

Les gastéropodes et les forêts anciennes

par Sylvain VRIGNAUD¹

¹ Sylvain VRIGNAUD
7, Clos Joseph Laurent
03000 NEUVY
vrignaud.sylvain@free.fr

Résumé : Les escargots et limaces jouent un rôle important dans le fonctionnement des forêts, de la litière notamment. Des études ont montré que les peuplements de gastéropodes réagissent à l'ancienneté des forêts (continuité de l'état boisé), à la maturité des peuplements forestiers (disponibilité du bois mort au sol), et à leur exploitation (temps depuis la dernière coupe, sélection d'essence). Néanmoins, il est parfois difficile de distinguer l'effet de ces différents aspects, et peu d'études se sont spécifiquement dédiées à l'établissement de listes d'espèces indicatrices de forêts anciennes. Sur la base d'une étude et à dire d'expert, une liste d'espèces potentiellement indicatrices de forêts anciennes présentant une continuité du bois mort au sol est proposée. Aux vues des connaissances actuelles sur la thématique « gastéropodes et forêts anciennes » et sur la répartition des espèces dans le Massif central, cette liste doit être considérée comme préliminaire, des études sur le terrain sont indispensables pour l'étayer.

Mots-clés : forêt, gastéropodes, ancienneté, maturité

Le CBN Massif central coordonne la réalisation d'une « **boîte à outils** » spécifique aux **forêts anciennes du Massif central**. Ces outils permettent d'identifier et localiser les forêts anciennes du Massif central, de caractériser leur maturité, leur état de conservation et la biodiversité potentielle qu'elles abritent. Ils sont destinés à donner des éléments factuels pour identifier et hiérarchiser les enjeux locaux en termes de conservation, éclairer les choix de gestion et orienter les actions.

Retrouvez l'ensemble des indicateurs mis au point par le CBN Massif central et ses partenaires, ainsi que les résultats de l'enquête sur les forêts anciennes et matures du Massif central sur notre site internet http://cbnmc.fr/forets_anciennes

Rédaction

Partenaires financiers



Le projet « Outils pour identifier et caractériser les forêts anciennes du Massif central » est cofinancé(e) par l'Union européenne. L'Europe s'engage dans le Massif central avec le fonds européen de développement régional.



Coordination



Introduction

Les gastéropodes terrestres regroupant escargots et limaces comptent 454 espèces en France (GARGOMINY *et al.* 2011). Ceux-ci sont principalement présents dans le sud de la France (CUTTELOD *et al.* 2011). Cette répartition répond à la dernière glaciation. Depuis la fin de cette dernière, les espèces et notamment celles liées aux forêts ont progressé vers le nord ou ont disséminé depuis des refuges glaciaires non méditerranéens (BENOCCI *et al.* 2015). Depuis l'holocène, le peuplement forestier a été amené à évoluer à la faveur de changements climatiques. De même, avant le début de la déforestation conséquente liée aux activités humaines, des phases alternant forêts et milieux ouverts se sont succédées localement. Mais jusqu'à cette période appelée holocène, la forêt dominait globalement. Après l'âge du bronze, l'exploitation de la forêt a été variable mais a globalement progressé pour atteindre la surface minimale vers 1850 correspondant au minimum forestier. Enfin, depuis environ 1850, la forêt a bénéficié d'un report des besoins énergétiques vers les énergies fossiles. Ainsi, la surface forestière a considérablement augmenté. Mais dans ce contexte, une continuité forestière ne correspond pas forcément à continuité fonctionnelle. En effet, le bois mort a pu être prélevé altérant du même coup la continuité fonctionnelle.

Ainsi, deux aspects peuvent être distingués : l'ancienneté de la forêt et l'intégrité de celle-ci. Dans le premier cas, il y a rupture fonctionnelle du fait de la disparition complète du biotope forestier et de l'ensemble des micro habitats associés (bois mort compris). Après reconstitution de la forêt, le milieu concerné étant progressivement recolonisé par des espèces inféodées au milieu forestier, on peut donc assister à une évolution du peuplement étudié suivant les possibilités de colonisations des différents groupes et espèces. Certains éléments cartographiques, archéologiques et paléoécologiques peuvent permettre d'approcher l'ancienneté en années, siècles ou plus. Dans le second cas, l'intégrité forestière s'entend par une continuité fonctionnelle de la forêt depuis son implantation suivant la dernière glaciation. Cette continuité fonctionnelle sous entend non seulement une continuité de l'état boisé (ancienneté), mais aussi la présence continue de compartiments écologiques indispensables à certaines espèces, comme le bois mort (élément de maturité). Des éléments cartographiques, archéologiques et paléoécologiques probants peuvent laisser supposer que la forêt a perduré (on suppose depuis la dernière glaciation), mais si elle a subi une pression anthropique (avec, par exemple, un prélèvement systématique du bois mort au sol) elle perd ainsi son intégrité. On peut alors évaluer cette intégrité suivant la présence (mais surtout l'absence) d'espèces sensibles à cette discontinuité fonctionnelle.

Bien que bénéficiant de connaissances lacunaires et d'une prise en compte bien faible dans les problématiques de conservation et de gestion, les gastéropodes terrestres sont de bons indicateurs en matière de conservation forestière et des propriétés édaphiques du fait de leurs facultés de dispersion limitées, de l'échelle des micro-habitats fréquentés, de leurs exigences en matière d'habitats et de leurs niches écologiques spécialisées (SCHILTHUIZEN *et al.* 2001 ; KAPPES 2005 ; WATTERS *et al.* 2005 ; BAUR *et al.* 2014). Les mollusques sont ainsi utilisés comme bio-indicateurs dans différents pays (RANCKA *et al.* 2015).

Biologie et écologie des gastéropodes terrestres

Les escargots et limaces possèdent des régimes alimentaires divers : carnivores, coprophages¹, herbivores. Certaines espèces (voire familles) sont spécialisées (cas des vitrinidae carnivores), mais les espèces ont bien souvent un régime alimentaire opportuniste. Aucune analyse de bols alimentaires n'a pour l'instant fait l'objet de publication. Elle nécessiterait des études métagénomiques, mais les référentiels sont encore lacunaires. Ainsi, des gastéropodes sont supposés consommer des fonges² et des algues pouvant se développer à la faveur du bois mort en décomposition (KAPPES 2005). A l'instar des arthropodes, les gastéropodes sont considérés comme ayant une part importante dans le fonctionnement écologique des sols forestiers (FITTER *et al.* 2005).

En outre, les conditions environnementales (micro-habitats) influent aussi sur les espèces de gastéropodes. L'humidité et l'ombrage fournis par l'intermédiaire de morceaux de bois morts conséquents (troncs et principaux branchages) conditionnent les espèces (KAPPES 2005). En forêt, la qualité des habitats au regard des exigences des gastéropodes est principalement déterminée par les conditions pédologiques (sol et litière) (REMM *et al.* 2016).

L'espérance de vie des limaces et escargots est courte (bien souvent infra-annuelle). Dans leur globalité ils possèdent des facultés de dissémination active limitées. Par contre, les facultés de dissémination passives sont très variables suivant les espèces. Certaines profitent d'autres espèces animales pour bénéficier de cette

¹ La coprophagie est un régime alimentaire qui repose sur la consommation de matières fécales.

² Ensemble des champignons

zoochorie³. Plus récemment l'anthropochorie⁴ a augmenté les possibilités de dissémination passive (transports de terres, de matières végétales...). Mais cette dissémination passive semble être plus favorable pour les espèces liées aux milieux ouverts.

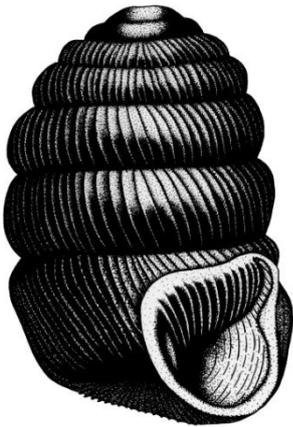


Figure 1 : *Pagodulina pagodula pagodula* (Des Moulins, 1830), Maillot de Dordogne est une espèce d'escargots pouvant potentiellement être le témoin de l'ancienneté des forêts voire de leur intégrité (illustration : Sylvain VRIGNAUD).

Synthèse des études

Peu d'études portent sur les mollusques et les perturbations en milieux forestiers. Les zones étudiées sont principalement les Etats-Unis, l'Europe centrale et du nord. En France, la zone méditerranéenne a fait l'objet de recherches notamment sous cet aspect par F. MAGNIN et L. KISS (KISS *et al.* 2006 ; MAGNIN *et al.* 1995). Aucune étude n'a été publiée à ce jour dans le reste de la France.

- Ancienneté de la forêt

Plus les forêts sont anciennes, plus elles hébergent une grande diversité d'espèces (MONING *et al.* 2009). Une rupture fonctionnelle peut entraîner des modifications des peuplements de gastéropodes forestiers. Quelques études font ressortir que des forêts récentes ne possèdent pas certaines espèces (WATTERS *et al.* 2005).

WATTERS *et al.* (2005) ont estimé que 38 à 55 % des espèces forestières avaient recolonisé un site redevenu forestier depuis des refuges en 30 ans. Ces chiffres laissent à penser que la recolonisation peut être relativement rapide pour un certain nombre d'espèces. Mais des interrogations peuvent se poser quant à la recolonisation possible et à son délai (si elle est possible) concernant le pourcentage restant.

Une des questions cruciales concerne l'impact d'événements naturels majeurs particulièrement ravageurs : les incendies. Ceux-ci ont, en effet, eu lieu naturellement avant l'anthropisation avec une périodicité longue. Aussi, un tel événement rompt la continuité forestière (au-delà même de sa fonctionnalité). La question réside donc dans la possibilité d'une résilience. Les espèces forestières *stricto-sensu* peuvent-elles recoloniser ? Des éléments de réponses en zones méditerranéennes ont été apportés par KISS *et al.* (2006) qui ont prouvé une résilience (abondance et diversité) de la malacofaune⁵ au bout de 5 ans. Ce délai court peut s'expliquer par les refuges (du type rochers) qui ont permis la survie d'individus. Toutefois, ce constat a été fait en zone méditerranéenne avec une fréquence des incendies élevée ainsi qu'un relief bien souvent escarpé et une géologie permettant la présence de ces refuges.

Cette résilience dépend aussi du pH du sol (HYLANDER 2011). Celui-ci augmente d'ailleurs suite à l'incendie du fait de la minéralisation liée au feu (Simard *et al.* 2001). La recolonisation est plus compliquée pour les espèces hygrophiles⁶ (RAY *et al.* 2014). Elle est donc spécifique et dépend de l'autécologie des espèces.

En outre, les possibilités de recolonisation dépendent aussi des continuités des habitats et des paysages (NORDÉN *et al.* 2014). Les zones refuges ont besoin d'une continuité spatiale pour permettre aux individus de disséminer, sans quoi, elle ne peut se faire qu'à la faveur de grands bonds liés à la zoochorie ce qui est moins probable.

³ Mode de dispersion par les animaux.

⁴ Mode de dispersion par les hommes.

⁵ Ensemble des mollusques d'une région donnée.

⁶ Qualifie une espèce qui se développe dans les milieux humides.

Au final, les espèces indicatrices des forêts anciennes doivent posséder une espérance de vie longue, un taux de reproduction faible, et des facultés de dispersion faible (NORDÉN *et al.* 2014). Hélas, les connaissances sur la biologie des espèces de gastéropodes sont beaucoup trop lacunaires pour attribuer des espèces à ces catégories. Cependant, quelques escargots et limaces peuvent être proposées et notamment parmi les espèces centimétriques aux capacités de dispersion moindre (CAMERON *et al.* 2010). Mais il est à noter qu'il n'y a aucune certitude derrière ces propositions de taxons indicateurs de l'intégrité forestière.

- Gestion forestière et éléments de maturité

Des coupes sélectives priorisant le chêne au détriment du hêtre affectent le peuplement malacologique⁷ qui tend à avoir une hétérogénéité spatiale moindre, une diversité moindre, mais une quantité d'individus plus importante (BENOCCI *et al.* 2015). Cette diversité moindre est le reflet d'un degré d'anthropisation plus élevé (BENOCCI *et al.* 2015) sans que les causes précises (modification de la structure du peuplement, de la disponibilité en bois mort, nature du bois mort, chimie du sol différente, fonge différente ...) n'aient été identifiées.

Une diminution de la quantité de bois mort disponible ainsi que la réduction de l'importance de la litière influent négativement sur la richesse et la densité de gastéropodes (MÜLLER *et al.* 2005 ; KAPPES *et al.* 2006 ; SÓLYMOS *et al.* 2009 ; WALENTOWSKI *et al.* 2014). Ainsi, il a été mis en évidence qu'il y avait une corrélation positive entre la quantité et la connectivité spatio-temporelle de bois mort et la richesse en invertébrés y compris pour les gastéropodes (KAPPES 2006 ; KAPPES *et al.* 2009).

En effet, les espèces typiquement forestières nécessitent un abri leur permettant d'éviter les lieux et périodes de sécheresses (KAPPES *et al.* 2014). Ce rôle est préférentiellement rempli par la quantité de bois mort disponible et la litière dans les lieux sujets à sécheresse. Cela est moins vrai dans les secteurs humides (KAPPES *et al.* 2014). Il existe donc un gradient géographique de sensibilité des espèces aux altérations de la fonctionnalité des forêts suivant les conditions climatiques et pédologiques. Un constat de présence d'espèces effectué en zones climatiques avec des périodes sèches marquées illustrant la continuité fonctionnelle de la forêt ne serait pas forcément extrapolable pour un secteur humide.

En outre, la présence de bois mort augmente la diversité de micro-habitats permettant par elle-même la coexistence d'espèces compétitrices sur des échelles qui leur sont propres (TORRE *et al.* 2014).

L'altération de la fonctionnalité d'origine anthropique qu'est le retrait du bois mort peut entraîner une disparition locale de certains taxons (WALENTOWSKI *et al.* 2014) empêchant ainsi toute résilience.

On ne connaît pas exactement le temps nécessaire pour la recolonisation de la forêt qui redevient mature par les gastéropodes. A ce sujet, MAGNIN *et al.* (1995) avaient souligné que les espèces liées aux milieux ouverts et aux accrues forestières⁸ avaient des facultés colonisatrices plus élevées que les espèces inféodées aux forêts matures. En outre, une forêt peut être considérée comme mature par certains observateurs au regard de certains groupes ou aspects (quantité de bois mort notamment), mais elle peut ne pas véritablement l'être du fait de l'absence de certains compartiments (espèces liées au bois mort en décomposition et en quantité suffisante). Une forêt peut donc être considérée comme fonctionnellement mature (du fait de l'abondance de bois mort notamment) sans que toutes les espèces liées à cette maturité fonctionnelle n'aient colonisé. Il n'est d'ailleurs pas à exclure que certains gastéropodes soient les derniers à coloniser une forêt devenue fonctionnellement mature.

Protocole de terrain

Les facteurs influençant le peuplement malacologique sont nombreux et difficiles à identifier (BROS *et al.* 2016). Un certain nombre peuvent être supposés (disponibilité en ions calcium reflété par le pH, présence de refuges de type rochers, humidité du sol et nature de celui-ci, température maximale...) en plus de l'ancienneté de la forêt et de son état de conservation. Aussi, lors de relevés de terrain, il peut être judicieux de noter différentes variables pouvant influencer les peuplements et ainsi essayer de peser le poids de chacune afin d'appréhender indirectement la continuité fonctionnelle des forêts.

Les forêts peu perturbées possèdent une diversité de micro-habitats non visibles pour l'homme mais révélée par une grande hétérogénéité de la malacofaune (HYLANDER 2011). Aussi, l'échantillonnage doit être suffisamment intense pour tendre vers l'exhaustivité (tout du moins la représentativité).

⁷ Etude des mollusques.

⁸ Végétation forestière pionnière colonisant naturellement des milieux ouverts abandonnés (friches, landes, ...).

Mais dans tous les cas, les effets des perturbations passées d'un site ne peuvent être que présumés par l'idiosyncrasie⁹ due à la répartition des espèces plus qu'aux facteurs environnementaux (HORÁČKOVÁ *et al.* 2014) et cela est d'autant plus vrai sur des sites acides (LOŽEK 1964 *in* JURICKOVA *et al.* 2014) du fait de la non conservation des coquilles anciennes.

Les aspects méthodologiques ne peuvent pas être exactement extrapolables du fait des concentrations d'espèces variables, de problématiques différentes et d'autres aspects pratiques tels que la présence ou non de rochers, de bois morts... Une adaptation en fonction de chaque contexte doit être élaborée. En toute rigueur, un plan d'échantillonnage adapté demande une pré-campagne de terrain afin d'évaluer le protocole envisagé et de l'ajuster. Ne pas le faire rendrait hasardeuse l'interprétation qui pourrait être faite, au risque de dégager des tendances erronées.

Cela étant, les recherches de terrain doivent inclure deux aspects : la recherche des espèces millimétriques aux concentrations relativement importantes localisées principalement au niveau de la litière et la recherche des espèces centimétriques aux concentrations plus faibles. Pour les millimétriques, l'échantillonnage passe par le prélèvement de la litière, le séchage et le tamisage (puis identification à la loupe binoculaire). Pour les centimétriques, une recherche à vue est nécessaire sur les troncs, au niveau des souches, du bois mort au sol, dans la litière, parmi les feuilles...

Les questions restant en suspens et à adapter suivant le contexte (*cf.* ci-dessus) sont : la taille des placettes inventoriées, la surface de litière échantillonnée et le nombre de répliquas, ainsi que le temps de recherche à vue.

Un problème réside toutefois dans la recherche à vue des limaces en particulier. En effet, celles-ci sont d'activité principalement nocturne et sont sensibles à l'hygrométrie aérienne. Bien qu'aucune étude sur les répercussions en matière de détection n'ait été publiée, intuitivement, la détection des limaces dépend de l'heure de la journée, de la météorologie et de la saison. C'est pourquoi, une non-détection de limace (et dans une moindre mesure des espèces centimétriques) doit être relativisée au regard des autres indicateurs d'ancienneté des forêts (informations liées à d'autres groupes, cartographiques...). Aussi, dans un premier temps, une approche pluridisciplinaire incluant les mollusques pourrait être pertinente afin d'effectuer une mise en perspective tant de la méthode que des résultats.

Listes des espèces indicatrices

Il n'y a pas d'étude ayant conduit à des listes de gastéropodes indicateurs de forêts anciennes à notre connaissance. La liste proposée concerne des espèces indicatrices de forêts intègres (anciennes avec continuité de bois mort au sol). En raison de la rareté des études, les propositions d'espèces candidates sont à dire d'expert et méritent une confirmation étayée.

Les recherches documentaires n'ont permis de trouver qu'une seule étude portant sur des indicateurs spécifiques des forêts naturelles (forêt ancienne non exploitée) : PILÁTE (2003) *in* REMM *et al.* (2015) qui relatent des espèces (*cf.* tableau 1) en Lituanie. Toutefois, comme expliqué plus haut, une extrapolation doit se faire avec précaution du fait, au minimum, des contextes climatiques et orographiques¹⁰ différents. De façon générale, ces auteurs précisent que les espèces millimétriques ainsi que la famille des Clausilidae sont de bons indicateurs des forêts anciennes. Toutefois, cela est à nuancer au regard des exigences spécifiques des gastéropodes.

⁹ Manière d'être particulière à chaque espèce qui l'amène à avoir tel type de réaction, de comportement qui lui est propre.

¹⁰ L'orographie est le domaine de la géomorphologie et de la géographie physique.

Tableau 1 : Liste des espèces potentiellement indicatrices des forêts intègres (anciennes avec continuité de bois mort au sol) dans le Massif central

Famille	Nom latin	Nom français
Aciculidae		
	<i>Acicula fusca</i> (Montagu, 1803)	Aiguillette fauve
	<i>Platyla dupuyi</i> (Paladilhe, 1868)	Aiguillette de Dupuy
Cochlicopidae		
	<i>Azecca goodalli</i> (A. Férussac, 1821)	Brillante dentée
Orculidae		
	<i>Pagodulina pagodula pagodula</i> (Des Moulins, 1830)	Maillot de Dordogne
	<i>Sphyradium doliolum</i> (Bruguière, 1792)	Maillot barillet
Enidae		
	<i>Ena montana</i> (Draparnaud, 1801)	Bulime montagnard
Clausiliidae		
	<i>Macrogaster attenuata lineolata</i> (Held, 1836)	Massue orientale
	<i>Macrogaster plicatula plicatula</i> (Draparnaud, 1801)	Massue costulée*
	<i>Macrogaster ventricosa ventricosa</i> (Draparnaud, 1801)	Grande massue*
Euconulidae		
	<i>Euconulus trochiformis</i> (Montagu, 1803)	Conule mat
Milacidae		
	<i>Tandonia rustica</i> (Millet, 1843)	Pseudolimace chagrinée
Limacidae		
	<i>Limax cinereoniger</i> Wolf, 1803	Grande limace
	<i>Malacolimax tenellus</i> (O. F. Müller, 1774)	Limace jaune

*espèces considérées comme indicatrices des « forêts naturelles » (c'est-à-dire intègres) par PILÂTE (2003) in REMM *et al.* (2015)

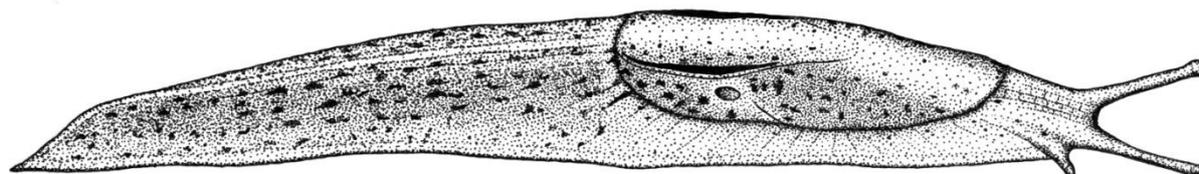


Figure 2 : *Tandonia rustica* (Millet, 1843), Pseudolimace chagrinée est typique des forêts anciennes (Illustration : Sylvain VRIGNAUD).



Figure 3 : Certaines forêts de la réserve naturelle nationale de Chastreix-Sancy hébergent des espèces telles que le conule mat *Euconulus trochiformis* (Montagu, 1803) laissant à penser qu'elles sont anciennes (au minimum).

Il est à noter que du fait des connaissances naturalistes encore bien sommaires, la présence de certaines espèces du tableau 1 n'est pas encore avérée sur le Massif central. Cela ne remet pas en cause leur bio-indication potentielle.

En outre, la présence des espèces du tableau 1 ne garantit pas un état de conservation optimal, il permet juste d'avoir des indices d'ancienneté de la forêt et de fonctionnalité du compartiment bois mort au sol (intégrité). La valeur indicatrice varie probablement suivant les espèces de gastéropode. Seules des études permettront d'étayer, de consolider et de nuancer les espèces proposées. En l'état actuel des connaissances, il paraît présomptueux de proposer un barème ou un système de notation permettant d'indiquer avec confiance l'état de conservation des forêts.

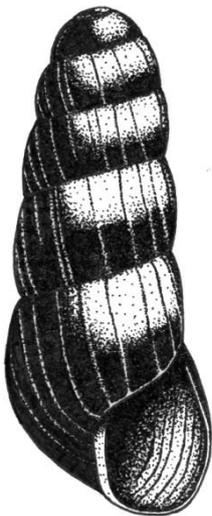


Figure 4 : *Acicula fusca* (Montagu, 1803), Aiguillette fauve pourrait aussi servir d'indicateur d'ancienneté voire d'intégrité forestière.

En outre, l'évaluation de l'ancienneté est aussi délicate pour les mêmes raisons. Bien que sur cet aspect, la littérature scientifique soit plus importante, il n'en demeure pas moins que les connaissances en France et *a fortiori* dans le Massif central sont nulles. Une méthode pourrait consister à essayer d'identifier un maximum de critères susceptibles d'affecter le peuplement malacologique dans différents sites avec une quantité de bois mort variable et de mesurer la contribution de chacun de ces critères dans la variation des peuplements. Les causes historiques se trouveraient alors dans la part restante de la contribution à la variation des peuplements non identifiée. Mais il faudrait alors être sûr que ces critères potentiels sont bien relevés et de façon très rigoureuse. En parallèle, des prélèvements suivant un repérage préalable sur les vieilles cartes des forêts anciennes et récentes permettrait d'identifier les fréquences discriminantes de taxons. Cela permettrait de mettre en évidence des espèces indicatrices (suivant leurs abondances).

A l'inverse, il est possible de retenir la présence d'espèces comme indicatrice de perturbations. En effet, des coupes à blanc favorise la colonisation d'espèces exotiques (parfois envahissantes) qui tendent à proliférer (SCHILTHUIZEN *et al.* 2005 ; KAPPES 2006). Aussi, la découverte de ce genre d'espèces indiquerait une perturbation antérieure. Cela serait vrai par des individus encore vivants ou par des coquilles subfossiles (dans des sols calcaires pour ce dernier point).

Bibliographie

- BAUR B., MEIER T., BAUR A. & SCHMERA D. 2014. Terrestrial gastropod diversity in an alpine region: disentangling effects of elevation, area, geometric constraints, habitat type and land-use intensity. *Ecography* 37: 390-401.
- BROS V., TORRE I. & SANTOS X. 2016. Uncovering the environmental factors that influence diversity patterns of Mediterranean terrestrial Gastropod communities: a useful tool for conservation. *Ecological Research* 31: 39-47.
- BENOCCI A., BACARO G. & MANGANELLI G. 2015. Local and regional scale biodiversity patterns of forest snail assemblages in Tuscany (central Italy). *Community Ecology* 16 (2): 147-155.
- CAMERON R. A. D., POKRYSZKO B. M. & HORSÁK M. 2010. Land snail faunas in Polish forests: patterns of richness and composition in a post-glacial landscape. *Malacologia* 53 (1) : 77-134.
- CUTTELOD A., SEDDON M. & NEUBERT E., 2011. European Red List of Non-marine Molluscs. Luxembourg: Publications office of the European Union. 47 pages + annexes.
- FITTER A. H., GILLIGAN C. A., HOLLINGWORTH K. KLECZKOWSKI K., TWYMAN R. M & PITCHFORD J. W. 2005. Biodiversity and ecosystem function in soil. *Functional Ecology* 19: 369-377.
- GARGOMINY O., PRIÉ V., BICHAIN J.-M., CUCHERAT X. & FONTAINE B. 2011. Liste de référence annotée des mollusques continentaux de France. *MalaCo*, 7 : 307-382.
- HORÁČKOVÁ J. HORSÁK M. & JUŘIČKOVÁ L. 2014. Land snail diversity and composition in relation to ecological variations in Central European floodplain forests and their history. *Community Ecology* 15(1): 44-53.
- HYLANDER K. 2011. The response of land snail assemblages below aspens to forest fire and clear-cutting in Fennoscandian boreal forest. *Forest Ecology and Management* 261: 1811-1819.
- KAPPES H. 2005. Influence of coarse woody debris on the gastropod community of a managed calcareous beech forest in western Europe. *Journal of Molluscan Studies* 71: 85-91.
- KAPPES H. 2006. Relations between forest management and slug assemblages (Gastropoda) of deciduous regrowth forests. *Forest Ecology and Management* 237: 450-457.
- KAPPES H., JABIN M., KULFAN J., ZACH P. & TOPP W. 2009. Spatial patterns of litter-dwelling taxa in relation to the amounts of coarse woody debris in European temperate deciduous forests. *Forest Ecology and Management* 257: 1255-1260.
- KAPPES H., TOPP W., ZACH P. & KULFAN 2006. Coarse woody debris, soil properties and snails (Mollusca: Gastropoda) in European primeval forests of different environmental conditions. *European Journal of Soil Biology* 42: 169-146.
- KAPPES H. & TOPP W. 2014. Responses of forest snail assemblages to soil acidity buffer system and liming. *Ecological Research* 29, 757–766.

- KISS L. & MAGNIN F. 2006. High resilience of Mediterranean land snail communities to wildfires. *Biodiversity Conservation* 15: 2925-2944.
- MAGNIN F., TATONI T., ROCHE P. & BAUDRY J. 1995. Gastropod communities, vegetation dynamics and landscape changes along an old-field succession in Provence, France. *Landscape and Urban Planning* 31: 249-257.
- MONING C. & MÜLLER J. 2009. Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests. *Ecological Indicators* 9: 922-932.
- MÜLLER J., STRÄTZ C. & HOTHORN T. 2005. Habitat factors for land snails in European beech forests with a special focus on coarse woody debris. *European Journal of Forest research* 124: 233-242.
- NORDÉN B., DAHLBERG A., BRANDRUD T. E., FRITZ O., EJRNAES R. & OVASKAINEN O. 2014. Effects of ecological continuity on species richness and composition in forests and woodlands: a review. *Ecoscience* 21 (1): 34-45.
- RANCKA B., Von PROSCHWITZ T., HYLANDER K. & GÖTMARK F. 2015. Conservation thinning in secondary forest: negative but mild effect on land molluscs in closed-canopy mixed oak forest in Sweden. *PLoS ONE* 10(3): e0120085.
- RAY E. J. & BERGEY E. A. 2015. After the burn: factors affecting land snail survival in post-prescribed-burn woodlands. *Journal of Molluscan Studies* 81 (1): 44-50.
- REMM L., LÖHMUS A., 2016. Semi-naturally managed forests support diverse land snail assemblages in Estonia. *Forest Ecology and Management*, 363: 159-168.
- SCHILTHUIZEN M., LIEW T.-S., ELAHAN B. B. & LACKMAN-ANCRENAZ I. 2005. Effects of Karst Forest Degradation on Pulmonate and Prosobranch Land Snail Communities in Sabah, Malaysian Borneo. *Conservation Biology* 19: 949–954)
- SCHILTHUIZEN M. & RUTJES H. A. 2001. Land snail diversity in a square kilometer of tropical rainforest in Sabah, Malaysian Borneo. *Journal of Molluscan Studies* 67: 417-423.
- SIMARD D. G., FYLES J. W., PARE D. & NGUYEN T. 2001. Impact of clearcut harvesting and wildfire on soil nutrient status in the Quebec boreal forest. *Canadian Journal of Soil Science* 81: 229-237.
- SÓLYMOS P., FARKAS R., KEMENCEI Z., PÁLL-GERGELY B., VILISICS F., NAGY A., KISFALI M. & HORNING E. 2009. Micro-habitat scale survey of land snails in dolines of the Alsó-hegy, Aggtelek National Park, Hungary. *Mollusca* 27: 167-171.
- TORRE I., BROS V & SANTOS X., 2014. Assessing the impact of reforestation on the diversity of mediterranean terrestrial Gastropoda. *Biodiversity and Conservation* 23 (10): 2579-2589.
- WALENTOWSKI H., MÜLLER-KROEHLING S., BERGMEIER E., BERNHARDT-RÖMERMANN M., GOSSNER M. M., REIF A., SCHULZE E.-D., BUßLER H., STRÄTZ C. & ADELMANN W. 2014. Faunal diversity of *Fagus sylvatica* forests: A regional and European perspective based on three indicator groups. *Annals of Forest Research* 57 (2): 215-231.
- WATTERS G. T., MENKER T. & O'DEE S. H. 2005. A comparison of terrestrial snail faunas between strip-mined land and relatively undisturbed land in Ohio, USA – an evaluation of recovery potential and changing faunal assemblages. *Biological Conservation* 126: 166-174.