma), se différencient encore plus clairement du premier groupe, et de *T. ferruginea*.

Si l'espèce pliocène *T. baudoni* est à ce point proche de *T. ferruginea* que Esu (1984) serait prête à considérer la première comme une sous-espèce, ou même un synonyme de la seconde, il faut noter également la grande ressemblance entre des taxons miocènes comme *T. conica* ou *T. draparnaudi* et l'espèce actuelle *T. sulcata*. On peut par ailleurs noter la ressemblance frappante entre le « *Pomatias* » *sulculatum* (Paladilhe, 1873) du Pliocène français (-5 à -3 Ma; Truc 1971; Puissegur 1984; Dubar & Magnin 1992) (Fig. 5) et *Tudorella sulcata* actuel, de sorte que nous proposons de rattacher cette espèce au genre *Tudorella*. Ainsi il est possible que les deux lignées phylétiques conduisant à *Tudorella ferruginea* d'une part, et à *Tudorella sulcata* d'autre part, aient coexisté dans le Pliocène inférieur du sud-est de la France, entre -3,5 et -5 Ma. Ces deux possibles lignées sont suggérées dans le Tableau 2 à partir du Miocène moyen.

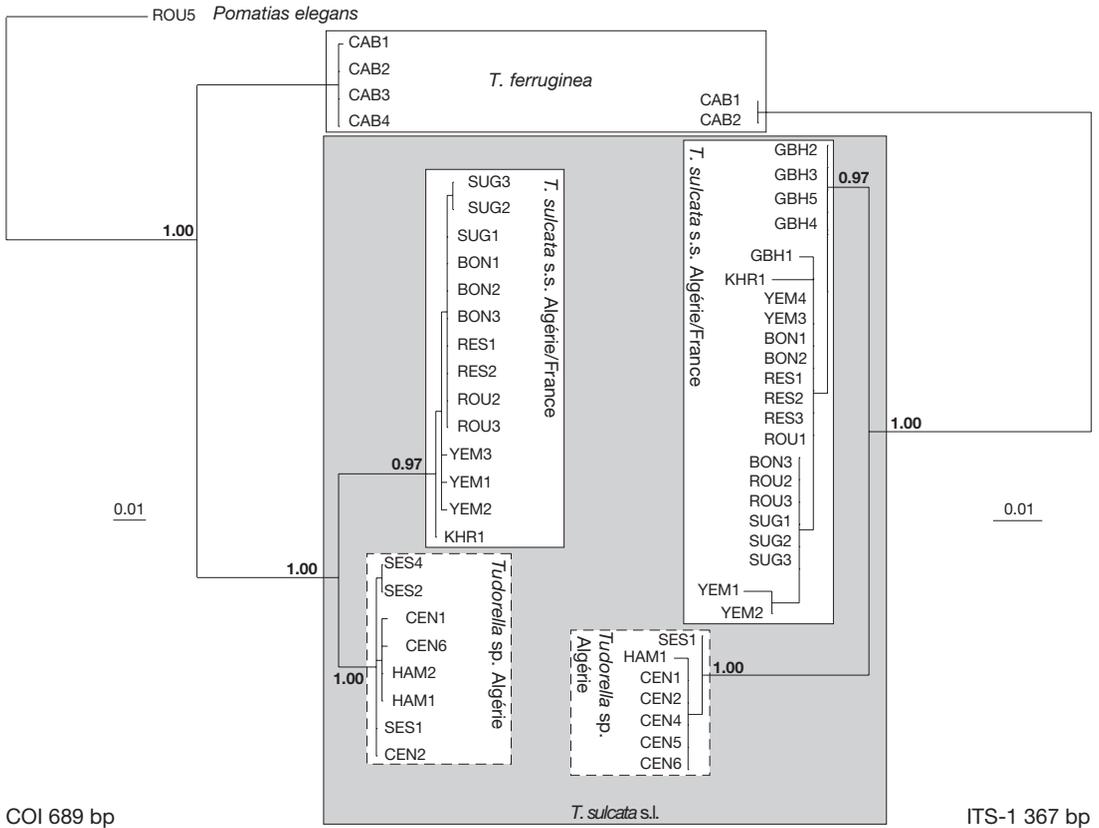


Fig. 3. — Phylogrammes : arbres de consensus majoritaire (50 %) des arbres échantillonnés par l'analyse bayésienne. À gauche (ADNm), séquençage de la COI basé sur 689 paires de bases (bp). À droite (ADNn), séquençage de l'ITS-1 basé sur 367 paires de base. Les chiffres en gras représentent les probabilités postérieures bayésiennes des nœuds. Abréviations : **BON**, plaine de Bonniou, Martigues, France; **CAB**, Cabo de los Caballeros, Minorque, Espagne; **CEN**, Rass el Hamra «Centaurées», Annaba (ex-Bône), Algérie; **GBH**, gorges de Ben Haroun, Jijel/Mila, Algérie; **HAM**, Rass el Hamra «Argiles», Annaba (ex-Bône), Algérie; **KHR**, El Khroub, Constantine, Algérie; **RES**, pointe de Resquiadou, Le Rove, France; **ROU**, Roucas-Blanc, Marseille, France; **SES**, Rass el Hamra «Sésélis», Annaba (ex-Bône), Algérie; **SUG**, Sugiton, Marseille, France; **YEM**, Yemma Gouraya, Béjaïa, Algérie.

Pour les raisons évoquées plus haut, le cas du genre *Pomatias* tel qu'il est défini aujourd'hui, et donc de *P. elegans* (Müller, 1774), est moins bien documenté. À quel genre appartient le *Pomatias* sp. («non *Tudorella*») décrit par Schlickum (1964) dans la molasse d'eau douce de Bayern, attribuée au Miocène moyen (-13 à -14 Ma)? Il en est de même du *Pomatias* sp. récolté par Montenat et Truc (1971) dans le Plio-Pléistocène du Levant espagnol. Il est en revanche certain que *P. elegans* se trouve en Italie (bassin du Tibre) dès le Pliocène ancien, dans un gisement où il est associé à une espèce éteinte du genre *Gastrocopta* Wollaston, 1878 (Ciangherotti & Esu 2000). *Pomatias elegans*

est également signalé à Banyoles (Catalogne, Espagne) dans des sédiments lacustres datés entre -1,4 et -1,0 Ma (Magnin 1991). Depuis le Quaternaire ancien il semble occuper, lors de chaque interglaciaire, peu ou prou son aire de répartition actuelle.

#### DONNÉES MOLÉCULAIRES

L'ensemble des deux clades frères «*Tudorella sulcata sensu stricto*» et «*Tudorella* sp.» forme ce que nous appellerons l'agrégat «*sulcata*», pour faire référence au fait que nous les avons tous appelés *a priori* selon le même nom (conformément à *Fauna Europaea*, et comme la plupart des auteurs contemporains), mais

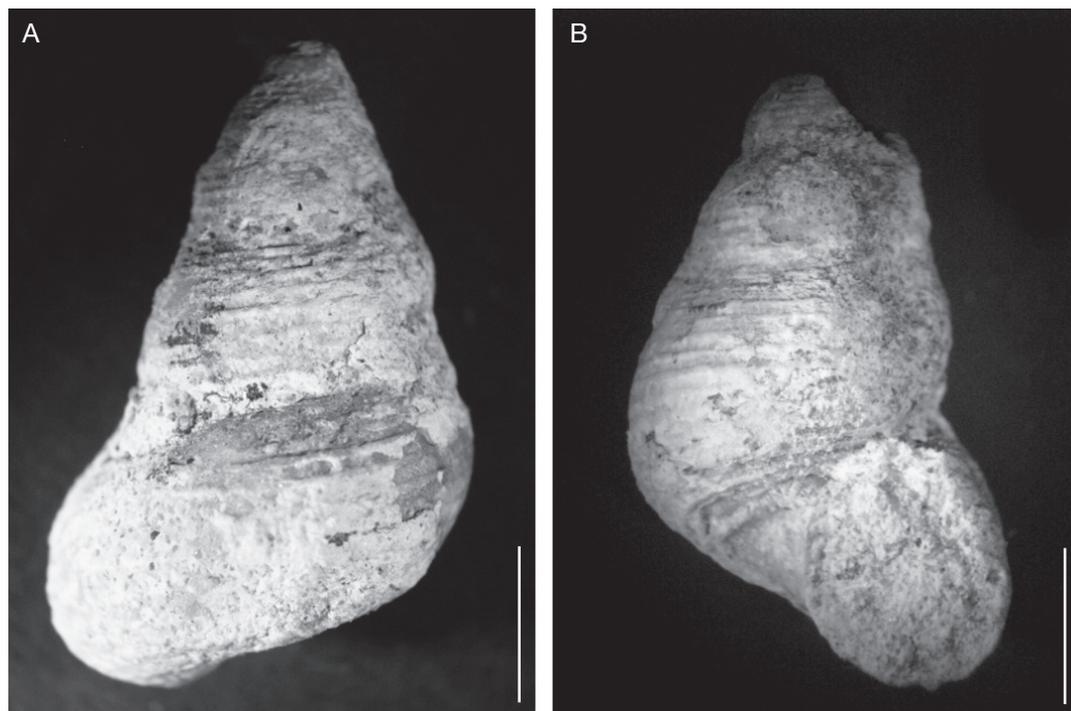


FIG. 4. — *Tudorella draparnaudi* (Beck 1837), Miocène moyen, Mirabeau, France (collection F. Magnin). Échelles : 5 mm.

qu'ils appartiennent en réalité à des clades séparés. La séparation de ces deux lignées évolutives apparaît d'autant plus nette que l'une d'entre elle (*Tudorella* sp.) ne contient que les individus d'une seule population algérienne isolée géographiquement (Rass el Hamra, ex-cap de Garde, près de la ville de Annaba, ex-Bône) alors que l'autre (*Tudorella sulcata* s.s.) contient à la fois les populations provençales situées sur la rive européenne et les autres populations algériennes pourtant aussi distantes entre elles (170 km) qu'elles le sont de la population de Annaba (respectivement 110 et 240 km). La population du Rass el Hamra, de par ses trois récoltes distantes de moins d'un kilomètre, représente donc un clade fortement isolé (*Tudorella* sp.), tant génétiquement que géographiquement, et probablement endémique. En effet, de par son appartenance au bloc tectonique Kabylies/Sicile/Calabre, la péninsule de l'Edough a subi un isolement géologique ancien. Après son raccordement au bloc continental durant le Miocène, les phases de transgressions marines du Pliocène ont

pu inonder les basses terres entourant la péninsule de l'Edough et formant une île temporaire (Carranza & Wide 2004), phénomène biogéographique important décrit sous le nom d' « île fossile continentale » (Lanza 1984). De plus, la situation actuelle se double d'un isolement géologique marqué par la dominance des grès et argiles de Numidie (Joleaud 1936) fortement siliceux et donc défavorable à une malacofaune plutôt calcicole, ceci tout autour du massif de l'Edough vers l'ouest, vers le sud et même vers l'est. Ainsi, l'histoire évolutive de cette lignée méconnue est sans doute à rechercher du côté des taxons sardes, siciliens ou maltais, tant la proximité paléogéographique a dû être importante au cours du Messinien puis du Plio-Quaternaire.

Il faut donc voir dans cette variabilité génotypique non négligeable des populations algériennes, y compris au niveau individuel, une origine ancienne et parfaitement autochtone avec un flux génétique continu au sein de toute l'aire de ce sous-ensemble kabylo-constantinois qui s'étend pourtant sur plu-

sieurs centaines de kilomètres carrés de massifs à dominante calcaire (monts de Constantine, gorges de Ben Haroun, gorges de Kherrata, Yemma Gouraya à Béjaïa, et probablement jusqu'au Djebel Takdempt à Dellys). À l'inverse, il faut donc voir dans la variabilité génotypique quasi nulle des populations provençales, une origine allochtone plus ou moins récente. Ce résultat inattendu peut s'expliquer par un événement exceptionnel de dispersion à longue distance, probablement unique, par l'intermédiaire d'un processus naturel ou bien d'une introduction humaine de nature volontaire ou involontaire à travers la Méditerranée, et dont la date et le procédé demeurent inconnus. À ce jour, l'un des deux haplotypes rencontrés en France est identique à celui d'un individu de la population des gorges de Ben Haroun. Quant à la légère différence observée entre le second haplotype rencontré en France et tous ceux déjà rencontrés en Algérie, elle peut sans doute s'expliquer par un échantillonnage des populations algériennes encore incomplet. Il sera donc intéressant à l'avenir de poursuivre et d'intensifier l'échantillonnage, dans le secteur d'origine présumé (gorges de Ben Haroun) mais aussi dans de nouveaux secteurs où l'espèce est connue mais n'a pas encore pu être échantillonnée (gorges de Kherrata, Dellys, Tablabalt près de L'Arbaa Naït Irathen...). Ainsi, nous pourrions espérer trouver les haplotypes autochtones exacts d'où proviennent les populations françaises actuelles, et confirmer l'hypothèse de leur introduction récente et issue d'un événement unique. Dans le cas contraire, certaines populations françaises pourraient posséder des haplotypes propres, ce que nous devrions rechercher en poursuivant l'échantillonnage dans des secteurs encore non étudiés (notamment en limite d'aire, vers Bandal).

Si on compare les deux phylogrammes ensembles (Fig. 3), ils apparaissent totalement congruents, indiquent une isolation reproductive complète entre les différents clades reconnus, et suggèrent fortement une distinction au rang spécifique entre le premier clade algéro-provençal (*Tudorella sulcata* s.s.) et le second clade isolé de la péninsule de l'Edough à Annaba (*Tudorella* sp.).

#### INTERPRÉTATION TAXONOMIQUE

L'appartenance de l'agrégat «*sulcata*» au genre *Tudorella* est confirmée par nos résultats, renforçant ainsi

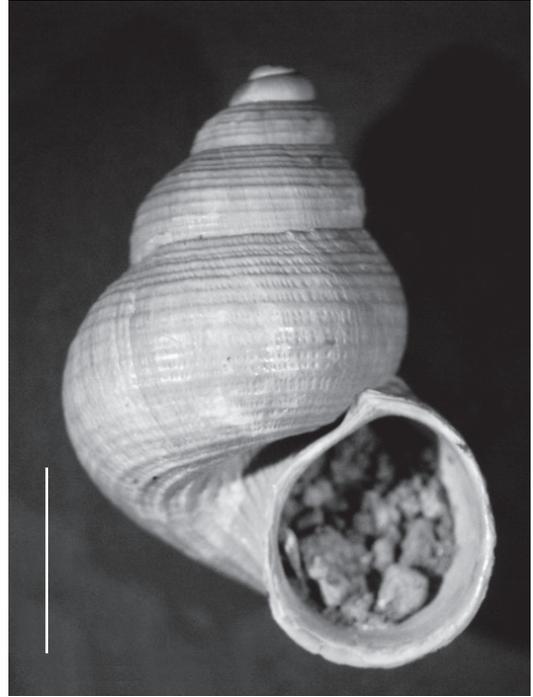


FIG. 5. — *Tudorella sulcata* (Draparnaud, 1805), Pliocène supérieur, Puimoisson, France (collection F. Magnin). Échelle : 5 mm.

l'apport des travaux caryologiques de Vitturi *et al.* (1986), ceci en dépit de variations morphologiques pouvant paraître plus fortes entre *T. ferruginea* et les différents représentants de l'agrégat «*sulcata*» qu'entre ces derniers et *P. elegans*. La séparation précoce et le fort isolement de *T. ferruginea* au sein du genre semblent désormais démontrés sur des bases moléculaires, et l'indépendance des deux lignées «*ferruginea*» et «*sulcata*» suggérée par les données stratigraphiques et paléobiographiques. De plus, la monophylie de l'agrégat «*sulcata*» actuel est confirmée, au moins vis-à-vis de l'espèce sœur *T. ferruginea*.

D'un point de vue taxonomique et nomenclatural, nos résultats impliquent que les populations algériennes du sous-ensemble kabylo-constantinois appartiennent au même taxon que les populations françaises de Provence. Comme elles n'ont jamais été formellement nommées, la priorité nomenclaturale incombe de fait au seul nom scientifique disponible, *Cyclostoma sulcatum* Draparnaud, 1805, défini par le

type porte-nom provenant de Provence. Les populations kabylo-constantinoises appartiennent donc à *Tudorella sulcata* s.s. Les populations algériennes du sous-ensemble isolé de la péninsule de l'Edough appartiennent en revanche à un taxon distinct (*Tudorella* sp.), affine à *T. sulcata*, mais dont le nom et le rang restent à définir. Ses affinités éventuelles avec les ensembles insulaires sardes, siciliens ou maltais, et leur rattachement respectif à des taxons connus, devront être recherchées afin d'envisager, si besoin, la description éventuelle d'un nouveau taxon.

Pour les populations du sous-ensemble occidental centré autour de la mer d'Alboran (SE péninsule ibérique, NE Maroc et NW Algérie), Martínez-Ortí *et al.* (2008) ont montré un fort isolement génétique avec les autres sous-ensembles de Méditerranée centrale : d'une part l'agrégat « *sulcata* » qu'ils nomment *T. sulcata sulcata* (Draparnaud, 1805), et d'autre part la lignée maltaise qu'ils nomment *T. sulcata melitense* (Sowerby, 1847). Ils élèvent alors le taxon bético-rifain au rang d'espèce qu'ils nomment *Tudorella mauritanica* (Pallary, 1898) et dont le type provient du littoral algérien (Ghazaouet, ex-Nemours) à proximité de la frontière marocaine.

Nous n'avons par contre pu réunir aucune information précise sur la présence éventuelle d'un sous-ensemble isolé en Grèce sur l'île de Corfou (Firama 2006, cf. <http://www.firama.com/landsnails/838/index.asp>, consulté le 11 février 2008) et d'un autre en Libye dans la péninsule de Cyrénaïque (Sacchi 1958).

#### PERSPECTIVES

La poursuite de ce travail concomitant de révision taxonomique et d'inventaire chorologique nous permettra de connaître le nombre d'unités de conservation qui existent actuellement chez le genre *Tudorella*, d'identifier les menaces qui pèsent sur chacune d'elles, et de définir les priorités de conservation à mettre en place. À échelle plus vaste, une meilleure connaissance de la place et du rôle de l'histoire naturelle et de la paléogéographie dans les points chauds de biodiversité actuelle, aura des implications sur les futurs scénarios de conservation face aux changements globaux.

D'un point de vue strictement génétique, la question des flux de gènes en fonction de la taille des populations, de leur isolement géographique

(fragmentation d'habitats) et de l'histoire évolutive du taxon, n'est pas connue. Il en est de même de la place et du rôle des événements de dispersion à longue distance, tels que celui mis en évidence ici pour la Provence, dans les processus évolutifs et les modifications chorologiques.

Enfin, le couplage de la paléogéographie et de la paléontologie visera le calibrage d'une horloge moléculaire utilisable au sein du genre *Tudorella* et des genres voisins (*Pomatias* et *Leonia*).

#### Remerciements

Nous tenons à remercier tous ceux qui nous ont aidé sur le terrain pour accéder aux sites, particulièrement Gérard de Béclair (université d'Annaba, Algérie), Malika Ourari (université de Béjaïa, Algérie) ainsi que la direction et tout le personnel du Parc national de Gouraya (Bejaia, Algérie). Alberto Martínez-Ortí (Museu Valencià d'Història Natural, Espagne) a été le premier à interagir positivement avec nous, dans le cadre de ses travaux sur la phylogénie des Pomatiidae de la péninsule ibérique. Fabio Liberto (Cefalù, Italie) nous a fourni de précieuses informations sur la malacofaune sicilienne. Daniela Esu (Institut de Géologie et Paléontologie, université « La Sapienza », Rome) nous a communiqué quelques informations. Enfin les rapporteurs Véronique Barriel, Folco Giusti et Didier Merle, ainsi que Jean-Paul Saint Martin et Alex Baumel, nous ont fait part de leurs critiques constructives ayant permis d'améliorer le présent manuscrit.

#### RÉFÉRENCES

- ALBERDI M. T., ARIAS C., BIGAZZI G., BONADONNA F. P., LEONE G., LOPEZ N., MICHAUX J. R., MORALES J., ROBLES F. & SORIA D. 1982. — Nuevo yacimiento de molluscos y vertebrados del Villafranchiense de la cuenca del Júcar (Albacete, Espana), in LHÉNAFF R. (ed.), *Actes du colloque « Le Villafranchien méditerranéen »*, volume 1. université de Lille, Lille: 255-271.
- ALZONA C. 1971. — Malacofauna italiana. Catalogo a bibliografia del molluschi viventi terrestri e d'acqua dolce. *Atti Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 111: 1-433.
- ANIMALBASE PROJECT GROUP, 2005. — AnimalBase.

- Early zoological literature online. World wide web electronic publication, <http://www.animalbase.uni-goettingen.de>.
- BAHL A. & PFENNINGER M. 1996. — A rapid method of DNA isolation using laundry detergent. *Nucleic Acids Research* 24: 1587-1588.
- BALLESIO R., CARBONNEL G., MEIN P., & TRUC G. 1979. — Sur un nouveau gisement fossilifère du Miocène supérieur (Tortonien-Turolien moyen) de Cucuron (Vaucluse). *Geobios* 12: 467-471.
- BLONDEL J. & ARONSON J. 1995. — Biodiversity and ecosystem function in the Mediterranean Basin: human and non-human determinants, in DAVIS G. W. & RICHARDSON D. M. (eds.), *Biodiversity and Ecosystem Function in Mediterranean-Type Ecosystems*. Ecological studies 109. Springer-Verlag, Berlin: 43-119.
- BODON M., FAVILLI L., GIANNUZZI-SAVELLI R., GIOVINE F., GIUSTI F., MANGANELLI G., MELONE G., OLIVIERO M., SABELLI B. & SPADA G. 1995. — Gastropoda Prosobranchia, Heterobranchia Heterostropha, in MINELLI A., RUFFO S. & LA POSTA S. (eds), *Checklist delle specie della fauna italiana*. Calderini, Bologna, Fascicolo 14: 1-60.
- BOURGUIGNAT J.-R. 1864. — *Malacologie de l'Algérie*. Tome II. Augustin Challamel, Paris, 380 p.
- BOURGUIGNAT J.-R. 1868. — *Histoire malacologique de la régence de Tunis*. A. Challamel, Paris, 44 p.
- BRACKETT D. 2004. — Préface, in BAILLIE J. E. M., HILTON-TAYLOR C. & STUART S. N. (eds), *2004 IUCN Red List of Threatened Species: a Global Species Assessment*. International Union for Conservation of Nature, Gland; Cambridge: xiii-xiv.
- CARRANZA S. & WADE E. 2004. — Taxonomic revision of Algero-Tunisian *Pleurodeles* (Caudata: Salamandridae) using molecular and morphological data. Revalidation of the taxon *Pleurodeles nebulosus* (Guichenot, 1850). *Zootaxa* 488: 1-24.
- CIANGHEROTTI A. & ESU D. 2000. — Paleocologic and biochronologic meaning of the Early Pleistocene molluscan fauna from the Anghiari basin (Tiber River Upper Valley, Central Italy). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 39: 217-224.
- COSSIGNANI T. & COSSIGNANI V. 1995. — *Atlante delle conchiglie terrestri e dulciaquicole italiane*. L'Informatore Piceno, Ancona, 208 p.
- COVAS R. & BLONDEL J. 1998. — Biogeography and history of the Mediterranean bird fauna. *Ibis* 140: 395-407.
- DRAPARNAUD J.-P.-R. 1805. — *Histoire naturelle des mollusques terrestres et fluviatiles de la France*. Plaisan, Paris; Renaud, Montpellier [9] + [viii] + 134 p. (ouvrage posthume).
- DUBAR M. & MAGNIN F. 1992. — Présence d'hélicelles (Helicellinae) dans le Pliocène du Midi de la France. Nouvelles données sur la dispersion du groupe au Pléistocène inférieur : implications paléoclimatiques. *Geobios* 25: 357-366.
- ESU D. 1982. — Les mollusques continentaux du Villafranchien de l'Italie : indications biostratigraphiques et paléoclimatiques, in LHÉNAFF R. (ed), *Actes du colloque « Le Villafranchien méditerranéen »*, volume 1. université de Lille, Lille: 71-82.
- ESU D. 1984. — La malacofauna continentale pliocénica di mandriola (Sardaigne occidentale): sistemática e paleobiogeografica. *Geologica Romana* 23: 23-50.
- ESU D. 1999. — Contribution to the knowledge of Neogene climatic changes in western and central Europe by means of non-marine molluscs, in AGUSTI J., ROOK L. & ANDREWS P. (eds), *The Evolution of Neogene Terrestrial Ecosystems in Europe*. Cambridge University Press, Cambridge: 328-354.
- ESU D. & KOTSAKIS T. 1983. — Les vertébrés et les mollusques continentaux du Tertiaire de la Sardaigne : paléobiogéographie et biostratigraphie. *Geologica Romana* 22: 177-206.
- FALKNER G., RIPKEN T. E. J. & FALKNER M., 2002. — *Mollusques continentaux de France*. Patrimoines Naturels 52. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 350 p.
- FECHTER R. & FALKNER G. 1993 — *Moluscos. Moluscos europeos marinos y de interior*. Blume Naturaleza, Barcelone, 287 p.
- FIRAMA, 2006. — Firama seashells and landsnails. World wide web electronic publication, <http://www.firama.com>.
- GERMAIN L. 1930-1931. — *Mollusques terrestres et fluviatiles*. Faune de France 21. Librairie de la faculté des Sciences, Paris, 893 p.
- GIUSTI F. & MANGANELLI G. 1984. — Relationships between geological land evolution and present distribution of terrestrial gastropods in the western mediterranean area, in SOLEM A. & VAN BRUGGEN A. C. (eds), *World-Wide Snails*. Brill; Backhuys, Leyde: 70-92.
- GIUSTI F., MANGANELLI G. & SCHEMBRI P. J. 1995. — *The Non-Marine molluscs of the Maltese Islands*. Monografie delle Museo Regionale di Scienze Naturali, XV, Torino, 607 p.
- GRANIER, J. 1976. — Les mollusques terrestres du Sud-Est, in LUMLEY H. DE (ed.) *La préhistoire française*. Volume 1. CNRS, Paris: 447-453.
- GUILLER A., COUTELLEC-VRETO M. A., MADEC L. & DEUNFF J. 2001. — Evolutionary history of the land snail *Helix aspersa* in the Western Mediterranean: preliminary results inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Ecology* 10: 81-87.
- JODOT P. 1958. — Les faunes de mollusques continentaux réparties dans le sud-est de l'Espagne entre le Miocène supérieur et le Quaternaire. *Memorias y Comunicaciones del Instituto Geológico Provincial de Barcelona* 17: 1-133.
- JOLEAUD L. 1936. — *Étude géologique de la région de La Calle*. Imprimerie de la typo-litho et Jules Carbonel, Alger, 182 p.
- KTARI M. H. & REZIG M. 1976. — La faune malacologique

- de la Tunisie septentrionale. *Bulletin de la Société des Sciences naturelles de Tunisie* 11: 31-74.
- LANZA B. 1984. — Sul significato biogeografico delle isole fossili, con particolare riferimento all'arcipelago Pliocenico della Toscana. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali* 125: 145-158.
- MAGNIN F. 1991. — *Mollusques continentaux et histoire quaternaire des milieux méditerranéens (sud-est de la France, Catalogne)*. Thèse, université d'Aix-Marseille II, Aix-en-Provence, France, 364 p.
- MARTÍNEZ-ORTÍ A. & ROBLES F. 2005. — Los caenogasterópodos terrestres (Mollusca, Orthogastropoda) de la Comunidad Valenciana (España). *Iberus* 23 (2): 7-24.
- MARTÍNEZ-ORTÍ A., ELEJALDE M. A., MADEIRA M. J. & GÓMEZ-MOLINER B. sous presse. — Morphological and DNA-based taxonomy of *Tudorella* P. Fischer, 1885 (Caenogastropoda, Pomatiidae). *Journal of Conchology*.
- MONTENAT G. & TRUC G. 1971. — Pliocène supérieur et Villafanchien dans le Levant espagnol (Provinces de Murcia et d'Alicante). *Boletín Geológico y Minero* 82: 52-58.
- MONTOYA P., ALBERDI M. T., BARBADILLO L. J., MADE J. V. D., MORALES J., MURELAGA X., PENALVER E., ROBLES F., BUSTOS A. R., SANCHEZ A., SANCHIZ B., SORIA D. & SZYNDLAR Z. 2001. — Une faune très diversifiée du Pléistocène inférieur de la Sierra de Quibas (province de Murcia, Espagne). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, série IIa, Sciences de la terre et des planètes 332: 387-393.
- MYERS N. & COWLING R. M. 1999. — Mediterranean Basin, in MITTERMEIER R. A., MEYERS N., GIL P. R. & MITTERMEIER C. G. (eds), *Hotspots: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions*. CEMEX, Mexico: 254-267.
- PALLARY P. 1898. — Les cyclostomes du nord-ouest de l'Afrique. *La Feuille des Jeunes Naturalistes*, III<sup>e</sup> série, 29 (338): 17-21.
- PAVON D. 2005. — *Tudorella sulcata sulcata* (Draparnaud 1805) (Gastropoda: Pomatiidae), une espèce patrimoniale de la malacofaune française. *Bioscience mesogéen* 21: 155-170 (daté 2004, publié en 2005).
- PAVON D. & BERTRAND A. 2005. — Liste commentée des mollusques continentaux du département des Bouches-du-Rhône. *Bulletin de la Société linnéenne de Provence* 56: 35-47.
- PETTIT R. J., BREWER S., BORDÁCS S., BURG K., CHEDDADI R., COART E., COTTRELL J., CSAIKL U. M., VAN DAM B., DEANS J. D., ESPINEL S., FINESCHI S., FINKELDEY R., GLAZ I., GOICOECHEA P. G., SVEJGAARD JENSEN J., KÖNIG A. O., LOWE A. J., FLEMMING MADSEN S., MÁTYÁS G., MUNRO R. C., POPESCU F., SLADE D., TABBENER H., DE VRIES S. G. M., ZIEGENHAGEN B., DE BEAULIEU J.-L. & KREMER A. 2002. — Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management* 156: 49-74.
- PENNINGER M., HRABÁKOVÁ M., STEINKE D. & DÉPRAZ A. 2005. — Why do snails have hairs? A Bayesian inference of character evolution. *BMC Evolutionary Biology* 5: 59.
- PICARD J. 1949. — Notes sur les cyclostomes des régions paléarctiques. *Journal de Conchyologie* 89: 62-82.
- POTIEZ V. & MICHAUD A. 1838. — *Galerie des mollusques, ou catalogue méthodique, descriptif et coquilles du Muséum de Douai*. Baillière, Paris, XXXVI: 560 p.
- PUISSÉGUR J.-J. 1984. — Les faunes malacologiques plio-pléistocènes de la Bresse. Significations écologique, climatique et chronologique. *Géologie de la France* 3: 281-302.
- QUÉZEL P. & MÉDAIL F. 2003. — *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris, 573 p.
- RONQUIST F. & HUELSENBECK J. P. 2003. — MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572-1574.
- SACCHI C.F. 1958. — Les mollusques terrestres dans le cadre des relations biogéographiques entre l'Afrique du Nord et l'Italie. *Vie et Milieu* 9: 11-52.
- SCHLICKUM W. R. 1964. — Die Molluskenfauna der Süßbrackwassermolasse Niederbayerns. *Archiv für Molluskenkunde* 93: 1-70.
- SOWERBY G. B. ("SOWERBY I") 1847. — *Thesaurus Conchyliorum, or Monographs of Genera of Shells*. Volume I (3). Blommsbury, Londres, 524 (438) p.
- STWORZEWICZ E. 1993. — Palaeobiogeographical characteristics of the Miocene land snail fauna of Poland. *Scripta Geologica special issue* 2: 397-406.
- THOMPSON J. D., HIGGINS D. G. & GIBSON T. J. 1994. — Clustal-W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* 22: 4673-4680.
- TRUC G. 1971. — Gastéropodes continentaux néogènes du Bassin rhodanien. *Documents des laboratoires de Géologie de l'université de Lyon*, HS: 78-129.
- VÉLA E. & BENHOUBOU S. 2007. — Évaluation d'un nouveau point-chaud de biodiversité végétale dans le Bassin méditerranéen (Afrique du Nord). *Comptes Rendus Biologies* 330 (8): 589-605.
- VITTURI R., CATALANO E. & MACALUSO M. 1986. — Chromosome studies in three species of the gastropod superfamily Littorinoidea. *Malacological Review* 19: 53-60.
- WINNENPENNICKX B., BACKELJAU T. & DE WACHTER R. 1993. — Extraction of high molecular weight DNA from molluscs. *Trends in Genetics* 9: 407.

Soumis le 27 mars 2007;  
 accepté le 6 décembre 2008.