

ÉTUDES SUR LES VARIATIONS DE *LITTORINA SAXATILIS* V. SUR DES CAS DE VARIABILITÉ EXTRÊME.

par

E. Fischer-Piette, J.-M. Gaillard et B.-L. James
Laboratoire de Malacologie du Muséum ; University College of Swansea.

INTRODUCTION

Mr. B.-L. James, University College of Swansea, d'une part, et Mrs Fischer-Piette et J.-M. Gaillard, du Muséum, d'autre part, travaillant parallèlement sur *Littorina saxatilis* et se communiquant leurs résultats, ont constaté qu'ils s'étaient trouvés observer deux cas de populations extrêmement variables, l'une en une localité de Grande-Bretagne, l'autre en une localité de France. Il leur semble devoir présenter conjointement ces deux cas.

A. UNE POPULATION EXTRÊMEMENT VARIABLE, EN FRANCE.

par

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

Le long des côtes atlantiques du continent européen, depuis la Scandinavie jusqu'au détroit de Gibraltar, nous avons examiné des centaines de stations de *Littorina saxatilis* et nous pouvons dire que le degré de variabilité au sein d'une population peut varier énormément d'une station à une autre. Dans nos précédents articles, nous avons surtout décrit des stations où la variabilité est modérée (et, souvent, nulle : stations à populations homogènes) ; cela laisserait l'impression que, sauf irrégularités que nous avons d'ailleurs soulignées, les caractères d'une population dépendent dans une large mesure du milieu ambiant.

Avant de continuer nos exposés selon le plan que nous avons annoncé, nous considérons devoir corriger cette impression première qu'avaient pu donner nos écrits (relatifs surtout à des milieux spéciaux : stations très abritées, stations franchement battues).

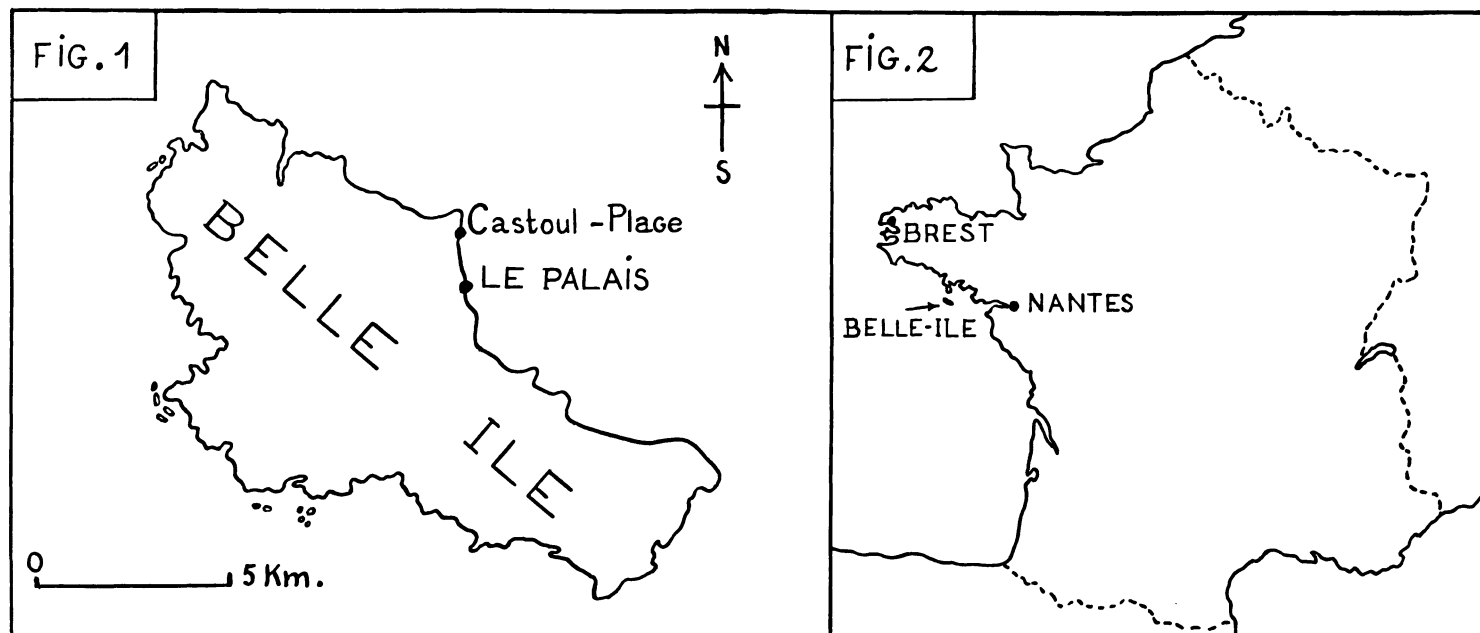


FIG. 1 et 2. — Situation de Castoul-Plage.

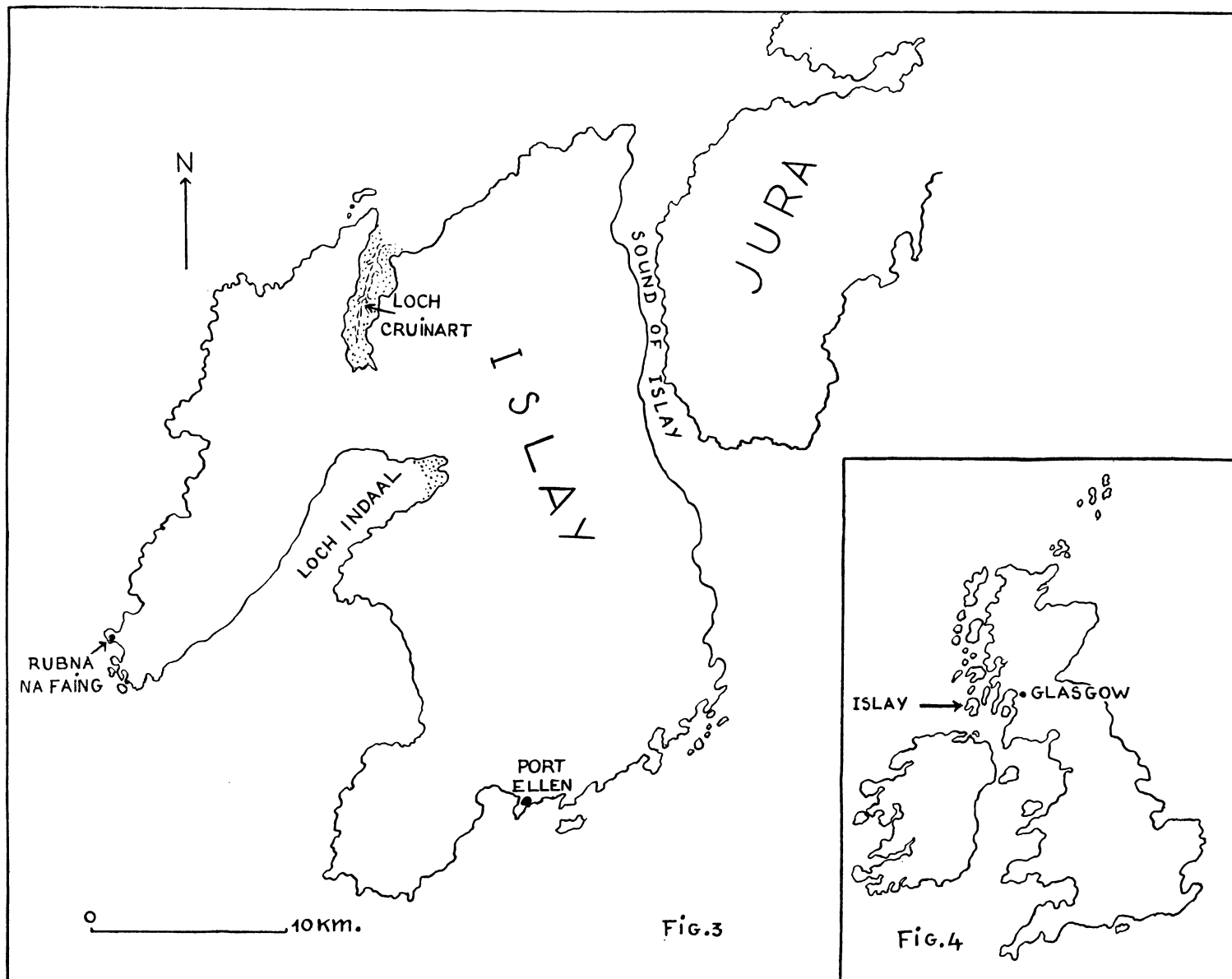


FIG. 3 et 4. — Situation de Rubna-na-Faing.

Prenant le contre-pied, nous voulons faire connaître ici le cas de variabilité la plus forte que nous ayons rencontré. La complexité de l'étude de *Littorina saxatilis* étant telle que nous n'espérons venir à bout de nos programmes que très lentement et non pas en un seul écrit, il n'est pas mauvais que nous donnions des échantillonnages des diverses catégories de faits.

Le cas que nous présentons ici est relatif à une de nos stations de Belle-Ile, appelée Castoul-Plage (voir fig. 1 et 2).

Castoul-Plage est sur celle des côtes de Belle-Ile qui fait face à la France continentale, à 1 km au Nord du Palais. En accédant à cette grève sableuse par le sentier qui, depuis le haut de la falaise, y descend à la faveur d'un petit ravin, on a en face de soi un piton rocheux sortant du sable. Ce piton, de quelques dizaines de mètres de circonférence, porte des *Littorina saxatilis* dont la densité de population est variable selon l'exposition (de 5 à 40 par m², le plus souvent 8 par m²). C'est du côté qui fait face à la mer que cette densité est la plus forte. Mais, que l'on soit sur un côté bien ou mal peuplé, partout un fait saute aux yeux : l'étonnante diversité des individus. Ce n'est pas qu'ils diffèrent les uns des autres selon l'exposition. Non : on se rend compte très facilement que la proportion des divers aspects les uns par rapport aux autres, est la même en tous les points de la station. Aucune distinction non plus selon le niveau (de telles distinctions peuvent pourtant être faites en bien d'autres stations de Bretagne et, en particulier, en face de celle-ci, à Quiberon sur la Côte Sauvage). Non : partout se voit le même étonnant mélange.

Disons tout de suite que la diversité concerne seulement le coloris. Quant à la sculpture, elle est sensiblement la même dans toute la population : côtes assez bien marquées et assez restreintes en nombre, c'est-à-dire apparence *jugosa* atténuée, pouvant souvent s'approcher de l'aspect de *jugosa* vrai ou, en sens inverse, de l'aspect de *rudis rudissima*. Et le contour général du test est peu variable, il correspond le plus souvent aux fig. 16 et 17 de la pl. IX de Dautzenberg et H. Fischer, 1912. Voir aussi notre fig. 1 dans le *Bull. Soc. Zool.*, 1961, p. 321, relative à un échantillon de Castoul-Plage, et les figures que nous donnons ici. Comme Dautzenberg et H. Fischer rapportent leurs figures 16-17 à la sous-espèce *tenebrosa* Montagu, nous supposons que c'est dans cette sous-espèce que doit être rangée toute la population de Castoul-Plage.

Le 8 septembre 1960, nous avons récolté, en nous abstenant de tout choix, un lot de 468 individus : tous les individus d'une surface délimitée dans la région du maximum de densité de population.

Avant de donner de ce lot une description analytique complète qui sera des plus arides, nous croyons bon de mettre sous les yeux du lecteur le résultat d'une première forme d'examen, très grossier, très superficiel, auquel nous avons procédé en débarrassant notre récolte pour nous donner à nous-même une première impression d'ensemble.

Examen de première vue.

Les 468 individus pouvaient, à première vue, se répartir dans les catégories suivantes :

— Individus paraissant unicolores : 178 (38 p. 100).

Se répartissant en :

- 137 (29 p. 100 du tout) de teintes claires (blanchâtre ; jaunâtre ; grisâtre) ;
- 34 noirâtres ;
- 7 rougeâtres.

— Individus bicolores ou multicolores : 290 (62 p. 100).

Se répartissant en :

- 75 apparentés à la variété *zonaria* ;
- 27 à *flammulata* ou à *tractibus* ;
- 6 à *lineata* ;
- 79 seraient à la fois *zonaria* et *tessellata* ;
- 35 seraient à la fois *tessellata* et *lineata* ;
- 3 *zonaria* et *tractibus* ou *flammulata*.
- 65 enfin (9 p. 100 du total) présentent un tel mélange de caractères, souvent quelque peu en mosaïque presque anarchique et, souvent aussi, presque inapparent chacun, qu'on était tenté de les mettre dans une catégorie-rebut d'« indéfinissables ».

Le langage que nous venons d'employer surprendra peut-être, lorsque nous citons des exemplaires appartenant à la fois à deux ou plusieurs variétés. C'est pourtant bien le cas : il ne s'agit pas d'intermédiaires entre telle et telle variété, mais d'individus ayant les caractères de deux ou plusieurs variétés, soit juxtaposés, soit en une sorte de surimpression (notre fig. 3 de la pl. I en donne un exemple).

Premiers rectificatifs.

Si on veut regarder les choses d'un peu plus près, on s'aperçoit vite qu'une forte proportion des individus qui paraissaient, au premier abord, être de teinte uniforme, présentent des caractères, peu contrastés, de *zonaria*, *tessellata*, *tractibus*, *interrupta*, etc. sur cette teinte de fond ; que dans ceux qui, à première vue, sont classés *zonaria* il y a, en plus d'une remarquable diversité de teinte des zones (dont une magnifique teinte rose-saumon), une superposition fréquente de caractères peu apparents d'autres variétés ; que ceux qui semblaient avoir des caractères bien apparents de deux variétés (par exemple, *zonaria* et *tessellata*) montrent souvent un mélange plus complexe, de véritables surimpressions de caractères ; que la désignation *tessellata* que nous avons tendance à souvent employer, correspond, dans bien des cas, à des caractères pour lesquels ce nom ne convient pas, ce qui entraîne la description d'une variété nouvelle (*bi-interrupta*, voir plus loin) ; que, en essayant de « définir » les divers « indéfinissables », on tombe assez fréquemment sur un mode d'ornementation qui nous était inconnu jusqu'ici (voir plus loin, *maculata*) ; etc.

Il apparaît donc rapidement qu'une analyse complète comprendra un nombre considérable de catégories.

Analyse complète.

Quelques réserves d'abord.

N'oublions pas que, même multipliées comme elles vont l'être, les catégories sont assez arbitraires dans leurs frontières, du fait des intermédiaires qui existent entre la plupart.

C'est dire qu'en réalité, l'analyse pourrait être faite et présentée de bien des façons différentes, sans jamais exprimer exactement l'étonnante diversité des aspects, ce qui ne pourrait être fait que par des planches en couleurs représentant des centaines d'échantillons.

Sur le total de 468, nous comptons :

INDIVIDUS UNICOLORES

Nombre : 79, soit 17 p. 100 du total (au lieu des 38 p. 100 du premier examen), se répartissant en :

22 <i>albida</i>	4 blanc-grisâtre	1 <i>fusca</i>
6 blanc-jaunâtre	8 jaunâtres-grisâtres	8 noirâtres
5 <i>lutea</i>	21 gris à gris-verdâtre	3 <i>aurantia</i>
1 blanc-rosâtre		

INDIVIDUS BICOLORES OU MULTICOLORES

Nombre : 389, soit 83 p. 100.

Nous pouvons commencer par les séparer en deux catégories :

— ceux qui appartiennent à une *seule variété à la fois*, que cette variété soit déjà connue ou qu'elle soit nouvelle (nous en décrivons deux nouvelles).

nombre : 117, soit 25 p. 100 du total.

— ceux qui ont à la fois des caractères de *deux ou plusieurs variétés*.

Nombre : 272, soit 58 p. 100 du total.

1° Individus appartenant à une seule variété.

Variété *zonaria*

Les individus rattachables à la var. *zonaria* (*sensu lato*) sont au nombre de 50 (au lieu des 75 du premier tri), soit 11 p. 100. Ce sont :

3 ex. zonés de blanc et de brun franc, le brun étant celui des figures de *trifasciata* (15 et 16) de la pl. X de Dautzenberg et H. Fischer.

3 ex. blanc et brun foncé.

2 ex. id. ayant, en plus, une ligne ou bande brun clair accolée au bord inférieur de la zone brune sus-équatoriale.

22 ex. blanc et noir.

7 ex. id. ayant, en plus, une ligne brun clair accolée au bord inférieur de la zone brune sus-équatoriale.

1 ex. zoné de jaunâtre et de brun très foncé et ayant, en plus, une bande claire accolée au bord inférieur de la zone brun sous-équatoriale.

6 ex. ayant leurs zones claires orange-rouge et leurs zones foncées brun foncé.

4 ex. ayant leurs zones claires jaunâtres et leurs zones foncées de couleur grise.

1 ex. blanc-jaunâtre très légèrement *zonaria*.

1 ex. blanc-grisâtre très légèrement *zonaria*.

Variété *tessellata*

2. ex. franchement *tessellata*.

1 ex. *tessellata* dont le dernier tour ne conserve cette ornementation que dans la région basilaire.

Variété *lineata*

16 ex. de teinte générale brun à noirâtre sur laquelle les lignes noires sont si peu contrastées, que beaucoup furent, au premier tri, rangés dans la catégorie « noirâtres ».

2. ex. jaunâtres avec lignes grises.

Variété *interrupta*

3 ex. *interrupta* francs, dont le type de la variété.

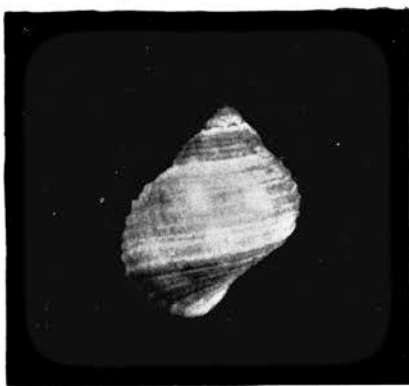
2 ex. à traits fort pâles sur fond blanc-grisâtre.

1 ex. à traits fort pâles sur fond gris-jaunâtre.

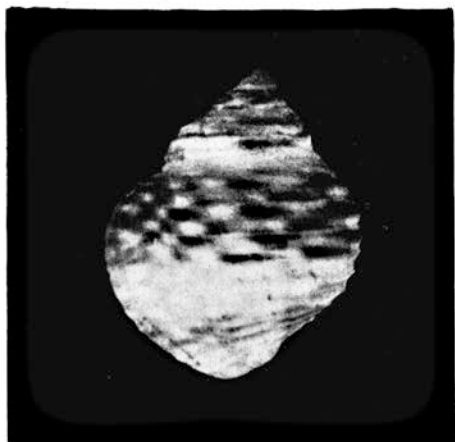
5 ex. à traits fort pâles sur fond gris.



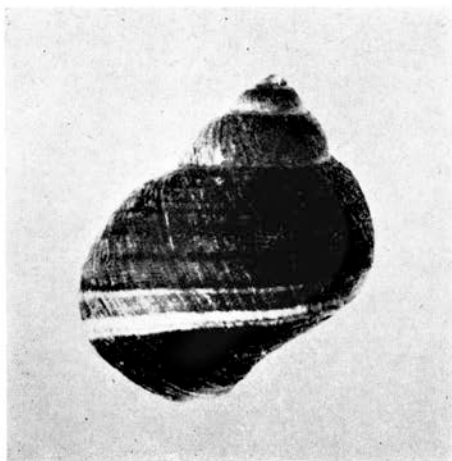
1



2



3



4

E. FISCHER-PIETTE et J.M. GAILLARD

PLANCHE I

1. *Littorina saxatilis* subsp. *tenebrosa*, var. ex col. *bi-interrupta*. Type, 8 mm.
2. *Littorina saxatilis* subsp. *tenebrosa*, var. ex col. *maculata*. Type, 7 mm.
3. *Littorina saxatilis* subsp. *tenebrosa*, un exemplaire de Castoul-Plage (11 mm), *zonaria*+*bi-interrupta*, devenant *zonaria*+*tessellata* aux abords de l'ouverture.
4. *Littorina saxatilis* subsp. *tenebrosa*, var. ex col. *bi-zonaria*. Type X 7. Rubna-Faing.

Variété *tractibus*

2 ex. jaunâtres tendant à *tractibus* terne.

2 ex. grisâtres devenant *tractibus* dans la région la plus récente.

Variété *bi-interrupta* nov. (pl. I, fig. 1)

Dans chaque sillon se succèdent des tirets noirs (comme dans la variété *interrupta*) et des tirets blancs occupant les places qui, dans la variété *interrupta*, sont occupées par une simple interruption ; de sorte qu'il y a un système de tirets blancs interrompus (par les tirets noirs) en plus des tirets noirs. Les côtes sont d'une couleur gris-verdâtre qui ne forme que des lignes étroites n'occupant que la crête.

22 ex. dont le type, appartiennent nettement à cette variété.

3 ex. n'y appartiennent que partiellement.

3 ex. jaunâtres, ne font que tendre à cette variété, par des dessins très peu contrastés.

Variété *maculata* nov. (pl. I, fig. 2)

Sur une teinte générale vert-de-gris, se voient des taches ovalaires jaune-orange irrégulièrement disposées.

8 individus dont le type, appartiennent nettement à cette variété, avec un nombre de taches variables (parfois une seule), de teinte jaune à orange, de forme le plus souvent ovalaire mais parfois irrégulière tendant à faire des traînées.

1 autre individu a ses macules très peu distinctes.

2° Individus ayant des caractères de deux ou plusieurs variétés à la fois.

Disons d'abord que le mode de coexistence de caractères de deux ou plusieurs variétés peut être (c'est le cas le plus fréquent) une superposition de ces caractères sur toute la surface de la coquille, mais que, dans certains cas, il y eu succession dans le temps, un individu changeant de variété au cours de son existence, une fois ou deux fois ; que, dans d'autres cas, ces caractères peuvent occuper des emplacements différents de la suture à la base du tour ; et que, parfois enfin, les faits sont encore plus complexes, quelque peu anarchiques et bien difficiles à exprimer.

Nous allons constituer les catégories suivantes.

I° Individus dont les caractères n'ont pas essentiellement varié avec l'âge.

A) Ceux chez lesquels les caractères de deux ou plusieurs variétés sont mélangés (superposés) sur toute la surface du tour.

B) Ceux chez lesquels, en allant de la suture supérieure à la suture inférieure (ou à la base) d'un tour, on constate que le haut du tour offre le caractère d'une variété et le bas, le caractère d'une autre variété.

II° Individus dont les caractères ont changé avec l'âge : tel caractère au début de l'existence (donc, dans les tours les plus proches du sommet), tel autre ou tels autres, ensuite.

III° Individus non placés dans les catégories ci-dessus, parce que leur ornementation donne surtout l'impression d'être désordonnée ou confuse : c'est la catégorie des « indéfinissables », dont nous tenterons de décrire les divers aspects.

I. Individus dont les caractères n'ont pas essentiellement varié avec l'âge.

A. *Les caractères de deux ou plusieurs variétés sont mélangés (superposés) sur toute la surface du tour.*

Nous allons les ranger par catégories subordonnées à la variété qui est la plus apparente sur le lot (ou sur l'individu, car bien des « lots » comptent un seul individu).

— Nous commencerons par ceux qui ont une teinte de fond bien apparente constituant le trait le plus marqué à première vue ; en général, lors du premier tri grossier, ils avaient été placés dans les lots à teintes uniformes (var. *lutea*, var. *aurantia*, etc.) et n'en furent séparés qu'à un second examen.

1 *albida* avec indications d'*interrupta* et de *zonaria*.

1 blanc-jaunâtre avec indications d'*interrupta* et de *zonaria*.

- 2 *lutea* avec indications très pâles de *interrupta*, de *tessellata* et de *tractibus*.
- 1 jaunâtre-grisâtre avec indications nette de *zonaria* et terne de *lineata* (lignes grises).
- 9 gris avec caractères peu marqués de *bi-interrupta*.
- 5 gris avec caractères peu marqués de *interrupta* et de *zonaria*.
- 2 gris avec caractères peu marqués de *lineata* et *zonaria*.
- 2 brun-noirâtre avec caractères peu marqués de *tessellata*.
- 5 brun-noirâtre tendant à *maculata* par une ou plusieurs taches rougeâtres peu apparentes.
- 1 *aurantia* avec indications de *lineata* et *bi-interrupta*.
- 1 *aurantia* avec indications de *lineata*, *interrupta* et *zonaria*.
- Voyons maintenant les individus chez lesquels les traits les plus apparents sont ceux de la var. *zonaria*.
 - 1 *zonaria* jaunâtre-grisâtre + *lineata* pâle.
 - 2 *zonaria* blanc-jaune + *tractibus* brun.
 - 1 *zonaria* terne + *interrupta*.
 - 5 *zonaria* mal caractérisé + *interrupta* mal caractérisé.
 - 26 *zonaria* rose-saumon + *bi-interrupta*. Les tirets de *bi-interrupta*, qui sont foncés (noir à vert-de-gris) et blancs en dehors des zones saumon de *zonaria*, ne comportent plus, sur ces zones saumon, que les tirets blancs, les tirets foncés y font défaut. Ces échantillons sont de toute beauté.
 - 2 *zonaria* + *maculata*.
 - 1 *zonaria* avec indications de *interrupta* et de *bi-interrupta*.
- Dominance de *tessellata*
 - 3 *tessellata* + *maculata*
- Dominance de *lineata*
 - 5 *lineata* tendant à *zonaria*
 - 3 *lineata* + *zonaria* + *maculata*
 - 1 *lineata* avec par places des indications de *bi-interrupta*.
 - 1 *lineata* + *maculata*
- Dominance de *interrupta*
 - 1 *interrupta* + *maculata*
 - 1 *interrupta* avec tendances à *zonaria* et à *lineata*
- Dominance de *bi-interrupta*
 - 16 *bi-interrupta* avec tendance à *zonaria*
 - 1 intermédiaire entre *bi-interrupta* et *flammulata*
 - 9 *bi-interrupta* + *maculata*

B. Individus chez lesquels, en allant de la suture supérieure d'un tour, à la suture inférieure (ou à la base), on constate que le haut du tour offre le caractère d'une variété et le bas, le caractère d'une autre variété.

- 5 *zonaria* à zones rose-saumon, *bi-interrupta* au-dessus et un peu au-dessous de la zone principale, *lineata* sur une partie du dessous.
- 2 *zonaria* à zones claires, *bi-interrupta* au-dessus de la zone principale, *interrupta* au-dessous.
- 1 *tessellata* en haut, *interrupta* en bas.
- 1 *interrupta* en haut, *bi-interrupta* en bas.
- 2 *interrupta* en haut, *lineata* en bas.

II. Caractères changeant avec l'âge.

- 2 *zonaria* clairs devenus *tessellata* + légèrement *zonaria*.
- 13 *zonaria* rose-saumon + *bi-interrupta*, devenant *zonaria* + *tessellata* aux abords de l'ouverture. Ces spécimens sont d'une telle beauté, que nous en représentons un (pl. I, fig. 3), non que notre reproduction, qui est en noir, puisse rendre cette beauté, mais pour attirer l'attention sur eux et inciter nos visiteurs à les regarder dans les collections du laboratoire.
- 1 *zonaria* devenant *hieroglyphica*.
- 2 *zonaria* + *bi-interrupta* + *maculata*, devenant *tessellata*.
- 1 vaguement *bi-interrupta* + vaguement *zonaria*, devenant *tessellata*.
- 3 *tessellata* devenus gris-uniforme.
- 1 *tessellata* devenu *lutea*.

- 3 *tessellata* devenus *tractibus*.
- 1 *tessellata* devenu *lineata*.
- 1 *tessellata* devenu *bi-interrupta*.
- 1 *tessellata* devenu *zonaria*.
- 1 *tessellata* devenu *zonaria* avec une bande orange occupant le haut de la zone blanche sous-équatoriale.
- 1 *tessellata* devenu *interrupta* + *zonaria*.
- 1 *tessellata* devenu *bi-interrupta* + *zonaria*.
- 1 *tessellata* devenu *zonaria* + *lineata*.
- 2 *tessellata* devenus jaune-grisâtre avec tendances locales à *lineata* et à *zonaria*.
- 1 *tessellata* devenu *flammulata* puis de nouveau *tessellata*.
- 1 *tessellata* devenu *lineata* terne + *tractibus* terne.
- 1 *tessellata* devenu intermédiaire entre *interrupta* vague et *lineata* vague.
- 1 *tessellata* devenu *bi-interrupta* très vague et devenant *tessellata* très vague.
- 1 présentant de légères touches de *tessellata* d'abord, puis de *tractibus* + *tessellata*.
- 1 intermédiaire entre *tessellata* et *flammulata*, devenu *lineata* vague.
- 1 *flammulata* devenu *interrupta* vague.
- 1 *flammulata* devenu vaguement *interrupta* + *tessellata*.
- 1 *flammulata* devenu vaguement (légères touches) *tractibus* + *tessellata*.
- 1 *flammulata* devenu un désordre d'éléments de *bi-interrupta* et d'*interrupta*.
- 2 *flammulata* devenus un mélange de *lineata* vague et *tractibus* vague, et devenant pour terminer *tessellata*.
- 1 vaguement *flammulata*, devenu *bi-interrupta*.
- 2 d'abord intermédiaires entre *tractibus* et *flammulata*, puis devenus *interrupta*.
- 1 *tractibus* devenu *zonaria* + *lineata* terne.
- 2 *lineata* devenant *lutea*.
- 4 *lineata* devenus *tractibus* pâle.
- 3 *interrupta* devenus *tractibus* + *tessellata*.
- 1 *interrupta* passant à *zonaria* sur teinte de fond bigarrée partiellement *maculata*.
- 1 *interrupta* vague + *bi-interrupta* vague, passant à *zonaria* vague.
- 1 *bi-interrupta* devenu *zonaria*.
- 4 *bi-interrupta* partiels devenant *zonaria* mal définis.
- 1 *bi-interrupta* vague devenu *zonaria* vague.
- 9 *bi-interrupta* devenant *tessellata*.
- 1 ex. tient de *bi-interrupta* puis de *tessellata* avec de grands changements de teinte.
- 1 ex. : désordre d'éléments de *bi-interrupta*, devenant intermédiaire entre *bi-interrupta* et *hieroglyphica*.
- 1 *bi-interrupta* devenant *hieroglyphica*.
- 1 *bi-interrupta* devenu *zonaria* terne + *interrupta* terne.
- 1 ex. : légères touches de *bi-interrupta* d'abord, puis de *lineata* + *tessellata*.
- 1 ex. : légères touches de *bi-interrupta* d'abord, puis de *tractibus* + *tessellata*.
- 1 *maculata* devenant *tessellata*.
- 1 *maculata* devenant *bi-interrupta*.
- 1 ex. : tient de *bi-interrupta*, de *maculata* et de *tessellata*, avec de grands changements d'intensité de teinte.
- 2 *aurantia* avec, dans les premiers tours, des indications de *tessellata*.

III. Catégorie-rebut : individus non placés dans les catégories ci-dessus.

« Définir les indéfinissables » est un peu une gageure. Sur un brouillon, nous avons tenté d'exprimer les caractères qui nous apparaissaient ; ici nous nous contenterons de recopier les termes de notre brouillon, après les avoir rangés selon le premier nom de variété qui était exprimé dans chaque cas.

- 1 vaguement *zonaria* + vaguement *tessellata*.
- 1 tient de *zonaria* et de *bi-interrupta*.
- 6 désordre évoquant *zonaria* + *lineata* + taches blanches.
- 2 tendances mêlées de *zonaria*, *lineata* et *bi-interrupta*.
- 1 désordre évoquant *zonaria* + *interrupta* + *tessellata*.
- 1 tendances mêlées de *zonaria*, *interrupta* et *maculata*.
- 2 désordre évoquant *zonaria* + *bi-interrupta* + *tessellata*.
- 1 mélange de *zonaria* mal défini, de *lineata*, d'*interrupta* et de *tessellata*.
- 1 : sur *zonaria* vague, désordre de *flammulata*, *tessellata* et *interrupta*.
- 1 mosaïque de caractères de *zonaria*, *tessellata*, *flammulata* et *bi-interrupta*.
- 1 désordre évoquant *zonaria* + *interrupta* + *bi-interrupta* + *maculata* + *tessellata*.
- 1 vaguement *tessellata* et très vaguement *zonaria*.
- 1 désordre évoquant *tessellata* + *interrupta* + *zonaria*.
- 1 vagues éléments de *tessellata*, d'*interrupta* et de *bi-interrupta*.
- 1 désordre évoquant *tessellata* + *bi-interrupta* + *zonaria*.
- 1 *lineata* vague sur *zonaria* vague.
- 1 vaguement *lineata* partiel + vaguement *maculata*.
- 2 tendances mêlées de *lineata*, *tessellata* et *zonaria*.
- 1 à la fois *lineata* confus, *zonaria* confus et *interrupta* confus.
- 1 vagues éléments de *lineata*, *interrupta* et *bi-interrupta*.
- 1 intermédiaire entre *lineata* vague et *interrupta* vague, sur *zonaria* très vague.
- 1 *interrupta* partiel + *zonaria* très partiel, sur fond jaunâtre.
- 1 tient de *interrupta* très mal défini + *tractibus* très mal défini.
- 1 désordre d'éléments de *interrupta* et de *bi-interrupta*.
- 2 désordre évoquant *interrupta* + *tessellata* + *zonaria*.
- 3 mélange de caractères de *interrupta*, de *bi-interrupta* et de *tessellata*.
- 2 intermédiaires entre *interrupta* et *tessellata*, sur fond bigarré tenant de *maculata*.
- 1 tient de *flammulata*, de *tractibus* et de *tessellata*.
- 1 tient de *flammulata*, de *bi-interrupta* et de *tessellata*.
- 1 désordre évoquant *flammulata* + *zonaria* + *maculata* + *bi-interrupta*.
- 1 tient de *flammulata*, de *bi-interrupta*, de *tractibus* et de *tessellata*.
- 3 désordre voisin de *bi-interrupta*.
- 1 éléments irréguliers de *bi-interrupta* et de *tessellata*.
- 1 désordre évoquant *bi-interrupta* + *tractibus*.
- 1 désordre évoquant *bi-interrupta* + *zonaria* + *tessellata*.
- 5 tendances mêlées de *bi-interrupta*, *tractibus* et *tessellata*.
- 1 vagues éléments de *bi-interrupta*, *maculata* et *lineata*.
- 1 *maculata* mal défini + *tractibus* mal défini.
- 1 tendances mêlées de *maculata*, *tessellata* et *tractibus*.
- 1 tendances mêlées de *maculata*, *bi-interrupta* et *tessellata*.

Notre analyse complète nous a amenés à distinguer ci-dessus 155 catégories dans une récolte de 468 exemplaires, de sorte que les catégories sont relatives, en moyenne, à 3 individus seulement pour chacune. C'est dire quelle est la diversité. Mais, si accentuée que soit cette diversité, on se rendra facilement compte que la somme des aspects décrits est très loin de constituer le total des possibilités qu'offre l'espèce. Non seulement il y manque de grosses catégories telles que *groenlandica* ou *nigrolineata*, dans le domaine géographique desquels Belle-Ile ne se trouve pas, mais il n'y a pas de *Bynei*, il n'y a pas de *flammulata* pures, etc. et, d'autre part, certains aspects tels que *aurantia* ne sont qu'en petit nombre et leurs intermédiaires avec d'autres aspects sont ici très faiblement représentés.

B. AN EXTREMELY VARIABLE POPULATION IN BRITAIN.

by

B.L. James

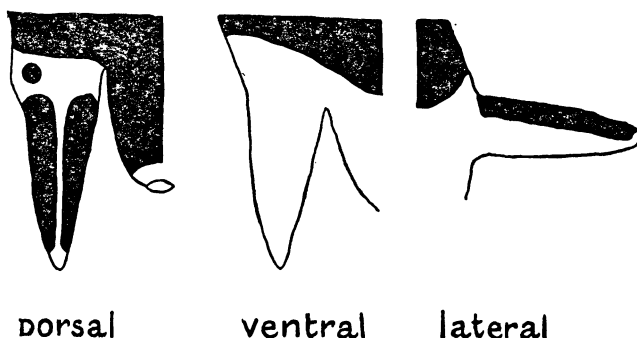
In an investigation into subspeciation and ecology of *Littorina saxatilis* specimens were collected from hundreds of localities all around the coast of Britain. Four subspecies were found each of which had numerous colour varieties. Colour patterns vary considerably from population to population but, unlike shell form, do not seem to be correlated with latitude, exposure, zonation, nature of substratum or even food.

Single populations of each subspecies usually have only one or, more rarely, two colour patterns. Only one of all the populations examined had very many colour patterns. This population occurs on an extremely exposed station (Ballantine, 1961) on the southern edge of Rubna na Faing on Islay, off the west coast of Scotland (Figs. 3-4). Specimens were collected here on June 8th, 1960 from a table of Rock, about 20 square yards in area, in the upper supralittoral fringe (Stephenson and Stephenson, 1949) between 30 and 40 feet above the upper limit of barnacles in abundance and from 15 to 20 yards inland. In this region of the supralittoral fringe *L. saxatilis* occurs, as it does in all other extremely exposed shores, from which I have collected, only at the base of very deep crevices in the rock. These crevices are very narrow, in some cases so narrow that the growing shells become wedged between opposite walls. Density of population was uniform throughout the area, between 10 and 20 shells occurring in crevices about 30 cm long at their base. I noted a tendency for each crevice to have individuals with similar colour patterns.

Although extremely variable in colour patterns, this population was uniform in shape, sculpture and thickness of shell. Pigmentation of head and tentacles, the number of penial glands on the penis, radula characters and embryo size were also relatively uniform. All specimens in the population were identified as *L. saxatilis* subsp. *tenebrosa* (Montagu). Shell length varied from 0.75 mm to 11.0 mm, with a few specimens reaching 13.0 mm; sexual maturity being reached at 5.0 mm. The largest embryos within the brood pouch measured 0.7 mm long. The shell, in specimens of all sizes, is extremely thin; density of shell with sexually mature animal being only 1.36 gms. per cc. Shape and sculpturing of shell varies from the condition shown in figs. 13 and 14 to that in figs. 16 and 17 on Plate IX in Dautzenberg and Fischers' (1912) paper. Most specimens had very shallow grooves (pl. I, fig. 4) and were thus in a condition intermediate to the figures of Dautzenberg & Fischer. The characters of the soft parts, which follow, are similar to those of all other

specimens of subsp. *tenebrosa* which I have collected in Britain. In the largest specimens pigmentation on the tentacles (fig. 5) occurs

FIG. 5
Pigmentation on
right tentacle of
L. saxatilis subsp.
tenebrosa.



only on the dorsal and lateral margins and the penial glands on the penis occur in two rows (fig. 6); an outer row of up to 16 and an

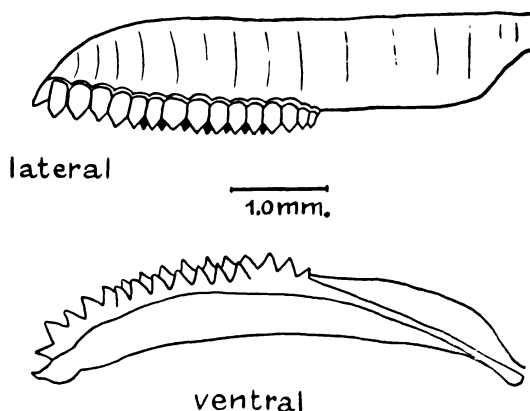
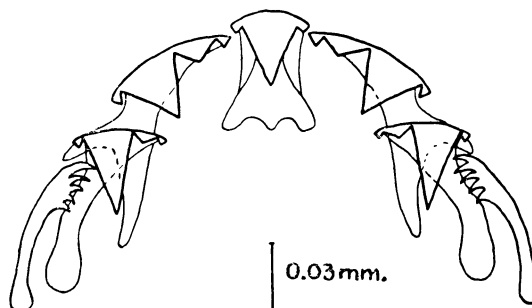


FIG. 6
Penis of *L. saxatilis* subsp.
tenebrosa.

inner row of up to 7 penial glands. The radula teeth shown in fig. 7 have, characteristically, an extremely long cusp next to a very short

FIG. 7
A row of radula teeth of
L. saxatilis subsp. *tenebrosa*.



cusp on the internal marginal tooth. The ratio radula/shell length varies with length of shell (age); being 1.25 in embryos and shells between 0.65 and 0.75 mm; gradually rising to 4.5 in shells between

3.0 and 4.0 mm and then falling to 2.5 in shells over 8.00 mm. 244 specimens were examined for larval digenea. One was infected with *Cercaria littorinae saxatilis* IV, a previously unknown microphallid ubiquitous cercaria which will be described elsewhere.

The colour patterns of a sample of randomly collected shells are described in detail below.

Number of shells examined	400.	
Number of shells which have single colours	88 or 22	p. 100.
Number of shells which are bi or multi coloured..	312 or 78	p. 100.
Number of shells which have colour patterns of a single previously described or new colour variety	133 or 33.25	p. 100.
Number of shells which have a mixture of colour varieties	179 or 44.75	p. 100.

1. Shells with single colours. Total = 88 or 22 p. 100.

12. <i>albida</i>	5. <i>fusca</i>	3. grey
8. greyish-white	4. light brown	5. blackish-grey
7. <i>aurantia</i>	3. dark fawn	1. <i>lutea</i>
3. pale orange	9. fawn	1. deep yellow
1. deep orange	2. orange-fawn	3. pale purple
9. black	1. whitish-fawn	1. brownish-purple.
10. brownish-black		

2. Shells which have colour patterns of a single previously described or new colour variety.

Total = 133 or 33.25 p. 100.

Variety *hieroglyphica*. Total = 4 or 1 p. 100.

- 2. white background with brown designs.
- 1. white background with dark brown designs.
- 1. white background with dark grey designs.

Variety *interrupta*. Total = 25 or 6.25 p. 100.

- 5. black background with white hyphens.
- 3. dark brown background with white hyphens.
- 3. light brown background with white hyphens.
- 2. light brown background with light grey hyphens.
- 9. grey background with white hyphens.
- 3. brownish purple background with white hyphens.

Variety *lineata*. Total = 3 or 0.75 p. 100.

- 3. grey background with dark brown lines.

Variety *maculata*. Total = 3 or 0.75 p. 100.

- 1. black with white and grey patches.
- 2. black with pale yellow patches.

Variety *tessellata*. Total = 23 or 5.75 p. 100.

- 3. white and black.
- 1. white and brown.
- 5. white and fawn.
- 11. white and grey.
- 3. white and pale purple.

Variety *tractibus*. Total = 9 or 2.25 p. 100.

- 2. light brown background with white hyphens.
- 1. yellow background with light brown hyphens.
- 3. pale purple background with white hyphens.
- 3. pale purple background with dark brown hyphens.

Variety *zonaria*. Total = 64 or 16 p. 100.

- 18. black background with a single narrow white band.
- 11. black background with a single orange band.
- 8. two black and two orange bands of equal size.

2. two black and two brownish orange bands of equal size.
 3. dark brown background with two narrow white bands.
 10. grey background with two narrow white bands.
 12. two grey and two orange bands of equal size.
- Variety *bi-zonaria* nov. (pl. I, fig. 4). Total = 2 or 0.5 p. 100.
1. black background with parallel salmon pink and narrow white bands (pl. I, fig. 4).
 1. black background with parallel white and fawn bands.
3. Shells with a mixture of colour varieties. Total = 179 or 44.75 p. 100.
- A. with a mixture of varieties which do not alter with age.
Total = 36 or 9 p. 100.
 - B. with a mixture of varieties which alter with age.
Total = 143 or 35.75 p. 100.
- A. A mixture of varieties which do not alter with age. Total = 36 or 9 p. 100.
- (i) mixture occurring randomly on surface of shell. Total = 28 or 7 p. 100.
- In which the dominant variety is a single colour. Total = 19 or 4.75 p. 100.
3. *albida* with indications of *interrupta* (with grey hyphens).
 1. *aurantia* with indications of *interrupta* (grey hyphens).
 1. black with indications of *interrupta* (orange hyphens).
 1. fawn with indications of *interrupta* and *zonaria* (white).
 2. grey with indications of *interrupta* and *zonaria* (white).
 1. grey with indications of *interrupta* and *zonaria* (orange).
 1. *lutea* with indications of *interrupta* (brown).
 4. pale purple with indications of *interrupta* (white).
 5. pale purple with indications of *tessellata* (white).
- In which the dominant variety is *interrupta*. Total = 3 or 0.75 p. 100.
2. *interrupta* (grey with white hyphens) with indications of *flammulata*.
 1. *interrupta* (grey background with white hyphens) with indications of *hieroglyphica*.
- In which the dominant variety is *tessellata*. Total = 3 or 0.75 p. 100.
1. *tessellata* (light brown and white) with indications of *maculata* (white patches).
 2. *tessellata* (pale purple and white) with indications of *maculata* (white patches).
- In which the dominant variety is *zonaria*. Total = 3 or 0.75 p. 100.
1. *zonaria* (black background with two white bands) with indications of *maculata* (grey patches).
 1. *zonaria* (black background with two orange bands) with indications of *interrupta* (grey hyphens).
 1. *zonaria* (grey background and two white bands) with indications of *interrupta* (white hyphens).
- (ii) In which the different varieties are in parallel bands passing down from the upper suture to the lower suture or base of shell.
Total = 8 or 2 p. 100.
3. *interrupta* (white background with dark grey hyphens) + *zonaria* (two black bands on a white background).
 1. *tessellata* (white and brown) + *zonaria* (two fawn bands alternating with two *tessellata* bands).
 2. *tessellata* (white and brown) + *zonaria* (one brown band) + *tessellata* (white and grey).
 2. *zonaria* (orange band) + *interrupta* (orange hyphens on black background).
- B. A mixture of varieties which alter with age. Total = 143 or 35.75 p. 100 (the oldest part of the shell i.e. that nearest the apex of the spire, is described first).

In which only single colours occur. Total = 35 or 8.75 p. 100.

4. *aurantia* becoming *fusca*.
3. *aurantia* becoming pale orange.
3. orange grey becoming pale orange.
2. orange grey becoming deep orange.
1. *fusca* becoming *albida*.
2. *fusca* becoming fawn.
2. *fusca* becoming grey.
1. *fusca* becoming *lutea*.
1. *fusca* becoming mustard.
1. light brown becoming orange grey becoming pale orange.
1. light brown becoming deep orange becoming *fusca*.
4. grey becoming *albida*.
3. grey becoming *aurantia*.
2. grey becoming deep orange.
3. grey becoming fawn.
1. grey becoming fawn becoming *fusca*.
1. grey becoming greyish brown becoming *fusca*.

In which single colours occur on the oldest part of the shell. Total = 74 or 18.5 p. 100.

2. black becoming black + *lineata* (orange lines on black).
2. black becoming black + *lineata* (mustard lines on black) becoming *interrupta* (dark brown background with mustard hyphens).
1. black becoming *interrupta* (black background with grey hyphens) becoming *hieroglyphica* (black background with grey designs) becoming *zonaria* (black bands) + *hieroglyphica* (black background with grey designs).
1. black becoming *interrupta* (yellow background with dark brown hyphens) becoming *interrupta* + *zonaria* (dark grey bands) becoming black.
2. black becoming *maculata* (white patches on black) becoming *interrupta* (dark grey background with mustard hyphens).
1. black becoming *tractibus* (black background with mustard hyphens) becoming *interrupta* (dark brown background with mustard hyphens).
1. black becoming *tractibus* (black background with white hyphens) becoming *zonaria* (dark brown bands) + *tessellata* (white and grey).
1. black becoming *zonaria* (brown and white bands) becoming *hieroglyphica* (brown background and white designs) + *zonaria* (white and brown bands).
1. black becoming *zonaria* (dark brown and grey bands) becoming uniform greyish brown.
1. *fusca* becoming grey becoming *zonaria* (light grey and dark grey bands) becoming *zonaria* (dark grey and light brown bands) + *hieroglyphica* (light brown background and white designs) becoming *zonaria* (dark brown and light brown bands).
3. *fusca* becoming *interrupta* (dark brown background with mustard hyphens) + *zonaria* (dark brown bands).
3. *fusca* becoming *tractibus* (dark brown background with yellow hyphens).
1. *fusca* becoming *zonaria* (dark brown and grey bands) becoming *zonaria* + *tractibus* (dark brown background and mustard hyphens).
1. greyish brown becoming *interrupta* (grey brown background with pale yellow hyphens) becoming *tessellata* (white and dark brown) + *tessellata* (white and dark grey—two bands of white and dark brown alternate with two bands of white and dark grey).
1. greyish brown becoming *tessellata* (black and grey) becoming *interrupta* (black background with grey hyphens) + *lineata* (black background with grey lines).
1. greyish brown becoming *tessellata* (white and greyish brown) becoming *zonaria* (two brown bands) + *hieroglyphica* (brown background and white patterns) becoming *zonaria* (3 brown bands) + *tessellata* (white and brown).

1. greyish brown becoming *zonaria* (white band on greyish brown background) becoming *zonaria* + *tessellata* (white and greyish brown) becoming *tessellata* (light brown and greyish brown).
1. light brown becoming *bi-interrupta* (brown background with white and grey hyphens) becoming *tessellata* (brown and white) becoming uniform light brown.
1. light brown becoming *tessellata* (white and light brown) becoming *bi-interrupta* (light brown background with white and grey hyphens).
1. grey becoming black becoming *zonaria* (white band on black background) becoming *zonaria* (light-yellow band on black background) + *interrupta* (light yellow hyphens on dark brown background) becoming *tessellata* (light yellow and dark brown).
1. grey becoming fawn becoming *tessellata* (white and fawn) + *maculata* (white patches on fawn background) becoming *interrupta* (fawn background with white hyphens).
1. grey becoming fawn becoming *tessellata* (white and fawn) becoming *zonaria* (white bands on fawn background).
3. grey becoming mustard becoming *zonaria* (a black band on mustard).
4. grey becoming *interrupta* (light brown background with grey hyphens).
1. grey becoming *interrupta* (grey background with white hyphens) becoming *interrupta* (light brown background with white hyphens) becoming uniform light brown.
1. grey becoming *interrupta* (grey background with white hyphens) becoming *tessellata* (white and grey) becoming *tessellata* (white and dark brown) + *maculata* (white patches on dark brown).
3. grey becoming *interrupta* (dark brown background with mustard hyphens).
2. grey becoming *interrupta* (dark brown background with white hyphens) becoming *interrupta* (dark brown background with mustard hyphens).
2. grey becoming *interrupta* (dark brown background with white hyphens) becoming *interrupta* (dark brown background with pale yellow hyphens).
2. grey becoming *bi-interrupta* (grey background with white and yellow hyphens).
1. grey becoming *bi-interrupta* (grey background with white and dark brown hyphens) becoming *interrupta* (pale yellow background with dark brown hyphens).
4. grey becoming *tessellata* (white and grey).
1. grey becoming *tessellata* (white and grey) becoming *tessellata* (mustard and dark brown).
2. grey becoming *tessellata* (white and grey) becoming *tessallata* (yellow and dark brown).
1. grey becoming *tessellata* (white and grey) becoming *zonaria* (brown band) + *tractibus* (grey background with white hyphens) becoming *zonaria* (two brown bands) + *tessellata* (brown and white—alternating with the brown bands).
1. grey becoming *tractibus* (grey background with white hyphens).
1. grey becoming *tractibus* (grey background with white hyphens) becoming uniform greyish brown.
1. grey becoming *tractibus* (grey background with mustard hyphens) becoming *tractibus* + *zonaria* (dark brown bands) becoming *interrupta* (dark brown background with mustard hyphens) + *zonaria*.
1. grey becoming *zonaria* (white and grey bands) becoming *zonaria* (white and black bands).
1. grey becoming *zonaria* (grey and dark brown bands) becoming uniform dark brown.
1. grey becoming *zonaria* (grey and dark brown bands) becoming *zonaria* + *hieroglyphica* (grey background with dark brown designs).
1. grey becoming *zonaria* (grey and dark grey bands) becoming *hieroglyphica* (dark brown background with mustard designs) + *zonaria* (dark brown bands).

1. blackish grey becoming *hieroglyphica* (blackish grey background with black designs) becoming *interrupta* (blackish grey background with white hyphens).
1. blackish grey becoming *interrupta* (black background with grey hyphens) becoming *lineata* (black background with grey lines).
1. blackish grey becoming *interrupta* (grey background with white hyphens) becoming *interrupta* (fawn background with white hyphens) becoming uniform fawn.
1. blackish grey becoming *maculata* (grey background with white patches) becoming *interrupta* (grey background with white hyphens) becoming *lineata* (grey background with white lines).
1. blackish grey becoming *tessellata* (white and blackish grey) becoming *hieroglyphica* (dark brown background with mustard yellow designs) becoming uniform mustard yellow.
1. blackish grey becoming *tessellata* (black and grey) becoming *interrupta* (black background with light yellow hyphens).
1. blackish grey becoming *tractibus* (blackish grey background with white hyphens) becoming *tractibus* + *zonaria* (dark brown band).
1. blackish grey becoming *tractibus* (blackish grey background with white hyphens) becoming *lineata* (blackish grey background with white lines).
1. blackish grey becoming *zonaria* (grey and white bands) becoming *zonaria* + *flammulata* (white on grey background).
1. blackish grey becoming *zonaria* (grey and white bands).
1. blackish grey becoming *zonaria* (black and orange bands).

In which *flammulata* occurs on the oldest part of the shell. Total = 7 or 1.75 p. 100.

2. *flammulata* (grey background with black flammules) becoming dark fawn.
1. *flammulata* (grey background with black flammules) becoming *lutea* becoming *fusca*.
1. *flammulata* (grey background with black flammules) becoming *lutea* becoming light brown.
2. *flammulata* (grey background with black flammules) becoming *zonaria* (white background with dark brown bands).
1. *flammulata* (dark brown background with yellow flammules) becoming *interrupta* (dark brown background with yellow hyphens).

In which *hieroglyphica* occurs on the oldest part of the shell. Total = 5 or 1.25 p. 100.

1. *hieroglyphica* (grey background with black designs) becoming *bi-interrupta* (grey background with yellow and dark brown hyphens).
2. *hieroglyphica* (white background with light brown designs) becoming *hieroglyphica* (white background with dark brown designs).
1. *hieroglyphica* (grey background with black designs) becoming *tessellata* (dark brown and grey).
1. *hieroglyphica* (grey background with black designs) becoming *tractibus* (white background with black hyphens) becoming *tessellata* (white and dark brown) becoming uniform light brown.

In which *interrupta* occurs on the oldest part of the shell. Total = 6 or 1.5 p. 100.

2. *interrupta* (dark grey background with white hyphens) becoming *interrupta* (dark brown background and white hyphens).
1. *interrupta* (dark grey background and white hyphens) becoming *lineata* (dark brown background and pale yellow lines).
3. *interrupta* (greyish brown background with white hyphens) becoming *zonaria* (dark brown band) + *tessallata* (white and brown).

In which *lineata* occurs on the oldest part of the shell. Total = 1 or 0.25 p. 100.

1. *lineata* (grey background with black lines) becoming *lineata* (grey background with dark brown lines) becoming *interrupta* (grey background with dark brown hyphens).

In which *tessellata* occurs on the oldest part of the shell. Total = 1 or 0.25 p. 100.

1. *tessallata* (grey and white) becoming *tessallata* (light brown and yellow) becoming uniform light brown.

In which *tractibus* occurs on the oldest part of the shell. Total = 3 or 0.75 p. 100.

1. *tractibus* (grey background with white hyphens) becoming *tessellata* (white and grey) becoming *tessellata* (white and light brown).
1. *tractibus* (white background with light brown hyphens) becoming *tractibus* (light brown background with white hyphens).
1. *tractibus* (light yellow background with grey hyphens) becoming *interrupta* (light yellow background with grey hyphens) becoming *tessellata* (yellow and brown).

In which *zonaria* occurs on the oldest part of the shell. Total = 11 or 2.75 p. 100.

3. *zonaria* (white band on grey) becoming uniform grey.
1. *zonaria* (white band on grey) becoming *interrupta* (white background with grey hyphens) becoming *interrupta* + *zonaria* (black band) becoming *zonaria* (white and black bands) + *tessellata* (white and light brown) becoming *zonaria* (white and brown bands) + *tessellata* (white and light brown).
2. *zonaria* (grey and black bands) becoming *zonaria* (light brown and dark brown bands).
1. *zonaria* (white band on black background) becoming *zonaria* (white band on brown background) becoming *zonaria* + *maculata* (white patches) becoming *zonaria* (one white band and two black bands on a grey background).
1. *zonaria* (white band on a black background) becoming *bi-zonaria* (white and brown on a black background) becoming *bi-zonaria* + *interrupta* (white hyphens on a black background).
1. *zonaria* (a white band on a grey background) becoming *zonaria* (white band on a grey background) + *hieroglyphica* (white design on a grey background).
1. *zonaria* (white band on a dark brown background) becoming *zonaria* (white band) + *tessellata* (white and dark brown) becoming *zonaria* (white and dark brown bands) + *hieroglyphica* (dark brown designs on a white background) becoming *zonaria* (white and two brownish yellow bands) + *tessellata* (brown and yellow).
1. *zonaria* (a white band on a grey background) becoming *zonaria* (white band) + *tractibus* (grey background with dark brown hyphens) becoming *zonaria* (white and dark brown bands) + *tessellata* (white and dark brown) + *tractibus* (dark brown hyphens on white background) becoming uniform grey.

In conclusion 164 different colour patterns are found in this sample of 400 shells. Such great diversity of colour, occurring in so small a sample from a small collecting area, confirms the observation, made in all other stations from which I have collected *L. saxatilis*, that colour is not determined by environmental factors such as exposure, zonation, latitude, nature of substratum or food, but in Britain is probably a fortuitous genetic accident usually with little positive survival value.

It might be argued that, on Rubna na Faing, the isolation of small groups of individuals into deep crevices, from which they rarely appear to move, may account for the extreme variation in colour patterns. In addition to the genetic possibilities of isolation, another which comes to mind is that bright colours, which would normally attract predators, have no disadvantage here for the crevices are too

deep and narrow for birds to pick out the shells. However, since the shells at Castoul-Plage are not isolated into small groups or in deep narrow crevices, these arguments cannot be very significant.

COMMENTAIRE

par

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

Il résulte des deux exposés qui viennent d'être faits, que les auteurs ont rencontré deux populations à variabilité exceptionnellement forte, beaucoup plus forte que dans les centaines et centaines d'autres populations examinées par eux. Ce fait paraît très remarquable en lui-même et incite à poursuivre l'inventaire aussi complet que possible de toutes les populations de *Littorina saxatilis*.

Très remarquable aussi, est un autre fait : entre ces deux populations, celle de Castoul-Plage et celle de Rubna-na-Faing, il y a de frappantes analogies. Toutes deux appartiennent à la sous-espèce *tenebrosa* (répandue en de très nombreuses autres stations mais sans y présenter ce degré de variabilité) ; et les analyses, faites indépendamment l'une de l'autre, ont conduit à des résultats numériques tout à fait analogues : les 468 individus récoltés à Castoul-Plage ont donné lieu à la distinction de 155 catégories et les 400 individus de Rubna-na-Faing, à celle de 164 catégories ; autrement dit, le *degré de variabilité* est pratiquement le même.

Ces similitudes sont d'autant plus remarquables que ces deux populations sont séparées par 1.000 km et habitent dans des conditions très dissemblables : Rubna-na-Faing est une localité extrêmement exposée, au point que les individus y sont réfugiés dans des crevasses profondes et étroites, tandis que Castoul-Plage est une localité très modérément exposée (elle est sur la côte de Belle-Ile qui tourne le dos à la pleine mer et regarde le continent), où les individus ne sont pas confinés dans des abris.

Cela nous montre bien qu'il ne faudrait pas croire que des aspects analogues de *Littorina saxatilis* correspondent toujours à des conditions analogues.

D'ailleurs, ce qui nous avait incité à présenter le cas de Castoul-Plage et celui de Rubna-na-Faing, c'était le désir de corriger l'impression qu'auraient pu laisser les articles précédents (n° II, III, IV) que les caractères d'une population dépendent essentiellement du milieu ambiant. On voit en tous cas que, pour le *coloris*, il n'en est pas ainsi, tout au moins à Castoul-Plage et à Rubna-na-Faing où de très nombreux *coloris* coexistent dans un seul et même milieu.

Cela n'a rien de surprenant : il y a bien des espèces qui nous montrent de grandes variations individuelles au sein d'une même population.

Mais, ce qui nous surprend davantage, c'est de voir que de nombreux individus changent de variété de couleur au cours de leur existence et parfois en changeant plusieurs fois de suite et même, peuvent, après avoir changé d'aspect, *revenir* à l'aspect premier. Cela nous surprend parce que nous étions accoutumés à penser que lorsqu'un animal passe d'une variété à une autre c'est à la suite d'un changement de régime alimentaire, d'un changement de milieu, d'un accident, d'une maladie, etc., autrement dit, à la suite d'événements qui lui sont extérieurs, or ici cette supposition semble être exclue par le grand nombre des individus présentant — nous allons dire, par habitude : subissant — de tels changements et par la très grande diversité de ces changements.

Il y a toutefois une réserve à faire : nous pensons que *certaines* des différences d'aspects qui se produisent au cours de la vie d'un même individu, ne sont pas complètement séparables d'une question d'âge. Car il nous semble particulièrement fréquent que le caractère *interrupta* se voie sur le début de la spire pour disparaître ensuite, et il nous semble assez fréquent que des *bi-interrupta* deviennent *tessellata* sur les derniers millimètres avant l'ouverture, ce qui traduit peut-être tout simplement un ralentissement sénile de la croissance, raccourcissant les tirets qui deviennent alors des rectangles ou des carrés.

On voit combien la question est complexe.

Ces constatations pourraient être le point de départ d'un programme d'études, pour nous ou pour d'autres.

Pour en revenir aux comparaisons entre les populations de Castoul-Plage et Rubna-na-Faing, précisons que leur analogie, sur laquelle nous avons insisté, n'est pas complète : il y a, bien entendu, beaucoup de petites différences entre elles, plus faciles à indiquer qu'à expliquer. Par exemple, dans les catégories des spécimens à coloration uniforme, les teintes gris-verdâtre, grisâtre-jaunâtre et blanc-rosâtre n'ont été rencontrées qu'à Castoul-Plage, tandis que les teintes brun clair, fauve, orange franc et pourpre n'ont été rencontrées qu'à Rubna-na-Faing. A Castoul-Plage il y a beaucoup de *bi-interrupta* et de *lineata* mais peu de *tessellata* purs, tandis qu'à Rubna-na-Faing il y a beaucoup de *tessellata*, peu de *lineata* et pas de *bi-interrupta* purs.

L'explication de ces différences, et les remarquables ressemblances d'ensemble, devront faire l'objet de recherches ultérieures.

Résumé

Les auteurs, qui ont examiné des centaines de populations de *Littorina saxatilis* tout au long des côtes atlantiques européennes, ont rencontré deux stations où le degré de variabilité de l'ornementation colorée des individus était beaucoup plus fort que partout ailleurs : à Rubna-na-Faing, en Ecosse, les 400 individus récoltés ont donné lieu à la distinction de 164 catégories ; à Castoul-Plage, en Bretagne, les 468 individus récoltés ont donné lieu à la distinction de 155 catégories.

Dans les deux stations, beaucoup d'individus appartiennent à la fois à deux ou plusieurs des variétés de couleurs antérieurement décrites. Dans ces cas,

les ornements caractéristiques de telle ou telle variété peuvent se trouver superposées, comme en surimpression ; ou encore, elles peuvent occuper des territoires différents du test, par exemple, les caractères d'une variété se voient au-dessus de la suture et ceux d'une autre au-dessous de la suture, ou encore l'individu change de variété au cours de sa vie, deux ou plusieurs fois et peut même faire retour à une variété qu'il présentait dans le jeune âge.

Ces constatations pourraient être le point de départ d'un programme d'études.

Summary

The authors, having examined hundreds of populations of *Littorina saxatilis* around the European atlantic coast found two in which variation in shell colour was very much greater than in the others: at Rubna-na-Faing, Scotland, 400 specimens collected had 164 colour forms; at Castoul-Plage, Brittany, 468 specimens collected had 155 colour forms.

Both populations had many specimens with characters of two or more previously described colour varieties. In some the colour patterns of one variety were completely superimposed on those of another; in others they occurred on different parts of the shell, for example, in parallel bands passing down from the upper suture to the lower suture (or base of shell) or, more frequently, the patterns changed on two or more occasions as the shell grew and, surprisingly, even returned to those which occurred on older parts of the shell.

The problems arising from these observations suggest an interesting programme for further study.

Zusammenfassung

Die Autoren, die an den europäischen Küsten des Atlantiks Hunderte von Populationen von *Littorina saxatilis* untersuchten, haben zwei Fundstätten ange-
troffen, an denen der Variabilitätsgrad des Farbmusters viel grösser ist, als an allen anderen Orten : bei Rubna-na-Faing in Schottland, wo die 400 dort eingesammelten Individuen zur Aufstellung von 164 Kategorien führte ; und bei Castoul-Plage in der Bretagne, wo 468 Individuen zur Unterscheidung von 155 Kategorien Anlass gaben.

An beiden Fundstellen können zahlreiche Individuen gleichzeitig zwei oder mehreren von früheren Autoren beschriebenen Farbvarianten zugeordnet werden. In diesen Fällen sind die charakteristischen Muster der einen oder anderen Varietät wie in einem Ueberdruck überlagert, oder aber sie besetzen verschiedene Territorien der Schale, z.B. so, dass die Merkmale der einen Varietät oberhalb und diejenigen einer anderen Varietät unterhalb der Sutura liegen. Es kommt auch vor, dass das Individuum im Verlaufe seines Lebens zwei oder mehrere Male das Farbmuster wechselt oder gar zu einer Varietät zurückkehrt, die es in früherem Lebensalter aufwies.

Diese Feststellungen könnten den Ausgangspunkt für ein Forschungsprogramm darstellen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BALLANTINE, W.J., 1961. — A biologically-defined exposure scale for the comparative description of rocky shores. *Field Studies*, vol. 1, n° 3.
- DAUTZENBERG, PH. et FISCHER, H., 1912. — Mollusques provenant des campagnes de l'« Hironde » et de la « Princesse-Alice » dans les Mers du Nord. *Résult. Camp sc. Prince Monaco*, XXXVII.
- 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 Conchyliologie*, C, pp. 10-37.

- FISCHER-PIETTE, E. et GAILLARD, J.-M., 1961. — Etudes sur les variations de *Littorina saxatilis*, III, Comparaisons des points abrités, au long des côtes françaises et ibériques. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXXVI, pp. 163-172.
- FISCHER-PIETTE, E., GAILLARD, J.-M. et JOUIN, C., 1961. — Etudes sur les variations de *Littorina saxatilis*, IV, Comparaisons des points battus, au long des côtes européennes. A, Côtes ibériques. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXXVI, pp. 320-328.
- STEPHENSON, T.A. and STEPHENSON, A., 1949. — The universal features of zonation between tidemarks on the rocky shore. *J. Ecol.*, 37, pp. 289-305.