

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES RAPPORTS ÉCOLOGIE/POLYCHROMATISME CHEZ UN PROSOBRANCHE INTERCOTIDAL, *LITTORINA OBTUSATA* (L.) A ROSCOFF

par

C.F. Sacchi

Centro di studio per la biologia del C.N.R. - Stazione Zoologica - Napoli.

Résumé

L'auteur passe en revue les différents phénotypes chromatiques et ornementaux de *Littorina obtusata*, parfaitement reconnaissables à l'état adulte. Il décrit pour Roscoff une nouvelle forme, *magnei*, dont le dessin dérive de la *reticulata* typique. Les adultes de la catégorie jaune (*citrina*) sont relativement plus fréquents vers la surface des masses de Fucacées à basse mer : ce comportement paraît dû à une remarquable tolérance à la lumière directe. Les fréquences relatives des phénotypes vert-brun (*olivacea*) et des phénotypes à dessin réticulé (*reticulata*) varient en sens inverse, en relation avec l'exposition des stations aux vagues, *reticulata* étant plus fréquente dans les endroits les plus battus, *olivacea* dans les plus abrités. Une prédation sélective serait exercée par les mouettes sur les phénotypes les plus voyants : ce fait est évident pour les phénotypes orange et rouges (*aurantia* et *rubens*, *reticulata* à fond jaune et dessin rougeâtre).

Littorina obtusata (L.) (= *L. littoralis* L., sensu Colman, 1932) est le Prosobranche européen dont le polymorphisme chromatique est le plus étendu. Dautzenberg et Fischer (1915) en ont décrit les formes les plus caractéristiques et, une ancienne hypothèse, rappelée par Yonge (1949) dans son livre sur la vie littorale, voyait dans la forme et dans les couleurs de la coquille une ressemblance mimétique avec les aérocystes de *Fucus vesiculosus* L., l'algue brune préférée de *Littorina obtusata*. Cette ressemblance est indéniable, mais sa signification protectrice est bien douteuse.

Récemment, les différences chromatiques au sein de l'espèce ont fait l'objet d'une polémique qui, quoique limitée à deux auteurs hollandais, n'en rappelle pas moins une autre, bien plus connue, entre différentes écoles européennes au sujet de la signification écologique du polychromatisme des escargots du genre *Cepaea* (voir le résumé des principaux points de vue dans Sacchi, 1959). Barkman (1956), auquel nous renvoyons pour une étude détaillée des phénotypes chromatiques les plus fréquents chez *Littorina obtusata*, ainsi que pour

les caractères conchyliologiques distinctifs entre la forme jaune à couche calcaire blanche (f. *citrina*, pouvant verdier en surface à cause d'une microvégétation de *Tellamia* et d'autres algues endolithiques) et la forme verdâtre (plus ou moins foncée, mais toujours à couche calcaire bleuâtre-violacée, au moins dans sa partie inférieure et dans la région proximale au péristome : f. *olivacea*), crut démontrer l'existence de comportements éco-physiologiques différents des diverses formes polychromatiques. Bakker (1959), revenant sur les conclusions de Van Dongen (1956) qui, étudiant la préférence de *Littorina obtusata* pour les Fucacées intercotidales, n'avait pu démontrer aucune divergence entre *citrina* et *olivacea*, alla même (1959) jusqu'à nier toute possibilité de distinction entre les formes chromatiques, aussi bien chez les jeunes que chez les adultes, donnant à Jannsen (1960), qui a étudié les réactions phototactiques et géotactiques de cette Littorine, l'impression que la différence entre les jaunes et les verdâtres n'était qu'une question d'âge.

Or, s'il est vrai (Barkman lui-même, quoique peut-être un peu imprécis dans le choix de son matériel, l'avait souligné) que bien des *olivacea* et même des *reticulata* ne développent qu'assez tard leurs caractères distinctifs, c'est-à-dire, respectivement, la couche calcaire violacée et le dessin superficiel réticulé, il n'en est pas moins vrai que notre travail à Roscoff ne nous a montré pour cette espèce que peu d'exemples douteux chez les adultes, aussi rares que chez *Cepaea nemoralis* (L.) où l'on est souvent embarrassé pour classer certains phénotypes dans le rose clair plutôt que dans le brun pâle et où il faut également se méfier de toute classification établie sur les individus plus jeunes, où la pigmentation rose de la couche calcaire, dans bien des coquilles pâles, est également masquée par le jaune du périostacum. Sur plus de dix mille adultes de *Littorina obtusata* à Roscoff, nous n'avons trouvé qu'une quinzaine d'individus vraiment ambigus, qui ne figurent pas dans nos statistiques. Les difficultés les plus fréquentes, surtout autour de l'Île Verte et des îlots de la pointe des Jacobins, consistent dans la tendance des *reticulata* à obscurcir tellement le fond, que celui-ci arrive presque à se confondre avec le dessin noirâtre (mécanisme assez semblable à celui que l'on rencontre chez certains lézards mélaniques), de sorte que ces coquilles rappellent de véritables *fusca*. L'examen à la loupe permet toutefois de démêler ces équivoques.

Les recherches que nous résumons ici ont été effectuées pendant un séjour à la Station Biologique de Roscoff — du 2 août au 3 octobre 1960 (1).

Je remercie M. G. Teissier, Directeur de la Station, pour l'accueil qu'il m'a réservé, ainsi que tout le personnel du Laboratoire. Je tiens à exprimer surtout ma reconnaissance à M. Francis Magne, Chef de Travaux de Botanique, qui m'a patiemment assisté dans mon travail écologique et auquel je dédie un nouveau phénotype chromatique de *Littorina obtusata*.

Puisque je n'ai prospecté moi-même que les environs de Roscoff, dans le but de déceler des microdistributions caractéristiques des for-

(1) Dans le cadre des échanges italo-français du C.N.R.S.

mes polychromatiques de *Littorina obtusata*, mes conclusions ne sauraient dépasser le cadre local. La constance de certains faits constatés ne peut toutefois que me faire souhaiter que d'autres recherchent ailleurs de possibles confirmations, surtout sur la côte méridionale bretonne, où l'espèce paraît atteindre le maximum de variabilité.

CONSIDÉRATIONS SUR LES COULEURS ET LES DESSINS DE LITTORINA OBTUSATA

Je renvoie à Dautzenberg et Fischer (cit.) pour la description des phénotypes relatifs aux couleurs du fond de la coquille, et à Fischer (1941), ainsi qu'au travail cité de Barkman, pour quelques essais biochimiques, qui n'ont, à vrai dire, que démontré qu'aucun des pigments de *Littorina obtusata* n'appartiendrait au groupe carotinoïde (il est fort possible qu'il s'agisse, en partie du moins, de composés tétrapyrroliques, fort communs chez les Gastropodes littoraux). On peut également exclure l'hypothèse de pigments d'origine immédiatement alimentaire, non seulement parce que ceux-ci sont rares dans les coquilles, mais aussi parce que *Littorina obtusata* est fort oligophage, ne se nourrissant pratiquement que de Fucacées et surtout (Van Dongen, cit.) de *Fucus vesiculosus*. En tout cas, les énormes différences de couleurs à l'intérieur d'une même population indiqueraient également l'intervention de mécanismes physiologiques divers, capables de trier, au niveau tissulaire, les composants colorés du pabulum ou leurs prédécesseurs immédiats.

Une comparaison entre nos tableaux III et IV montre que la prépondérance des jaunes sur les autres phénotypes est plus forte à l'état juvénile que chez les adultes, c'est-à-dire qu'un certain nombre de jeunes *olivacea* et *reticulata* sont indiscernables des jeunes *citrina*. J'ai donc essayé d'éviter les causes d'erreur en ne considérant dans mes données que des coquilles d'une longueur au moins égale à 3 mm, l'expérience m'ayant montré que les caractères différentiels d'*olivacea* et de *reticulata* n'apparaissent bien souvent qu'à ce stade de développement.

Quant aux phénotypes qui présentent une ornementation superposée au fond coloré, ils peuvent être divisés en trois groupes :

I. Le groupe réticulé.

Typiquement, il comprend la forme *reticulata* de Dautzenberg et Fischer. Toutefois, des interruptions partielles du dessin peuvent conduire graduellement, d'un côté à la forme *ziczac* de ces auteurs, de l'autre, à une ornementation réduite à une série de bandelettes parallèles aux stries d'accroissement, c'est-à-dire ayant une allure transversale (fig. 1).

Pour ce dernier phénotype, plus commun que *ziczac*, quoique toujours rare à Roscoff, je propose le nom de f. *magnei* n.

Ces modifications du dessin réticulé sont évidemment dues à la suppression fonctionnelle d'une partie des chromatophores du bord palléal qui donnent le dessin.

La couche calcaire des individus réticulés est le plus souvent brun-violacé, aussi bien quand le fond est *olivacea* que quand il tend vers *fusca*. Elle est violacé-blanchâtre quand le fond est brun clair, jaunâtre ou orangé-rouge, ou même *olivacea* peu foncé. En général, les individus les plus foncés de *reticulata*, comme d'ailleurs d'*olivacea*, ont également le manteau, la tête et le pied gris-noir à noir ébène. Mais la correspondance entre nuance de la coquille et nuance du corps de l'animal n'est pas toujours étroite. Ce fait avait



FIG. 1

Formes de passage du phénotype *reticulata* typique au phénotype *ziczac* (en haut); et du phénotype *reticulata* à mailles épaissies au phénotype *magnei* (en bas).

été souligné par Bakker, mais, là aussi, il ne faut pas oublier l'exemple de bien des Pulmonés où, à une coquille très claire, peut correspondre un corps noirâtre et vice-versa (pour *Cepaea*, voir par exemple Cain et Sheppard, 1952).

Le réticule, sauf quelques exceptions signalées dans mes protocoles, était brun plus ou moins foncé dans la presque totalité des individus examinés. Il peut toutefois varier du jaune au rouge et au vert clair; sur un individu *albescens*, j'ai trouvé un réticule presque incolore: puisque les *albescens*, au moins adultes, sont fort probablement des albinos, où le faible jaunâtre parfois visible en surface des coquilles vivantes n'est donné que par le périostacum protéique, on peut éventuellement comparer ce dernier phénotype aux albinos ornés chez *Cepaea*. En tout cas, le réticule paraît être déterminé par un système génique indépendant de celui qui détermine les couleurs

du fond. On doit enfin remarquer que, ce dessin étant très superficiel, les coquilles mortes roulées par la mer le perdent bientôt, ressemblant alors respectivement à des *aurantia*, des *olivacea*, des *fusca*, etc., etc.

2. Le groupe linéolé.

Le phénotype *lineolata* est formé par un dessin de stries longitudinales très fines, brunes, presque toujours superposées à des fonds *citrina* ou *aurantia*. Il est possible que, dans sa forme typique, ce dessin soit lui aussi une simple réduction du *reticulata*. Toutefois, les grandes bandes colorées (voir 3) présentent elles aussi, dans de rares cas, un aspect linéolé. Ou bien s'agit-il, même dans ce cas, d'une réduction du réticule (dérivé alors d'*inversicolor-reticulata*, c'est-à-dire de bandes présentes avec un réticule et elles-mêmes réticulées) ou bien de la scission des cellules chromogènes des bandes en unités ou petits groupes isolés, comme chez certains Pulmonés (fait normal chez *Eremina* ; fait considéré comme « anormal » chez *Cepaea*, *Eobania*, etc.).

3. Le groupe à bandes longitudinales.

Ce groupe est assez rare à Roscoff, alors qu'il est bien représenté en Bretagne méridionale. Ce dessin est moins superficiel que celui des formes *reticulata* et peut se présenter, soit comme deux bandes foncées, de couleur fort variable, sur un fond clair également très variable, parfois réticulé (f. *inversicolor*), soit comme deux bandes claires sur fond plus foncé (f. *alternata*). Cette dernière forme est encore plus rare que *inversicolor* à Roscoff, mais elle semble y présenter la même variabilité chromatique que la première, de sorte qu'il est possible de trouver des phénotypes qui sont comme le négatif l'un de l'autre. Le phénotype *zonata* (simple bande claire sur fond foncé) est pratiquement inexistant à Roscoff.

La f. *inversicolor* subit également des transformations avec l'âge, mais plutôt dans le sens d'un effacement des bandes : la combinaison à bandes vert foncé sur *olivacea* clair disparaît souvent à l'âge adulte, ces individus devenant alors de véritables *olivacea*. Dans ces cas, la bande sous-carénale est plus pâle et s'efface plus rapidement et complètement que la bande supra-carénale. Les individus linéolés, par contre, ont souvent l'ornement limité au dernier tour ou à la partie ultime de celui-ci.

Toutes ces variations au cours de l'âge ont de nombreux parallélismes chez les Pulmonés et les Prosobranches terrestres, dont la morphologie et le déterminisme du dessin ont été spécialement étudiés ; il y a des cas semblables surtout chez *Cepaea* où le dessin des adultes est parfois plus simple, mais souvent plus riche ou plus compliqué, par des fusions partielles ou totales, que celui des jeunes. Bien des mécanismes génétiques pourraient être invoqués pour des phénomènes de ce genre qui en rappellent de bien connus sur d'autres matériels (tels les « *rate genes* », etc.) mais la génétique de *Littorina obtusata* étant inconnue jusqu'à présent, de pareilles comparaisons doivent être évitées.

Nous considérons donc que l'affirmation de Bakker, selon laquelle Dautzenberg et Fischer auraient exagéré leur classification chromatique de la variabilité de *Littorina obtusata* doit être renversée. Si, avec de nombreuses subdivisions (dont il est tenu compte d'une façon schématique dans nos protocoles, surtout pour *olivacea*, où nous avons classé en catégories mineures les « clairs », presque jaunâtres, et les « foncés » tellement noirâtres qu'il rappellent un peu les *fusca* ; ainsi que les individus certainement brunâtres), la classification des deux auteurs français peut être acceptée pour les couleurs, pour les dessins il en est autrement, et les formes qu'ils ont décrites ne sont que des catégories générales et très compréhensives. Comme pour *olivacea*, dans nos tableaux les réticulés (avec les deux individus *lineolata* de l'Île Verte qui rentrent dans nos relevés systématiques) ne forment qu'une classe, pour plus de simplicité ; mais dans nos protocoles il a au moins été possible de distinguer du type le plus répandu (à fond *olivacea*) les individus à fond brun jaunâtre et rouge orangé, ainsi que les catégories très peu abondantes où le réticule n'est pas brun, mais varie du rouge au vert brillant.

Il en est de même des formes à bandes : elles forment une seule classe dans nos statistiques, mais chacune a été classée dans les protocoles, d'après ses couleurs et la succession de ses bandes.

Dans la catégorie des *aurantia*, enfin, nous avons classé deux phénotypes *rubens* de l'Île Verte et un du rocher de Mi-Marée.

BUTS ET MÉTHODES DE RECHERCHE

Littorina obtusata est, des littorines européennes, l'une des moins affranchies de la mer à l'état adulte. Sa branchie est peu réduite et son métabolisme est marqué d'une faible tendance vers cette uricotélie, bien plus développée dans l'Artenkreis de *Littorina rudis* (Maton) et surtout chez *Littorina neritoides* (L.), qui est considérée comme le caractère métabolique le plus saillant dans les lignées de Mollusques qui s'adaptent à la vie terrestre. Elle est toutefois soustraite à une vie planctonique larvaire, car son développement est direct : les pontes sont posées parmi les algues de la zone moyenne-inférieure de marée et les jeunes individus qui en sortent, remontent à travers la zone à *Fucus serratus* (L.) vers la zone à *Fucus vesiculosus* (voir p. ex., Bakker, cit.). Les œufs disposent ainsi d'une atmosphère toujours très humide qui en empêche la dessiccation, mais les adultes, quoique leur marche s'arrête toujours si le substratum sèche, mènent pendant plusieurs heures de la journée, la vie « subaérienne » des animaux intercotidaux.

Littorina obtusata est gonochorique, comme la plupart de nos Prosobranches et, fait également commun dans cette sous-classe de Gastropodes, elle n'a aucun dimorphisme sexuel (voir p. ex. Linke, 1934). De nombreuses observations dans la nature, que nous pouvons confirmer, montreraient qu'aucune importance n'est donnée par le mâle à la couleur de sa compagne, de sorte que l'accouplement paraît se produire au hasard. Aucune liaison entre sexe et fréquence parti-

culière d'une couleur ou d'un dessin n'a pu non plus, pour le moment, être mise en évidence.

Nos observations sur l'habitat de *Littorina obtusata* à Roscoff nous ont permis de confirmer les données de Bakker sur la fréquence relative de cette espèce sur les Fucacées ; nous avons particulièrement remarqué que *Littorina obtusata*, qui est bien plus rare sur *Ascophyllum nodosum* (L.) que sur *Fucus vesiculosus* — quoique l'ascope occupe à peu près le même niveau — est presque inexistante dans les masses, souvent très développées, de *Polysiphonia lanosa* (L.) épiphyte exclusif d'*A. nodosum*.

Les couleurs ne sont pas seulement un caractère morphologique comme tant d'autres, qu'il serait légitime de considérer comme de signification adaptative douteuse ; au contraire, les différents pigments de la coquille supposent des métabolismes différents ; comme des recherches de plus en plus nombreuses permettent de le confirmer chez d'autres Gastropodes polychromatiques à écologie bien plus libre et variée et, surtout chez *Cepaea*, les couleurs sont souvent l'expression de physiologies générales différentes. Nous avons donc recherché si des analyses de microdistributions des formes polychromatiques de *Littorina obtusata* dans la nature révéleraient des corrélations significatives avec les caractères écologiques des stations.

Une évaluation quantitative précise de la densité de peuplement du benthos mobile des fonds durs est toujours si difficile qu'elle est, comme Bakker l'affirme, presque impossible, même si l'on s'efforce de choisir chaque fois une paroi rocheuse ayant une orientation uniforme et si l'on limite la recherche à un niveau précis de marée. Une appréciation empirique de cette densité peut toutefois être obtenue en récoltant le matériel sur une surface standard dans un temps standard.

Nous avons ainsi choisi chaque fois une surface d'environ 25 m², prospectée pendant une heure et effectivement couverte de *Fucus vesiculosus*, en recherchant des surfaces d'orientation uniforme, dans la mesure où il est possible d'employer ce terme pour des rochers marins qui sont, en réalité, une mosaïque de petits milieux différents formés par les fentes, les parties saillantes, l'épaisseur des algues, etc.

Tout empirique et superficielle qu'elle soit, cette technique de prélèvement, qui est semblable à la technique de Bakker et représente une application aux zones intercotidales des méthodes suivies par nous dans nos recherches sur les populations de Mollusques terrestres, n'en permet pas moins de souligner quelques-uns des caractères les plus importants des peuplements de *Littorina obtusata* : la relation assez précise entre le nombre des individus présents et l'état de la couche des algues ; l'abondance des littorines en surface en fonction de l'humidité de l'air (maximale par temps pluvieux, averses violentes exceptées) et de l'orientation (par beau temps, maximale en orientation non exposée au soleil ; en général, supérieure après le coucher du soleil, quand la surface des Fucacées redevient rapidement humide). Les différences entre les deux faces d'un caillou de quelques décimètres peuvent être frappantes, si l'une de ces faces est en plein soleil, l'autre au nord, gardant par conséquent une forte humidité. La densité dépend aussi très probablement, de la température en elle-même car, tout en disposant d'un appareil de mesure non approprié, comme un thermomètre de laboratoire, dont il faut couvrir le réservoir au

soleil et qui, par conséquent, n'enregistre pas la totalité des radiations thermiques solaires, il m'a été possible, par beau temps d'été, vers 14 heures (13 heures du T.M.E.O.), de mesurer des différences de 10°C (25-26° au soleil ; 15-16° à l'ombre), dans des stations à *Fucus vesiculosus* peuplées par de gros lots de littorines.

J'ai toutefois effectué, dans des conditions particulières, des relevés complets du nombre total de *Littorina obtusata* présentes sur une surface donnée : sur le rivage occidental de l'Aber, à la hauteur du Sanatorium, où des cailloux et de tout petits rochers très isolés ont été complètement dénudés de leur végétation de *Fucus vesiculosus* et celle-ci soigneusement triée. Nous avons pu constater par cette technique que la densité de peuplement de *Littorina obtusata* allait de 50 à 100 individus par mètre carré de surface couverte par le *Fucus* à basse mer. Si l'on tient compte encore de ce que la faible surface d'appui, le fond environnant sablonneux, la courte période d'immersion de cette zone de la côte (Rullier, 1959) forment un ensemble de facteurs peu favorables, aussi bien pour l'algue que pour la littorine, on peut mieux évaluer combien nos relevés, qui comptent presque toujours 600 à 1.000 individus, sont loin de la réelle densité de peuplement de *Littorina obtusata*.

Au cours du travail sur le terrain, les individus ramassés à la surface exposée à l'air de la couche d'algues, ont été placés dans une enveloppe différente de celle réservée au matériel trouvé à l'intérieur des *Fucus vesiculosus* fouillés, afin de permettre d'évaluer immédiatement toute différence d'âge et de forme chromatique correspondant à ces deux situations.

Nous réservons à une contribution ultérieure la comparaison entre les différentes stations des fréquences différentielles des adultes « normaux » et des « nains » — ceux-ci correspondant *grossso modo* à la forme *minor* de Dautzenberg et Fischer, ou ne dépassant que de peu cette taille. L'ensemble des données tirées de nos recherches est résumé dans les tableaux I, II, III et IV qu'on trouvera à la fin de ce mémoire.

DISCUSSION DES RÉSULTATS

I. Fréquence relative des animaux à la surface des algues.

En général, les animaux ramassés en surface ne constituent qu'une fraction assez modeste de l'échantillon total relevé, car ces littorines, tout en devant émerger de l'eau pendant une partie de la journée, conservent une respiration surtout branchiale et exigent une atmosphère constamment humide, que la masse des algues peut toujours leur offrir. Toutefois, par temps pluvieux ou fort humide, un plus grand nombre d'animaux demeurent en surface et l'échantillon de l'intérieur est parfois presque égal ou même (dans deux cas) inférieur à l'autre. Il en est de même pour des stations orientées vers le nord ou vers un autre point cardinal qui n'a pas reçu de rayons solaires directs après l'émersion (tab. I).

2. Distribution des formes polychromatiques en surface et à l'intérieur de *Fucus vesiculosus*.

Barkman remarquait que *citrina* se localise « surtout » à la surface des Fucacées. Nous croyons (tab. II) qu'il est possible de confirmer ce fait à Roscoff, surtout par beau temps clair et pour des stations orientées vers le soleil. Avec *citrina* qui en forme la presque totalité, nous groupons toutefois dans notre catégorie des « couleurs chaudes » *albescens* et *aurantia*, formes assez rares qui, aussi bien dans la nature qu'au laboratoire, paraissent se comporter comme *citrina*. De même, dans le tableau II, nous ne considérons que les adultes, car la difficulté d'identifier à l'état juvénile quelques-unes des *olivacea* et des *reticulata* pourrait fausser d'une manière grave, dans ce cas, l'appréciation des fréquences relatives des phénotypes jaunes *sensu lato*.

Quoique les trente et un relevés, différents entre eux par bien des caractères topographiques, atmosphériques et même algologiques (une couverture de *Fucus vesiculosus* peu épaisse et discontinue, comme à la Pointe Perharidic ou au Loup, peut correspondre à une moindre densité de peuplement, mais faciliter la recherche du matériel ; elle peut aussi, indirectement, faire rester en surface des individus qui, autrement, se réfugieraient au sein de la masse), ne permettent pas de les traiter comme une série de faits homogènes, les moyennes des pourcentages peuvent représenter assez bien les fréquences des « jaunes ». Celles-ci montent à 58,7 en surface, contre 22,6 à l'intérieur. Si, au contraire, l'on préfère porter le total des phénotypes « chaudes » par rapport au total des adultes trouvés en surface et dans les algues, l'on obtiendra respectivement 52,1 et 22,1, les différences entre les deux valeurs étant toujours si évidemment significatives qu'il est inutile de les tester statistiquement.

Barkman donna à ses constatations l'appui de quelques observations au laboratoire sur la photophilie plus marquée des jaunes par rapport à *olivacea*. Jannsen n'utilisa malheureusement pour ses travaux que des *citrina* car, conduit par les affirmations de Bakker, il crut impossible de bien les distinguer des autres phénotypes chromatiques. Nous avons réalisé une douzaine d'expériences, soumettant dans un bassin au fond couvert d'eau, un total d'environ 500 *citrina* adultes et autant d'*olivacea* et de *reticulata* à une lumière directe de 60 W. Dans ces conditions, les jaunes se montraient bien plus actifs que les autres phénotypes, grimpant rapidement le long des parois du bassin et se déplaçant vivement d'un bout à l'autre de celui-ci, alors que les réticulés formaient la classe la moins active. Le rétablissement d'une lumière indirecte et moins forte éliminait ensuite ces différences. L'emploi d'une lumière ponctiforme n'a toutefois pas montré une attraction particulière des jaunes pour sa source, et ces expériences nous paraissent plutôt démontrer que les jaunes *tolèrent* mieux que les autres, sans toutefois spécialement la rechercher, une lumière directe intense. La condition optimale pour ces animaux, comme d'ailleurs pour d'autres espèces intercotidales liées aux masses d'algues, paraît être une lumière peu intense, comme celle qui atteint les rochers dans des expositions septentrionales pendant les heures où

le soleil est le plus fort, ou comme la lumière des journées très couvertes et des crépuscules. Des données, quoique quelque peu contradictoires, de différents auteurs (Barkman, Van Dongen, Jannsen) établissent d'ailleurs pour *Littorina obtusata* une aversion marquée pour l'obscurité complète.

Le fait que les jaunes souffrent moins de la lumière forte peut être une conséquence directe de la faible pigmentation de leur corps ; il en est de même pour des Gastropodes terrestres, tels que les *Cepaea*, pour lesquels plusieurs auteurs ont pu mettre en évidence une tolérance meilleure des radiations lumineuses par les jaunes à corps peu foncé (p. ex., Seldmair, 1956) ; auxquels d'ailleurs il ne serait pas trop osé de comparer des Mollusques intercotidaux pendant leurs périodes d'émersion.

Il n'en serait pas de même pour la résistance à la sécheresse, pour laquelle des séries d'expériences nous ont permis d'établir une mortalité de plus de 70 % après cinq jours de permanence des adultes en papier filtre, ou après six jours en sachets de polythène troué, sans différence de survivance entre les trois phénotypes principaux, *citrina*, *olivacea* et *reticulata*, sauf un léger avantage dans certaines expériences pour le dernier, ce qui toutefois demande des confirmations ultérieures. Cela n'est pas en contradiction avec la résistance à la lumière car, si un Prosobranch intercotidal peut être soumis à un éclairage diurne de type terrestre, il n'en sera pas de même pour la sécheresse, non seulement parce que les algues (surtout des algues aussi hygrophiles que les Fucacées) gardent toujours une forte humidité, mais aussi parce que la période possible de sécheresse ne dépasse jamais quelques heures par jour, à l'exception des espèces supralittorales, comme *Littorina neritoïdes* qui garde bien peu de souvenirs de la vie maritime dans sa phase adulte, après une vie larvaire planctonique.

Quant à la résistance à la chaleur, pour laquelle nos expériences sont tout à fait insuffisantes, nous avons néanmoins établi, en employant du matériel fraîchement récolté, qu'une température voisine de 40°C pendant un quart d'heure, même si elle est atteinte graduellement, tue la presque totalité des *Littorina obtusata*, peu de temps après leur retour, également graduel, à 20°C ; un séjour d'une demi-heure à 30-35°C, au contraire, aussi bien dans l'eau que sur une surface simplement humide, ne semble pas les déranger (1).

Ces résultats s'accordent bien avec ceux de Manigault (1932), qui toutefois, n'a considéré séparément aucune forme chromatique.

Là encore, aucune différence de comportement n'a pu être mise en évidence entre les formes polychromatiques de l'espèce. Il est vrai que, si des différences existent réellement, des phénomènes de seuil très délicats interviennent probablement qui demandent, pour être mis en évidence, des techniques bien plus sensibles.

Nous avons enfin répété une dizaine de fois, à l'aide de mille animaux au total, les expériences de Barkman sur la vitesse différentielle d'ascension des phénotypes principaux. Nous avons pu observer que :

(1) Il est vrai que des températures voisines de 30°C sont vraisemblablement atteintes à Roscoff, par des journées très chaudes d'été, à la surface des *Fucus vesiculosus*.

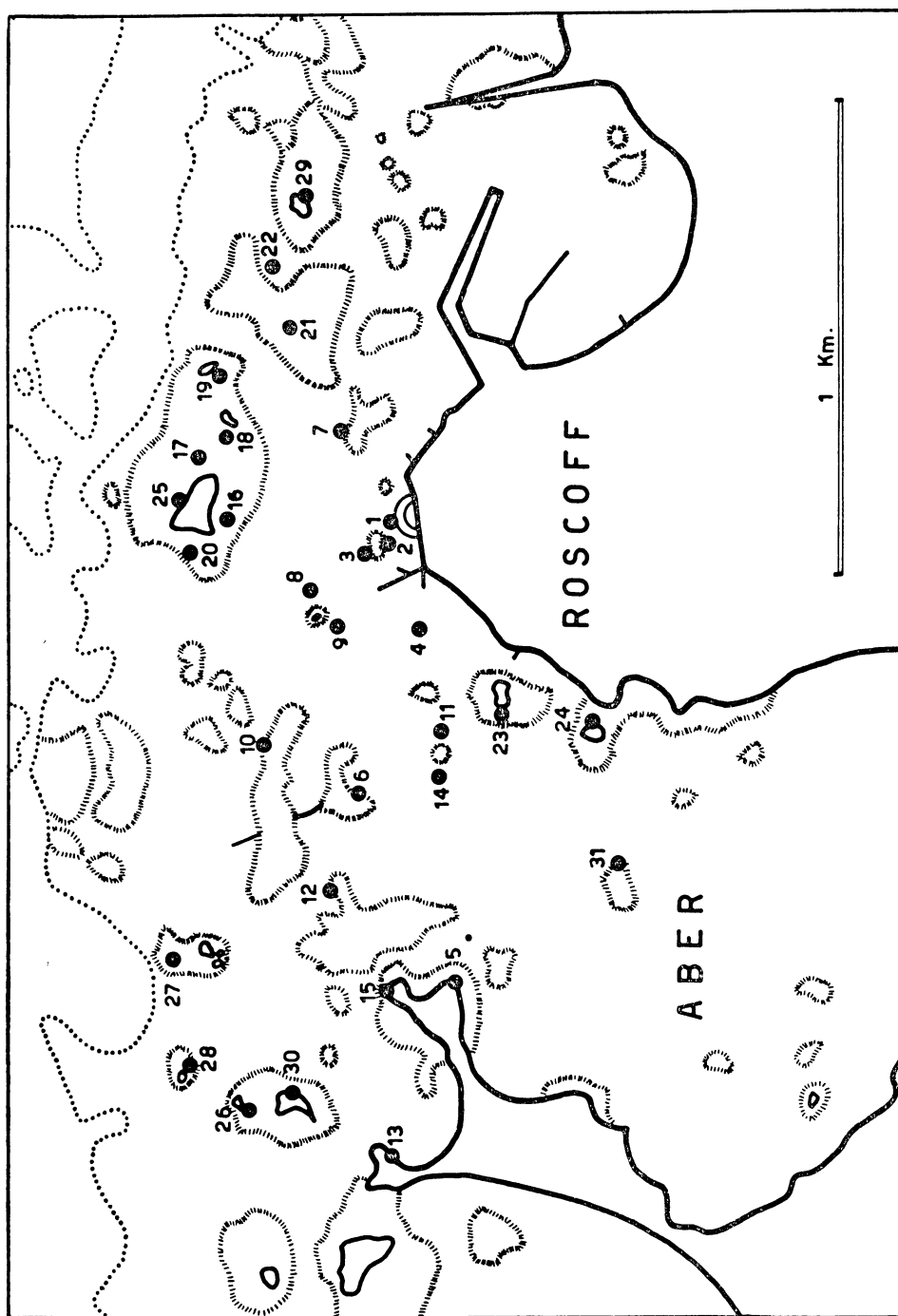


FIG. 2

Localisation des relevés. Esquisse de la mer de Roscoff d'après la carte au 1/20.000^e du Service Hydrographique de la Marine Nationale.

Ligne continue : rivage à pleine mer de vive eau ;
ligne pointillée : limite de basse mer de vive eau.

a) les jeunes animaux manifestent une tendance à quitter plus vite que les adultes l'eau couvrant le fond d'un bassin, pour monter le long d'une plaque humide placée subverticalement et le long des parois du bassin même ;

b) au cours des heures les plus claires de la journée, et naturellement aussi si l'on soumet le bassin à une forte lumière directe, ce sont les individus jaunes qui montent le plus rapidement et en plus grand nombre ; cet avantage s'annule toutefois par lumière plus faible et le soir ;

c) les adultes, quoique partant après les jeunes, rejoignent les mêmes niveaux.

Ces faits cadrent bien avec le comportement écologique de l'espèce tel que nous l'avons souligné plus haut. Les jeunes manifestent un géotropisme négatif qui les éloigne de la partie inférieure de la zone de mi-marée où ils sont nés, pour atteindre le niveau optimal pour les adultes, qu'ils ne dépasseront pas toutefois (voir Bakker).

Ces expériences confirment aussi, en partie, les résultats de Barkman, quoique cet auteur, n'ayant pas distingué les groupes d'âge de son matériel, ait rassemblé dans une même constatation la plus grande mobilité des jaunes à la lumière et la vitesse de remontée supérieure des individus non adultes.

Au cours de ces quelques expériences, le petit nombre de *fusca* employés paraissaient se comporter comme des *reticulata*, tandis que les quelques *albescens* et *aurantia* suivaient plutôt les *citrina*. Mais ces dernières observations ne sauraient prétendre à la même signification statistique que celles qui portaient sur *citrina*, *olivacea* et *reticulata*, car le nombre d'individus des phénotypes plus rares que nous avons employés ne dépassa jamais cinq. Pour cette même raison, nous avons renoncé à l'emploi des formes rarissimes à Roscoff : les formes à bandes et linéolées.

Nos expériences demandent, comme nous l'avons dit, de nombreuses confirmations à Roscoff et ailleurs (par exemple, il est fâcheux que Jannsen n'ait consacré à ses expériences sur le géotactisme que la seule forme *citrina* sur laquelle il travaillait pour le phototactisme). Nous croyons toutefois pouvoir conclure de cet ensemble de faits que *citrina*, si elle n'est pas plus « photophile » que les autres formes de *Littorina obtusata*, est au moins plus tolérante à la lumière directe, ce qui pourrait expliquer suffisamment sa fréquence relative plus forte à la surface des algues, par une nécessité moins grande de rechercher la lumière atténuée à l'intérieur de la masse végétale.

Quant aux différences de taille, que Barkman remarquait entre *citrina* et *olivacea*, des recherches biométriques actuellement en cours d'élaboration statistique, nous ont permis de constater qu'aucune différence significative n'existe à Roscoff entre *citrina*, *olivacea*, *reticulata*, *albescens*, *aurantia* et *fusca*. La supposition de Bakker suivant laquelle Barkman aurait pris des jeunes pour des adultes de petite taille, est peut-être valable ; il se peut toutefois aussi que, à part de possibles cas locaux de taille moindre chez certains phénotypes, connus aussi chez *Cepaea* (Seldmair, cit.), Barkman ait trouvé dans son matériel un nombre élevé de « nains », ce « nanisme » étant en effet particulièrement fréquent sur la Manche chez *citrina* et chez *reticulata*.

3. Fréquences relatives des verts et des réticulés.

Les fréquences relatives d'*olivacea* et de *reticulata* suivent assez nettement une classification des biotopes d'après leur degré d'exposition aux vagues violentes de l'ouest (fig. 2) ; les individus verts dominent à Roscoff dans des stations abritées, les réticulés dans les stations les plus exposées. Les valeurs extrêmes sont atteintes, d'une part par les stations de l'Aber, de l'autre par quelques points (vers O et N) de l'Île Verte et par le groupe de rochers au nord des pointes Perharidic et des Jacobins (tab. III et IV).

Quelques données scandinaves de Barkman paraissent indiquer ailleurs des phénomènes analogues ; mais des relevés très nombreux et soignés seront nécessaires avant qu'on puisse en tirer des conclusions plus sûres. Ici, il serait assez vraisemblable de supposer une liaison entre l'apparition du dessin réticulé et la présence de quelques caractères physio-écologiques donnant aux phénotypes réticulés une plus grande résistance aux troubles du milieu : il est bien connu que les littorines, qui ne possèdent pas le moyen de s'attacher solidement aux rochers à l'aide d'un pied faisant ventouse, comme les patelles, supportent les coups de mer en se réfugiant au fond des fentes, des petites fosses, des masses végétales ; mais elles en sont gênées dans leur croissance, comme tant d'autres espèces benthiques immobiles ou peu mobiles, et certains « nains » ont souvent, dans des conditions peu abritées, de véritables caractères de *Kümmerformen*. Puisque l'augmentation relative des réticulés est sensiblement parallèle, à Roscoff, à la réduction de la taille, il se peut aussi que l'élimination graduelle des *olivacea* corresponde à l'incapacité chez ces individus de présenter des phénomènes de nanisme, que ceux-ci soient purement phénotypiques (action directe des facteurs mécaniques contre l'accroissement normal) ou, au contraire, le résultat d'une sélection (favorisant les individus qui atteignent l'âge adulte à taille réduite, moins fragiles, car leur test est aussi épais ou même plus épais que celui des normaux, et qui disposent de possibilités d'abris plus étendues). Le fait certain est qu'à Roscoff les « nains », très nombreux dans des stations fort exposées, mais présents également ailleurs, même dans l'Aber, sont beaucoup moins nombreux chez *olivacea* que chez les autres formes polychromatiques principales.

4. Prédation sélective contre les orangés.

Les deux zones où les phénotypes *aurantia* et *rubens*, quoique toujours peu communs, sont surtout fréquents, paraissent être à Roscoff la zone entre les stations 8 et 12 et l'Île Verte *sensu lato*. Dans ces zones, nous avons pu calculer que, pour 100 individus orangés vivants ou récemment morts, mais à coquille entière, il y en avait 70 à 80 brisés par les mouettes qui laissent retomber sur les pierres et les rochers les coquillages, pour en manger le contenu. Quoique d'autres phénotypes soient aussi brisés de cette façon, le pourcentage en est infiniment plus bas que pour les orangés, sauf pour les *reticulata* à dessin marron et à fond très clair. Les phénotypes les plus voyants, surtout par contraste avec les différentes nuances brun jaunâtre-

verdâtre des Fucacées, sont évidemment plus fréquemment choisis par les oiseaux, quoiqu'ils ne soient qu'une minorité faible, aussi bien au sein de la population vivante que parmi les coquilles cassées au total. Il en est d'ailleurs de même pour les individus rouge brique de l'Artenkreis de *Littorina rudis*, par rapport aux formes jaunâtres, grisâtres ou blanc mat. Ces faits rentrent dans le cadre connu de la forte sensibilité aux couleurs des oiseaux et rappellent les phénomènes bien mieux étudiés, et basés sur une technique de rupture bien plus fine des *Cepaea* et d'autres Hélicidés polymorphes par les grives. Nous ne voudrions pas en exagérer le rôle dans le maintien du polychromatisme chez *Littorina obtusata*, mais il nous semble que cette sélection, peut-être de faible importance pour l'espèce dans son ensemble, puisse expliquer en partie du moins, à des niveaux locaux, la rareté des phénotypes orangés-rouges.

5. Oscillations locales des fréquences.

Elles sont suffisamment indiquées par les tableaux II, III, IV. A côté des distributions parallèles à certaines variables du milieu que nous avons essayé de souligner, les fréquences des phénotypes principaux aussi bien que celles des phénotypes les plus rares, montrent dans leur microdistribution à Roscoff des fluctuations qu'il serait assez prudent d'attribuer au hasard (1). Les données rassemblées par plusieurs auteurs, anciens et récents, permettent de considérer ces faits comme assez généraux. L'intervention de petits mécanismes fortuits, tels le « drift » ou l'« effet du fondateur » n'aurait rien d'étonnant d'ailleurs, non seulement en raison de l'analogie relative de la grève à basse mer avec des milieux terrestres, mais aussi parce que le brassage effectué par la mer sur les organismes plutôt sédentaires de son benthos mobile est loin d'être aussi complet qu'on pourrait le supposer si (voir aussi 3) l'une des conditions essentielles de la survivance de ce stock faunistique n'était précisément représentée par sa capacité d'échapper, dans la masse des algues et les abris rocheux, au libre jeu des courants, des marées, des vagues.

Nous croyons pouvoir conclure de cet ensemble de données que le polychromatisme de *Littorina obtusata* se place fort probablement dans le même cadre physio-écologique du polymorphisme balancé que celui de nombreux Mollusques terrestres. Il serait difficile d'admettre que tout déplacement d'équilibre local, dû au jeu de facteurs particuliers, vers une partie déterminée du champ de variabilité, exerce une action concrète sur l'évolution de l'espèce dans son ensemble. Mais il est certain que ce polymorphisme balancé, portant aussi bien sur des caractères morphologiques que sur des fonctions, apporte à ces animaux des possibilités aussi larges vis-à-vis du milieu, que celles qui, chez d'autres groupes d'organismes sans formation tégumentaire aussi rigide et invariable qu'est une coquille, sont atteintes parfois par des moyens d'adaptation individuelle.

(1) Par exemple, fréquences particulières des linéolés autour des rochers qui forment le débarcadère de basse mer pour l'Île de Batz ; des formes à bandes à l'Île Verte ; des phénotypes jaunes zonés de rouge autour de la pointe Perhardic ; celles des orangés que nous venons de citer, etc.

TABLEAU I

N° rel.-Date, numéro d'ordre et date des relevés. - Nom station, nom de la station d'après la carte du Service Hydrographique de la Marine. - H. début, heure du début du travail. - H.B.M., heure de la basse mer la plus proche. - Conditions atmosphériques : s, soleil. - p, pluvieux. n, nuageux. - h, nuageux très humide. - v, variable. - Tot. surf., nombre total d'individus trouvés en surface. - Tot. int., nombre total d'individus trouvé à l'intérieur des algues. - Tot. gén., total général. (Le premier nombre entre parenthèses indique le nombre de jeunes, le deuxième, celui des nains.)

N° rel.	Date	Nom station	Orientation	H. début	H. B. M.	Temps	Tot. surf.	Tot. int.	Tot. gén.
1)	8/ 8/60	réservoir S.B.	N	11 h 20 mn	13 h 6 mn	s	126 (28; 0)	325 (91; 0)	451 (119; 0)
2)	9/ 8/60	(petit rocher)	S	11 30	13 53	s	37 (25; 0)	571 (374; 0)	608 (399; 0)
3)	10/ 8/60	(même rocher)	N	13	14 36	p	296 (214; 9)	447 (224; 24)	743 (438; 33)
4)	11/ 8/60	(rocher O môle)	O	13 5	15 15	p	573 (509; 9)	424 (289; 6)	997 (798; 15)
5)	12/ 8/60	Pte Perharidic	S	14 10	15 52	s	44 (25; 0)	565 (336; 1)	609 (361; 1)
6)	13/ 8/60	R.e Gauret	E	14 50	16 31	p	114 (107; 0)	760 (466; 13)	874 (573; 13)
7)	20/ 8/60	(balise N.D.)	NO	11 20	11 12	s	100 (59; 4)	272 (142; 11)	372 (204; 15)
8)	22/ 8/60	(balise r.b.)	E	11	12 28	n	128 (91; 3)	414 (221; 7)	542 (312; 10)
9)	23/ 8/60	(même rocher)	S	11 15	13 2	n	252 (207;10)	303 (110; 14)	555 (317; 24)
10)	24/ 8/60	(débarcadère b.m.)	NE	11 40	13 35	n	277 (252; 6)	655 (342; 6)	932 (594; 12)
11)	25/ 8/60	(petit rocher N Aber)	O	13 15	14 8	n	50 (39; 0)	586 (386; 3)	636 (425; 3)
12)	26/ 8/60	(rocher O stat. 10)	N	13 40	14 42	v	211 (181; 6)	393 (178; 5)	604 (359; 11)
13)	27/ 8/60	Pte des Jacobins	SE	13 30	15 17	v	172 (149; 6)	526 (277; 8)	698 (426; 14)
14)	29/ 8/60	(rocher O stat. 11)	(1)	15	16 38	s	121 (117; 3)	547 (400; 6)	668 (517; 9)
15)	30/ 8/60	Pte Perharidic	N	15 40	17 34	s	304 (246; 5)	294 (147; 2)	598 (393; 7)
16)	5/ 9/60	Ile Verte	S	11 5	12 4	s	97 (49; 0)	1 025 (187; 1)	1 122 (236; 1)
17)	6/ 9/60	(petit rocher I. Verte)	NE	11 30	12 50	v	144 (56;13)	462 (105; 17)	606 (161; 30)
18)	7/ 9/60	(rocher I. Verte)	NO	12	13 31	s	209 (125; 6)	628 (196; 7)	837 (321; 13)
19)	8/ 9/60	(rocher E I. Verte)	SO	13 15	14 8	s	125 (79; 3)	614 (82; 1)	739 (161; 4)
20)	9/ 9/60	Ile Verte	NO	13 35	14 46	s	162 (66; 6)	451 (114; 17)	613 (180; 23)
21)	10/ 9/60	(rocher S station 19)	E	14 15	15 19	s	316 (219;10)	610 (186; 21)	926 (405; 31)
22)	12/ 9/60	(rocher entre st. 19 et 29)	NE	15 45	16 37	n	354 (270;13)	453 (239; 15)	807 (509; 28)
23)	13/ 9/60	Ile Madera	OSO	14	17 29	s	129 (112; 1)	389 (234; 0)	518 (346; 1)
24)	17/ 9/60	R.e Grom	E	10 15	10	p	146 (99; 1)	300 (130; 2)	446 (229; 3)
25)	18/ 9/60	Ile Verte	NNE	10 20	10 44	p	294 (190;34)	438 (154; 30)	732 (344; 64)
26)	19/ 9/60	R.e Danic	NO	10 45	11 23	h	546 (318;91)	547 (214; 92)	1 093 (532;183)
27)	20/ 9/60	R.e Roléa	NO	11 15	12	v	341 (195;122)	510 (272; 90)	851 (467;212)
28)	21/ 9/60	Le Loup	E	11 45	12 36	v	591 (324;262)	510 (259;241)	1 101 (583;503)
29)	23/ 9/60	Benven Bras	ENE	13	13 43	h	509 (329;13)	625 (182; 11)	1 134 (511; 24)
30)	24/ 9/60	Ile Ledanet	ESE	13 30	14 18	s	241 (200;19)	781 (305; 17)	1 022 (505; 36)
31)	1/10/60	R.e Mi-Marée	E	9	9 2	s	282 (273; 4)	1 204 (552; 13)	1 486 (825; 17)

(1) Affleurement horizontal très bas.

TABLEAU II

Fréquences % des adultes à couleurs « chaudes » (= formes *citrina* + *albescens* + *aurantia*) en surface et à l'intérieur des masses de *Fucus vesiculosus* L.
Les adultes comprennent ici les « normaux » et les « nains ».

Station	SURFACE		INTÉRIEUR	
	Valeurs brutes	‰	Valeurs brutes	‰
1)	45/98	45,9	38/234	16,2
2)	10/12	83,3	50/197	25,4
3)	39/82	47,5	61/223	27,35
4)	22/64	34,4	28/135	20,75
5)	10/19	52,6	35/229	15,3
6)	7/7	100,0	65/294	22,1
7)	19/41	46,3	39/130	30,0
8)	27/37	72,9	64/193	33,2
9)	27/45	60,0	61/193	31,6
10)	17/25	68,0	48/313	15,3
11)	5/11	45,45	23/200	11,5
12)	14/30	46,7	64/215	29,8
13)	14/23	60,9	52/249	20,9
14)	4/4	100,0	42/147	28,6
15)	24/58	41,4	17/147	11,6
16)	37/48	77,1	190/838	22,7
17)	53/88	60,0	81/357	22,7
18)	52/84	61,9	105/432	24,3
19)	34/46	73,9	151/532	28,4
20)	42/96	43,75	62/337	18,4
21)	60/97	62,4	105/424	24,8
22)	57/84	67,85	63/214	29,4
23)	9/17	52,9	34/155	21,9
24)	28/47	59,6	46/170	27,0
25)	48/104	46,15	61/284	21,5
26)	87/228	38,2	61/333	18,3
27)	46/146	31,5	27/238	11,3
28)	127/267	47,5	69/251	27,5
29)	126/180	70,0	151/443	34,1
30)	18/41	43,9	90/476	18,9
31)	7/9	77,7	58/652	8,9

TABLEAU III
Fréquences % des phénotypes chromatiques sur le total des individus.

Station	<i>citrina</i>	<i>olivacea</i>	<i>reticulata</i>	autres formes
1)	24,8	38,35	28,15	8,6
2)	35,7	34,7	23,8	5,8
3)	39,3	30,0	24,4	6,3
4)	40,5	30,2	23,2	6,1
5)	31,85	41,9	21,35	4,9
6)	42,0	31,5	20,4	6,1
7)	45,4	25,5	23,1	6,0
8)	41,1	28,8	23,8	6,3
9)	46,8	21,4	27,9	3,9
10)	37,55	30,8	27,8	3,4
11)	39,15	31,8	23,9	5,15
12)	44,5	26,0	25,2	4,3
13)	35,8	29,2	30,6	4,4
14)	43,4	26,5	25,6	4,5
15)	39,5	34,2	20,9	5,4
16)	26,9	29,05	37,6	6,45
17)	33,33	20,3	38,3	8,1
18)	38,6	25,1	31,9	4,4
19)	33,8	26,5	33,55	6,15
20)	29,2	18,8	44,9	7,1
21)	39,95	20,3	33,6	6,15
22)	42,4	16,9	33,95	6,75
23)	38,6	43,2	16,6	1,6
24)	44,4	38,3	14,35	2,95
25)	36,6	15,0	42,2	6,2
26)	30,6	10,9	51,1	7,4
27)	33,6	10,0	48,4	8,0
28)	38,8	1,8	52,1	7,3
29)	48,6	11,2	34,65	5,55
30)	29,45	26,1	39,5	4,95
31)	20,9	50,7	25,1	3,3

TABLEAU IV
Fréquences % des adultes des différentes formes chromatiques.

Station	<i>citrina</i>	<i>olivacea</i>	<i>reticulata</i>	autres formes
1)	21,9	41,3	30,7	6,1
2)	26,3	37,8	31,2	4,7
3)	28,85	35,4	30,2	5,55
5)	23,1	41,7	31,15	4,05
4)	16,5	52,8	26,2	4,5
6)	20,3	38,9	35,5	5,3
7)	30,4	33,9	29,8	5,9
8)	34,8	30,9	28,3	6,0
9)	35,3	24,8	37,4	2,5
10)	18,0	45,3	34,0	2,7
11)	9,95	46,9	38,4	4,75
12)	30,2	37,95	28,9	2,95
13)	22,4	36,4	37,9	3,3
14)	29,1	46,35	21,85	2,7
15)	19,0	45,4	32,2	3,4
16)	23,25	29,45	41,9	5,4
17)	28,1	20,0	44,7	7,2
18)	29,45	28,8	37,8	3,95
19)	28,7	29,9	35,6	5,8
20)	22,2	20,55	51,3	5,95
21)	28,6	23,6	42,2	5,6
22)	36,9	14,4	42,3	6,4
23)	24,4	41,9	31,9	1,8
24)	32,7	49,3	15,7	2,3
25)	25,0	13,9	55,15	5,95
26)	25,3	12,8	55,25	6,65
27)	18,2	9,1	64,6	8,1
28)	35,9	2,3	55,8	6,0
29)	41,25	11,4	42,4	4,95
30)	19,3	27,85	48,5	4,35
31)	8,5	61,3	28,4	1,8

Riassunto

Littorina obtusata, Prosobranco intercotidale senza dimorfismo sessuale, presenta una variabilità cromatica molto estesa (colori di fondo biancastri, gialli-cromo, gialli-zolfo, brunoverdi, arancioni, rossicci, nerastri) ed un notevole polimorfismo ornamentale (fasce con differente andamento; reticolatura più o meno spezzata, ispessita od interrotta; lineolature). Le distinzioni pratiche entro tale policromatismo sono talora non facili negli stadi giovanili; ma nette allo stato adulto. Una nuova forma di disegno (strisce brune trasversali), derivata dalla reticolatura, è descritta per il mare di Roscoff: *magnei* n.f. (cfr. fig. 1). Partecipando ad una polemica sul valore adattativo del policromatismo in questa — come in altre — specie, l'Autore rileva una maggior frequenza relativa dei fenotipi gialli (*citrina*) ed inornati alla superficie della massa algosa, durante l'emersione in bassa marea. Tale elevata frequenza è particolarmente evidente con tempo soleggiato ed in orientazioni « calde » delle scogliere (cfr. tab. II). Qualche verifica di laboratorio confermerebbe che il fatto è in relazione con una maggior tolleranza alla luce diretta, dei fenotipi di tinta chiara, già riconosciuta da qualche ricercatore, ma tuttora negata da altri. Non è, invece, possibile per ora fornire un'ipotesi valida per la frequenza complementari fra loro dei fenotipi verdi inornati (*olivacea*) e dei reticolati (*reticulata*) e proporzionali al grado di esposizione al moto ondoso delle stazioni: *olivacea* sembra preferire luoghi più riparati (tab. IV e fig. 2). Per le altre forme cromatiche ed ornamentali, che, tutte insieme, non raggiungono mai il 7% degli adulti, qualche effetto casuale sembra dimostrabile nella microdistribuzione: ma gli arancioni ed i rossi (*aurantia* e *rubens*) risultano controselezionati dalla predazione visuale dei gabbiani, come pure i *reticulata* di fondo e disegno rossicci, per la loro particolare evidenza tra le Fucacee, bruno giallastre o verdicce. Il confronto tra le tabelle III e IV mostra come l'inclusione dei giovani nelle statistiche porti a qualche ambiguità, perché la comparsa tardiva dell'ornamento e dello strato bluastro intermedio del guscio può far includere in *citrina* anche giovani di *reticulata* e di *olivacea*, mentre la scomparsa allo stato adulto di bande giovanili altera anche i valori delle categorie con bande. I dati sono tratti da una trentina di rilevamenti (cfr. tab. I) portanti in totale su circa venticinquemila individui.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BAKKER, K., 1959. — Feeding habits and zonation in some intertidal snails. *Arch. Néerl. Zool.*, 13, pp. 230-257.
- BARKMAN, J.J., 1956. — On the distribution and ecology of *Littorina obtusata* (L.) and its subspecific units. *Arch. Néerl. Zool.*, 11, pp. 22-86.
- CAIN, A.J., et SHEPPARD, P.M., 1952. — The effects of natural selection on body colour in the land snail *Cepaea nemoralis*. *Heredity*, 6, pp. 217-231.
- COLMAN, J., 1932. — A statistical analysis of the species concept in *Littorina*. *Biol. Bull.*, 62, pp. 223-243.
- DAUTZENBERG, P., et FISCHER, H., 1915. — Etude sur *Littorina obtusata* et ses variations. *Journ. Conchyl.*, 62, pp. 87-128.
- FISCHER, P.H., 1941. — Quelques cas de pigmentation de la coquille chez les Gastéropodes. *Journ. Conchyl.*, 84, pp. 66-75.
- JANNSEN, C.R., 1960. — The influence of temperature on geotaxis and phototaxis in *Littorina obtusata* (L.). *Arch. Néerl. Zool.*, 13, pp. 500-510.
- LINKE, O., 1934. — Beiträge zur Sexualbiologie der Littorinen. *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 28, pp. 170-177.
- MANIGAULT, P., 1932. — L'effet des variations expérimentales de salinité, de température, de pH sur *Littorina obtusata* L. ssp. *littoralis* L. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, 605, pp. 1-8.
- RULLIER, F., 1959. — Etude bionomique de l'Aber de Roscoff. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, n.s., 10, pp. 4-350.

- SACCHI, C.F., 1959. — Problemi e metodi di genetica ecologica : significato selettivo di caratteri cromatici in animali terrestri. *Attualità zoologiche*, 10, pp. 1-39.
- SELDMAIR, H., 1956. — Verhaltens-, Resistenz- und Gehäuseunterschiede bei den polymorphen Bänderschnecken *Cepaea hortensis* (Müll.) und *C. nemoralis* (L.). *Biol. Zbl.*, 75, pp. 281-313.
- VAN DONGEN, A., 1956. — The preference of *Littorina obtusata* (L.) for *Fucaceae*. *Arch. Néerl. Zool.*, 11, pp. 373-386.
- YONGE, C.M., 1949 (reprinted 1958). — The Sea Shore. *Collins, London*, p. 123.