

# **ÉTUDES SUR LES VARIATIONS DE *LITTORINA SAXATILIS***

## **VI. QUELQUES CAS QUI POSENT DE DIFFICILES PROBLÈMES.**

par

**E. Fischer-Piette, J.-M. Gaillard et B.-L. James**

*Laboratoire de Malacologie du Muséum ; University College of Swansea.*

### **INTRODUCTION**

Dans un article paru récemment dans ces mêmes « Cahiers », nous avons fait connaître deux cas de variabilité extrême de *Littorina saxatilis* (subsp. *tenebrosa*) en deux localités, l'une d'Ecosse et l'autre de France, qui étaient les seules, sur des centaines de stations visitées par les auteurs depuis la Scandinavie jusqu'au détroit de Gibraltar, à présenter une pareille variabilité. Ces particularités n'étaient pas dues aux conditions de vie, qui différaient profondément de l'une à l'autre des deux localités, de sorte que ces constatations posaient un problème fort difficile à résoudre.

Mais ce n'est pas le seul cas où ces auteurs se soient trouvés en face de difficiles problèmes. Aussi ont-ils décidé d'en présenter encore quelques - uns, dans le présent article. Comme précédemment, MM. Fischer-Piette et Gaillard, qui opèrent en France et sur les côtes ibériques, et M. James, qui opère en Grande-Bretagne, juxtaposent leurs constatations pour les présenter dans un même ouvrage.

### **A. DEUX LOCALITÉS D'ESPAGNE ET DE FRANCE OÙ SE POSENT DE DIFFICILES PROBLÈMES.**

par

**E. Fischer-Piette et J.-M. Gaillard.**

Les deux localités dont nous allons parler n'ont rien de comparable entre elles du point de vue de la topographie : l'une est un rentrant des côtes, une Ria espagnole, la Ria del Barquero ; l'autre est une île française située fort au large des côtes : l'île Hoedic, en

Bretagne. Mais en l'une comme en l'autre, l'examen des populations de *Littorina saxatilis* nous a mis en face de résultats tout à fait déroutants qui montrent bien l'extrême complexité des variations de cette espèce.

### LA RIA DEL BARQUERO.

Une petite étude bionomique de la Ria del Barquero ayant été récemment effectuée par E. Fischer-Piette et J. Seoane-Camba (*Bull.*

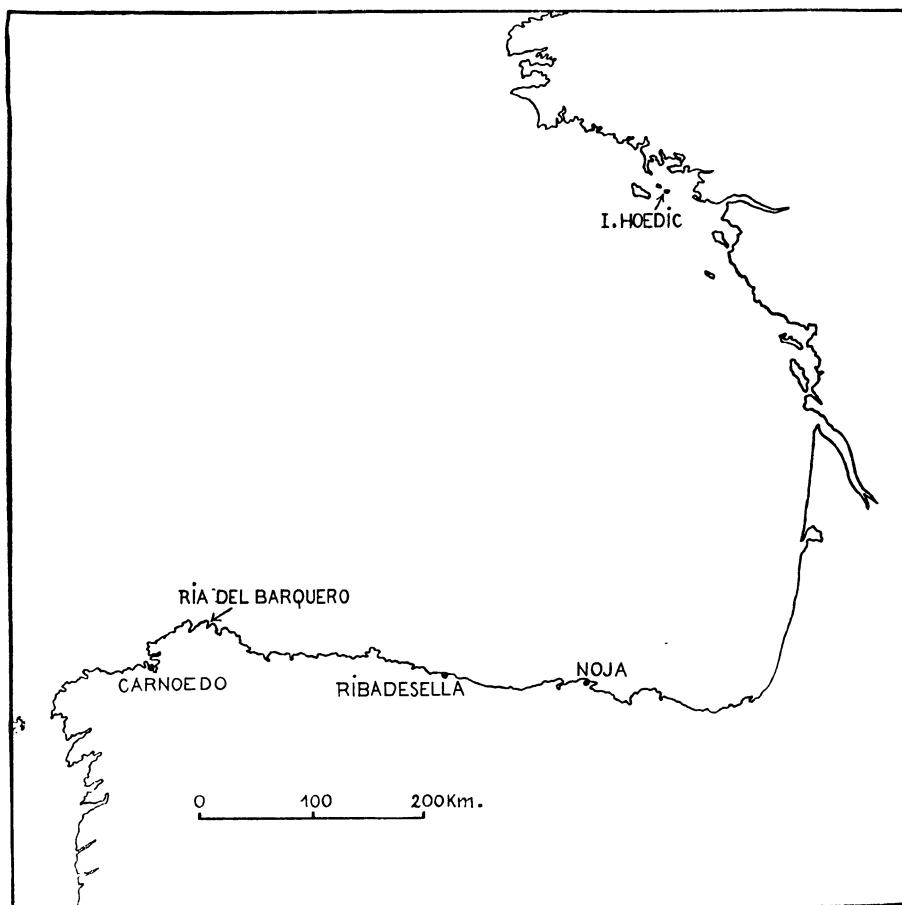


FIG. 1  
Positions de la Ria del Barquero et de l'île Hoedic.

*Inst. Océan. Monaco, 1244, 1962*), des lots importants de *Littorina saxatilis* ont été récoltés à cette occasion tout le long des deux rives de la Ria et rapportés pour étude.

Grâce au fait que B.L. James donne (dans le présent article) une description des caractères des sous-espèces qu'il délimite dans l'espèce

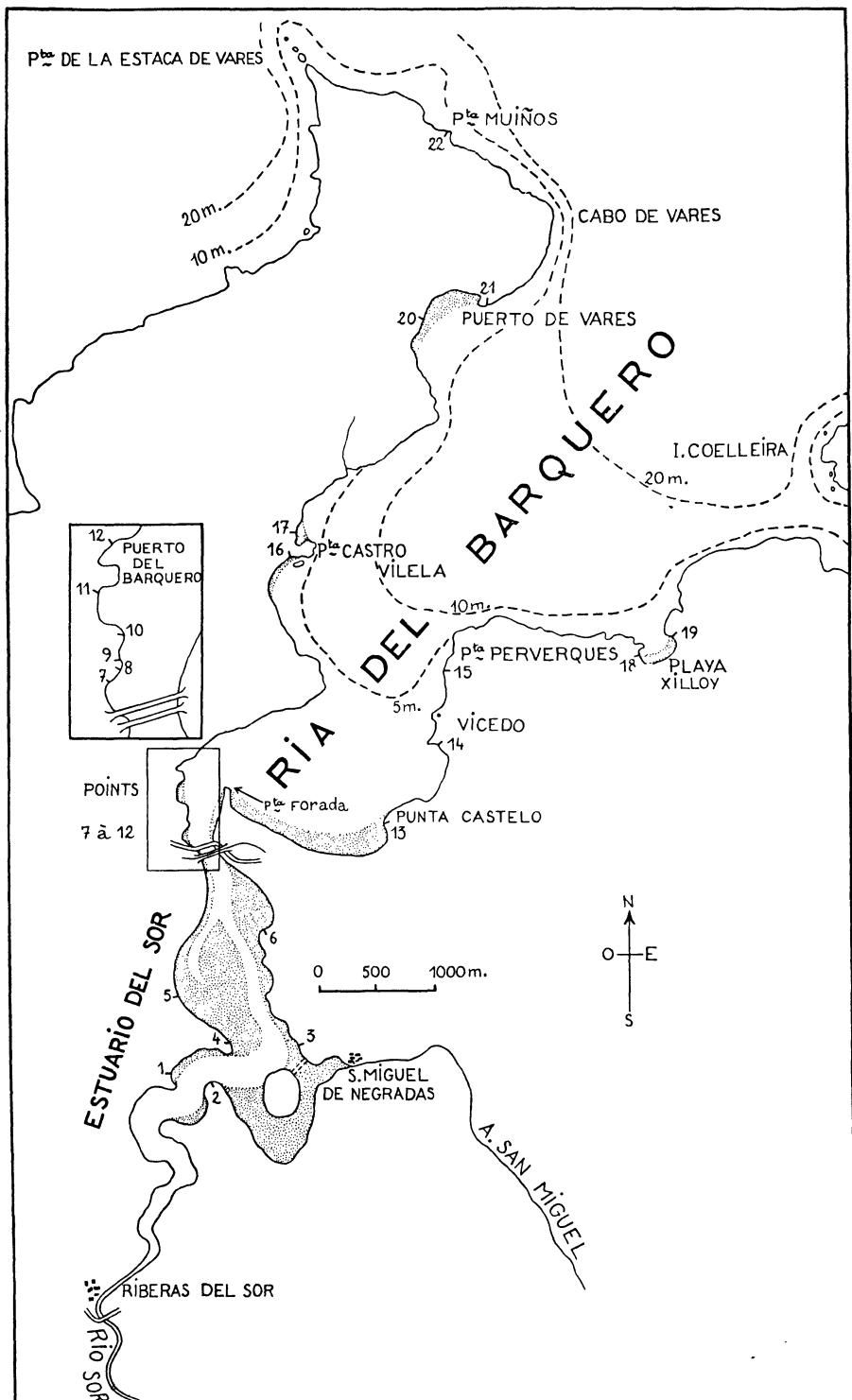


FIG. 2

Plan de la Ria del Barquero, avec la numérotation des lieux de récolte de *Littorina saxatilis*. Pour la région de transition entre l'estuaire du Rio Sor et la Ria marine (points 7 à 9), voir le cartouche.

*L. saxatilis*, nous avons pu constater que tous les exemplaires de la Ria del Barquero appartiennent à la sous-espèce *tenebrosa*, c'est donc d'elle uniquement qu'il est question. Mais cette sous-espèce offre ici, d'un point à un autre de la Ria, des différences qui méritent d'être exposées dans tous leurs détails. Le texte qui va en résulter sera long, mais nous pensons que, d'un bout à l'autre, le lecteur y prendra intérêt.

La Ria del Barquero est située sur la côte Nord de la Galice (Fig. 1 et 2). Elle a 11 km de long et 3 km de large à son embouchure. C'est la vallée ennoyée du Rio Sor, comportant une partie estuarienne qui a conservé le nom de Rio Sor et une partie plus marine qui est la Ria proprement dite. A la jonction de ces deux parties se trouve le petit port de El Barquero. Nous avons récolté des *Littorina saxatilis* le long de l'estuaire du Rio et le long de la Ria proprement dite, et de plus, sortant de la Ria pour aborder la côte franchement ouverte, nous avons fait une récolte à l'extrémité de la presqu'île de Vares (presqu'île dont la rive Est constitue la rive gauche de la Ria). La carte n° 2 indique les principaux lieuxdits ainsi que nos points de récoltes, numérotés.

Les stations numérotées 1 à 6 sont celles du domaine où ne pénètre pas la houle, arrêtée par l'étranglement où se trouvent le pont routier et le pont ferroviaire. La transition entre ce domaine très abrité et saumâtre et le domaine plus marin, se fait sur une courte distance, entre l'étranglement et le port de El Barquero : dans ce secteur de transition, nous avons multiplié les points de récolte, aussi a-t-il fallu les figurer sur un cartouche (points 7 à 12). Puis vient la Ria proprement dite avec les stations 13 à 21 et, enfin, sur la mer ouverte, sur la presqu'île la plus septentrionale de l'Espagne, la Punta Muiños (point 22).

Qu'allons-nous trouver dans ces diverses stations ? Nous ne nous attendions pas à y trouver autre chose que ce que nous avaient enseigné nos précédentes publications relatives aux côtes espagnoles : dans le fond de la Ria, conformément à notre travail III sur les points abrités, devaient régner des populations jaunes, c'est-à-dire *lutea* (pouvant parfois comporter quelques *zonaria* et *tessellata*) et très faiblement sculptées, comme sont les *rudis rudissima* ou *rudis rufus* ; en arrivant aux régions battues, devaient régner les individus *lineata* cerclés de lignes noires disposées dans des sillons et séparées par de fortes côtes spirales, sculpture du type *jugosa* (1) ; et, entre les deux, nous pensions trouver des états de transition, accompagnés d'une certaine diversification en *zonaria* et *tessellata*, conformément à ce que nous avions trouvé dans la Ria de Vigo relatée dans notre travail II aux pp. 19-22.

(1) Ph. Dautzenberg et H. Fischer (1912, p. 195, pl. IX, fig. 20) ont décrit, précisément de la Galice, la variété *lineata*, qu'ils rangeaient dans la sous-espèce *jugosa*. Nous nous étions conformés à cette attribution. Mais, nous basant maintenant sur ce que nous apprend B.L. James (voir plus loin) sur les caractères distinctifs des sous-espèces, nous pensons, après un nouvel examen de nos individus, que ces *lineata* d'Espagne appartiennent à la sous-espèce *tenebrosa* ; de plus, nous pensons que c'est à la même sous-espèce qu'il faut attribuer les *lutea* des stations espagnoles abritées, ce serait donc des *tenebrosa lutea* à sculpture aussi réduite que chez les *rudis rudissima* ou que chez les *rudis rufus*.

Dans la Ria del Barquero, en partant de l'amont, on voit d'abord se dérouler le processus prévu, les populations lisses et *lutea* font progressivement place à des populations bien sculptées et *lineata*; ce résultat est atteint assez vite, dès le début de la partie marine de la Ria, dans la région de la Punta Forada; à partir de ce point, nous aurions donc pu nous attendre à voir, dans tout le reste de la Ria, régner en maître la forme bien costulée et de coloration *lineata*. Or, ce n'est absolument pas le cas et ce résultat inattendu constitue pour nous un premier problème qui nous apparaît pour le moment comme inexplicable étant donné que nous ne sommes pas en présence d'un changement d'appartenance à des sous-espèces : les populations de la Ria del Barquero appartiennent, d'un bout à l'autre, à la sous-espèce *tenebrosa*.

Non seulement il ne s'agit pas d'une substitution d'une sous-espèce à une autre, mais il ne s'agit pas non plus d'une substitution, au processus attendu, d'un autre *processus* montrant une ordonnance propre que nous pourrions espérer comprendre sans trop de difficulté. Non. Il s'agit de la disparition apparente de tout processus, les aspects étant très divers selon les stations, et nous faisant ainsi l'effet d'être hautement fantaisistes. A mesure que nous décrirons cette partie marine de la Ria, se formuleront d'autres problèmes. Pour les bien poser nous devrons, évidemment, détailler nos descriptions ; nous nous excusons à l'avance de la longueur des textes qui en résulteront, et nous nous excusons de commencer par détailler aussi la description des populations de la partie amont, voulant baser tout notre travail sur des faits soigneusement décrits.

Les populations du domaine très abrité (stations 1 à 6) sont très homogènes, constituées par des *tenebrosa lutea* à costulation équivalente à celle de *rudis rudissima* (en 1, 2 et 4), ou presque homogènes, la forme précédente étant (en 3, 5 et 6) accompagnée en très petite quantité (3 à 6 p. 100), d'exemplaires tendant à *zonaria*, *tessellata* ou *interrupta*. Nous sommes donc ici dans un cas parfaitement normal.

Passons au secteur de transition entre l'estuaire et la partie marine, c'est-à-dire aux stations 7 à 12, où la houle apparaît et se fait de plus en plus sentir.

Nous allons voir apparaître des changements et, dans les 3 premières stations (7 à 10), ces changements sont d'une nature nous paraissant normale : partant de populations à costulation faible et fine et de couleur *lutea*, on s'achemine vers des populations à costulation forte et appartenant à la var. ex colore *lineata*.

**Point 7.** — Il est situé au fond d'une anse où, par conséquent la houle, tout en existant déjà, est très atténuee. La costulation est plus forte qu'aux stations 1 à 6 ; au point de vue de la coloration, 61 p. 100 seulement des individus sont des *lutea* vrais ; 33 p. 100 tendent, à des degrés divers, à *lineata* du fait que leurs sillons sont occupés chacun par une ligne ininterrompue, de teinte un peu plus foncée ou nettement plus foncée, sans toutefois atteindre jamais la teinte brun-noir observable chez les *lineata* vrais ; 4 p. 100 tendent à la var. *interrupta* du fait que ces raies sont interrompues ; 2 p. 100 tendent à *zonaria* par l'existence d'une bande sous-équatoriale plus claire que la teinte générale.

A voir les choses en gros, nous avons là une population à sculpture assez forte et dont le tiers tend à la variété *lineata*.

**Point 8.** — Au point de vue de la sculpture, les côtes, aussi nombreuses que dans les diverses stations d'amont, sont bien plus saillantes que dans

la station précédente. Au point de vue de la coloration, 30 p. 100 sont *lutea*; 21 p. 100 ont dans leurs sillons des lignes peu foncées les faisant tendre, à des degrés divers, à la variété *lineata*; 46 p. 100 ont ces mêmes lignes, mais nettement foncées et peuvent être considérés comme de vrais *lineata*; 3 p. 100 sont *interrupta*.

A voir les choses en gros, ici la sculpture est forte, la coloration est *lutea* chez seulement un tiers des individus, et *lineata* franc ou seulement approché, chez les deux tiers.

**Point 9.** — C'est un angle formant pointe. La sculpture est en général la même que dans la station précédente, plus faible toutefois chez quelques exemplaires. 8 p. 100 seulement sont *lutea*. 89 p. 100 sont plus ou moins *lineata*: 59 p. 100 d'entre eux ne font qu'y tendre, par des lignes peu foncées, 38 p. 100 sont de vrais *lineata* du fait de la teinte foncée de leurs lignes, et 3 p. 100 sont des *interrupta* tendant à *tractibus*.

En gros, on voit que, ici, presque tous les individus sont des *lineata* ou des intermédiaires entre *lutea* et *lineata*, il reste très peu de *lutea* vrais.

**Point 10.** — C'est une autre pointe. Ici la sculpture est encore plus forte, presque aussi forte que sur les fig. 18 à 20 de la pl. IX. de Dautzenberg et Fischer. Il n'y a que 2 p. 100 des individus qui soient *lutea*, tandis que 98 p. 100 sont *lineata* vrais (80 p. 100) ou atténués (18 p. 100) par le caractère peu foncé des lignes occupant les sillons.

En gros, nous pouvons dire que nous arrivons là à une population homogène de *lineata*, à très forte sculpture.

On voit que le processus s'est déroulé très vite : sur une très courte distance, de la station 6 à la station 10, nous sommes passés d'une population homogène *lutea* faiblement costulée, à une population homogène *lineata* fortement costulée. Cette rapidité nous paraît très explicable si on regarde la topographie de la Ria : la station 6 est encore entièrement abritée (par les ponts), puis la rive gauche (celle où nous avons fait nos observations) se dégage rapidement de l'abri de la sorte de jetée naturelle que constitue la Punta Forada (voir notre carte) au-delà de laquelle est le domaine brusquement très ouvert, de la Ria marine avec ses fortes vagues.

**Point 11.** — Cette station est dans une anse en retrait, elle est moins exposée que la station 10. En concordance avec ce fait (en concordance, selon les idées que nous avions), la sculpture est plus atténuée qu'en 10, et comparable à ce que nous avons vu en 8 et 9. Pour la coloration, 13 p. 100 sont des *lutea* (dont la teinte tire, dans 3 p. 100 sur l'orange ou le carmin), et 87 p. 100 se rattachent au système *lineata* avec les modalités suivantes : 3 p. 100, au lieu d'avoir des lignes dans tous les sillons, n'en ont que dans quelques-uns, et ces lignes sont très pâles ; 84 p. 100 ont un système complet de lignes, mais qui ne sont bien foncées que chez 2 p. 100, tandis que chez les autres (82 p. 100) elles sont trop pâles pour que le nom *lineata* puisse être valablement employé.

En gros, on voit qu'en ce point 11, la costulation et le caractère *lineata* sont plus atténués qu'au point précédent 10, qui était plus exposé. Nous sommes donc encore ici dans la règle normale.

Donc jusqu'ici tout a marché à notre entendement.

Mais notre entendement s'arrête ici.

Car il impliquerait qu'à partir d'ici, l'aspect très costulé et la coloration *lineata* règnent en maître, dans la Ria de plus en plus marine, dans toutes celles des stations qui ne sont pas au fond d'anses abritées.

Or nous ne rencontrerons plus aucune station où ces caractères

règnent en maîtres, partout en aval cet aspect sera réduit à un demi-rôle ou à bien moins, parfois à rien. Nous nous trouvons donc là en présence d'une anomalie plus ample que celles que constituaient les cas de Noja, de Ribadesella ou de Cobas (voir notre travail IV).

Cette anomalie très considérable, dont les pages suivantes nous permettront de juger l'importance, cette rupture du processus normal et qui avait pourtant normalement débuté, c'est, nous l'avons dit plus haut, notre premier problème de la Ria del Barquero.

**Point 12.** — Situé à 20 mètres au Nord du quai de El Barquero tel qu'il existait en 1960 (cette station a ensuite disparu, du fait d'un agrandissement du port). Endroit beaucoup plus battu que la station 11, nettement plus battu même que la station 10 (vagues plus fortes et, de ce fait, vase disparue) et, à plus forte raison, que les stations 7 à 9.

Or ici la sculpture est très en recul, elle est plus atténuee que dans toutes les stations 7 à 11, elle est aussi atténuee que dans les stations 1 à 6 (et un individu est même presque lisse), c'est donc exactement le contraire de ce que nous aurions pu attendre. Pour la coloration, nous avons 82 p. 100 de *lutea* (parfois jaune-orangé) et 18 p. 100 tendant à *lineata* du fait de lignes, assez pâles en général, occupant les sillons. Par rapport au point 10 où il n'y avait pratiquement que des *lineata*, la situation, contre toute attente, est inversée.

Passée la Punta Forada, nous entrons maintenant dans la partie marine de la Ria, de plus en plus marine à mesure que nous avancerons. Les trois premières stations qui viennent, 13, 14 et 15, non seulement vont continuer à présenter une succession de caractères inattendus, mais elles vont ensemble poser un nouveau problème.

**Point 13.** — C'est la Punta Castelo (sur le rentrant Sud de la pointe).

Sculpture : toute la population a des côtes à la fois très saillantes-tranchantes et peu nombreuses, comme celles que montrent les fig. 18 à 20 de la pl. IX. de Dautzenberg et Fischer.

Coloration : la population est curieusement composée de deux lots bien distincts, sans véritables intermédiaires (il n'y a que quelques rares tendances peu marquées vers des états intermédiaires).

Un lot, 58 p. 100 *lineata*.

Un lot, 42 p. 100, sans lignes : teinte uniformément jaune (*lutea*), parfois orangée (3 p. 100), grisâtre (2 p. 100) ou brun foncé (1 p. 100).

Ces deux catégories d'individus vivaient au même lieu, au même niveau, étroitement mélangés, et nous devons dire que, avertis d'une telle possibilité (pour avoir rencontré un cas similaire dans la Ria de Vigo, voir plus loin), nous avons été très attentifs, sur place, à inspecter si des intermédiaires pouvaient s'observer ; mais tout ce que nous avons trouvé à ce point de vue, peut s'exprimer comme suit : parmi les individus de la catégorie *lineata*, un certain nombre présentent dans leurs lignes de petites irrégularités (quelques interruptions ; ou quelques lignes plus minces que d'autres ou moins foncées que d'autres) qui expriment plutôt une légère variabilité des *lineata*, qu'une tendance à des états intermédiaires vers l'autre catégorie et, parmi les individus de la catégorie à teintes uniformes, il y en a trois (2 p. 100) dont la teinte est uniforme extérieurement mais qui, à l'intérieur de l'ouverture, présentent de courtes traces de lignes correspondant aux sillons externes : lignes ayant au maximum 0,5 mm de long (à partir de l'ouverture même), assez foncées chez un des trois individus et pâles chez les deux autres. On peut, si l'on veut, les considérer comme des intermédiaires entre *lutea* et *lineata* : 2 p. 100 d'intermédiaires, ce qui est pratiquement négligeable.

**Point 14.** — Ce sont les abords du port de Vicedo (rochers au Sud de la jetée), peu exposés.

La sculpture est en général la même qu'au point précédent, mais fréquemment moins prononcée (peut-être en raison de l'abri relatif).

Coloration : bien que la distance entre la station précédente et celle-ci ne soit que de 750 mètres, les faits sont différents : ici il n'y a pas deux catégories sans intermédiaires, mais les deux mêmes catégories *avec des intermédiaires véritable*s. En effet nous trouvons :

1°) des *lutea*, qui dominent (53 p. 100) ;

2°) des *lineata* parfaitement caractérisés (15 p. 100) et d'autres avec de légères irrégularités, comme celles que nous avons signalées dans la station précédente (2 p. 100) ;

3°) des intermédiaires (30 p. 100) n'ayant de lignes que dans certains sillons et non dans tous (6 p. 100, dont les trois quarts ont leurs lignes de teinte pâle), ou n'ayant que des lignes de teinte peu visible (18 p. 100), ou ayant des indications de lignes visibles seulement à l'intérieur de l'ouverture (2 p. 100), ou n'ayant de lignes que dans la région du sommet (4 p. 100).

**Point 15.** — C'est la Punta Perveques (à 750 m de la station 14).

Nous avons, comme à la station 13, deux catégories bien différentes et sans que, malgré de longues recherches sur le terrain, nous ayons pu trouver cette fois *aucun* intermédiaire. Ces deux catégories sont les mêmes qu'en 13 : des *lutea* à forte sculpture, formant 75 p. 100 de la population, et des *lineata* grisâtres à forte sculpture, constituant 25 p. 100 (un sixième de ce dernier lot tendant toutefois à la var. *tractibus*).

On voit quel problème se pose (*notre second problème*). Entre *lutea* et *lineata* il y a généralement tous les intermédiaires, nous les avions par exemple rencontrés aux stations 7, 8, 9, 11, 12 et nous les rencontrons encore au point 14. Comment se fait-il qu'il y ait d'autres stations où il n'y ait à peu près pas d'intermédiaires (station 13) ou même, absolument pas d'intermédiaires (station 15) ? Le fait est d'autant plus curieux qu'entre les deux stations du dernier cas, 13 et 15, séparées par 1.500 mètres, il y a (à 750 m de chacune), une station du premier cas. A supposer que, aux points 13 et 15, les deux aspects soient génétiquement séparés, comment ne le sont-ils pas en 14 ? Ou, à supposer qu'il n'y ait nulle part de distinction génétique à faire, comment n'y a-t-il pas d'intermédiaires en 13 et en 15 ? Des examens chromosomiques vont être entrepris sous la direction d'un de nos collègues, mais, à première vue, la question n'est pas simple. Ces faits ne sont d'ailleurs pas particuliers à la Ria del Barquero : nous les avions déjà constatés dans la Ria de Vigo. Nous avions en effet noté (II, p. 22) qu'à San Miguel de Oya on trouvait des individus à lignes noires (*lineata*) et d'autres sans lignes noires (*lutea*), sans intermédiaires entre les deux. Nous y sommes retournés récemment (février 1961), avons amplement vérifié le fait sur une grande étendue de côte et avons constaté des accouplements entre les deux formes ; et nous avons constaté que, à quelques kilomètres de part et d'autre, on trouve, au contraire, tous les intermédiaires entre les deux formes. On voit que la question n'est pas simple et nous devons dire que des tentatives de mise en rapport avec les différences topographiques des diverses localités, ne nous ont rien donné.

Continuant notre examen de la Ria del Barquero, revenons à la rive gauche, cette fois dans la région de la Punta Castro Vilela, où nous avons deux stations, l'une n° 16, au Sud de la presqu'île que constitue cette pointe, l'autre, n° 17, au Nord de cette presqu'île.

**Point 16.** — Les côtes sont moins saillantes et plus nombreuses que dans les stations précédentes et l'atténuation peut parfois aller jusqu'à se rapprocher de l'état qui existe chez les *rudis rudissima*.

Pour la couleur, la grande majorité, 93 p. 100, sont des *lutea*, parmi lesquels il y en a 2 p. 100 qui ont, au côté interne de l'ouverture, des traces de linéoles marquant une légère tendance vers *lineata*.

Les autres, c'est-à-dire 7 p. 100, se rattachent à *lineata*: 20 p. 100 d'entre eux méritent pleinement ce nom, les autres ont des irrégularités les rapprochant plus ou moins de *interrupta*, *tractibus* ou *hieroglyphica*.

Cette station 16 semble, comme la précédente, renfermer les deux formes *lutea* et *lineata* sans intermédiaires, mais le faible pourcentage de *lineata* empêche d'être pleinement affirmatif.

**Point 17.** — Ici il a été impossible de trouver aucun *lineata*, nous sommes en présence d'une population pure de *lutea* à côtes nombreuses et fortes.

Cette station 17, à population pure de *lutea*, est bien plus battue et plus marine que n'était la station 10, à population pratiquement homogène de *lineata* et pour elle, le problème que nous avons énoncé à propos de la station 12 se pose d'une façon majeure puisqu'ici il n'y a pas trace de *lineata*.

Changeons à nouveau de rive, pour examiner, sur la rive droite, la playa Xilloy, ou plutôt les deux flancs rocheux qui encadrent cette plage : le flanc S.-O. au point 18, le flanc N.-E. au point 19. En ces deux points, nous allons trouver des populations assez analogues entre elles, mais constituées chacune par de très nombreuses variétés, donc nécessitant des exposés assez longs.

**Point 18.** — Tous les individus ont des côtes fortes et assez peu nombreuses. 73 p. 100 ont une teinte uniforme : 69 p. 100 sont *lutea* (certains tirant sur l'orange), 4 p. 100 sont orange (var. *aurantia* Dautz.).

Les autres (27 p. 100) ont deux ou plusieurs teintes : 52 d'entre eux représentant 14 p. 100 du total, méritent plus ou moins le nom *lineata* (7 *lineata* vrais, 16 ayant quelques interruptions ou autres irrégularités dans leurs lignes, 18 ont certaines de leurs lignes pâlies, 21 ont toutes leurs lignes pâles ou très pâles, voir à peine discernables), 15 ont, sur une teinte de fond orangée, des lignes spirales jaunes localisées dans les sillons (dans tous les sillons, ou seulement dans certains). C'est un aspect qui, à notre connaissance, n'avait pas encore été signalé. 25 exemplaires enfin (représentant 6 p. 100 du total) sont tricolores : sur un fond jaune ou orangé ils ont, comme les précédents, des lignes spirales plus claires dans certains sillons, mais il s'y superpose des lignes brun-noir dans quelques-uns de ces sillons, lignes qui sont très fines, de sorte qu'elles ne masquent que partiellement la teinte (pâle) du sillon. Dans la grande majorité des cas, les bandes pâles occupent les emplacements des bandes de la variété *zonaria* (c'était déjà souvent le cas dans la catégorie précédente) et c'est là aussi que se localisent les lignes foncées ; on tend ainsi vers la variété *Bynei* Dautz. et H. Fischer.

On voit combien est accentuée ici la variabilité de l'espèce.

**Point 19.** — Sculpture : côtes fortes ou assez fortes, et assez peu nombreuses.

Coloration : uniforme chez 40 p. 100 (*lutea* 39 p. 100 ; *aurantia* 1 p. 100). Les autres (60 p. 100) ont deux ou plusieurs teintes :

106 d'entre eux, représentant 40 p. 100 du total, méritent plus ou moins le nom *lineata* (46 sont des *lineata* vrais, 15 ont des discontinuités, 21 sont dépourvus d'un certain nombre de lignes, 24 ont leurs lignes pâlies).

7 ont, sur une teinte jaune orangée à orange, des lignes spirales jaunes localisées dans les sillons (dans tous les sillons, ou seulement dans certains). Il arrive que ces lignes pâles soient larges tandis que la teinte plus vive n'occupe que les crêtes des côtes, en lignes étroites.

Les 44 autres, représentant 17 p. 100 du total, ont trois teintes, par addition, par rapport au cas précédent, de lignes noires. Chez 15 d'entre eux la disposition est celle qui avait été décrite à la station précédente ; chez 13 autres, au contraire, c'est sur les côtes que se trouvent les lignes jaune pâle et, dans des sillons que sont les lignes oranges plus foncées (les lignes noires sont aussi dans des sillons, mais en général un sillon est occupé soit par une ligne orange soit par une ligne noire et non par les deux) ; cette disposition est, plus que la précédente, proche de la disposition *Bynei*, dont elle diffère seulement par le fait que la teinte de fond est blanche et non pas jaune ; enfin, 17 de nos échantillons se rattachent à ces deux dernières catégories sans qu'il soit facile de les classer dans l'une ou dans l'autre, la difficulté résultant en général d'une atténuation du contraste des teintes et parfois d'un ordre de succession des bandes encore différent des deux cas décrits.

On voit combien l'espèce se montre variable en ces deux stations 18 et 19 (et plus encore en 19 qu'en 18) et on voit que ces deux stations (dont les compositions de populations ne sont par ailleurs pas identiques) sont remarquables, en particulier, par l'existence de lots tricolores, dont nous n'avions pas trouvé de représentants aux autres stations de la Ria jusqu'ici énumérées.

Les constatations apportées par ces stations de Xilloy (18 et 19) nous font poser notre troisième question :

Comment se fait-il qu'en deux localités aussi voisines que Castro Vilela (station 17) et Xilloy (stations 18-19) il puisse y avoir, d'un côté des *Littorina saxatilis* toutes pareilles les unes aux autres, de l'autre côté des *Littorina saxatilis* d'une très grande diversité mélangées les unes aux autres ?

Ce n'est pas question d'endémisme, puisqu'à Xilloy il s'agit d'un mélange et non d'une race locale, et puisqu'à Castro Vilela, où la population appartient entièrement à une seule race, celle-ci n'a rien de local (on rencontre à peu près partout des *lutea*, à Xilloy aussi d'ailleurs). Cela n'apparaît pas non plus comme une question de conditions extérieures, qui ne doivent guère différer entre les deux localités.

Les stations qui nous restent à voir (20 à 22) contribueront encore plus à poser cette question, mais nullement à la résoudre, nous le verrons. Et elles en poseront encore d'autres.

Presqu'en face des stations 18 et 19 de la rive droite, se trouve, sur la rive gauche, la baie de Vares où nous avons deux points d'observation, 20 et 21.

**Point 20.** — Ce sont les rochers de la partie Sud de la baie.

Nous y avons récolté 218 exemplaires.

C'est une population faite d'individus assez divers avec tous les intermédiaires entre les divers aspects présents.

La sculpture est, dans la grande majorité des cas, très atténueée, très voisine de celle des *rudis rudis*, mais parfois plus marquée, surtout chez les individus jeunes.

Au point de vue de la coloration, la teinte générale varie du jaune verdâtre au brun, mais, à part le premier individu que nous citerons, aucun exemplaire n'a une teinte homogène, tous sont bicolores ou tricolores du fait de traits interrompus blanchâtres sur les côtes ou de lignes foncées (interrompues ou non) dans les sillons, coexistant dans certains cas avec une troisième teinte, de fond pourrait-on dire. Partons des échantillons (11 individus) de teinte générale jaune verdâtre. L'un d'eux est



1



2



3



4

E. FISCHER-PIETTE, J.-M. GAILLARD ET B.-L. JAMES

PLANCHE 1

1. — *Littorina saxatilis* var. *nojensis* n. var. - Type, de Noja (province de Santander).  $\times 3,8$ .
2. — *Littorina saxatilis* var. *nojensis*. - Un exemplaire de Los Muiños.  $\times 3,8$ .
3. — *Littorina saxatilis* var. *sellensis* n. var. - Type, de Ribadesella (Asturies).  $\times 3,8$ .
4. — *Littorina saxatilis* de la « Maison Perdue » à l'île Hoedic, variété *zonaria* à bandes blanches sur fond chocolat clair.  $\times 3,8$ .

identique aux individus décrits de Noja (notre travail IV, p. 322) comme « uniformément gris-verdâtre à jaune verdâtre (le vert ne semble pas dû à des algues) » et chez lesquels, mentionnons-le maintenant, la coquille est assez luisante, ce qui est d'ailleurs une des raisons pour lesquelles nous pensons qu'elle n'est pas attaquée par des algues. Du fait que la variété observée à Noja est retrouvée par nous ici (et nous allons voir plus loin qu'elle peut constituer dans cette région des populations pures), nous sommes amenés à lui accorder de l'importance en la désignant sous un nom spécial : variété *nojensis* nov. (voir pl. I, fig. 1-2). Les 10 autres individus ont aussi cet aspect luisant, mais sur leur teinte générale se voit (ce qui n'était pas le cas à Noja) des tirets plus blanchâtres situés sur les côtes et se correspondant d'une côté à l'autre selon la disposition *tractibus* (7 individus), ou des lignes brunâtres dans les sillons (1 individu), ou les deux (2 individus).

Partant de là, on peut faire une série vers une teinte générale brune, assimilable à celle de la var. *fusca* : 3 p. 100 sont d'un jaune verdâtre dont le jaune tend vers le brunâtre, avec les mêmes teintes secondaires que dans le cas précédent ; 15 p. 100 (33 exemplaires) ne contiennent plus de verdâtre, ils sont brun pâle (toujours avec les mêmes dispositions secondaires) ; 13 p. 100 sont des *fusca* avec toujours les mêmes dispositions secondaires dans lesquelles les lignes foncées sont plus foncées que précédemment (mais les tirets blancs restent bien clairs, et la base de la columelle est presque blanche) ; 36 p. 100 sont d'un brun encore plus intense et qui s'oppose mieux à des tirets clairs qui sont plus nombreux que dans le lot précédent ; ces exemplaires ont un aspect tout à fait analogue (et identique dans une partie des cas) à celui des échantillons de Ribadesella décrits dans notre travail n° IV p. 322 comme constituant une sorte d'inversion de l'aspect *interrupta* ; toutefois les traits blancs sont, ici, plus fréquemment alignés selon une disposition *tractibus* que dans le lot de Ribadesella et dans ce cas ils peuvent arriver, par élargissement, à se rejoindre d'une côté à l'autre, de sorte que le blanc y a plus d'importance qu'à Ribadesella. A ces nuances près (auxquelles il faut ajouter le fait que la sculpture est plus faible ici), nous retrouvons donc à Vares la variété de coloration qui avait été signalée de Ribadesella. Cette variété prend ainsi de l'importance, de l'individualité et mérite alors de recevoir un nom : var. *sellensis* nov. (pl. I, fig. 3). D'autres exemplaires, 15 p. 100 au total, offrent les mêmes dispositions que ceux du dernier lot et ont même les plages blanches souvent plus vastes, mais ces plages blanches font beaucoup moins opposition de teinte avec les parties brunes, car ces dernières ne sont que d'une teinte brun pâle équivalente à celle du lot de 33 individus étudié plus haut. Enfin, 27 exemplaires, représentant 12 p. 100 du total, sont rattachables à des *lineata* : 3 (1,5 p. 100) peuvent franchement être appelés *lineata* (malgré une sculpture atténuée), un est *interrupta*, 22 autres (10 p. 100) ont des lignes pâlies et 1 est *interrupta* à lignes pâlies.

Cette station de Vares pose à nouveau deux des questions déjà posées : la question n° 1, par la rareté des *lineata*, et la question n° 3, par la très grande diversité des aspects qui sont réunis ici.

De plus, elle pose une **quatrième question**.

Vares et Xilloy sont presque en face l'un de l'autre. Dans ces deux localités, *Littorina saxatilis* se présente sous des aspects forts divers, unis entre eux par tous les intermédiaires. Ce serait donc deux stations comparables ? Nullement ! Car les sculptures sont complètement différentes (très forte à Xilloy et très faible à Vares) et surtout la diversité de Xilloy et la diversité de Vares se ressemblent bien peu : à Xilloy nous avons surtout des *lutea*, puis des *lineata* à lignes noires, des *lineata* à lignes jaunes et des aspects plus ou moins proches de *Bynei* ; à Vares nous avons surtout des *sellensis* ou aspects voisins, puis des individus proches de *nojensis*, d'autres proches de *fusca*, d'autres proches de *lineata*. Dans ce problème n'interviennent

évidemment, pas plus que dans le problème précédent, les deux considérations (action géographique, endémisme) qui, au départ, préoccupaient notre esprit, il s'agit, pour la question 4 comme pour la question 3, de considérations nouvelles qui nous mettent dans l'embarras. Comment les diversités qui se manifestent en chacune de ces deux stations très voisines, peuvent-elles être aussi différentes l'une de l'autre ?

La station de Vares pose aussi une **cinquième question**, relative à la sculpture.

Jusqu'ici, nous avions peu insisté sur la sculpture, parce que, en ce qui la concerne, tout se déroulait à peu près normalement, comme prévu pourraient-on dire : sculpture faible dans la plupart des localités abritées, sculpture forte dans la plupart des localités plus exposées, avec passage graduel du premier état au deuxième dans la région de El Barquero. Or, voici qu'en arrivant dans une station très battue, toute proche de la sortie de la Ria, à Vares, nous trouvons un état aussi lisse que chez *rudis rudis*, donc la sculpture la plus atténueée de toutes, encore plus atténueée que dans le Rio complètement protégé. Ce n'est pas le premier cas de ce genre qui soit rencontré par nous, puisque nous avions déjà, dans la station battue de Noja, fait connaître une population très peu sculptée. Mais le fait d'ajouter à une première exception, Noja, une deuxième, Vares, ne résoud en rien la question.

Une autre question encore, celle de la répartition géographique de certaines variétés, pourrait être posée à la suite de notre description du point Sud de Vares, mais comme elle sera renforcée par l'examen des deux dernières stations, nous la remettons à plus loin.

**Point 21.** — Ce sont les rochers situés au Nord de la Baie. Nous n'y avons pu trouver que 2 petits individus de *Littorina saxatilis*. C'est donc pour nous une station insignifiante, toutefois nous devons signaler que tous deux étaient très lisses et appartenaien à la variété *nojensis*.

**Point 22.** — Punta Muiños.

Hors de la Ria, sur la côte Nord de la presqu'île de Vares, la très haute falaise est presque partout à pic, mais il est cependant possible de descendre à la Punta Muiños. Là, toutes les *Littorina saxatilis* que nous avons rencontrées formaient une population absolument homogène, appartenant à la variété *nojensis* décrite plus haut, avec une sculpture très faible, à peine plus marquée que chez les *rudis rudis* (pl. I, fig. 2).

Cette constatation renforce notre cinquième question, celle de la sculpture, car la Punta Muiños est certainement la plus battue de toutes nos stations de la région et les *Littorina saxatilis* y sont très faiblement sculptées.

Posons maintenant notre **sixième question**, celle de la répartition géographique de certaines variétés.

Nous avons rencontré à Vares la variété *sellensis*, et surtout, à la Punta Muiños (et déjà aux deux stations de Vares), la variété *nojensis*.

Avec ces deux formes, nous touchons à la question d'un endémisme racial, car à la fin de notre publication IV c'est à leur propos que, après avoir rencontré chacune d'elles en une seule station, nous parlions de la constitution de races locales, favorisée par la viviparité de l'espèce.

La présence de ces deux formes autour du Cap de Vares, va-t-elle nous amener à abandonner complètement cette idée ? Cela se pourrait bien, pour deux raisons.

1° Peut-on parler d'endémisme pour une forme trouvée, non plus en un seul point, mais en deux points fort éloignés ? Les deux localités de la variété *sellensis*, Ribadesella et Vares, sont séparées par 200 km, et les deux localités de *nojensis*, Noja et la région de Vares, par 350 km. Les positions de Noja et Ribadesella sont indiquées sur la carte n° 1.

2° Les deux formes sont toutes deux présentes en une même région, celle du Cap de Vares. Cela aussi est défavorable à l'idée de races locales et empêche de supposer que des conditions locales comparables règneraient dans les deux stations peuplées de *nojensis* (Noja et Punta Muiños) et d'autres conditions locales comparables, dans les deux stations comportant des *sellensis* (Ribadesella et Vares-Sud) ; d'autant plus que, dans cette région du Cap de Vares, les deux variétés, non seulement se touchent, mais donnent même, à Vares-Sud, *tous les intermédiaires entre elles*.

Alors, comment expliquer leurs répartitions, chacune en deux points très éloignés sans stations intermédiaires connues ? Et comment ces deux variétés, qui existent toutes deux dans la région de Vares, n'existent-elles pas en d'autres points de la Ria del Barquero ? Autrement dit, qu'est-ce donc qui les empêche de franchir les quelques kilomètres séparant Vares de Xilloy par exemple, alors qu'elles ont franchi des centaines de kilomètres de Vares à Noja ou Ribadesella ou vice-versa ? Cela nous paraît « poser de difficiles problèmes ». Y en eut-il autrefois tout le long de la côte, qui furent détruites sauf en quelques points ? Détruites par quoi, nous ne le voyons pas.

Maintenant que nous avons vu toute la Ria del Barquero, se trouvent élargies, ainsi que nous l'avions annoncé, les bases de notre troisième question posée à Punta Vilela. Nous allons reprendre cette question des populations homogènes ou non-homogènes.

Dans la Ria del Barquero, selon le point étudié, on rencontre des populations homogènes ou non-homogènes.

Les populations 1 à 6 (Rio Sor) sont pratiquement homogènes (*lutea* faiblement sculptées), les populations 7, 8 et 9 sont hétérogènes, la population 10 est pratiquement homogène (*lineata* à fortes côtes), les populations 11, 12, 13, 14, 15 et 16 sont hétérogènes, la population 17 est strictement homogène (*lutea* à fortes côtes), les populations 18, 19 et 20 sont hétérogènes (la population 21 n'est pas à prendre en considération), la population 22 est strictement homogène (*nojensis* à peu près lisses).

Cette constatation est très loin de n'être valable que pour la Ria del Barquero, mais ici les oppositions sont si nombreuses que le phénomène est particulièrement frappant. Les très courtes distances qui séparent des populations homogènes de populations hétérogènes, les variétés très différentes les unes des autres, auxquelles peuvent appartenir les populations homogènes, constituent à première vue de gros obstacles aux tentatives d'explication.

## ILE HOEDIC.

L'île Hoedic (cartes n° 1 et 3) est située dans les parages de Belle-Ile, à 16 km au large de la côte du Morbihan et à 12 km à l'Est de Belle-Ile. C'est une île grossièrement rectangulaire, allongée dans le sens Est-Ouest, de 2 km de long et 1 km de large. Petite comme elle est et éloignée en pleine eau, on peut penser que tous ses points sont

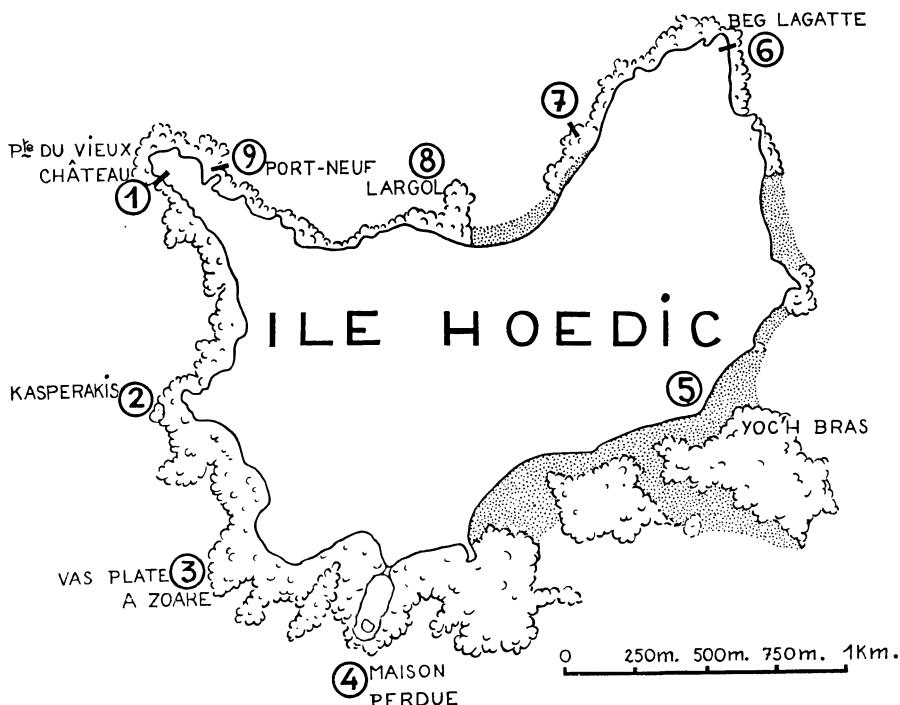


FIG. 3  
Plan de l'île Hoedic, avec les 9 localités où a été étudiée *Littorina saxatilis*.

sensiblement soumis aux mêmes conditions extérieures, d'autant plus qu'elle est très peu découpée, de sorte que, si ses côtes ne sont pas partout très battues, du moins n'y a-t-il pas de secteur abrité. La côte Sud et surtout la côte Ouest, du fait des vents dominants, sont les plus battues, tandis que les côtes Nord et Est le sont moins, mais la différence est assez faible.

Nous avons fait des récoltes en 9 points de ses côtes (numérotés sur la carte, fig. 3).

Or, en dépit de l'homogénéité probable des conditions extérieures, 2 seulement de ces 9 points, les points 7 et 8 (proches l'un de l'autre) ont des populations de *Littorina saxatilis* pratiquement semblables l'une à l'autre. Chacune des autres stations possède à ce point de vue

des caractères propres et les différences peuvent être extrêmement frappantes. C'est la grosse anomalie de l'île Hoedic et qui est fort déroutante. Elle ne pose cependant pas de question nouvelle, elle ne fait que répéter, mais en les renforçant considérablement, les questions n° 3 et 4 posées à la Ria del Barquero. Pour qu'on puisse bien juger de la diversité qui règne à Hoedic, nous sommes obligés de décrire en détail ces populations des 9 points examinés.

Disons d'abord que, ici comme à la Ria del Barquero, tous les individus que nous avons rencontrés appartiennent à la sous-espèce *tenebrosa*.

**Point 1.** — Pointe du Vieux-Château. C'est probablement le cap le plus battu de l'île. La topographie empêche d'y faire de grands parcours. Toutefois, nous nous sommes attachés à faire des comparaisons entre des parois franchement exposées, et d'autres situées à l'abri de revers, dans des encoignures, etc., mais partout nous avons trouvé les populations de *Littorina saxatilis* composées de la même façon, seule la densité de population change (3 à 10 par m<sup>2</sup> aux endroits avancés, 30 par m<sup>2</sup> aux endroits en retrait).

La sculpture est faible comme chez *rudis rudissima* dans la moitié des cas, un peu plus forte dans l'autre moitié et cette faiblesse de la sculpture dans la station la plus battue de l'île, était inattendue pour nous.

Coloration. En très grande majorité (94 p. 100), les individus sont unicolores, surtout *lutea* : 87 p. 100 sont *lutea*, 2 p. 100 sont plus clairs (*albida*, ou intermédiaires), 1 p. 100 *fusca*, 1 p. 100 brun pâle-grisâtre, 3 p. 100 *aurantia*.

Les individus de teinte non-uniforme sont 6 p. 100 : 2 p. 100 sont rattachables à la var. *zonaria*, avec des teintes qui sont d'ailleurs assez variables d'un individu à un autre : la bande claire (il y en a rarement plus d'une) peut être blanche sur fond brun-noir, sur fond gris-vert ou sur fond orangé, beige pâle sur beige moins pâle ou sur gris-vert, jaune pâle sur jaune foncé, ou rougeâtre sur brun-noir ; dans certains de ces cas, la blonde claire est bordée d'un liseré orange, ou encore partagée par une ligne brune. 1 p. 100 sont des *interrupta* ou des intermédiaires entre cette variété et *hieroglyphica* et *tractibus*. Enfin 3 p. 100 sont, à la fois, *interrupta* (avec intermédiaires vers *hieroglyphica* et *tractibus*) et *zonaria* à un degré plus ou moins marqué : il est rare que les bandes claires soient continues, elles sont le plus souvent interrompues ou mordues par des marbrures foncées ou porteuses de tirets foncés d'*interrupta*, etc.

On voit combien, dans la petite minorité d'individus non-uniformes, sont divers les aspects ; et on notera que, en plus de stades intermédiaires entre ces divers aspects, il y a des individus qui ont une superposition de caractères d'une variété sur ceux d'une autre variété (un peu comme à Castoul-Plage étudié dans notre article précédent).

**Point 2.** — Kasperakis. C'est une pointe rocheuse située au milieu de la côte Ouest. La côte proprement dite n'y forme qu'une avancée modérée, mais des rochers intercotidaux la prolongent en direction du large jusqu'à un îlot. Nous avons fait des récoltes en trois points : au front de mer de l'îlot, au revers de l'îlot et au bout de la saillie de la côte proprement dite. Les résultats, cette fois, ne sont pas partout les mêmes.

A. Front de l'îlot, point très battu. Les *Littorina saxatilis* s'y trouvaient surtout dans les *Lichina pygmaea*. La sculpture est faite de côtes à la fois fortes et nombreuses. Coloration : 64 p. 100 unicolores, *lutea* ; 36 p. 100 de teinte non-uniforme, dont un certain nombre, en mauvais état, ne peuvent être décrits, et dont les autres sont très variés : 1 p. 100 *zonaria* (jaune et blanc), 4 p. 100 *tessellata*, 5 p. 100 *hieroglyphica*, 2 p. 100 *interrupta*, 8 p. 100 présentant des mélanges divers des caractères *interrupta*, *lineata*, *hieroglyphica*, 1 p. 100 *tessellata-interrupta*, 3 p. 100 *tractibus-interrupta-tessellata*, 4 p. 100 présentant à la fois des caractères de *zonaria*, *tessellata*, *lineata*, *hieroglyphica* et *interrupta*.

On voit que cette population est bien plus variée que la précédente

et surtout qu'il y a, encore plus qu'à la localité précédente, des superpositions de caractères de diverses variétés sur un certain nombre d'individus.

B. Revers de l'îlot. Sculpture : côtes assez fortes. Coloration : 82 p. 100 unicolores, *lutea* pouvant passer à *albida*, 5 p. 100 *zonaria*, à bande claire sur fond jaunâtre à grisâtre, 9 p. 100 *lineata* assez bien caractérisé (lignes noires sur fond gris), 1 p. 100 *interrupta*, 3 p. 100 *zonaria-lineata*, présentant à la fois la bande pâle subéquatoriale de *zonaria* et, sur les territoires plus foncés (qui sont jaunâtre à grisâtre), des lignes noires dans les sillons.

On voit que cette population est beaucoup moins complexe que la précédente.

C. Front de la saillie de la côte proprement dite. Sculpture : assez faible, pas beaucoup plus forte que chez *rudis rudissima*. Coloration : 81 p. 100 unicolores : 78 p. 100 *albida* à *lutea* et 3 p. 100 brunâtres ; et 19 p. 100 non-uniformes ; 2 p. *tessellata* ; 7 p. 100 *zonaria* à bande blanche sur fond gris, gris-jaunâtre ou parfois jaune ; 7 p. 100 *lineata* peu discernables car la différence de teinte entre les sillons et les côtes est faible, les lignes des sillons étant grises et les côtes, gris-brunâtre ; 2 p. 100 *lineata* incomplets, n'ayant que quelques sillons porteurs de lignes (les teintes sont comme ci-dessus) ; 1 p. 100 *interrupta* (mêmes teintes).

Cette population est assez analogue à la précédente, mais non-identique, puisque la sculpture est moindre et que les colorations ne se correspondent que dans une mesure modérée.

#### **Point 3. — Vas-plate-a-zoare.**

C'est l'angle S.-O. de l'île, constitué lui aussi d'une pointe menant à un îlot. Deux récoltes ont été faites, à l'îlot : du côté du large et au revers.

A. Front de l'îlot. Les *Littorina saxatilis* y vivaient principalement dans des cuvettes. Côtes assez faibles. Coloration : 94 p. 100 unicolores, de jaunâtre à grisâtre ; 3 p. 100 tendent à *zonaria* avec teinte de fond jaunâtre à grisâtre ; 1 p. 100 *tessellata* ; 1 p. 100 *interrupta* ; 1 p. 100 *tractibus*.

Cette fois, nous avons une population assez homogène, dont la teinte générale, à peu près invariable, n'est que rarement additionnée de bandes ou lignes d'une autre teinte.

B. Revers. Les *Littorina saxatilis*, cette fois, n'étaient pas en cuvettes. Sculpture encore un peu plus faible qu'au point précédent, presqu'aussi faible que chez *rudis rudissima*. Coloration : comme dans le cas précédent, presqu'uniformément grise, parfois blanchâtre à jaunâtre, 94 p. 100 sont unicolores, 3 p. 100 ont une bande claire (généralement peu apparente) de *zonaria* ; 3 p. 100 sont des *lineata* auxquels manquent parfois des lignes dans certains sillons.

Population peu différente de la précédente et, comme elle, presque homogène.

#### **Point 4. — Maison-Perdue.**

Cette localité nous retiendra longuement en raison de l'intérêt très vif des résultats. C'est aussi une pointe projetant un seuil jusqu'à une île. Nous n'avons pu, en raison d'obstacles du relief, atteindre le front de mer du rocher le plus avancé de l'île, mais nous avons fait des récoltes aux points suivants : A, au revers du rocher le plus avancé ; B, à 50 mètres en arrière sur le flanc Est de l'île ; C, à 100 mètres plus en arrière sur le flanc Ouest de l'île, près du seuil qui à marée basse joint l'île à la terre.

A. Ici l'observateur est, d'emblée, frappé par l'homogénéité de la population, homogénéité qui fut constatée deux fois, en 1955 et en 1960. En 1955 cette population était clairsemée, sa densité était environ de 5 individus au mètre carré ; en 1960 elle était bien plus abondante, 25 au mètre carré en moyenne.

Les individus, qui ont des côtes très fortes et peu nombreuses (pl. I, fig. 4), sont des *zonaria* à bandes blanches (3 bandes en général) sur un fond chocolat-clair. Disons tout de suite que des *zonaria* à fond chocolat-clair n'ont été vus par nous (sur des centaines de stations visitées) qu'ici et

à Carnoedo qui est une localité du golfe de La Corogne (mais à Carnoedo, ils font partie d'une population qui présente de fortes variations de teinte).

A Maison-Perdue, ce type de coloration est celui de 97 p. 100 des individus (avec, pour seule variation, une atténuation du contraste des teintes chez 13 p. 100 et, chez 1 seul individu, une fine ligne rougeâtre de *Bynei* en bordure supérieure de la zone blanche subéquatoriale). Seuls, 3 p. 100 ne sont pas *zonaria*, mais sont de teinte uniforme jaunâtre ou parfois brunâtre.

B. Point situé à 50 mètres en arrière du précédent. Le degré d'exposition de ce secteur ne nous a semblé différer en rien de celui du secteur A. Et pourtant, là, dès le premier coup d'œil, les choses ne sont plus les mêmes, on a une population qui n'est plus homogène, non pas du fait de la sculpture, qui est la même ou un peu plus faible, mais du fait de la coloration : 48 p. 100 des exemplaires sont unicolores, *lutea* (28 p. 100), blanchâtre-grisâtre (17 p. 100), ou tendant à *aurantia* (3 p. 100) ; 52 p. 100 sont des *zonaria*, dont la moitié, avec les teintes déjà rencontrées à la station précédente et la moitié, avec la teinte de fond jaune ou jaunâtre.

Nous avouons ne pas comprendre comment la relative diversité de cette population s'arrête entre les points B et A car tous deux sont en somme sur le même revers des parties avancées de l'île sans aucun obstacle topographique et dans des conditions extérieures qu'il y a tout lieu de croire identiques.

C. A 100 mètres plus en arrière. Ici la topographie est assez différente ; c'est une grève basse formant un peu platier, au lieu d'être faite de roches dressées et coupées de couloirs comme aux deux points précédents. Le degré d'exposition aux lames est certainement moindre.

Côtes fortes mais plus serrées qu'aux deux points précédents ; 47 p. 100 unicolores, blanchâtres, jaunâtres ou grisâtres ; 53 p. 100 *zonaria*, formés de : 22 p. 100 à fond chocolat clair, 6 p. 100 à fond plus pâle tendant vers le jaunâtre ou le grisâtre ; 15 p. 100, au contraire, plus foncés, brun ou brun foncé ; 10 p. 100 ayant, sur un fond chocolat clair, non seulement les zones blanches de *zonaria*, mais aussi des lignes blanches garnissant les côtes non situées dans ces zones et y alternant, par conséquent, avec des lignes chocolat clair occupant les sillons ; ces échantillons pourraient donc être considérés comme des *lineata* dont les lignes colorées (chocolat clair) seraient localisées uniquement hors des zones occupées par les bandes blanches de *zonaria*.

Cette population, on le voit, est plus diversifiée que celle du point B et beaucoup plus diversifiée que celle du point A. Toutefois il ne s'agit encore que d'aspects assez simples, beaucoup moins compliqués que ceux du point A de Kasperakis.

Les 3 populations : A, B, C, de Maison-Perdue, sont sur le pourtour d'un même îlot. Si on ne devait pas s'attendre à les trouver forcément identiques (il est bien fréquent que dans des cas de ce genre, elles ne le soient pas), il est toutefois bien difficile de comprendre ce qui interdit à peu près complètement le point A aux formes (sauf une) qui vivent en B et C.

#### Point 5. — Côte en face de Yoc'h Bras.

Sculpture faible et serrée comme chez *rudis rudissima*.

128 exemplaires récoltés, dont 80 p. 100 unicolores ; 44 *lutea*, 50 *albida*, 2 *aurantia* tirant sur *fusca* et 6 *fusca* ; 10 p. 100 *zonaria* ou apparentés : 13 exemplaires récoltés, dont 1 *zonaria* franc, à teinte de fond brun foncé, 2 jaunâtres à bande peu distincte, 4 sont à la fois *zonaria* par leurs zones claires et *interrupta* sur le reste de la surface où des tirets bruns existent dans les sillons ; et 6 ont ces mêmes caractères mais, chez eux, les traits d'*interrupta* existent aussi, plus pâles et moins régulièrement disposés, dans la zone de *zonaria*.

Autres cas, formant le reste : 7 *interrupta*, 4 *tractibus* et 2 *hieroglyphica*.

Ici, on le voit, la diversification s'accentue encore.

**Point 6.** — Beg Lagatte (angle Nord-Est de l'île). Sculpture comme chez *rudis rudissima*. Couleur : sur 89 exemplaires récoltés, 66 (75 p. 100) sont de teinte uniforme, dont : 44 jaunâtres, 17 blanchâtres, 3 *aurantia* et 2 *fusca*. Les autres (25 p. 100) sont : 1 *zonaria* blanc pur sur brun-noir avec une ligne chocolat de chaque côté de la zone blanche subéquatoriale ; 1 *zonaria* très pâle ; 13 *zonaria* avec superposition de taches et tirets (*interrupta*, *tractibus*, *hieroglyphica*, *flammulata*), ces éléments colorés étant plus pâles dans les bandes *zonaria* ; 8 *interrupta*, *tessellata*, *tractibus*, *hieroglyphica* ou intermédiaires entre ces variétés.

La diversification est encore plus accentuée qu'à la station précédente, son degré de diversification nous paraît à peu près équivalent à celui du point 2 A.

**Point 7.** — Côte Nord entre Beg Lagatte et la cale de Largol. Sculpture comme chez *rudis rudissima*. 144 exemplaires récoltés. 139 (97 p. 100) sont unicolores, dont : 131 *lutea*, 2 *aurantia*, 6 *fusca*. Les 3 p. 100 restant comprennent : 1 *tessellata*, 1 *zonaria* blanc sur brun-noir, 1 *zonaria* blanchâtre sur grisâtre, 1 *zonaria* superposé de lignes *interrupta* envahissant aussi, partiellement, la zone blanche, 1 *zonaria* à bande jaune sur fond brun-noir, partout superposé de *tessellata*.

Diversité moindre que précédemment.

**Point 8.** — Cale de Largol. 82 exemplaires récoltés. Sculpture comme chez *rudis rudissima* et parfois encore moindre. 80 (97 p. 100) sont unicolores, dont 57 *lutea*, 20 *albida*, 1 *aurantia* et 2 gris-brun. Les deux autres sont : 1 *zonaria* à zones blanc-jaunâtre sur fond jaune, et 1 *zonaria* à zones blanches sur fond brun franc, dans lequel en outre des lignes blanches occupent certaines côtes.

A peu près le même degré de diversité qu'au point précédent.

**Point 9.** — Cale du Port-Neuf (ce n'est pas un port, mais une simple cale d'accostage). 531 exemplaires récoltés. La sculpture est, soit comme chez *rudis rudissima*, soit un peu plus forte. 504 (95 p. 100) sont unicolores, dont : 405 *albida* à *lutea*, 52 *fusca* (avec intermédiaires vers *lutea*), 47 *aurantia* (idem.) ; les autres (5 p. 100) sont : 6 *zonaria* à teinte de fond brun foncé, 2 *zonaria* à teinte de fond orange, 15 exemplaires grisâtres, *tessellata* avec bande peu distincte de *zonaria* (sur laquelle les taches de *tessellata* sont présentes aussi), 3 *aurantia* à taches blanches de *tessellata* près de l'ouverture et 1 exemplaire jaune-grisâtre ayant des lignes de *lineata* dans certains sillons.

On voit que cette population est encore en très grande majorité unicolore et à peu près du même degré de complexité que les deux précédentes ou que la station 1 (assez voisine), sans qu'il y ait, entre ces 4 stations, similitude véritable dans la composition des caractères.

Voyons si les faits décrits à l'île Hoedic présentent quelque rapport avec l'écologie.

Au point de vue de la sculpture, la réponse est, en première approximation, positive. En effet, sur les côtes Est et Nord, les moins battues, la sculpture est le plus souvent atténuée comme chez *rudis rudissima* et jamais vraiment forte. Sur les côtes Ouest et Sud, les plus battues, elle est très forte en plusieurs points qui sont des extrémités de pointes et dans certains cas on la voit s'atténuer en retrait de ces points avancés, tandis que le cas inverse ne se rencontre pas. Cela est assez satisfaisant, toutefois nous ferons la remarque suivante : la Pointe du Château (station 1) et le Port-Neuf (station 9) sont le point le plus battu et le point le moins battu (à égalité avec la cale de Largol) de l'île, or, à cette différence évidente des conditions, ne correspond aucune différence dans la sculpture : en ces deux points, elle est intermédiaire entre *rudis rudissima* et *jugosa*.

Mais, pour ce qui concerne les colorations, aucune relation avec l'habitat ne nous apparaît et nous ne voyons devant nous que des difficultés.

A propos de l'île Hoedic, comme à propos de la Ria del Barquero, nous nous demandons comment il se fait qu'il y ait en certaines stations des populations homogènes et, en d'autres, des populations diversifiées. Mais ce problème est encore plus notoire à Hoedic qu'à la Ria del Barquero car à Kasperakis par exemple (station n° 2 de Hoedic) la diversification est encore bien plus forte qu'en aucun point de la Ria del Barquero et les superpositions d'ornementations de variétés diverses sur un même individu, sont poussées à un bien plus grand degré. Le contraste entre deux points de Hoedic très proches l'un de l'autre, tels que Kasperakis (point 2 A) et Vas plate a Zoare (point 3 A) ou la Maison-Perdue (point 4 A), est à cet égard saisissant ; il l'est encore plus entre les points de Hoedic à populations homogènes ou presque homogènes que nous venons de citer (points 3 A ou 4 A) et une autre station qui n'est pas à Hoedic mais n'en est éloignée que de 20 km, Castoul-Plage à Belle-Ile : là, au contraire, se trouve (sur un piton rocheux sortant de la plage) le maximum de complexité que nous ayons rencontré et que nous avons décrit dans notre travail précédent.

En présence d'un tel contraste l'observateur est vraiment déconcerté car aucune explication ne lui apparaît.

Une autre question qui se pose à Hoedic, est celle de la variété particulière qui peuple la station 4 A : *zonaria* à teinte de fond chocolat clair. Cette forme pose d'ailleurs deux questions distinctes.

Les *zonaria* peuvent avoir des teintes très diverses, comme nous l'a montré l'an dernier la description de la population de Castoul-Plage. Comment se fait-il que, ni à Castoul-Plage, ni en aucune des stations (autre que la station 4) de Hoedic ayant des *zonaria* dans leurs populations, nous n'ayons rencontré d'exemplaires ayant cette teinte de fond chocolat clair ? Qu'est-ce qui la lie à la localité de la Maison-Perdue ?

En fait, elle n'y est pas liée car nous l'avons trouvée en une autre localité mais située à 1.000 km de là : Carnoedo (voir carte n° 1), dans le golfe de La Corogne (où elle n'est pas seule, mais mélangée à des *zonaria* d'autres teintes). Et voici posée l'autre question : comment un même aspect peut-il se trouver en ces stations aussi éloignées l'une de l'autre, alors qu'il n'a été trouvé nulle part entre les deux ? Les variétés *nojensis* et *sellensis* avaient déjà, à propos de la Ria del Barquero, provoqué une question semblable, mais la difficulté est encore plus grande ici car la distance des localités est encore bien plus considérable.

En somme, à l'île Hoedic ne se posent pas de problèmes nouveaux, mais il s'y pose, avec plus de force qu'à la Ria del Barquero, certains des problèmes que nous présentait déjà la Ria del Barquero.

Récapitulons les énoncés des diverses questions posées d'un côté ou de l'autre.

1. Pourquoi, alors que dans le secteur de transition entre le

Rio Sor et la partie marine de la Ria del Barquero, nous passons progressivement de populations homogènes de *lutea* très faiblement costulées à une population homogène de *lineata* très fortement costulées, ne voit-on pas ensuite ce dernier aspect régner dans les parties plus marines de la Ria, alors que c'est lui qui règne habituellement tout le long des côtes Nord-Ouest de la péninsule ibérique dans les stations de la côte proprement dite ?

2. Pourquoi y a-t-il des stations où les *lutea* et les *lineata* vivent étroitement mélangés (et s'accouplant) sans que se voie aucun intermédiaire entre eux, alors qu'en d'autres stations qui peuvent n'être distantes que de quelques centaines de mètres, tous les intermédiaires existent ?

3. Pourquoi, en deux stations très voisines et apparemment soumises aux mêmes conditions, peut-il y avoir, en l'une un seul aspect, en l'autre une très grande diversité ?

4. Pourquoi, en deux stations très voisines, soumises apparemment aux mêmes conditions, et présentant toutes deux un mélange d'individus d'aspects très divers, les catégories qui composent cette diversité peuvent-elles être très différentes ?

5. Pourquoi, dans la Ria del Barquero où la sculpture des individus, faible dans le Rio abrité, devient, comme il est normal, forte dans la Ria marine, voit-on, aux approches et au-delà du débouché de la Ria sur la côte ouverte, la sculpture forte faire brusquement place à un état presque lisse, encore plus lisse que dans le Rio ?

6. Comment se fait-il que certaines variétés bien caractérisées puissent exister en deux localités situées à des centaines de kilomètres l'une de l'autre, sans qu'il ait été jusqu'ici possible de les trouver ailleurs ? Nous connaissons trois cas de ce genre.

De ces diverses questions la plus curieuse et celle qui nous embarrassse le plus, est la deuxième.

## B. SOME POPULATIONS FROM BRITAIN WHICH POSE DIFFICULT PROBLEMS.

by

B.L. James

In the first section of this paper Professor Fischer-Piette and J.-M. Gaillard describe populations from Ria del Barquero and Ile Hoedic which illustrate problems that frequently arise in the study of *Littorina saxatilis*. These are a) some populations are homogeneous and others, in apparently identical topographical conditions, heterogeneous, b) intermediate forms exist between the extremes in some heterogeneous populations but not in others and c) the geographical distribution of certain varieties is discontinuous.

In this section, populations in Britain which illustrate these and other problems will be described. The first two problems will be

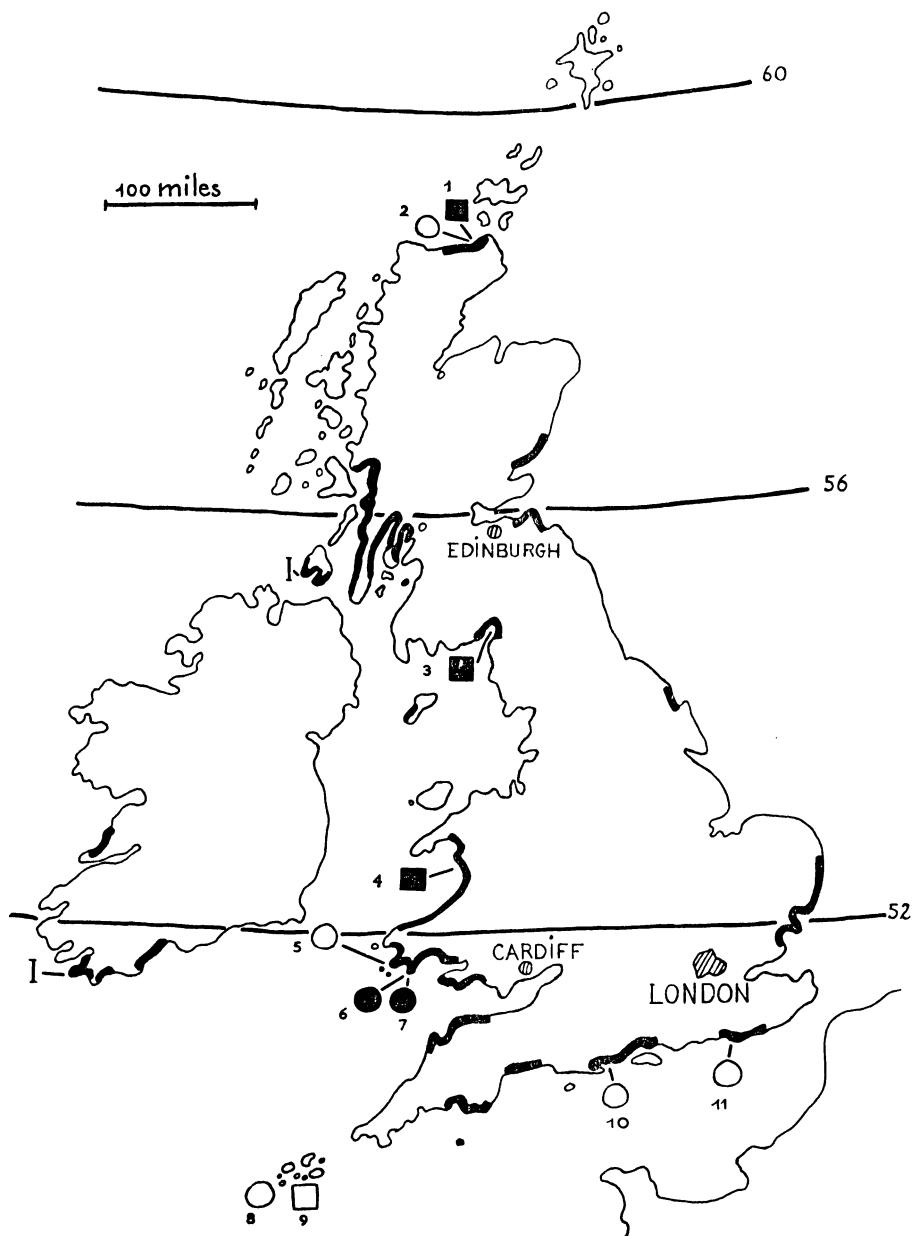


FIG. 4

British Isles showing where *Littorina saxatilis* (Olivi) was collected for this survey and the distribution of the colour varieties *miniata* and *zonaria*.  
(Key to lettering and symbols, p. 168.)

illustrated by describing twelve populations collected from five very exposed (2) or extremely exposed (1) rocky shores (1) and from seven

(1) Exposure to wave action was estimated by examining the physical and biological features of the shore as described by Ballantine (1961) and his scale (1-8) is used to express the degree of exposure.

extremely sheltered (8) mud flats in estuaries. The third problem will be illustrated by describing the distribution of homogeneous populations of the colour varieties *miniata* and *zonaria*.

\*\*

Before describing these populations, a short account will be given of the general distribution, shell characters and anatomy of the subspecies of *Littorina saxatilis* in Britain. This account, which is based on the examination of shells collected from the areas shown in Fig. 4., will be published in more detail later. It is desirable to summarise the results here in order to describe the twelve populations intelligibly; to pose further problems and also, for comparison with the results of Fischer-Piette and Gaillard (1960-61).

All the areas in Britain, from which I have examined shells (fig. 4), have four subspecies of *L. saxatilis*. Each subspecies has a characteristic shell, anatomy, vertical distribution, exposure range and, at Aberystwyth where these have been investigated, characteristic breeding cycles, behaviour and parasitic Digenea. The subspecies are:

- Littorina saxatilis* (Olivi, 1792) subsp. *rudis* (Maton, 1797),
- Littorina saxatilis* (Olivi, 1792) subsp. *jugosa* (Montagu, 1803),
- Littorina saxatilis* (Olivi, 1792) subsp. *tenebrosa* (Montagu, 1803),
- Littorina saxatilis* (Olivi, 1792) subsp. *saxatilis* (Johnston, 1841).

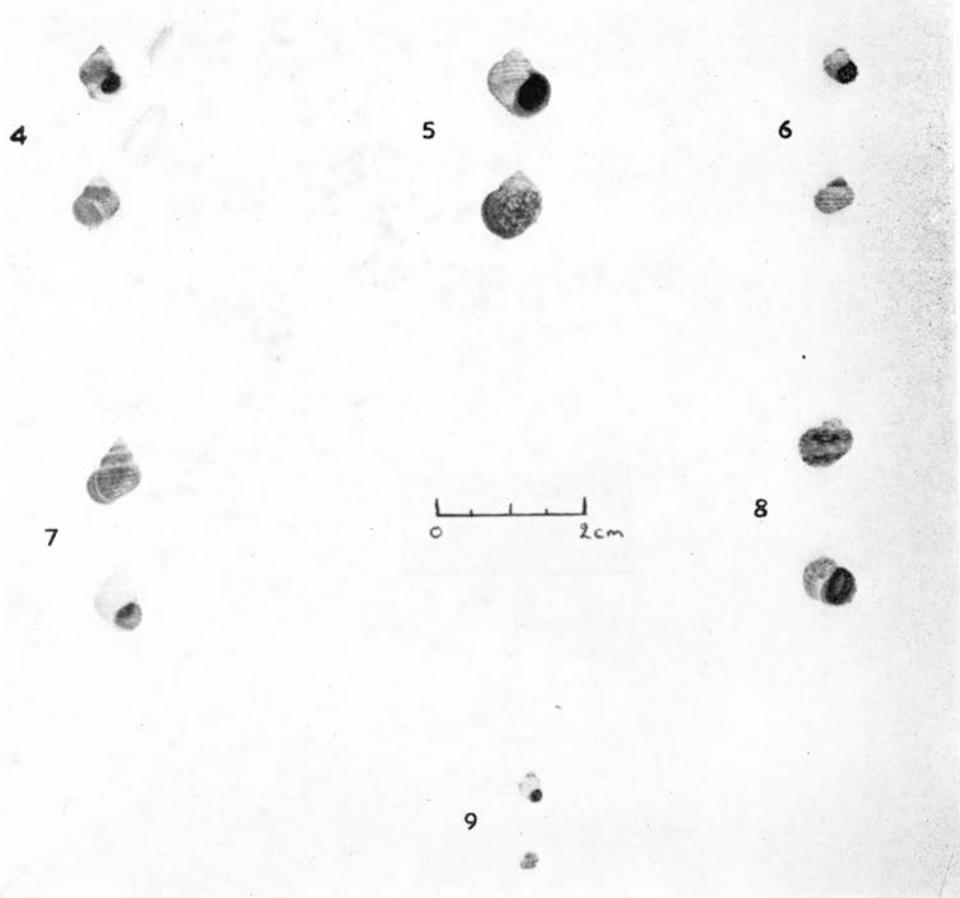
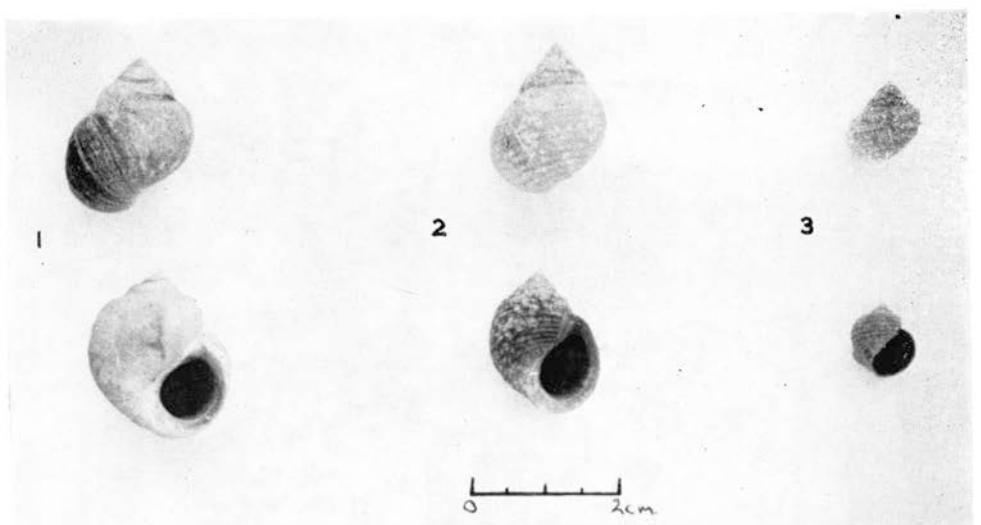
Briefly, their characteristic features in Britain are as follows:

— Subsp. *rudis* (Pl. 2. figs. 1-3). This subspecies has a large, thick, heavy shell with six whorls. Maximum shell length varies from 8.0-15.0 mm on exposed (3) shores to 20.0-25.0 mm on very sheltered (7) shores. The density of shell with sexually mature animal varies usually from 1.85-1.95 g./cm<sup>3</sup> but sometimes it may be as low as 1.7 g./cm<sup>3</sup> on some exposed (3) shores. The sculpture varies from completely smooth (*rudis rudis*) in extreme shelter (Pl. 2. fig. 1) to lines (*rudis rudissima*) on some extremely sheltered (8) to sheltered (6) shores (Pl. 2. fig. 2) to deep grooves (*rudis "jugosa"*) on some semi-exposed (4) and exposed (3) shores (Pl. 2. fig. 3). The shape of the shell varies from a condition similar to that figured by Dautzenberg and Fischer (1912, Pl. X. fig. 2) with a tall spire and small, narrow shell aperture, which occurs on some extremely shel-

#### PLATE 2

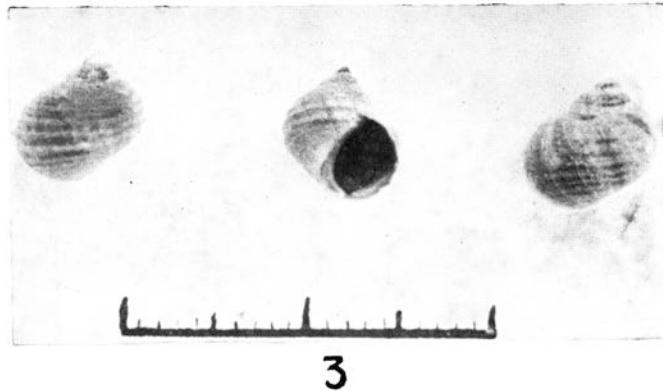
Adult specimens of *Littorina saxatilis* (Olivi).  
(Photographs by J.R. Hirst, to whom I am most grateful.)

1. — subsp. *rudis* (Maton) from extremely sheltered (8) rocky shores.
2. — subsp. *rudis* (Maton) very sheltered (7) rocky shores.
3. — subsp. *rudis* (Maton) from exposed (3) rocky shores.
4. — subsp. *jugosa* (Montagu) from mud-flats in estuary.
5. — subsp. *jugosa* (Montagu) from fairly sheltered (5) rocky shores.
6. — subsp. *jugosa* (Montagu) from semi-exposed (4) rocky shores.
7. — subsp. *tenebrosa* (Montagu) from deep crevices on extremely exposed (1) rocky shores.
8. — subsp. *tenebrosa* (Montagu) from open rock faces on extremely exposed (1) rocky shores. The colour form of the upper specimen is *zonaria+interrupta* and the lower specimen is *tessellata*.
9. — subsp. *saxatilis* (Johnston) from very exposed (2) rocky shores.





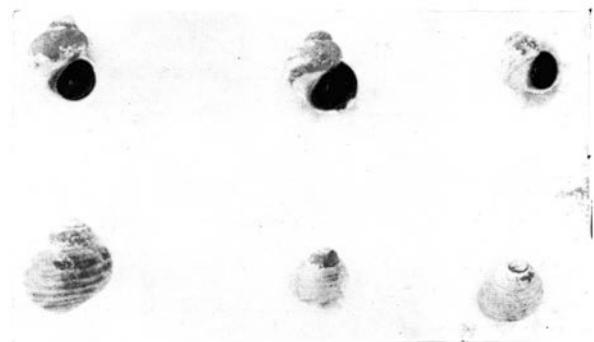
1



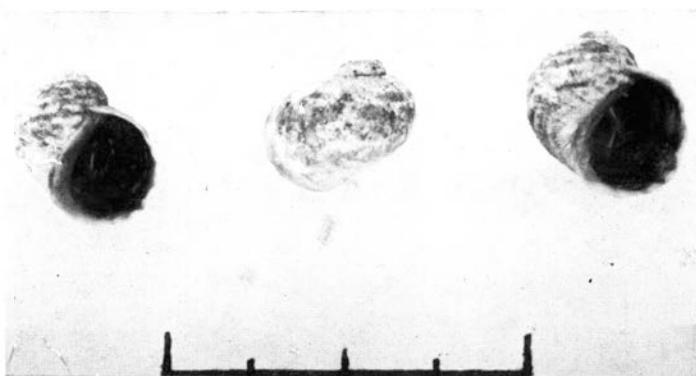
3



2



4



5

E. FISCHER-PIETTE,  
J.-M. GAILLARD ET B.-L. JAMES

PLATE 3  
Adult specimens of *Littorina saxatilis* (Olivi).

1. — subsp. *jugosa* from R. Gann estuary, Dale.  
The scale on this and the other figures is 2 cm long.
2. — subsp. *jugosa* from the *Pelvetia* zone on a semi-exposed (4) shore near Thorny Pit, Dale.  
The scale for this figure and figure 4 is on figure 1.
3. — subsp. *tenebrosa* from the supralittoral fringe on an exposed (3) shore at Twr Gwyllanod, near Aberystwyth.
4. — subsp. *saxatilis* from the midlittoral zone on a semi-exposed (4) shore at the mouth of Loch Fyne, west coast of Scotland.
5. — subsp. *tenebrosa* from the open rock face in the lower supralittoral fringe on an extremely exposed (1) shore at Skomer Head, Skomer.

tered (8) rocky shores and also on mud flats in estuaries, to a condition with a small, but still sharply pointed spire and a large, quite wide aperture (Pl. 2, fig. 3) on some semi-exposed (4) and exposed (3) shores. Pigmentation on the tentacles (fig. 5), in the largest specimens, is very extensive;

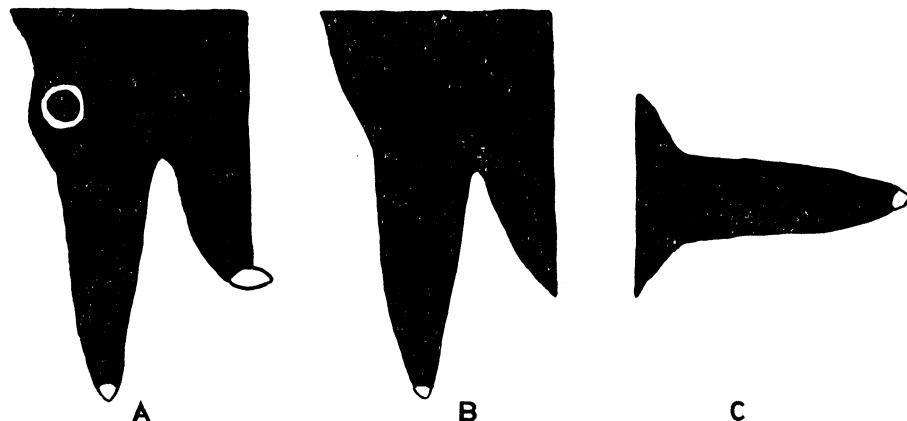


FIG. 5

The right tentacle of *Littorina saxatilis* subsp. *rufa* (Maton).  
A. - Dorsal view. B. - ventral view. C. - lateral view.

only the tip of the tentacle and a circle around the eye being free of pigment. On sheltered (6) to extremely sheltered (8) shores there are normally less than eight penial glands on the penis (fig. 9) but this number

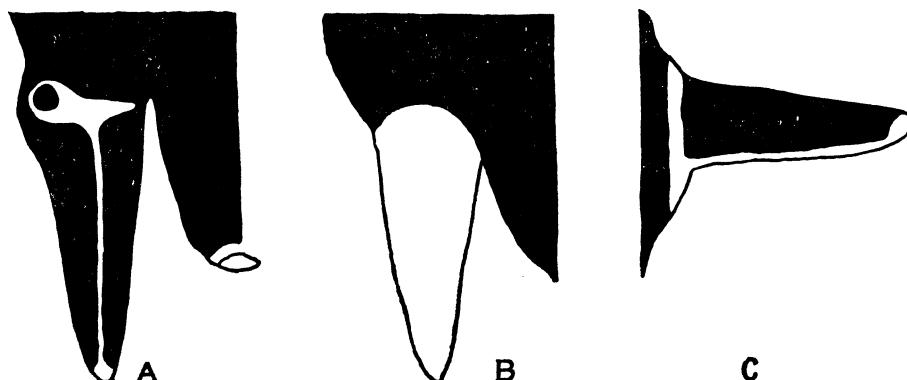


FIG. 6

The right tentacle of *Littorina saxatilis* subsp. *jugosa* (Montagu).  
A. - Dorsal view. B. - ventral view. C. - lateral view.

increases with exposure to wave action until on more exposed shores, there may be as many as sixteen glands. The cusps on the radula teeth (1) have no particularly distinctive features (fig. 16). The radula length: shell length ratio varies with the length (age) of shell. It is 1.25 in embryos

(1) Figs 10-13 were constructed from average measurements taken of the length and breadth of each cusp in about 50 individuals of each subspecies collected at Aberystwyth. They are, therefore, diagrammatic and do not represent the radula row of a single individual.

between 0.5 and 0.6 mm, rising to 3.75 in specimens between 5 and 6 mm and then falling to 2.3 in specimens above 13 mm. At Aberystwyth, on a sheltered (6) rocky shore in the *Fucus spiralis* zone, in 1958-1959, a minor spatfall occurred between January and February and a second extended

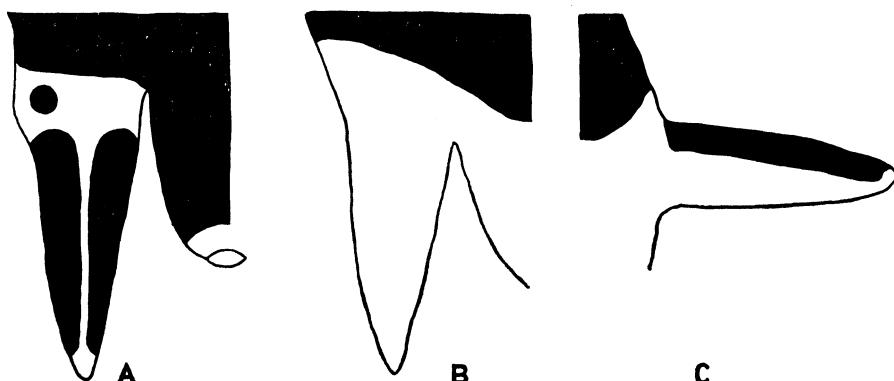


FIG. 7

The right tentacle of *Littorina saxatilis* subsp. *tenebrosa* (Montagu).  
A. - Dorsal view. B. - ventral view. C. - lateral view.

major spatfall began at the end of May and ended in September. The embryos leave the brood pouch, as young adults, measuring about 0.6 mm long.

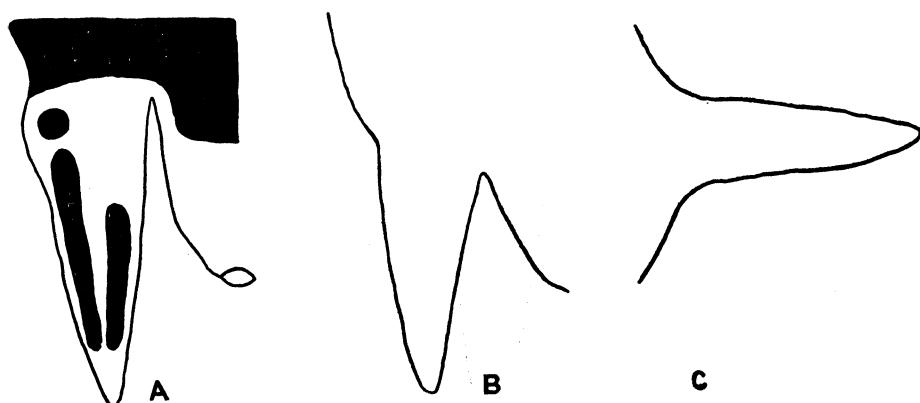


FIG. 8

The right tentacle of *Littorina saxatilis* subsp. *saxatilis* (Johnston).  
A. - Dorsal view. B. - ventral view. C. - lateral view.

This subspecies is largest and most abundant in the *Fucus spiralis* zone on very sheltered (7) shores (fig. 17). It usually occurs also throughout the *Ascophyllum nodosum* zone, except on some shores where the growth of this weed is extremely dense, but here the shell is much smaller than among *F. spiralis*. This subspecies is found on all rocky shores from extremely sheltered (8) to semi-exposed (4) and sometimes, also, to exposed (3) (fig. 17). It also occurs on mud flats in estuaries, where it can, in some regions, withstand a drop

in salinity to 10 p. 1,000. On all these shores, it has nearly the same vertical range, i.e. from M.L.W.N. to midway between M.H.W.N. and M.H.W.S. On the more exposed shores, however, the upper limit extends to M.H.W.S. and sometimes to E.H.W.S. On mud flats in estuaries, the vertical distribution is more restricted, the upper limit being midway between M.H.W.S. and M.H.W.N. as on sheltered rocky shores, and the lower limit being M.T.L.

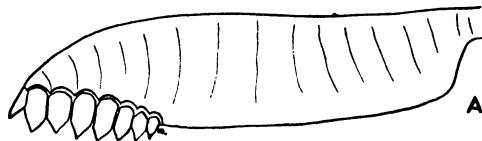
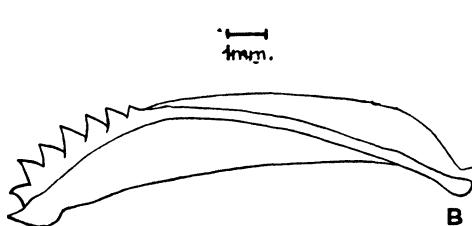


FIG. 9

The penis of *Littorina saxatilis* subsp. *rufa* (Maton) on very (7) and extremely sheltered (8) shores.

A. lateral view. B. ventral view.



As indicated above, the shell becomes smaller, more grooved, with relatively shorter spire and larger aperture with increase in exposure to wave action but shell thickness usually remains constant. The gradation from large *rufa rufa*, through *rufa rufissima* to *rufa "jugosa"* is extremely gradual and all intermediates exist.

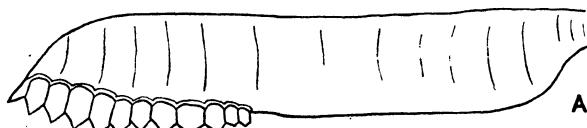


FIG. 10

The penis of *Littorina saxatilis* subsp. *jugosa* (Montagu).

A. - lateral view.  
B. - dorsal view.



This is not, however, the only way in which this subspecies responds to increased exposure to wave action as will be illustrated by describing some populations in the Dale peninsula (fig. 21). On the north western side of the peninsula, the rocky shores range from very sheltered (7) at the mouth of R. Gann to exposed (3) at Dale Point. Here subspecies *rufa* is uniform reddish brown. The very sheltered shores have large *rufa rufissima* (up to 23.0 mm long) which respond to increased exposure, in the way described above. At

Dale Point this colour variety of subsp. *rudis* measures 11.0 mm long and is very deeply grooved (Pl. 2, fig. 3). On the south western side of this peninsula the shores range from fairly sheltered (5) in Castle-beach bay to exposed (3) on Dale Point. Here, subsp. *rudis* is white with purple or dark brown lines. On the fairly sheltered (5) shores, *rudis rudissima* measures up to 18.0 mm long. With increased expo-

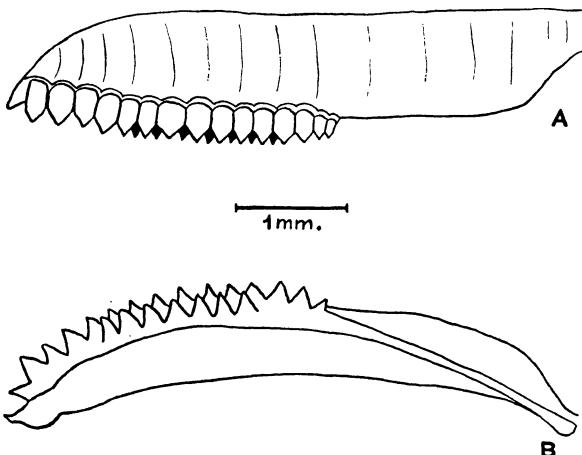


FIG. 11

The penis of *Littorina saxatilis* subsp. *tenebrosa* (Montagu).

A. - lateral view.  
B. - dorsal view.

sure, these become very much smaller but the spire, aperture and grooves are affected only very slightly. Thus, in these specimens, the main and almost only response to exposure is decrease in size. On Dale Point, the white and purple lined variety of subsp. *rudis* measure only 8.0 mm long. There is a heterogeneous population, on this point, of reddish brown grooved *rudis* and small white and purple

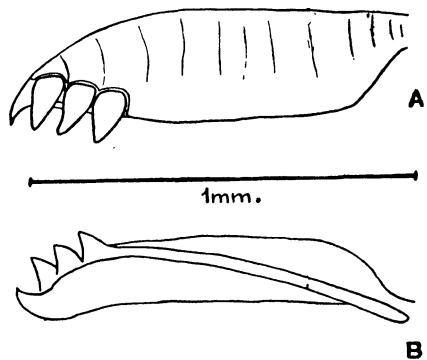


FIG. 12

The penis of *Littorina saxatilis* subsp. *saxatilis* (Johnston).

A. - lateral view. B. - dorsal view.

lined *rudis* with intermediates existing between the two forms. Of the one hundred and twenty shells collected, 36 p. 100 were homogeneous white with purple lines, 22 p. 100 were uniform reddish brown and 42 p. 100 were intermediate between these forms. White *rudis* with purple or dark brown lines also occurs on the fairly sheltered (5) to exposed (3) shores near Thorny pit. These respond to increased exposure in the same way as the shells from Castle beach to Dale Point. Further south however, on exposed (3) shores behind

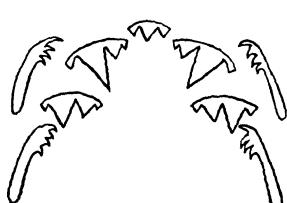
Camm Rock, this colour variety of subsp. *rudis* responds differently to increased exposure. Here they are found only in deep crevices in the rock, where they measure up to 19.0 mm long. The shape and sculpturing is, surprisingly, like that of *rudis rudissima*, but the shell is much thinner than usual. The density of shell with sexually mature animal is only 1.7 g/cm<sup>3</sup>. Thus, the only response to increase in exposure, in these specimens, is reduction in shell thickness.

— Subsp. *jugosa* (Pl. 2. figs. 4-6 and Pl. 3. figs. 1 and 2). This subspecies has a medium sized, thick shell, with five whorls. Maximum shell length varies from 7.0-10.0 mm on some semi-exposed (4) rocky shores and on extremely sheltered mud flats in estuaries, to 12.0-15.0 mm on very sheltered (7) to fairly sheltered (5) rocky shores. The density of shell with sexually mature animals varies, usually, from 1.6-1.7 g/cm<sup>3</sup> but, exceptionally on some semi-exposed (4) shores, it may be as low as 1.5 g/cm<sup>3</sup>. The sculpturing varies from very slight grooves in complete shelter (Pl. 2. fig. 4 and Pl. 3. fig. 1) to more pronounced grooves on some semi-exposed (4) shores (Pl. 2. fig. 6 and Pl. 3. fig. 2). The shape does not, usually, vary a great deal, the spire being only slightly taller and the aperture slightly narrower in extreme shelter. The spire is sharply pointed on the sheltered side of the distribution and bluntly pointed on the exposed side. The aperture is relatively wider and the spire relatively shorter than in subsp. *rudis*. Pigmentation on the tentacles is not as extensive as in subsp. *rudis* (fig. 6). In the largest specimens, pigment occurs on the dorsal and most of the lateral surfaces of the tentacle but none develops on the ventral surface. A single row of up to fourteen penial glands develops on the penis (fig. 10). An extremely wide short cusp occurs on the internal marginal and rachidian radula teeth (fig. 15). The radula length: shell length ratio rises from 1.20 in embryos and young between 0.55 and 0.65 mm long to 4.0 in shells between 4.5 mm long and then falls to 2.0 in shells over 11.0 mm long. At Aberystwyth, in the *Pelvetia canaliculata* zone on a fairly sheltered (5) rocky shore in 1959-1960, the extended major spatfall began at the end of June and ended in September. A minor spatfall occurred between January and February. The embryos leave the brood pouch measuring between 0.5 and 0.55 mm long.

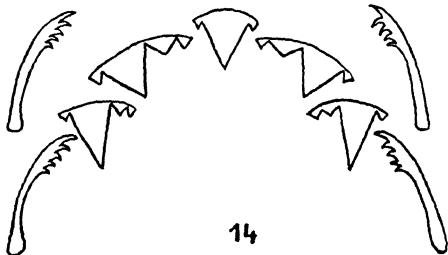
This subspecies is largest and most abundant in the *Pelvetia canaliculata* zone, on fairly sheltered (5) and sheltered (6) rocky shores. The vertical range on extremely sheltered (8) rocky shores is from M.H.W.N. to M.H.W.S. The lower and upper limits of distribution move upwards with increased exposure until, on semi-exposed (4) shores, the lower limit is about M.H.W.N.+2 ft. and the upper limit E.H.W.S.+1 ft. (fig. 18). It occurs on extremely sheltered (8) to fairly sheltered (5) rocky shores and sometimes also on semi-exposed (4) shores where it always forms a zone above subsp. *rudis*. In the region where the *rudis* and *jugosa* zones overlap, at about M.H.W.N. on sheltered shores and from M.H.W.N. to E.H.W.S. on semi-exposed shores, heterogeneous populations exist but there are no intermediate forms between these distinct subspecies. Subsp. *jugosa* may, also, occur on mud flats in estuaries where the vertical range, from M.T.L. to midway between M.H.W.S. and M.H.W.N., is the same as subsp. *rudis*. Here, subsp. *jugosa* and subsp. *rudis* occur side by side and again there is no mixing of their distinct characters.

Subsp. *jugosa*, however, may not be present on some sheltered (6) to extremely sheltered (8) shores. It may also be absent, very occasionally, from fairly sheltered (5) shores, particularly if these are man-made constructions like breakwaters or piers. Where subsp.

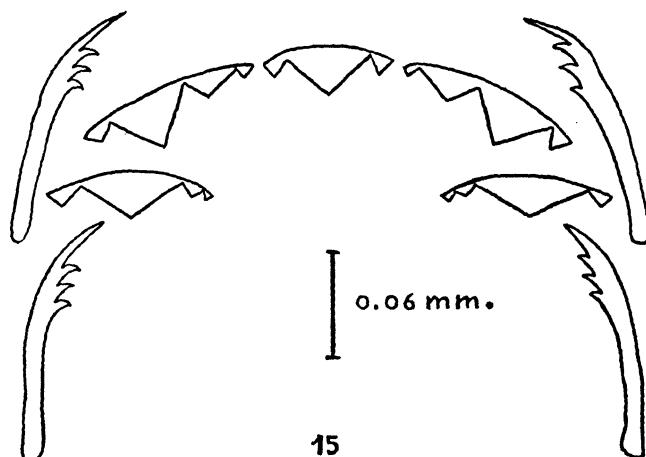
*jugosa* is absent, the *Pelvetia* zone is occupied by small specimens of subsp. *rudis*. For example:—The extremely sheltered (8) to shel-



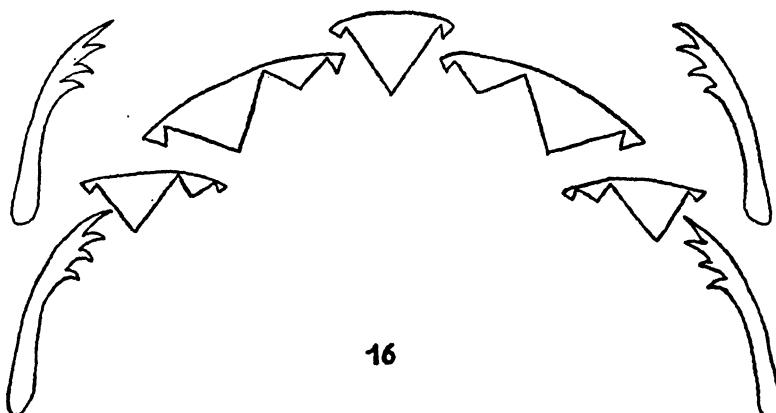
13



14



15



16

FIG. 13. The radula teeth of *Littorina saxatilis* subsp. *saxatilis* (Johnston).

FIG. 14. The radula teeth of *Littorina saxatilis* subsp. *tenebrosa* (Montagu).

FIG. 15. The radula teeth of *Littorina saxatilis* subsp. *jugosa* (Montagu).

FIG. 16. The radula teeth of *Littorina saxatilis* subsp. *rudis* (Maton).  
(Figs. 13-16 are diagrammatic.)

tered (6) shores in Loch Feochan, from which collections were made on the 5th June 1960, had only subsp. *rudis* which was pale yellow to fawn. In the *Fucus spiralis* zone and upper *Ascophyllum* zones these measured up to 25.0 mm long and in the lower *Ascophyllum* and *Pelvetia* zones up to 15.0 mm long. In contrast, the extremely sheltered (8), very sheltered (7) and sheltered (6) collecting stations in Loch Etive on the west coast of Scotland (fig. 23), from which collections were made on the 3rd June 1960, apparently topographically identical to those of Loch Feochan, all had subsp. *rudis* in the *Fucus spiralis* and *Ascophyllum* zones and subsp. *jugosa*, in and above the *Pelvetia* zone. In this loch, subsp. *jugosa*, measuring up to 10.0 mm long, was pale yellowish brown and subsp. *rudis*, measuring up to 19.0 mm long, was slightly deeper brown. The very sheltered (7) and sheltered (6) shores in the Sound of Kerrera, from which collections were made on the 4th June 1960, also had only

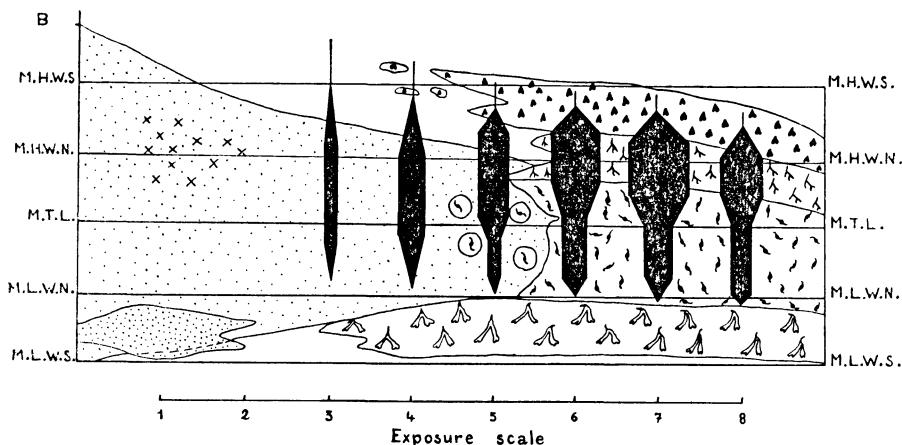


FIG. 17  
The vertical and exposure range of *Littorina saxatilis* subsp. *rudis* (Maton), on rocky shores in Britain.  
(Key for lettering and symbols, p. 168.)

subsp. *rudis*. These were pale lemon and measured up to 22.0 mm long in the *Fucus spiralis* and upper *Ascophyllum* zones and up to 12.0 mm in and above the *Pelvetia* zone. On the very sheltered (7) and extremely sheltered (8) stations in Seil Sound only subsp. *rudis* was found, but on the sheltered (6) Station subsp. *jugosa* was found in the *Pelvetia* zone and subsp. *rudis* in the *Fucus spiralis* and *Ascophyllum* zones.

Subsp. *jugosa* has the most restricted distribution of the four subspecies and has, consequently, relatively constant shell characters. The slight reaction of this subspecies to increased exposure or shelter in the normal range of distribution from extremely sheltered to fairly sheltered shores has already been described. It is found sometimes on semi-exposed (4) shores, where the reaction to increased exposure will be described below.

On the Dale peninsula (fig. 21), subsp. *jugosa* occurs in the

*Pelvetia* zone on all very sheltered (7) to fairly sheltered (5) rocky shores and close to Thorny Pit, also on semi-exposed (4) shores. On the fairly sheltered (5) shores, large thick-shelled, slightly grooved typical specimens of subsp. *jugosa* (Pl. 2, fig. 5) are found. In Thorny Pit these measure up to 14.0 mm long and are yellowish brown in colour. With increased exposure, these become smaller, thinner shelled and more deeply grooved but the shape and colour of the shell is not changed. Eventually, on semi-exposed points, subsp. *jugosa* measures up to 8 mm long and the shell density is only 1.5 g/cm<sup>3</sup>. (Pl. 3, fig. 2). All intermediate stages exist between the large thick shelled form and the tiny thin shelled form.

At the base of The Wick, Skomer Island, on fairly sheltered (5) shores, the shell characters of subsp. *jugosa* are as described for the fairly sheltered shores near Thorny Pit, except that the colour is more varied. The colour forms, which are roughly equally abundant, are *albida*, *aurantia*, *lutea*, purple, light brown and dark brown. No intermediates exist between these colour forms. On shores with

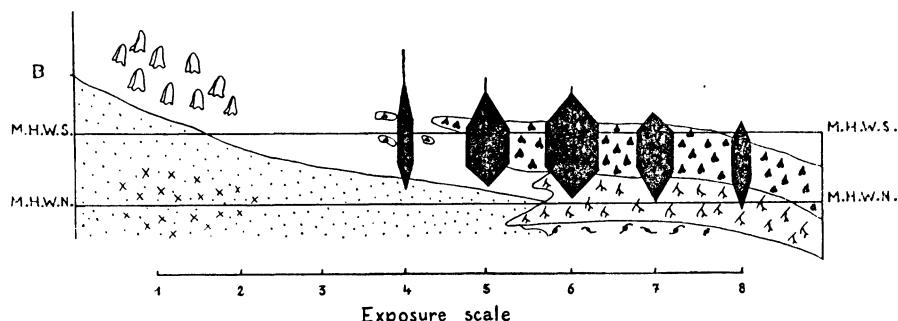
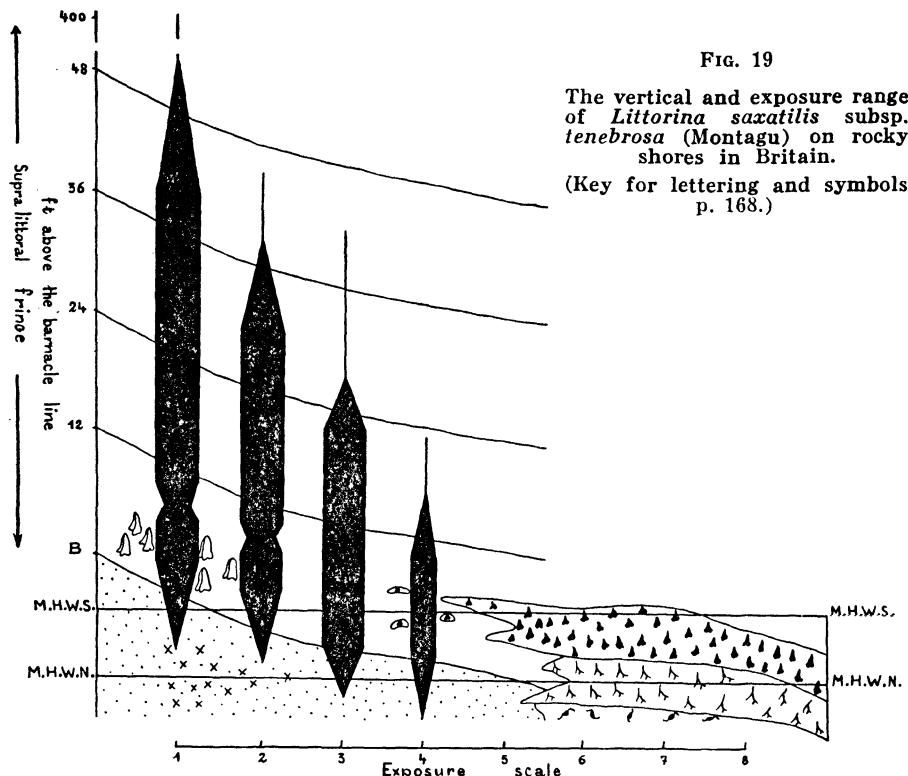


FIG. 18  
The vertical and exposure range of *Littorina saxatilis* subsp. *jugosa* (Montagu)  
on rocky shores in Britain.  
(Key for lettering and symbols, p. 168.)

greater exposure to wave action, subsp. *jugosa* has a reduced spire and a much larger shell aperture but there is no decrease in size, shell thickness or increase in the depth of the grooves. On semi-exposed (4) shores, the shape and sculpturing is as described and figured by Dautzenberg and Fischer (1912, Pl. IX, figs. 24 and 25) for the variety, *attenuata*.

In both these regions, on semi-exposed (4) shores, subsp. *jugosa* occurs among a sparse growth of *Pelvetia*, between M.H.W.N. and E.H.W.S.+1 ft. Between E.H.W.S. and M.H.W.N., this subspecies overlaps in distribution with subsp. *rudis* which extends from M.L.W.N. to E.H.W.S. and which is white with purple lines near Thorny Pit and light brown in The Wick. Subsp. *tenebrosa* occurs on these shores, extending from M.H.W.N.—2 ft. to 12 ft above the upper limit of barnacles in abundance in The Wick and to 20 ft. above, near Thorny Pit. In both regions subsp. *tenebrosa* is a uniform chocolate brown in colour. Subsp. *saxatilis* is also present, mainly between the empty plates of dead barnacles, from M.L.W.N.—1 ft to M.H.W.N.+1 ft. Thus, on these semi-exposed (4) shores, heteroge-

neous populations with three subspecies are found from M.H.W.N. —2 ft. to E.H.W.S., and four subspecies are found from M.H.W.N.



to M.H.W.N.+1 ft. There are, however, no intermediate forms between any of the subspecies in these populations.

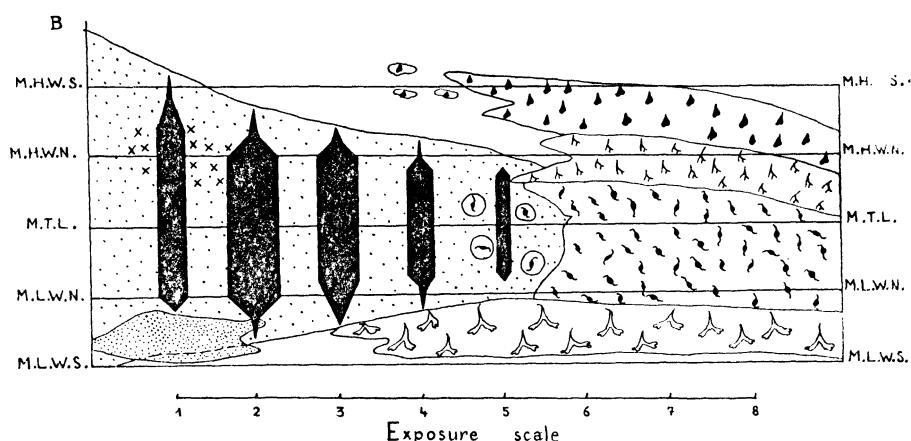


FIG. 20  
The vertical and exposure range of *Littorina saxatilis* subsp. *saxatilis* (Johnston)  
on rocky shores in Britain.  
(Key for lettering and symbols, p. 168.)

— Subsp. *tenebrosa*. (Pl. 2, figs. 7 and 8 and Pl. 3, figs. 3 and 5). This subspecies has a medium sized, thin, light and often fragile shell with from four to six whorls. Maximum shell length varies from 11.0-14.0 mm on semi-exposed (4) or exposed (3) shores; from 8.0-11.0 mm on open rock on some very exposed (2) or extremely exposed (1) shores; to 11.0-16.0 mm in crevices on very exposed (2) or extremely exposed (1) shores. The density of the shell with sexually mature animal varies from 1.45 g/cm<sup>3</sup> on semi-exposed (4) shores to 1.25 g/cm<sup>3</sup> on open rock on some extremely exposed (1) shores. On open rock, the sculpturing varies from very shallow grooves on semi-exposed (4) shores to slightly more pronounced grooves (Pl. 3, figs. 3 and 5) on exposed (3) to extremely exposed (1) shores. In crevices, sculpturing may vary from completely smooth to deeply grooved, without any apparent correlation with environmental conditions. On open rock, the shape gradually varies from a condition similar to that figured by Dautzenberg and Fischer (1912, Pl. IX, figs. 13 and 14) with a medium sized spire and relatively wide aperture on semi-exposed (4) shores, to the condition of var. *similis* with a larger aperture and a shorter, but still blunt, spire (Dautzenberg and Fischer, Pl. IX, figs. 16 and 17 and Pl. 3, fig. 3) on exposed (3) shores to a condition with a very reduced, blunt spire and an extremely large, wide aperture (Pl. 3, fig. 5) on some very exposed (2) and extremely exposed (1) shores. These last specimens, similar to the form "*patula*" described by Dautzenberg and Fischer (1912), may be grooved or worn smooth.

When deep crevices occur in the supralittoral fringe on semi-exposed (4) and exposed (3) shores, these may contain specimens of subsp. *tenebrosa* var. *elata* which have very tall, blunt spires and small, wide apertures, as figured on Pl. 2, fig. 7. and Pl. IX, fig. 15 in Dautzenberg and Fischer (1912). The sculpturing of these may be completely smooth or slightly grooved. On these shores, all intermediates exist between "*elata*" in crevices and "*similis*" on the open rock.

Subsp. *tenebrosa* var. *elata* may also be found in deep crevices on some very exposed (2) and extremely exposed (1) shores. However, here there are no intermediates between this and the "*patula*" form on the open rock, even where they overlap in distribution.

Pigmentation on the tentacles (fig. 7) is not as extensive as in the two previous subspecies. In the largest specimens pigment only develops on the dorsal and some of the lateral surfaces of the tentacle. A double row of penial glands occur on the penis (fig. 11); an outer row of up to sixteen and an inner row of up to seven. An extremely long cusp next to a very short cusp, occurs on the internal marginal radula tooth (fig. 14). The ratio of radula: shell length, rises from 1.25 in embryos and young between 0.65 and 0.75 mm long to 4.5 in shells between 3 and 4 mm long, and then falls to 2.5 in shells over 8.0 mm long. At Aberystwyth, on two exposed (3) shores in 1958-1959, the minor spatfall occurred in the lower supralittoral fringe between January and February and the major spatfall, suddenly, between July and August. The embryos leave the brood pouch measuring between 0.7 and 0.75 mm long. At Aberystwyth, subsp. *tenebrosa*, on an exposed (3) shore without crevices, unlike the other subspecies, showed seasonal migratory movements within the supralittoral fringe which were correlated with the breeding cycle and tidal fluctuations.

On open rock, subsp. *tenebrosa* responds to increased exposure to wave action by a slight decrease in size, a decrease in shell thickness, a very marked decrease in spire size, a very marked increase in the size of the body whorl and shell aperture and finally with a slight or marked increase in the depth of the grooves. In deep crevices, the size, shape, thickness and sculpturing also vary in this way but this does not seem to be influenced by wave action.

This subspecies occurs throughout the supralittoral fringe and last few feet of the midlittoral zone on semi-exposed (4) to extremely exposed (1) shores (fig. 19). It is equally abundant on exposed (3) to extremely exposed (1) shores. It is, however, only found on shores

which have, at least, small cracks or pits and never on completely smooth rock surfaces. The upper and lower limits of distribution rise with increased exposure (fig. 19). The highest I have found this subspecies is 45 ft. above the upper limit of barnacles in abundance but Dacie (1917) has recorded specimens from over 450 ft. above sea level at St. Kilda, at a similar height and fully a quarter of a mile from the sea in the Shetland Islands and south west coast of Ireland. He named specimens he collected from these areas, var. *alticola*. I have examined some of these in the British Museum (Natural History) and concluded that they are a variety of subsp. *tenebrosa*.

— Subsp. *saxatilis* (Pl. 2, fig. 9 and Pl. 3, fig. 4). This subspecies has an extremely tiny, very thin, fragile shell with four whorls. Maximum shell length is never more than 4.5 mm and sexual maturity is reached at 1.5 mm. The density of shell with sexually mature animal varies from 1.25 to 1.35 g/cm<sup>3</sup>. The sculpture varies from completely smooth to weak grooves. The shape varies from a condition with an extremely tall, very blunt spire and small shell aperture to a condition with a fairly large aperture and a shorter blunt spire (Pl. 3, fig. 4). Pigmentation on the tentacles (fig. 8) is only slightly developed; two unequal narrow bands of pigment occurring on the dorsal surface. Four or five penial glands develop on the penis (fig. 12). An extremely long cusp occurs next to a short cusp on the lateral radula teeth (fig. 13). The radula length: shell length ratio rises from 1.25 in specimens between 0.4-0.45 mm long to 3.0 in specimens between 1 and 2 mm long and then falls to 2.5 in specimens over 3.0 mm long. At Aberystwyth in 1959-1960, in the upper barnacle zone of an exposed (3) shore, the minor spatfall occurred between January and February and the extended major spatfall began at the end of May and ended in September. The embryos leave the brood pouch measuring between 0.35 and 0.4 mm long.

This subspecies occurs throughout the barnacle zone on fairly sheltered (5) to extremely exposed (1) rocky shores (fig. 20) but is more abundant on exposed (3) and very exposed (2) shores. It occurs mainly between the empty plates of dead barnacles but sometimes in tiny crevices in the rock or among the byssus threads of mussels. The vertical range, determined by that of barnacles, is from just above M.L.W.N. to just below M.H.W.N. on fairly sheltered (5) shores. With increased exposure to wave action the upper and lower limits closely follow those of barnacles (fig. 20). The variation in shell form, indicated above, is not correlated with exposure to wave action. Intermediates exist between the extremes and all forms occur wherever the subspecies is found. The colour of this subspecies is less variable than in the others. Only the body whorl has recognisable colour for the surface is invariably eroded from the remaining whorls. The variety *tessellata* (grey and white or brown and mustard, which often has a dark brown band running into the shell aperture) is the most frequent colour. Shells with a uniform pale yellow to light brown colour are also common and sometimes a form of *lineata* (pale yellow with brown lines) is found.

Thus, in summary, each subspecies has a characteristic range of variation, zonation and exposure scale. The change in form from one extreme of variation to another *within* each subspecies is gradual and all intermediates exist. This change in form is often correlated with increase in exposure to wave action, but this does not appear

to be true for subsp. *saxatilis* and the crevice form of subsp. *tenebrosa*. Most shores have at least two subspecies; some fairly sheltered to exposed shores have three and a few semi-exposed shores have all four subspecies. On all shores where more than one subspecies occurs, the change in form between subspecies is discontinuous and, although there is always some region where at least two subspecies overlap in distribution, no intermediates exist between any of them. Thus, in Britain, the subspecies do not seem to interbreed. Nevertheless, when the whole range of anatomical and shell variation of each is considered the extremities in variation of the characters of one subspecies may overlap with those of another. On any one shore, however, the subspecies are never exactly alike and can be separated by some, but not always the same, characters. For example:—Considering only size, shape, sculpturing and thickness of shell, on most semi-exposed and exposed shores, subsp. *tenebrosa*, which is on the sheltered side of its distribution, will have much less developed grooves, a relatively taller spire, a smaller aperture and a much thinner shell than subsp. *rudis* which is on the exposed side of its distribution. On the other hand, on the semi-exposed and exposed shores from Castle Beach to Dale Point and near Thorny Pit (fig. 21) the size, aperture and sculpturing are similar in both subspecies but here they can be separated by size and thickness of shell. In this last example, the subspecies can also be separated by shell colour and, as in all other regions, by anatomical characters.

Many problems arise from this survey of the distribution of the subspecies of *L. saxatilis* in Britain. Perhaps the most interesting are:—

- a) Why do some subspecies react to changes in exposure to wave action in different ways in regions with apparently identical topographical conditions?
- b) Why are similar changes in form correlated with exposure to wave action in some subspecies but not in others?
- c) Why is subsp. *jugosa* absent from some fairly sheltered to extremely sheltered shores when it is present in others with similar conditions?

\*\*

I. — Examples illustrating the problems that some populations are homogeneous and others, in apparently identical topographical conditions, heterogeneous and the presence or absence of intermediates in heterogeneous populations.

A.—Five very exposed (2) or extremely exposed (1) stations will be described first. In all five stations, the topography was, as far as could be judged, very similar. The populations considered first were collected from the upper supralittoral fringe. On all five stations only subsp. *tenebrosa* occurred here and this was confined to deep crevices in the rock. The density of population was uniform through-

out the collecting areas; in each case, between 10 and 20 specimens occurred in narrow crevices about 30 cm wide at their base. The depth of the crevices varied from 10 to 50 cm on all stations.

a) On an extremely exposed (1) shore on the southern edge of Rubna-na-Faing on Islay (fig. 4), subsp. *tenebrosa* extended from 2 ft below to 45 ft above the upper limit of barnacles in abundance. The 400 specimens examined were collected from between 30 and 40 ft above the barnacle line

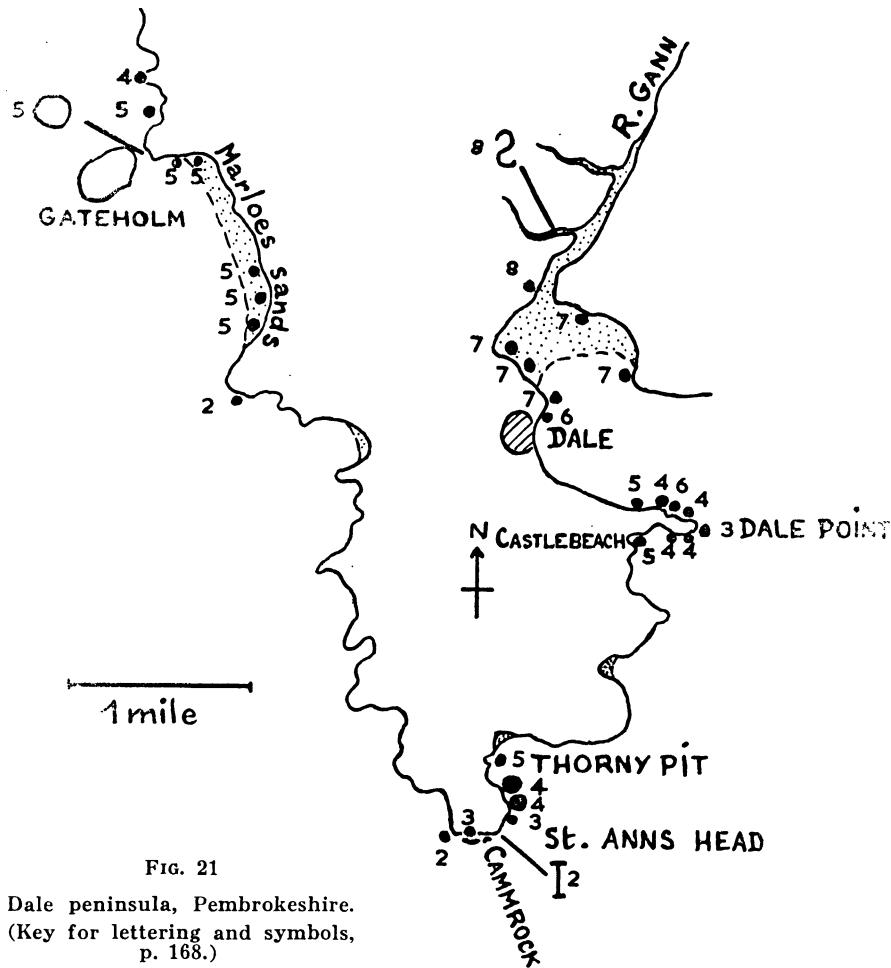


FIG. 21

Dale peninsula, Pembrokeshire.  
(Key for lettering and symbols,  
p. 168.)

on 8th June, 1960. Maximum shell length was usually 11.0 mm but some specimens measured 13.0 mm. The density of shell with sexually mature animal was 1.36 g/cm<sup>3</sup>. The shape and sculpturing of shell varied from a condition shown in figs. 13 and 14 to that in figs. 16 and 17 on Plate IX in Dautzenberg and Fischer's (1912) paper. In most specimens the sculpturing and shape was intermediate to the figures of Dautzenberg and Fischer and all intermediates between the extreme forms existed. As already described in a previous paper by Fischer-Piette, Gaillard and James (1963) the colour patterns of this population were extremely variable. 164 colour patterns were found in 400 shells examined and 179 or 44.75 p. 100 had a mixture of colour varieties. Thus, this population was

heterogeneous, with intermediates, in respect to shell shape, sculpture and colour.

b) On an extremely exposed (1) shore on White Ball Head, Co. Cork in southern Ireland (fig. 4) subsp. *tenebrosa* extended from 5ft below to 50 ft above the upper limit of barnacles in abundance. The 73 specimens examined were collected from the upper part of this range on 17th August, 1962 by Mr. J. Moyse. These shells measured up to 13.0 mm long with a few up to 15.0 mm. The density of shell with sexually mature animal was 1.35 g/cm<sup>3</sup>. The sculpturing and shape was uniform with all specimens having very shallow grooves, a tall spire and a small, wide aperture. The specimens were, thus, identified as subsp. *tenebrosa* var. *elata* Dautzenberg and Fischer (1912; Pl. IX, fig. 15). 35 of the 73 specimens examined were grey; 29 were brown; 5 were black; 2 were *tessellata* (yellow and brown); 1 was *tessellata* (white and grey) and 1 was *zonaria* (white and black bands). No intermediates existed between the colour forms. Thus, this

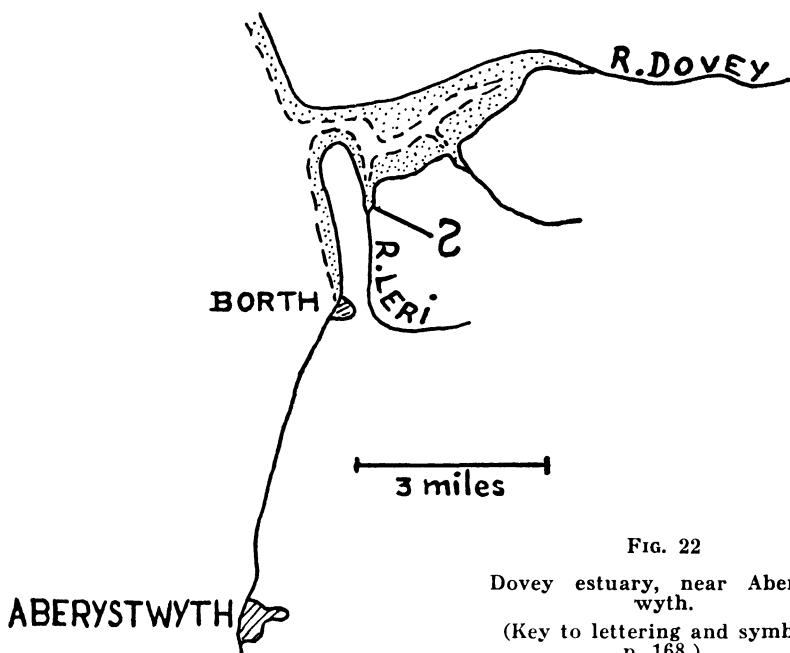


FIG. 22

Dovey estuary, near Aberystwyth.

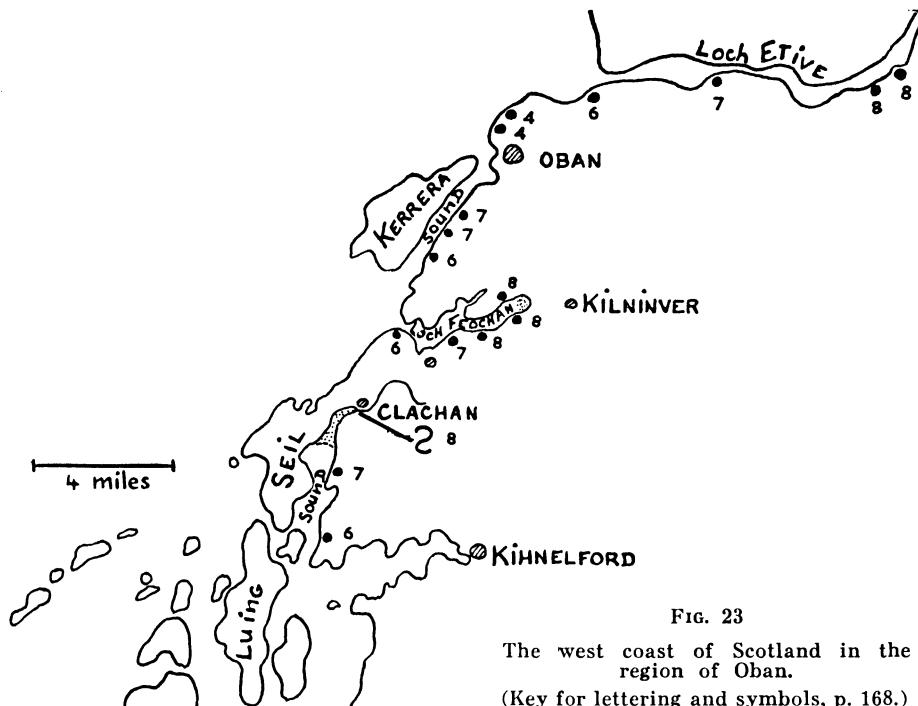
(Key to lettering and symbols, p. 168.)

population was homogeneous in respect to shape and sculpturing but heterogeneous, without intermediates, in respect to colour.

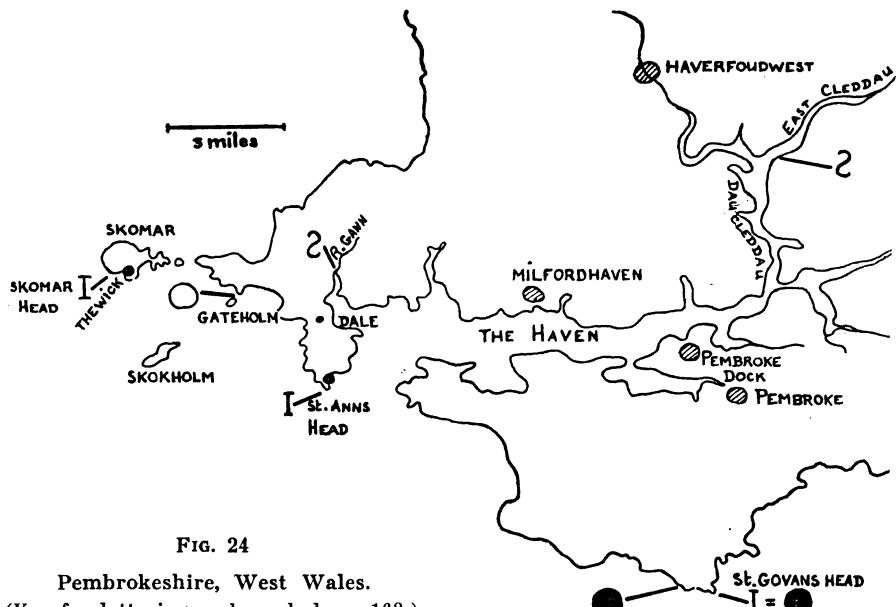
c) On an extremely exposed (1) shore on Skomer Head (fig. 24) subsp. *tenebrosa* extended from 3 ft below to 45 ft above the barnacle line. The 95 specimens examined were collected between 25 and 40 ft above the barnacle line on 6th March, 1962. Maximum shell length was 16.0 mm. The density of shell containing sexually mature animal was 1.37 g/cm<sup>3</sup>. Shape and sculpturing was uniform and exactly the same as in the previous population. Shell colour was a uniform brownish grey in all specimens. Thus, this population was completely homogeneous.

d) On a very exposed (2) shore at St. Ann's Head (fig. 21), subsp. *tenebrosa* extended from 2 ft below to 45 ft above the barnacle line. 87 specimens were collected between 25 and 40 ft above the barnacle line on 16th December, 1960 and 57 were collected from the same region on 23rd March, 1962. In all, 144 shells were examined and these measured up to 13.0 mm long. The density of shell containing sexually mature animal was 1.35 g/cm<sup>3</sup>. Shape and sculpturing was uniform and exactly the same as in the last two populations. Shell colour was remarkably

similar to that at White Ball Head. 74 of the 144 shells examined were grey; 52 were brown; 12 were black; 3 were *interrupta* (mustard hyphens



on brown) and 3 were *tessellata* (white and grey). No intermediates existed between these colour forms. This population was, then, homo-



geneous in respect to shape and sculpturing but heterogeneous, without intermediates, in respect to colour.

e) On the very exposed (2) point on St. Govan's Head (fig. 24), subsp. *tenebrosa* extended from 2 ft below to 40 ft above the barnacle line. The 126 specimens examined were collected between 20 and 35 ft above the barnacle line on 20th March, 1962. These measured up to 13.0 mm long and the density of shell with sexually mature animal was 1.42 g/cm<sup>3</sup>. The sculpturing was uniform, all shells being unusually deeply grooved. The shape was also uniform and is as figured on Pl. IX, figs. 13 and 14 by Dautzenberg and Fischer (1912). All the shells were a uniform bright orange. This population was, like the population on Skomer Head, completely homogeneous. However, these stations, although topographically similar, have very different shells.

On all the above shores, subsp. *saxatilis* was found throughout the midlittoral zone, living in the empty shells of dead barnacles. On Rubna-na-Faing and St. Govan's Head, the whole supralittoral fringe and upper two feet of the midlittoral zone was populated by specimens identical to those described above from the upper supralittoral fringe. On both these shores the upper midlittoral zone and lower supralittoral fringe consists of an almost vertical smooth rock face where subsp. *tenebrosa* survives only in deep crevices. On the other three shores, however, the upper midlittoral zone and lower supralittoral fringe are gently sloping while the mid and upper supralittoral fringe are almost vertical rock faces. These shores had two forms of subsp. *tenebrosa*. The form "elata", as described above, was found in deep crevices throughout the supralittoral fringe and upper few feet of the midlittoral zone. The form "patula" which has been described earlier (Pl. 3, fig. 5), occurred in shallow cracks and pits in the rock on the gently sloping lower supralittoral fringe and upper midlittoral zone but never on the vertical rock faces. No intermediates existed between the "elata" and "patula" forms on any of the shores.

On White Ball Head *tenebrosa* "patula" extended from 5 ft below to 10 ft above the barnacle line. The shells measured up to 8.0 mm long and the density of shell with sexually mature animal was only 1.25 g/cm<sup>3</sup>. 17 of the 38 shells examined were *tessellata* (brown and yellow); 11 were *tessallata* (grey and white) and 10 were *fusca*. No intermediates existed between these colours.

On Skomer Head *tenebrosa* "patula" extended from 3 ft below to 12 ft above the barnacle line. The shells measured up to 10.0 mm long and the density was 1.25 g/cm<sup>3</sup>. 12 of the 63 shells examined were *interrupta* (white with dark brown hyphens); 9 were *tessallata* (dark brown and white); 6 were *tessallata* (light brown and white); 6 were *zonaria* (brown and white); 5 were *zonaria* (black and white); 6 were *zonaria* (white and light brown bands) + *interrupta* (mustard with brown hyphens); 4 were *tessallata* (brown and white) + *zonaria* (white bands); 4 were *tessallata* (brown and white) becoming *interrupta* (white with brown hyphens); 4 were *fusca*; 5 were light brown; 1 was orange brown and 1 was *aurantia*. This population was, therefore, heterogeneous, with intermediates, in respect to colour.

On St. Ann's Head, *tenebrosa* "patula" extended from 2 ft below to 16 ft above the barnacle line. The shells measured up to 11.0 mm long and the density was 1.30 g/cm<sup>3</sup>. 47 of the 86 specimens examined

were *fusca*; 21 were *lineata* (light brown with dark brown lines); 15 were *lineata* (orange with black lines); 2 were *interrupta* (light brown with dark brown hyphens) and 1 was *albida*. No intermediates existed between these colours.

B.—In contrast with these extremely exposed and very exposed stations, seven populations collected from extremely sheltered (8) estuarine conditions will now be described.

All seven collecting areas, which lie close to the mouth of rivers, were covered with black estuarine mud. *L. saxatilis* subsp. *rudis* and sometimes subsp. *jugosa* were found, in the mud, from about M.T.L. to midway between M.H.W.N. and M.H.W.S. and must withstand, at times, a drop in salinity to 10 p. 1,000. The mud on some of the collecting areas (1, 2 and 6) lay, a few millimetres deep, over a firm rocky substratum. Dense zones of *Pelvetia* and *Fucus spiralis* grew on the rock and both subsp. *rudis* and *jugosa* were abundant throughout both zones.

The mud in the other collecting areas (3, 4, 5 and 7) was much deeper so that the seaweeds and both subspecies were confined to the occasional stone or wooden pile lying in the mud. *Hydrobia ventrosa* or *Hydrobia ulvae* was found with *L. saxatilis* in both kinds of collecting areas.

The shell characters of specimens from all these stations were remarkably constant and only maximum size, colour and population density varied from station to station. The density of shell with sexually mature animal was 1.9 to 1.95 g/cm<sup>3</sup> in subsp. *rudis* and 1.7 g/cm<sup>3</sup> in *jugosa*. The sculpture of subsp. *rudis* was completely smooth but very slightly grooved in subsp. *jugosa*. The shape of subsp. *rudis* varied from a condition similar to that figured by Dautzenberg and Fischer (1912, Pl. X, fig. 2) to a condition with a slightly shorter spire and larger but narrower aperture. The spire of subsp. *jugosa* was only slightly taller and the aperture only slightly smaller than they were on fairly sheltered (5) shores (Pl. 2, figs. 4 and 5 and Pl. 3, fig. 1). In both subspecies, the base of the columellar lip was projected downwards and backwards so that the angle between the outer lip and columellar lip was acute (fig. 26 and Pl. 2, fig. 1).

1) The base of Seil Sound, west coast of Scotland (fig. 23).

Only subsp. *rudis* was found in the *Pelvetia* and *Fucus spiralis* zones when collecting on 5th June, 1960. Population density was 10-20 per sq. metre and maximum shell length 16.0 mm. All 43 specimens collected were a uniform yellowish brown.

2) Mouth of River Leri, Ynyslas Estuary, near Aberystwyth (fig. 22).

Both subspp. *rudis* and *jugosa* were found throughout the *Pelvetia* and *F. spiralis* zones when collecting on 13th July, 1960. Population density of subsp. *jugosa* was 5-10 per sq. metre and maximum shell length was 8.0 mm. All 23 specimens were uniform yellowish brown. Population density of subsp. *rudis* was 10-15 per sq. metre and maximum shell length 20.0 mm. All 31 specimens collected were fawn.

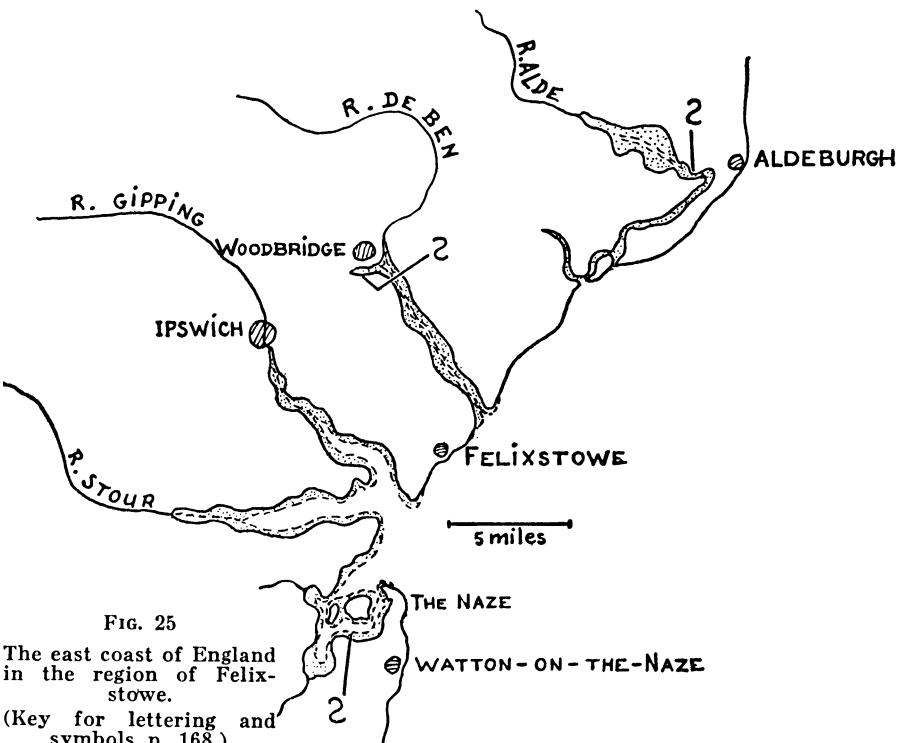
3) Gann Estuary, Dale (fig. 21).

Both subspp. *rudis* and *jugosa* were found together on small stones resting on the mud when the collection was made on 18th December, 1960. Population density of subsp. *jugosa* was 1-5 per sq. metre and maximum shell length 9.0 mm. 53 of the specimens collected were *lutea* and 1 was

*tessellata* (white and grey). Population density of subsp. *rudis* was 1-5 per sq. metre and maximum shell length 18.0 mm. All 40 specimens examined were *fusca*.

4) Near Landshipping Ferry, East Cleddau (fig. 24).

Both subsp. *rudis* and *jugosa* were found together on wooden piles and stones in the mud. The collection was made on the 14th November, 1962, by Mr. A. Nelson-Smith. Population density of subsp. *jugosa* was 1-5 per sq. metre and maximum shell length 9.0 mm. All 18 specimens collected were fawn. Population density of subsp. *rudis* was 5-12 per sq. metre and maximum shell length 20.0 mm. 31 of the 55 specimens collected were a very bright yellow and 24 were *fusca*. No intermediates existed between these colours.



5) River Alde Estuary, near Aldeburgh (fig. 25).

Only subsp. *rudis* was found on stones in the mud when collecting on 2nd April, 1962. Population density was 1 per sq. metre and maximum shell length 20.0 mm. All 21 specimens collected were *lutea*.

6) At the base of the tidal inlet, near Woodbridge (fig. 25).

Both subsp. *rudis* and *jugosa* were found throughout the dense *Pelvetia* and *F. spiralis* zones while collecting on 2nd April, 1962. Population density in subsp. *jugosa* was exceptionally high, being 30-50 per sq. metre. Maximum shell length was 10.0 mm. 20 of the 93 shells collected were *lutea*; 13 were *aurantia*; 11 were *fusca*; 10 were *zonaria* (yellow and white bands); 9 were *albida*; 6 were grey; 13 were pale brown; 7 were *miniatia* and four were greyish white. Thus, subsp. *jugosa* was heterogeneous, with intermediates, in respect to colour. Population density for subsp. *rudis* was 5-10 per sq. metre and maximum shell length was 18.0 mm. All 46 specimens collected were fawn.

## 7) Back of the Naze, near Walton-on-the-Naze (fig. 25).

Only subsp. *rudis* was found on stones in the mud when collecting on the 3rd April, 1962. Population density was 1-2 per sq. metre and maximum shell length was 17.0 mm. All 20 specimens collected were fawn.

Shell form and sculpture was homogeneous for both subspecies and remarkably similar in all the estuarine stations. Most of the stations also had homogeneous colour populations of yellow, fawn or brown shells. The only exceptions were subsp. *rudis* at Landshipping Ferry which had two colour varieties without intermediates and subsp. *jugosa* at Woodbridge which had six colour varieties with intermediates.

The very exposed and exposed stations fall into two groups. Three stations had two forms of subsp. *tenebrosa*; a population of "*elata*" in crevices and "*patula*" on open rock. Both were homogeneous in respect to shell form. Two stations had only one form

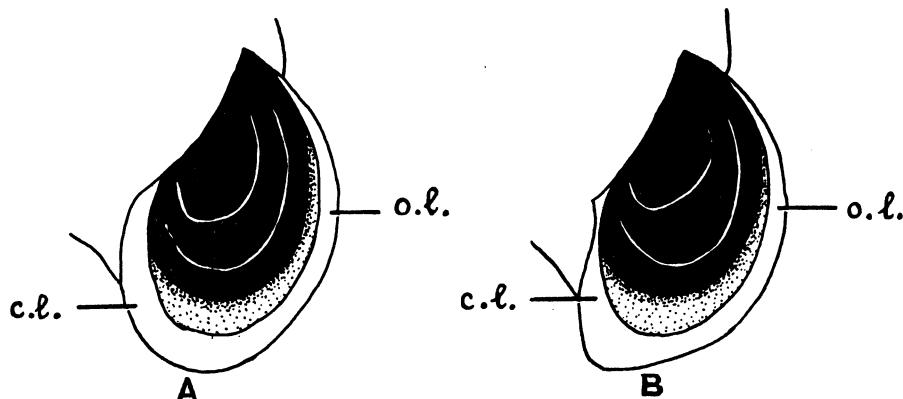


FIG. 26

The shell aperture of *Littorina saxatilis* subsp. *rudis* (Maton).  
A. - from an extremely sheltered rocky shore. B. - from a mud-flat in an estuary.  
c.l. columellar lip. - o.l. outer lip.

of subsp. *tenebrosa* with a shape similar to that figured on Pl. IX, figs. 13 and 14 by Dautzenberg and Fischer (1912) and having either very shallow or deep grooves. Slight variations in shell shape and sculpturing, with intermediates, occurred on one of these stations. The differences between the crevice populations on these five stations cannot be correlated with any apparent topographical conditions, but the absence of "*patula*" from two of them, is probably associated with the absence of a gently sloping lower supralittoral fringe. Colour was much more varied on these than on the estuarine stations. Each station had different colour forms but a notable exception was the remarkable similarity between the heterogeneous colour populations of "*elata*" on St. Ann's Head and White Ball Head. One population from the upper supralittoral fringe was extremely heterogeneous with intermediates; two were heterogeneous without intermediates and two were homogeneous, in respect to colour. All three "*patula*" popu-

lations in the lower supralittoral fringe were heterogeneous in colour, two without and one with intermediates.

Another curious feature was that the different subspecies on the estuarine stations and the different forms of subspecies *tenebrosa* on the very and extremely exposed stations were never the same colour, although the subspecies occurred in exactly the same habitats and there was considerable overlap in distribution between the two forms of subsp. *tenebrosa*.

## II. — Examples illustrating the discontinuous distribution of some colour varieties.

In general *Littorina saxatilis*, in most of the areas from which I have examined shells, was not profusely coloured. (The Scilly Isles and the Pembrokeshire coast were notable exceptions.) Most populations had a single colour variety and whole areas had similar shades of the same colour. For example, shells from most of the stations in the collecting area on the west coast of Scotland had shades of pale yellow and shells from Cardigan Bay, shades of grey. Occasionally, in the middle of these areas of uniformly coloured shells, small almost pure populations with an entirely different colour or colour pattern arise for no apparent topographical reason. The most striking examples of these are provided by the bright orange or brick-coloured variety, *miniata* and the brown and white banded colour variety, *zonaria*, which stand out very clearly from surrounding shells.

The location of all the small populations of *zonaria* and *miniata*, which I have examined, are plotted in the map (fig. 4). Probably many more exist, but this does not invalidate the observation that the distribution of these populations is discontinuous, sparse and random.

The colour variety *zonaria* was found in subsp. *rudis* and *jugosa*; and *miniata* in *jugosa* and *tenebrosa*. In all cases the subspecies concerned was found on the usual position on the shore, as described in earlier paragraphs, and other subspecies occurred above or below. A different colour variety of the same subspecies occupied the same zone on either side of the small population. In the region of overlap with the other colour varieties, no intermediates were found.

Brief descriptions of these almost homogeneous populations are given below:—

- 1) North eastern end of the east side of Thurso Bay.

A sheltered (6) shore with a small population of pure *rudis rudissima zonaria* surrounded on either side by light brown *rudis rudissima* and above by fawn *jugosa*.

- 2) South west end of the east side of Thurso Bay.

A very sheltered (7) shore with a small population of *jugosa miniata* surrounded on either side by fawn *jugosa* and below by fawn and dark brown *rudis rudissima*.

- 3) At the base of Solway Firth, close to Rockcliffe.

An extremely sheltered (8) shore with a small population, consisting of *rudis rudis zonaria* and *rudis rudissima zonaria* surrounded by *rudis rudissima fusca*, *rudis rudis fusca*, a few *rudis rudissima lutea* and *albida*.

## 4) Plas-mynach foreshore, near Barmouth.

A fairly sheltered (5) shore with a small population of *rudis rudissima zonaria* surrounded on both sides by brownish grey *rudis rudissima* and above by brownish grey *jugosa*.

## 5) Gateholm Sound, Dale Peninsula.

A fairly sheltered (5) shore with an extremely large population of *jugosa miniata* in the *Pelvetia* zone surrounded on either side by *jugosa fusca* and below by *rudis rudissima lineata* (white with purple or dark brown lines).

## 6) Chapel Bay, close to St. Govan's Head.

The entire supralittoral fringe of this exposed (3) bay had a dense population of *tenebrosa miniata*. Subsp. *rudis*, which was a uniform light grey in colour, occurred in deep crevices in the midlittoral zone and subsp. *saxatilis* was found in empty barnacle shells. The bay is surrounded by vertical cliffs of smooth, hard rock which do not support *L. saxatilis*. The populations in the bay are, thus, completely isolated.

## 7) St. Govan's Head.

As described before, the entire supralittoral fringe of this very exposed (2) point was populated by *tenebrosa miniata*. Subsp. *saxatilis* occurred in empty barnacle shells in the midlittoral zone. This point is, also, completely isolated.

## 8) St. Agnes, Scilly Isles.

A population of *jugosa miniata* was sent to me by Professor L.A. Harvey.

## 9) Crow Point, Tresco, Scilly Isles.

A population with a very high proportion of *jugosa zonaria* was also sent to me by Professor L.A. Harvey.

## 10) Sheltered side of Peveril point, Swanage.

A fairly sheltered (5) shore with a small population of *jugosa miniata* surrounded on either side by *jugosa lutea* and below by fawn *rudis rudissima*.

## 11) Black Rock, Brighton.

A fairly sheltered (5) shore with a small population of *jugosa miniata* surrounded on either side by *jugosa lutea* and below by *rudis rudissima lutea* with some *rudis rudissima albida*.

In Britain, stations with similar topographical conditions usually have similar shells but the crevice form of subsp. *tenebrosa* and the colour varieties of all subspecies are exceptional. Almost homogeneous populations of one colour variety may arise, quite randomly, in the midst of another. Most populations of a single subspecies are homogeneous in respect to colour but some, in apparently similar conditions, are heterogeneous. A few of these have intermediates between colour extremes but most do not. Further investigations into the ecology, reproduction and genetics of *L. saxatilis* must be undertaken before these curious differences can be understood.

I would like to thank Professor L. A. Harvey, Mr. J. Moyse and Mr. A. Nelson-Smith for collecting specimens for me.

## KEY TO LETTERING AND SYMBOLS IN TEXT-FIGURES

- B. upper limit of barnacles in abundance
- M.H.W.N. mean high water neap tide level
- M.H.W.S. mean high water spring tide level
- M.L.W.N. mean low water neap tide level
- M.L.W.S. mean low water spring tide level
- M.T.L. mean tide level
- REDACTED areas where *L. saxatilis* was collected for this survey
- a very exposed (2) or extremely exposed (1) station
- an extremely sheltered (8) estuarine station
- a collecting station
- a collecting station with four subspecies of *Littorina saxatilis* (Olivi).
- a small population of *Littorina saxatilis* subsp. *jugosa* var. ex col. *miniata* Dautzenberg and Fischer.
- a small population of *L. saxatilis* subsp. *tenebrosa* var. ex col. *miniata* Dautzenberg and Fischer.
- a small population of *L. saxatilis* subsp. *jugosa* var. ex col. *zonaria* Bean.
- a small population of *L. saxatilis* subsp. *jugosa* var. ex col. *zonaria* Bean.
- the distribution of *Porphyra umbilicalis*.
- the distribution of *Fucus vesiculosus* f. *vesiculosus*.
- the distribution of *Balanus balanoides* and/or *Chthamalus stellatus*.
- the distribution of *Gigartina stellata* and/or *Himanthalia elongata*.
- the distribution of *Pelvetia canaliculata*.
- the distribution of *Fucus spiralis*.
- the distribution of *Ascophyllum nodosum*.
- the distribution of *Fucus serratus*.
- 1-10 (fig. 4) numbers assigned in text to small populations of var. ex col. *miniata* Dautzenberg and Fischer and var. ex col. *zonaria* Bean.
- 1-8 (figs 17-21 and 23) Ballantine's (1961) exposure scale: 1 - extremely exposed, 2 - very exposed, 3 - exposed, 4 - semi-exposed, 5 - fairly sheltered, 6 - sheltered, 7 - very sheltered, 8 - extremely sheltered.

## CONCLUSIONS

Travaillant indépendamment et ne confrontant leurs résultats que pour les juxtaposer dans une même publication, Mr. B.L. James d'une part, qui opère en Grande-Bretagne, et Mrs. Fischer-Piette et Gaillard d'autre part, qui opèrent en France et en Espagne, se sont trouvés en face de problèmes difficiles dont l'explication, jusqu'ici, leur échappe complètement.

Mentionnons d'abord une question qui n'a été soulevée qu'à propos de la Ria del Barquero. Pourquoi, alors qu'en partant du fond abrité on voit les *Littorina saxatilis* passer de l'état presque lisse et *lutea* à l'état costulé et *lineata*, ce qui est le processus normal, voit-on, en continuant dans la partie marine de la Ria, les *lineata* restreindre beaucoup leur rôle en cédant la place à diverses autres variétés, au lieu de continuer à régner dans ce domaine battu qui est celui où partout ailleurs en Espagne, elles sont les plus prospères ?

Deuxième problème : Pourquoi certaines modifications des caractères de la coquille, qui sont communément en rapport avec des différences du milieu de vie, peuvent-elles parfois se présenter en l'absence de telles différences ? Dans certains cas même, les faits sont inversés.

Troisième problème : Dans des stations paraissant ne différer en rien dans leurs conditions, on peut rencontrer, soit des populations hétérogènes, soit des populations homogènes.

Quatrième problème : des populations hétérogènes comportent tous les intermédiaires entre les aspects extrêmes qui s'y trouvent, et d'autres peuvent être faites d'un mélange d'individus de variétés différentes sans aucun intermédiaire entre eux ; ces deux cas, si différents l'un de l'autre, peuvent se trouver en deux stations très proches l'une de l'autre et apparemment soumises aux mêmes conditions extérieures.

Cinquième problème : La distribution géographique de certaines variétés est discontinue, la distance entre deux stations d'une même variété pouvant atteindre des centaines de kilomètres ou même mille kilomètres (sous réserve de découverte de stations intermédiaires passées jusqu'ici inaperçues).

Sixième problème : Pourquoi, en deux stations très voisines, soumises aux mêmes conditions et présentant toutes deux un mélange d'individus d'aspects très divers, les catégories qui composent cette diversité peuvent-elles être très différentes ?

Sous notre titre « conclusions » il n'y a, en fait, que des questions. Car la seule conclusion que nous puissions exprimer, c'est que les faits de variation, chez *Littorina saxatilis*, se présentent parfois de façon si complexe et si déroutante, que nous n'échappons pas à l'impression d'être bien loin de pouvoir tous les expliquer. Il faut, à notre avis, poursuivre l'étude « par milieu », faire en outre une

étude de la répartition de chaque variété, faire des expériences de transferts de populations d'un milieu à un autre et voir s'instaurer des études de caryologie et de génétique.

### Résumé

D'après des examens de *Littorina saxatilis* de l'île Hoedic en Bretagne, de la Ria del Barquero en Espagne et des îles Britanniques, les auteurs montrent que :

- a) Certaines populations sont homogènes au point de vue des caractères de la coquille, tandis que d'autres, qui se trouvent pourtant dans des conditions similaires, sont hétérogènes ;
- b) Certaines populations hétérogènes présentent des intermédiaires entre les extrêmes, tandis que d'autres, qui se trouvent pourtant dans des conditions similaires, n'en présentent pas ;
- c) Des localités de topographie analogue peuvent avoir des populations différent largement par les caractères de la coquille ;
- d) Certaines variétés sont réparties de façon discontinue et comme au hasard et peuvent être présentes dans des régions topographiquement différentes ;
- e) Certaines modifications des caractères de la coquille, qui sont communément en relation avec des différences du milieu de vie, peuvent parfois se présenter en l'absence de telles différences ; dans certains cas même, les faits sont inversés.

Ces constatations renforcent la notion de variabilité extrême de *L. saxatilis* et accentuent la difficulté de la recherche des causes de cette variabilité.

En plus de ce que nous venons de résumer, ce travail contient un bref exposé de la distribution générale, des caractères du test, et de l'autonomie, des sous-espèces de *L. saxatilis*, en Grande-Bretagne.

### Summary

The authors, from a study of *Littorina saxatilis* on Ile Hoedic in Brittany, Ria del Barquero in Spain and from Britain, show that:

- a) Some populations are homogeneous with respect to shell characters and others, in similar environmental conditions, are heterogeneous;
- b) Some heterogeneous populations have intermediates between extremes but others, again in similar conditions, do not;
- c) Stations with similar topography may have populations with widely different shell characters;
- d) Populations of some varieties occur discontinuously and randomly in regions with, apparently, different topography;
- e) Some variations in shell characters, which are usually correlated with changes in the environment, may sometimes occur without, with apparent disregard for or even against, such changes.

These observations further illustrate the extreme variation of *L. saxatilis* and the difficulty in trying to understand the causes of this variation.

In addition to the above a short account is given of the general distribution, shell characters and anatomy of the subspecies of *L. saxatilis* in Britain.

### Zusammenfassung

Auf Grund des Studiums von *Littorina saxatilis* von der Insel Hoedic in der Bretagne, von der Ria del Barquero in Spanien und von den britischen Inseln zeigen die Autoren, dass :

- a) Einzelne Populationen homogen sind in Bezug auf die Schalenmerkmale, während andere heterogen sind, obwohl sie sich in ähnlichen Bedingungen befinden ;
- b) Einzelne heterogene Populationen zeigen Zwischenformen zwischen den Extremen, während andere, die sich in ähnlichen Bedingungen befinden, keine Übergangsformen zeigen ;
- c) Man findet in Lokalitäten mit analoger Topographie Populationen, die stark verschieden sind in Bezug auf die Schalenmerkmale ;

- d) Einzelne Varietäten finden sich in diskontinuierlicher und wie zufallsmässiger Verbreitung und können in topographisch verschiedenen Regionen auftreten ;  
e) Bestimmte Veränderungen der Schalenmerkmale, die üblicherweise in Beziehung stehen zu Unterschieden in der Umwelt, können manchmal bei Abwesenheit solcher Unterschiede auftreten ; in bestimmten Fällen sind die Fakten sogar invertiert.

Diese Feststellungen bestärken die Vorstellung der extremen Variabilität von *L. saxatilis* und erhöhen die Schwierigkeit der Entdeckung der Ursachen dieser Veränderlichkeit.

Ausser den vorgängig resümierten Daten enthält diese Arbeit eine kurze Darstellung der generellen Verbreitung, der Merkmale der Schale und der Anatomie der Unterarten von *L. saxatilis* in Grossbritannien.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARDRÉ, F., CABANAS RUEGAS, F., FISCHER-PIETTE, E. et SEOANE, J., 1958. — Petite contribution à une monographie bionomique de la Ria de Vigo. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, n° 1127, 56 p.
- BALLANTINE, W.J., 1961. — A biologically-defined exposure scale for the comparative description of rocky shores. *Field Studies*, 1, n° 3, pp. 1-19.
- DACIE, J.C., 1917. — *Littorina littorea* (L.) : A doubtful record. *Journ. of Conchyl.*, 15, 6, pp. 179-180.
- DAUTZENBERG, PH. et FISCHER, H., 1912. — Mollusques provenant des campagnes de l' « Hirondelle » et de la « Princesse-Alice » dans les Mers du Nord. Résultats des campagnes « Prince Albert de Monaco », XXXVII, *Littorina saxatilis*, pp. 187-201 et pl. IX et X.
- FISCHER-PIETTE, E. et GAILLARD, J.-M., 1960. — Etudes sur les variations de *Littorina saxatilis*. II. - Modifications des caractères au long des estuaires et rias. *Journ. de Conchyl.*, C, pp. 10-37.
- FISCHER-PIETTE, E. et GAILLARD, J.-M., 1961. — Id., III. - Comparaison des points abrités, au long des côtes françaises et ibériques. *Bull. Soc. Zool. France*, XCVI, pp. 163-172.
- FISCHER-PIETTE, E., GAILLARD, J.-M. et JOUIN, C., 1961. — Id., IV. - Comparaison des points battus, au long des côtes européennes. A. Côtes ibériques. *Ibid.*, pp. 320-328.
- FISCHER-PIETTE, E., GAILLARD, J.-M. et JAMES, B.L., 1963. — Id., V. - Deux cas de variabilité extrême. *Cah. Biol. Mar.*, IV, 1, pp. 1-22.