

118994

3669

Systematique et Biogéographie. —
Les Patelles d'Europe et d'Afrique
du Nord

PAR

E. FISCHER-PIETTE

Extrait du *Journal de Conchyliologie*, Vol. LXXIX, 1935

Instituut voor Zeevisserij en Zeeonderzoek
Institut für Meeres-Wissenschaften
Princes Elisabethlaan 69
2000 Brabant - Belgium - Tel. 059 / 80 37 15

PARIS

DIRECTION, REDACTION ET ADMINISTRATION

M^{me} H. FISCHER

51, Boulevard Saint-Michel (V^e)

1935

**SYSTEMATIQUE ET BIOGÉOGRAPHIE. —
LES PATELLES D'EUROPE ET D'AFRIQUE
DU NORD**

Par E. FISCHER-PIETTE.

SOMMAIRE : Introduction, p. 5. — Partie historique, p. 6. —
Recherches personnelles. *I^{re} partie*. Etude des espèces discu-
tées, p. 15. — Côte nord de Bretagne, p. 17. — Région algéro-
marocaine p. 27. — Malaga, Alicante, Banyuls, p. 31. —
Algésiras, la côte basque, Le Conquet, p. 35. — Côtes de
l'Angleterre méridionale, p. 46. — *II^e partie*. Etude des radules
de *P. ferruginea*, *P. safiana* et *P. lusitanica*, p. 50. — Résumé
et conclusions, p. 60.

Introduction

Nous donnons ici un travail de systématique qui offre la particularité de n'avoir pas été entrepris de propos délibéré ; c'est en faisant des études de biogéographie, en suivant de station en station la répartition des Patelles, que l'auteur s'est aperçu que la systématique de ce groupe s'éclairait pour qui avait pu voir en place, dans des régions différentes, les diverses populations de Patelles. Et peu à peu se dégageaient les faits essentiels qu'il est indispensable

de connaître si l'on veut aborder la délimitation des espèces de ce genre.

Il est curieux en effet de constater que dans nos régions les dénombrements d'espèces opérés jusqu'ici ont donné les résultats les plus contradictoires, bien que les Patelles soient vraiment des animaux très nombreux et de récolte bien facile. Rappelons l'histoire de ces tentatives, dans ses grandes lignes.

Nous laisserons de côté, dans ce rappel de l'histoire de la systématique du groupe, 3 espèces de Patelles pour lesquelles les opinions n'ont pas varié, tous les auteurs les considérant (à ma connaissance) comme de bonnes espèces : *Patella lusitanica* Gmelin 1790, *Patella ferruginea* Gmelin 1790, *Patella safiana* Lamarck 1819. Ce que nous aurons à dire sur ces 3 espèces trouvera place à la fin de ce travail (II^e partie). Nous ne nous occuperons, pour commencer, que des formes ayant donné lieu à des interprétations variables.

Partie historique

Nous ne reproduirons pas ici les descriptions des diverses espèces de nos régions. Nous voulons seulement rappeler dans ses grands traits l'histoire de la création et de la révision de ces espèces, pour montrer à quel point les avis ont varié et quelles sont les questions qui se posent actuellement à ce sujet.

Une première période, s'étendant de 1758 à 1844, marque la création de diverses espèces, sans qu'intervienne encore la mise en ordre du groupe, et sans que l'habitat des espèces soit toujours indiqué. Voici par ordre chronologique la liste très simplifiée des principales espèces nommées dans cette période, au nombre de sept.

Patella vulgata Linné 1758.

Patella caerulea Linné 1766.

Patella depressa Pennant 1777.

Patella tarentina von Salis 1793 ; Lamarck en 1819
nomme une *P. tarentina*, non identifiable à celle de
Von Salis, mais à laquelle s'identifie *P. scutellaris*
Blainville 1825.

Patella aspera Lamarck 1819.

Patella scutellaris Blainville 1825, re-décrite en 1838
par Pottiez et Michaud sous le nom de *Patella sub-*
plana.

Patella athletica Bean 1844.

Après ces descriptions, les premiers ouvrages où il
soit question de l'ensemble de la faune de Patelles de
nos régions, marquent une tendance très nette à la
diminution du nombre des espèces. C'est en 1865 que
cette tendance se manifeste simultanément dans un
travail de P. FISCHER et dans le traité de JEFFREYS.

P. FISCHER (Faune conchyliologique marine du
département de la Gironde et des côtes du Sud-Ouest
de la France, p. 257), cite d'abord *P. vulgata* L. et
P. athletica Bean. Et il ajoute :

« Le *P. athletica*, ainsi que nous avons pu nous en
assurer par l'examen d'échantillons authentiques de
la collection de M. Petit de la Saussaye, ne paraît être
qu'une variété constante du *P. vulgata*, auquel il se
relie par des formes de passage insensibles. »

Dans la région basque, P. FISCHER signale qu'à
Biarritz et Saint-Jean-de-Luz les rochers « sont cou-
verts d'une immense quantité de Patelles dont les
formes varient tellement, qu'il est presque impossible
de les distinguer entre elles ». Il y cite *P. lusitanica*,
et il ajoute : « parmi les autres existent plusieurs
formes semblables aux *P. caerulea* Lamarck, *tarentina*

Lamarck et *scutellaris* Blainville, ce qui nous donnerait à penser que ces espèces ne sont peut-être que des variétés d'un seul et même type ».

JEFFREYS (British Conchology, III, p. 236) ne nomme qu'une seule espèce pour les côtes anglaises, *Patella vulgata* L. mais il y distingue 5 variétés. Les trois premières sont des variétés décrites par lui :

var. 1 *elevata*

var. 2 *picta*

var. 3 *intermedia*

Les deux dernières sont des formes précédemment décrites comme espèces, et qu'il ramène au rang de variétés :

var. 4 *depressa* Pennant. Il met en synonymie *P. laurentina* Lamarck et *P. athletica* Bean avec cette var. *depressa*.

var. 5 *caerulea* L.

Il développe à propos de *P. athletica* l'argumentation suivante : « It is in most cases easy to separate this from the ordinary form ; but the variety *intermedia* connects the two, and I cannot find a single permanent character which will serve to distinguish any of them. The colour of the animal is of every hue and shade ; non is the shell less variable, taking into account the shape, height, position of the apex, and inside lining. I once considered myself an adept at picking out the variety *depressa* by merely seeing the outside : but I have since failed, and a recent examination and comparison of a great many living individuals of each form has quite convinced me that they are not separate species. »

En 1882, BUCQUOY, DAUTZENBERG et DOLLFUS (Mollusques du Roussillon, fasc. 1, p. 468), après avoir débrouillé la synonymie des formes méditerranéennes, ramènent trois espèces au rang de variétés : ils consi-

dèrent en effet *Patella tarentina* von Salis, *Patella aspera* Lamarck et *Patella subplana* Pottiez et Michaud (= *P. scutellaris* Blainville) comme des variétés de *P. caerulea* L. Ils se basent sur le fait que l'examen d'un nombre suffisant d'échantillons, permet de trouver tous les intermédiaires entre ces formes. Ils nomment et figurent notamment des intermédiaires entre *P. caerulea* et *P. subplana* (mutation *intermedia* B. D. D.), entre *P. subplana* et *P. aspera* (mutation *cognota* B. D. D.) et entre *P. aspera* et *P. tarentina* (mutation *spinulosa* B. D. D.). Ces auteurs notent d'autre part que plusieurs naturalistes, WEINKAUFF, JEFFREYS etc. ont réuni le *P. athletica* Bean, de l'Océan, au *P. aspera* de la Méditerranée, mais ils ne suivent pas cette manière de voir. « Ces espèces ont en effet une grande analogie, mais le *P. athletica* semble être constamment plus épais et plus grossièrement sculpté. »

Vient ensuite, en 1891, le traité de PILSBRY (TRYON, Manual of Conchology, 13, p. 82). Compte non tenu des *P. Lusitanica*, *ferruginea* et *sasiana*, il admet les espèces suivantes : pour l'Atlantique, *Patella vulgata* L., avec les formes (form) *elevata*, *picta*, *intermedia*, et *depressa* (dont *P. athletica* est un synonyme) ; et, pour la Méditerranée, *Patella caerulea* L., avec les formes *fragilis*, *intermedia*, *adspersa*, *subplana*. Il considère comme variété de *P. caerulea* la *P. aspera* de Lamarck. Il cite, en l'adoptant, la distinction faite par BUCQUOY, DAUTZENBERG et DOLLFUS entre les caractères de *P. aspera* et ceux de *P. athletica*.

Par ailleurs il met en doute la valeur de la séparation entre *P. vulgata* et *P. caerulea*. Il nous dit une première fois (p. 82) : « The common *Patella* of northern Europe is the typical *vulgata* of Linné. It is

more elevated than the mediterranean shells, but some specimens of the latter can scarcerly be separated specifically. » Puis, parlant de *P. caerulea*, il dit encore (p. 83) : « Separated from *P. vulgata* mainly on account of its more expanded, depressed, generally thinner shell and more southern range. I am wholly inclined to believe that the line of separation is artificial, and that the two species *vulgata* and *caerulea* fade into one another. »

A ce moment (1891) la compression des espèces est à son maximum. Des 7 espèces primitivement décrites nous sommes tombés à deux, *P. vulgata* et *P. caerulea*, et il résulte des considérations de Pilsbry que ces deux espèces devraient sans doute se confondre en une seule.

Jusque là l'histoire de la systématique des Patelles est assez simple : d'abord une période de descriptions peu ordonnées, ensuite une période de révisions qui réduit de plus en plus le nombre des espèces. Mais à partir de ce moment cette histoire va se compliquer, à mesure que la systématique des Patelles subira une étude plus poussée et plus sérieuse. Cette étude est d'ailleurs principalement l'œuvre de PH. DAUTZENBERG, dans une série de travaux parus de 1887 à 1913 et relatifs à la côte nord de Bretagne.

Dans les premiers de ces travaux (1887 et 1900), DAUTZENBERG distingue (dans la région de Saint-Malo) deux espèces, *P. vulgata* L. (comprenant une nouvelle variété, *secernenda*), et *P. athletica* Bean. Ces formes avaient été réunies, je le rappelle, par P. FISCHER, JEFFREYS, PILSBRY, etc. DAUTZENBERG se met donc en contradiction avec eux, en s'appuyant sur des arguments qui paraissent excellents (1887), basés sur

l'étude de la coquille et de l'animal, et aussi sur l'œcologie : il nous dit en effet (p. 13) que *P. athletica*, moins commune que *P. vulgata*, « présente aussi une notable différence d'habitat : on ne la rencontre guère exposée à l'air libre qu'aux grandes marées, et aux marées ordinaires elle ne se plaît que dans les cavités des rochers qui conservent de l'eau (1). L'animal est d'une coloration plus claire que celui du *P. vulgata*, et la coloration interne de la coquille est constamment blanchâtre, plus ou moins nuancée de lilas ou de vert. La surface extérieure est garnie de côtes rayonnantes, nombreuses, saillantes et très rugueuses. Je pense donc que le *P. athletica* est une espèce bien distincte du *P. vulgata*. » En 1900, il ajoute (p. 14) : « l'animal est d'un gris clair ou jaunâtre, mais non d'un vert livide comme celui du *P. vulgata* ».

En 1906, nouvelle étape. Ce ne sont plus deux, mais trois espèces qui sont reconnues par lui dans la région de Saint-Malo. Il élève en effet au rang d'espèce, sous le nom de *Patella intermedia* Jeffreys, une des variétés décrites par l'auteur anglais (2). Il en donne les caractères conchyliologiques, que nous ne pouvons reproduire ici, et y ajoute un caractère anatomique, dont il a pu « vérifier la constance chez des centaines d'individus. Il s'agit de la présence, sur les bords du manteau, de papilles blanches, visibles à l'œil nu, et dont le *P. vulgata* ne présente pas trace ». D'autre part, « l'habitat, en profondeur, du *P. intermedia* est plus limité que celui du *P. vulgata* : on ne le rencontre ni aussi haut, ni aussi bas que cette espèce ». L'auteur distingue dans cette espèce 3 variétés : *Taslei* Mabile, *Marteli*, et *splendida*.

(1) Une indication de ce fait se trouve déjà dans FORBES et HANLEY, 1853.

(2) Cette forme avait déjà été considérée comme une espèce, par MABILLE, sous le nom de *P. Taslei*.

Dans le même travail, il indique de nouveaux caractères pour *Patella depressa* Pennant = *Patella athletica* Bean. Les uns sont tirés de la coquille (forme ovale allongée et atténuée vers l'extrémité antérieure, etc.), un autre est tiré de l'étude de la radule : « Le ruban radulaire est constamment de moitié plus court chez le *P. depressa* que chez des exemplaires de même taille de *P. vulgata* et *intermedia* (1).

Si l'on se rappelle que Jeffreys disait n'avoir pas pu trouver un seul caractère constant qui permette de distinguer *P. athletica* (= *P. depressa*) de *P. vulgata*, on voit que DAUTZENBERG, ayant trouvé des caractères constants, paraît fondé à modifier sur ce point les idées admises, en séparant ces deux espèces (2).

A côté de cela, DAUTZENBERG, dans le même travail, met en synonymie *Patella aspera* Lamarek et *Patella depressa* Pennant, contrairement à ce qu'il avait fait dans son travail sur les Mollusques du Roussillon : la raison de ce changement, est qu'il a eu en mains des exemplaires de *P. aspera* de Toulon, si semblables aux *P. depressa* de Cancale, que « si on les mélangeait il serait tout à fait impossible de reconnaître ceux de chaque provenance ». Étant donné que par ailleurs DAUTZENBERG avait montré (1882) que *P. aspera* est une variété de *P. caerulea*, il devrait logiquement mettre en synonymie *P. depressa* et *P. caerulea*. Mais cette conclusion n'a pas été exprimée, et nous nous trouvons légalement en présence de 4 espèces :

- P. vulgata*
- P. intermedia*
- P. depressa*
- P. caerulea*

(1) Une indication de ce fait se trouve déjà dans JEFFREYS, p. 241.

(2) A côté de la forme typique de *P. depressa*, il reconnaît deux variétés : var. *athletica* Bean et var. *ochracea*.

Ces conclusions sont confirmées ultérieurement, dans le travail de DAUTZENBERG et DUROUCHOUX (1913) relatif à la baie de Saint-Malo (3); dans le travail de DAUTZENBERG et P.-H. FISCHER (1925) relatif à la région de Roscoff, où ces auteurs retrouvent toutes les formes signalées à Saint-Malo, et avec les mêmes caractères; enfin, dans un travail paru en 1932, j'ai étudié les Patelles des côtes de la Manche de Lannion à Fécamp, reconnu partout les 3 espèces bien distinctes, sans jamais remarquer de formes de passage entre elles, et précisé les conditions d'habitat propres à chacune d'elles. Cet habitat est en effet très distinct, bien que les aires de répartition verticale et horizontale se chevauchent, et que les 3 espèces soient par conséquent fréquemment mélangées. Rappelons ici en quoi consistent ces différences d'habitat.

Dans le sens vertical, on constate que les 3 espèces peuvent se trouver ensemble aux niveaux bas, mais que leurs limites supérieures de répartition sont très distinctes: *P. depressa* ne dépasse pas (sauf dans les cuvettes gardent de l'eau) le niveau d'humectation des basses mers de morte-eau; *Patella intermedia* remonte jusqu'au niveau moyen d'humectation des pleines mers de morte-eau; *Patella vulgata* dépasse ce niveau d'un mètre environ, et atteint le niveau supérieur des pleines mers de morte-eau.

Dans le sens horizontal, se constatent les différences suivantes. *P. depressa* ne se trouve que sur les points bien battus, de Lannion aux îles Saint-Marcouf, et ne se trouve plus sur les côtes du Calvados et de la Seine-Inférieure (jusqu'à Fécamp du moins); *P. intermedia* se trouve, non seulement sur les points

(3) Signalons que, dans ce travail, DAUTZENBERG admet que la var. *caerulea* Jeffreys est distincte de *P. caerulea* L., et se rapporte à *P. vulgata* var. *severnenda* Dautz.

bien battus, mais aussi sur les points semi-abrités. Mais, pas plus que *P. depressa*, il ne se trouve au-delà des îles Saint-Marcouf. *P. vulgata*, enfin, a une répartition beaucoup plus étendue : on le trouve partout, que la station soit battue, semi-battue, ou même très abritée (ports); il est beaucoup plus euryhalin que les deux autres espèces, et pénètre beaucoup plus profondément dans les estuaires ; enfin, il se trouve en toutes les stations étudiées de Lannion à Fécamp, y compris les côtes du Calvados et de la baie de Seine.

On voit donc combien les 3 espèces sont distinctes, non seulement au point de vue conchyliologique et anatomique, mais aussi au point de vue de l'habitat, et, peut-on dire, de la physiologie : différences dans la résistance à l'émersion, aux variations de salure, etc.

Ces faits accentuent la contradiction avec les conclusions de P. FISCHER et de JEFFREYS. Il est évidemment souhaitable d'expliquer une contradiction aussi flagrante, certains auteurs ayant trouvé tous les termes de passage entre diverses formes, d'autres auteurs voyant ces formes comme absolument franchées, sans intermédiaires. La situation est d'autant plus confuse, que les conclusions de DAUTZENBERG ne semblent pas avoir eu d'écho en Angleterre : *P. intermedia* n'est pas distingué de *P. vulgata* (ou de *P. depressa* : voir *Plymouth marine fauna*); et *P. depressa* est considéré comme une espèce douteuse, ou une simple variation due à l'action du milieu : J. H. ORTON (1929) attribue cette variation à la durée de l'exposition à l'air (1).

(1) Cette interprétation semble assez difficile à soutenir là où les diverses formes se trouvent mélangées à un même niveau sur les rochers exondables, ou dans une même ovette, ce qui est très fréquemment le cas, et s'observe en particulier sur toute la côte française de Brest à Cherbourg.

Recherches personnelles

I^{re} Partie. — Etude des espèces discutées.

L'historique de la question nous a montré à quel point la classification des Patelles est confuse. Nous avons fait ressortir les contradictions flagrantes entre les faits observés par le D^r P. FISCHER et JEFFREYS d'une part, PH. DAUTZENBERG, P.-H. FISCHER et E. FISCHER d'autre part, au sujet de l'existence ou la non-existence de formes de passages entre diverses espèces. Par ailleurs nous sommes dans le plus grand embarras pour savoir s'il faut réunir ou non les formes méditerranéennes à certaines formes atlantiques : sur ce point les contradictions existent, non seulement entre les divers auteurs, mais même entre les divers travaux d'un même auteur, PH. DAUTZENBERG, qui est pourtant un malacologiste d'une valeur exceptionnelle. La situation est donc embarrassante à un degré rarement atteint.

Or, en parcourant de grandes étendues de côtes, de l'Angleterre à l'Algérie (carte n^o 1), j'ai constaté des faits qui donnent une explication toute naturelle de ces contradictions flagrantes. Ils consistent en ce que des formes de Patelles peuvent être parfaitement distinctes dans certaines régions (et mériter le rang d'espèces aux yeux de ceux qui se trouvent placés dans ces régions), et être réunies, en d'autres régions, par des séries d'intermédiaires, interdisant à ceux qui se trouvent placés dans ces régions de les considérer comme des espèces distinctes.

*
**

L'intérêt principal de ces faits ne réside d'ailleurs évidemment pas dans cette possibilité de concilier des

points de vue opposés. Il réside dans la possibilité qu'ils nous donnent, de contempler sur le vif un des processus de la différenciation des espèces à partir

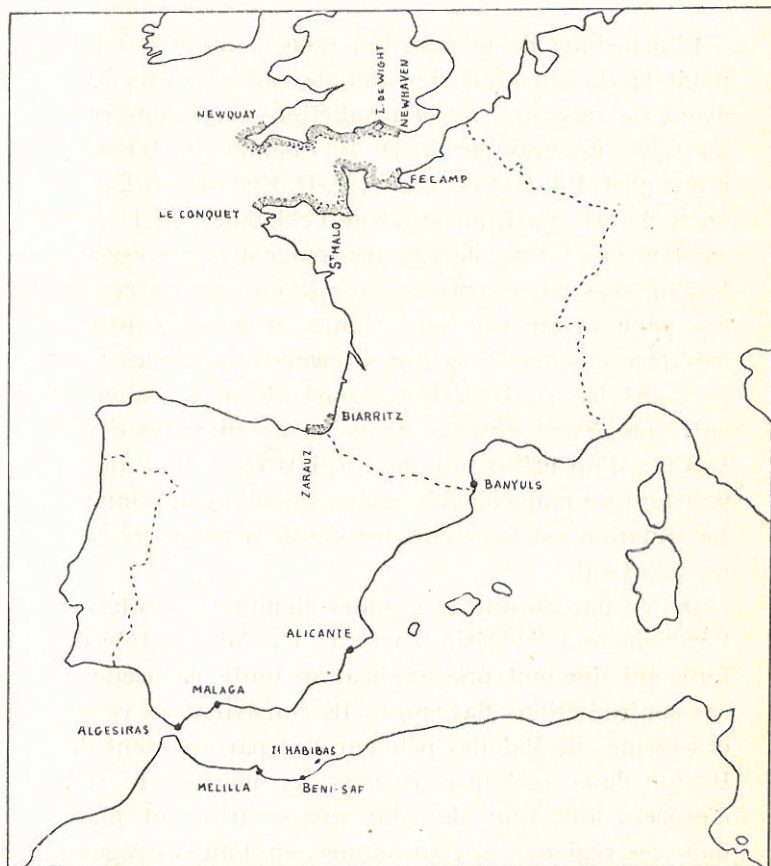


Fig. 1. — Régions et stations visitées pour l'étude des Patelles.

d'une souche commune. Avant d'aborder cette conclusion il nous faut exposer ces faits dans toute leur complexité, et donner les résultats des études faites en vue de la recherche de nouveaux caractères spécifiques.

chiffres, en rapportant la longueur de la radule, R, à la longueur de la coquille, C. On trouve pour ce rapport R/C les chiffres suivants, relevés chez 40 individus de chaque espèce :

	Moyenne	Valeurs extrêmes
<i>Patella depressa</i>	1,15	0,95 et 1,4
<i>Patella vulgata</i>	1,75	1,3 et 2,3
<i>Patella intermedia</i>	2,10	1,6 et 2,5

On voit qu'il existe des chevauchements, qui empêchent de considérer ce caractère particulier comme vraiment spécifique.

Cela n'a d'ailleurs nulle importance, car dans l'ensemble l'excellence des caractères invoqués par DAUTZENBERG est confirmée au point de permettre de constituer une clef dichotomique pour la détermination :

- 1 Pas de papilles blanches visibles sur le bord du manteau *P. vulgata*.
- 2 Papilles blanches sur le bord du manteau... 3
- 3 Rapport R/C, de la longueur de la radule à la longueur de la coquille :
 compris entre 0,9 et 1,4 *P. depressa*
 compris entre 1,6 et 2,5 *P. intermedia*

A ces caractères je vais en ajouter d'autres, tirés de l'étude de la forme des dents de la radule. Cette étude est presque entièrement à faire. Quelques auteurs ont déjà donné des figures, mais on ne saurait s'en contenter, ainsi que le souligne PILSBRY (*Patellidae*, p. 78) : « The radula should be thoroughly re-examined, as many of the published figures are not sufficiently to be of much use. »

On sait que chaque rangée de dents de la radule

des Patelles est constituée de la façon suivante (voir fig. 3) :

Au centre, un groupe de 4 dents de forme simple; de part et d'autre de ce groupe, et dans une position très décalée par rapport à ce groupe, une dent, seule de son espèce, offre une forme plus compliquée, son extrémité étant divisée en plusieurs cuspidés; enfin, sur les bords de la radule, 3 dents de chaque côté, qui sont transparentes.

Au point de vue de l'anatomie comparée, ces dents ont été réparties sous des vocables que je ne mentionnerai que très brièvement, puisque ce n'est pas d'anatomie comparée que nous nous occupons ici :

Les 4 dents formant le groupe central sont appelées « dents latérales », pour marquer que sur la ligne médiane devrait se trouver une dent impaire dite « rachidienne », qui fait défaut chez les Patelles.

Les dents transparentes, au nombre de 6 (3 de chaque côté), sont appelées « dents marginales ».

Quant à la dent pluricuspidée qui se trouve entre le groupe central et le groupe marginal, on l'a considérée tantôt comme la dernière dent latérale, tantôt comme la première dent marginale. Tout en penchant pour la première interprétation, je profiterai de l'incertitude de sa dénomination, pour l'appeler tout simplement *dent pluricuspidée* dans le cours de ce travail. Cela offre l'avantage de ne préjuger de rien au point de vue de l'anatomie comparée, et cela nous sera bien commode, car, ainsi qu'on va le voir, c'est sur cette dent pluricuspidée que va se concentrer notre étude des caractères de la radula.

En effet, j'ai pu me rendre compte que, alors que la forme des autres dents ne varie pas essentiellement chez les diverses Patelles examinées, la forme des dents pluricuspidées, au contraire, est susceptible

de nous fournir de bons caractères spécifiques, résidant dans le nombre et la forme des cuspides elles-mêmes.

Il pourrait paraître surprenant que ce caractère, s'il est bon, comme je l'avance, n'ait pas servi jusqu'ici de base à la classification des Patelles. La raison en est facile à comprendre : *ce caractère n'apparaît pas bien* lorsqu'on examine la radule dans sa position la plus normale, c'est-à-dire à plat. En effet, les dents de la radule, implantées dans le ruban radulaire par une partie plane, se recourbent ensuite à leur extrémité. Pour les dents pluricuspidées, cette extrémité, constituée précisément par les cuspides mêmes, se présente sensiblement *de bout* (dans le plan perpendiculaire au plan du ruban), de sorte que la forme de l'extrémité des dents se discerne alors très mal, et parfois même elle se présente comme une simple ligne (chez *P. ferruginea* en particulier). L'examen des fig. 20 et 3 le fera comprendre beaucoup mieux que toutes explications.

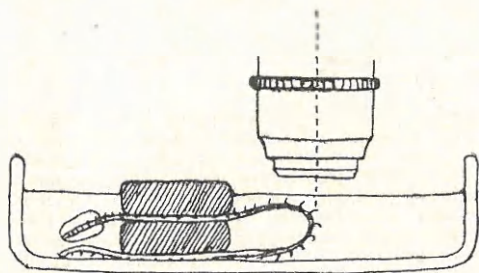


Fig. 2. — Façon de disposer la radule pour que l'extrémité des dents pluricuspidées soit dans un plan perpendiculaire à l'axe optique.

Donc pour bien voir la forme des cuspides il faut évidemment les disposer dans un plan perpendiculaire à l'axe de l'objectif.

Pour y parvenir, j'ai employé le dispositif représenté par la fig. 2 : on étudie la radule *ployée sur elle-même*, et disposée de façon que l'axe de l'objectif

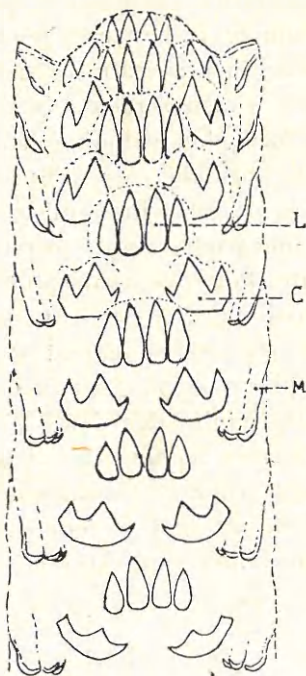


Fig. 3. — Radule de *P. vulgata*, disposée comme dans la g. 2. — X. R. Dans cette figure, comme dans les suivantes, la radule est orientée, l'extrémité antérieure vers le bas, l'extrémité postérieure vers le haut, ce qui est l'inverse de la position généralement adoptée. Je n'y suis déterminé pour faciliter l'appréciation de la forme des cuspidés. Car l'œil est plus habitué à voir des objets pointus dirigés vers le haut, que vers le bas. — L, dents latérales. C, dents pluricuspidées. M, dents marginales. Grossi 45 fois.

soit tangent à la courbe ainsi créée. Pour maintenir la radule dans cette position, je fais usage de deux petites masses découpées dans une lame de plomb, et dans chacune desquelles j'ai ménagé une rainure où

la radule sera logée, pour éviter autant que possible le bris des dents.

La radule vue dans ces conditions se présente comme sur la fig. 3 (où les divers plans sont supposés être simultanément au point).

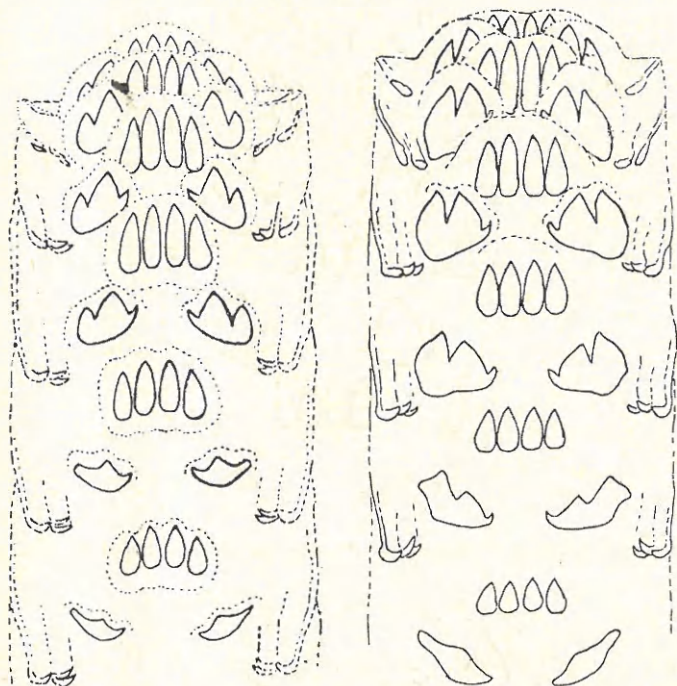


Fig. 4. — Radule de *P. intermedia*. Fig. 5. — Radule de *P. depressa*.

Il suffit de comparer les figures 3, 4 et 5, montrant des radules de *P. vulgata*, *P. intermedia* et *P. depressa*, en portant son attention sur la dent cuspidée, pour constater que les cuspidés présentent des formes différentes chez ces 3 espèces (1).

(1) On voit que peu de dents montrent bien leurs cuspidés : celles qui sont dans la courbure même sont cachées; celles qui sont trop loin de la courbure, sont de bout. Le mieux est de considérer la première dent qui ne soit pas cachée. Celle qui la suit est généralement favorable elle aussi à notre étude. Les suivantes ne le sont déjà plus.

En examinant côte à côte des figures de ces dents pluricuspidées (voir fig. 7), on saisit mieux encore ces différences.

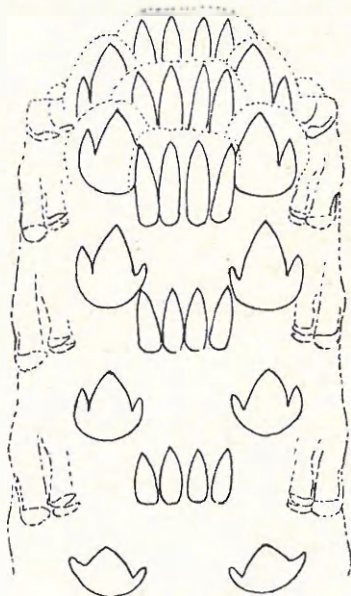


Fig. 6. — Radule de *P. caerulea* des lies Habibas.

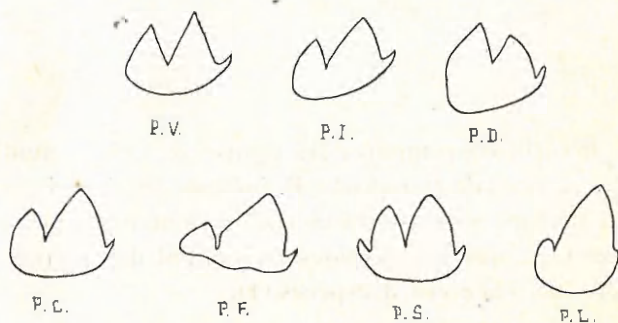


Fig. 7. — Extrémités des dents pluricuspidées chez les sept espèces étudiées : P. V., *Patella vulgata*; P. I., *Patella intermedia*; P. D., *Patella depressa*; P. C., *Patella caerulea*; P. F., *Patella ferruginea*; P. S., *Patella safiana*; P. L., *Patella lusitanica*.

Avant d'essayer de définir la forme de ces cuspidés, il faut d'abord chercher à voir dans quelles limites elles peuvent varier au sein d'une même espèce. Les fig. 8, 9 et 10, donnent, pour chacune des espèces, la

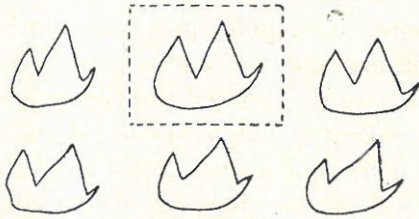


Fig. 8. — Extrémités des dents pluricuspidées chez *P. vulgata*. Diverses formes observées. La forme la plus fréquente est encadrée.



Fig. 9. — Variations de la forme de l'extrémité des dents pluricuspidées chez *P. intermedia*.

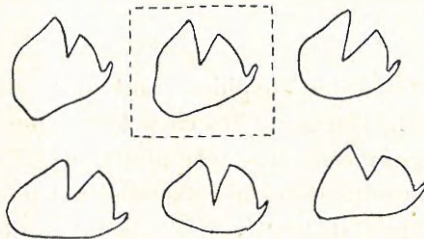


Fig. 10. — Variations de la forme de l'extrémité des dents pluricuspidées chez *P. depressa*. La forme la plus fréquente est encadrée.

forme la plus couramment observée (encadrée), et autour d'elle les formes constituant les variations les plus extrêmes que j'aie observées.

Après examen de ces figures, nous pouvons retenir les caractéristiques essentielles suivantes :

P. vulgata. 3 cuspidés inégales, l'interne est la plus

petite, la médiane est la plus grande. La cuspide médiane et la cuspide externe sont disposées parallèlement l'une à l'autre. Elles sont très pointues (en pointe de flèche) du fait que leurs côtés sont rectilignes dans l'ensemble.

P. intermedia. 3 cuspides inégales, l'interne est la plus petite, la médiane est la plus grande. La cuspide médiane et la cuspide externe sont disposées parallèlement l'une à l'autre. Les bords de ces cuspides sont courbes (en pointe de lance). Notons que la cuspide médiane a ses deux côtés inégaux, le côté interne étant plus court que le côté externe : ce caractère sera utilisé lors de la comparaison avec *P. caerulea*.

P. depressa. La cuspide interne est la plus petite; la cuspide médiane et la cuspide externe sont souvent sub-égales, et lorsqu'elles sont inégales la cuspide externe l'emporte sur la cuspide médiane. Ces cuspides de forme compliquée, ne sont pas parallèles dans l'ensemble, mais dirigées à la rencontre l'une de l'autre.

Les caractères des cuspides étant ainsi établis, j'ai pu éprouver la valeur de ces caractères pour la détermination : pour ceux des exemplaires des Patelles de la région malouine dont la détermination pouvait présenter quelque difficulté (1), l'examen des dents pluricuspidées m'a toujours permis de nommer l'espèce avec certitude.

Ces faits relatifs à la côte nord de Bretagne étant bien établis, passons maintenant à la seconde des régions annoncées : la région algéro-marocaine.

(1) Par exemple en raison de l'état de corrosion du test; de l'état de rétraction de l'animal, ne présentant pas ses papilles; etc.

RÉGION ALGÉRO-MAROCAINE

On trouve sur la côte algéro-marocaine de la Méditerranée une faune assez riche de Patelles, qui a été bien étudiée par P. PALLARY (1900 ; 1912).

Cet auteur cite les espèces suivantes en provenance du littoral oranais : *P. lusitanica* Gmelin, habitant à un niveau plus élevé que les autres espèces; *P. caerulea* Linné; *P. aspera* (Lamarck), Philippi; *P. ferruginea* Lamarck; *P. safiana* Lamarck.

Je me suis rendu (en janvier 1935) dans la région oranaise, dans le but d'étudier les populations de Patelles de ces diverses espèces. J'ai fait des récoltes sur les points suivants : Melilla; Beni-Saf; îles Habibas. A Melilla et à Beni-Saf, je dus me contenter de visiter les enrochements des ports, et des jetées, l'état de la mer ne m'ayant pas permis d'explorer la côte proprement dite (ces enrochements portent d'ailleurs de très nombreuses Patelles). Aux îles Habibas je pus faire des récoltes beaucoup plus étendues (1).

Laissant de côté provisoirement, ainsi qu'il a été dit plus haut, les espèces qui ne sont pas contestées, c'est-à-dire *P. lusitanica*, *P. ferruginea* et *P. safiana*, nous avons donc à envisager *P. caerulea* et *P. aspera*. Je dois dire de suite que je n'ai pas récolté *P. aspera* au cours du voyage effectué dans la région algéro-marocaine en 1935 (2).

(1) J'exprime ma reconnaissance à M. P. Pallary, qui a beaucoup facilité mon voyage, a bien voulu m'accompagner aux îles Habibas et à Beni-Saf, et m'a fait profiter de sa grande connaissance de la faune malacologique de la région.

(2) Cette lacune s'explique sans doute en partie, par le fait que des tempêtes se succédèrent pendant tout le temps de mon voyage, et gênèrent mes recherches. Cependant, aux îles Habibas, une journée calme, pendant laquelle le niveau de la mer était très bas, me permit des recherches très soignées; même dans ces conditions je ne pus trouver un seul exemplaire de *P. aspera*. L'espèce existe sans aucun doute dans la région (par exemple, à Melilla, elle est citée aussi bien par HIDALGO que par PALLARY), mais elle ne doit pas y être partout abondante.

C'est donc, en fin de compte, de la seule *P. caerulea* que nous nous occupons dans les lignes ci-dessous.

Cette espèce, récoltée en très grande abondance en chacune des stations visitées, y forme des populations d'une grande homogénéité, sinon dans la forme et l'ornementation de la face externe de la coquille, du moins dans la coloration de sa face interne, intensément bleu sombre (1) : dans cette région l'espèce mérite bien le nom qui lui a été donné, et apparaît, dès l'abord, extrêmement facile à caractériser; aucun de ses individus ne peut être considéré comme appartenant à des formes de passage vers *P. aspera* ou vers les espèces de Bretagne; de sorte que, en présence de ces populations de la région algéro-marocaine, il ne peut venir à l'idée de considérer comme artificielle, à la suite de PILSBRY, la séparation entre *P. caerulea* et *P. vulgata*.

Les formes observées peuvent se répartir en deux catégories reliées par tous les intermédiaires, et correspondant à la forme *caerulea* typique d'une part, à la var. *subplana* d'autre part. Dans cette dernière forme, dont les fortes côtes externes se marquent, à la face interne, par des sillons, la coloration bleue est localisée dans l'intervalle de ces sillons, qui sont de teinte claire (blanchâtre).

La sole pédieuse est de couleur variable, sans que cela ait de rapport avec les variétés. Le plus souvent elle présente une région centrale beige ou bistre-gris, entourée de gris foncé; mais elle peut être uniformément gris foncé ou gris-beige. Le manteau, générale-

(1) Cette teinte paraît presque uniforme, lorsqu'on regarde la coquille dans les conditions ordinaires; mais si on regarde la coquille par transparence, la teinte bleue paraît localisée sur des bandes rayonnantes nombreuses et étroites, séparées par de minces lignes claires. — La teinte bleu-sombre s'étend souvent jusqu'au centre de la coquille, mais celui-ci peut se différencier par une teinte particulière, soit bleu-hippizon, soit cuivrée.

ment bistre, présente sur son bord des papilles blanches bien apparentes.

Étudions les radules de ces Patelles (fig. 6 et 11). Pour la longueur de la radule nous obtenons les résultats suivants :

Melilla. — Moyenne sur 10 individus : $R/C = 1,1$.

Valeurs extrêmes : 1 et 1,4.

Beni-Saf. — Moyenne sur 21 individus : $R/C = 1,1$.

Valeurs extrêmes : 0,9 et 1,5.

Iles Habibas. — Moyenne sur 43 individus : $R/C = 1,105$.

Valeurs extrêmes : 0,75 et 1,5.

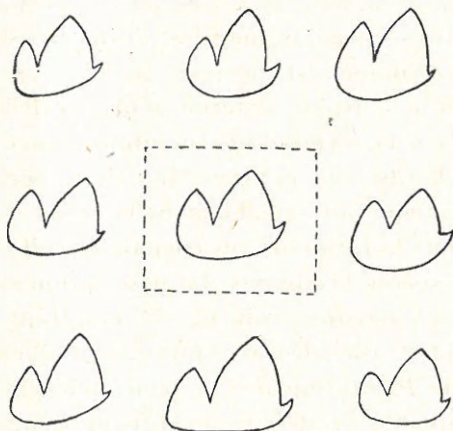


Fig. 11. — Variations de la forme de l'extrémité des dents pluricuspidées chez *P. caerulea* (région algéro-marocaine). La forme la plus fréquente est encadrée.

Donc, la moyenne générale sur 74 individus est 1,1, et les valeurs extrêmes sont 0,75 et 1,5. La moyenne générale est donc très voisine de celle des radules de *P. depressa* de Bretagne (valeur : 1,15), ce qui n'est d'ailleurs pas un argument pour réunir ces 2 espèces, pas plus que l'analogie des longueurs chez *P. vulgata* et *P. intermedia* ne nous les a fait réunir.

D'ailleurs la forme des cuspidés est nettement dif-

férenté de celle des cuspidés de *P. depressa*, aussi bien que de *P. vulgata* et *P. intermedia*. La fig. 11 montre, au centre, la forme normale de ces cuspidés de *P. caerulea*, et, autour d'elle, les degrés extrêmes de la variation en diverses directions.

Je dois mentionner que, aussi bien pour la longueur que pour la forme des cuspidés, l'étude de la radule donne exactement les mêmes résultats chez la forme *subplana* que chez la forme *caerulea* typique, ce qui confirme le bien-fondé de la réunion de ces deux formes en une même espèce.

Essayons de définir la forme de ces cuspidés.

Dent à trois cuspidés inégales, l'interne est la plus petite, la médiane est la plus grande. La cuspide médiane et la cuspide externe sont parallèles. Chacune d'elles a la forme d'une pointe de lance, du fait que leurs bords sont courbes. Les deux bords de la cuspide médiane ont sensiblement la même longueur.

Comparons la forme de ces cuspidés à celle des cuspidés des espèces bretonnes. La description ci-dessus, ainsi que les dessins (voir fig. 7) montrent que les cuspidés de *P. caerulea* se rapprochent quelque peu de celles de *P. intermedia*, la seule différence nettement exprimable (en dehors de la forme générale, différente dès le premier abord) résidant dans l'égalité ou l'inégalité des côtés de la cuspide médiane.

Ceci n'est pas une raison suffisante (jusqu'à présent du moins) pour rapprocher ces deux espèces ; elles restent très différentes par l'ensemble de leurs caractères de sculpture, de coloration et de forme générale de la coquille, par la coloration de la sole pédieuse, ainsi que par la longueur des radules :

P. caerulea : $R = 1,1$. Valeurs extrêmes : 0,75 et 1,5.

P. intermedia : $R = 2,1$. Valeurs extrêmes : 1,6 et 2,5.

Jusqu'ici notre étude nous a donc permis de reconnaître l'existence de 4 formes bien distinctes, et auxquelles nous n'avons aucune raison (jusqu'ici) de refuser le rang d'espèces :

P. vulgata.

P. intermedia.

P. depressa.

P. caerulea.

En nous transportant dans d'autres régions des côtes européennes, nous allons voir qu'il n'en est pas de même partout.

MALAGA, ALICANTE, BANYULS

On peut s'attendre à ne pas retrouver, partout en Méditerranée, les *P. caerulea* avec des caractères aussi nets que dans la région algéro-marocaine, ne serait-ce qu'au point de vue de leur coloration bleue : en effet, cette coloration paraît fort atténuée dans les exemplaires du Roussillon, étudiés par BUCQUOY, DAUTZENBERG et DOLLFUS. Ces auteurs donnent les précisions suivantes :

Pour *P. caerulea* (p. 473) : « Intérieur de l'ouverture d'un gris luisant à reflets bleuâtres, obscurément rayonné de gris plus foncé. Le fond de l'ouverture est garni d'une callosité opaline. » Et pour la var. *subplana* (p. 475) : « Face interne grise rayonnée de gris plus foncé et présentant parfois des reflets azurés. »

L'altération de ce caractère de coloration, sera-t-elle accompagnée par des variations des caractères radulaires ?

Voici ce que donne l'étude des Patelles de Malaga, Alicante et Banyuls.

MALAGA. — Ici les Patelles sont beaucoup plus

variables qu'en Afrique. A côté de *P. caerulea* typiques, d'une couleur bleu intense à l'intérieur, il existe des Patelles à face interne très faiblement colorée, ou colorées par des rayons foncés sur fond clair (ces dernières se rapprochent beaucoup de *P. intermedia*), avec des reflets azurés à peine discernables. Et tous les intermédiaires existent entre ces formes. La longueur de la radule a été étudiée chez 9 individus. On a : $R/C = 1,3$ (valeur moyenne). Chiffres extrêmes : 1,1 et 1,6.

L'étude des dents pluricuspidées ne m'a montré dans aucun cas l'existence de formes vraiment identifiables à celles des *P. caerulea* d'Afrique : nous



Fig. 12. — Formes de dents pluricuspidées de Patelles de Malaga, intermédiaires entre celles de *P. caerulea* et celles de *P. intermedia*. La figure de droite est même identifiable à celles que donnent les cuspidés de *P. intermedia* (voir fig. 9).

trouvons, soit des cuspidés de *P. intermedia*, soit des intermédiaires entre *P. caerulea* et *P. intermedia*. La fig. 12 donne trois exemples de ces formes de cuspidés, la dent figurée à gauche étant celle qui se rapproche le plus de celles de *P. caerulea*.

En somme nous trouvons à Malaga une population de Patelles faisant la liaison entre *P. caerulea* et *P. intermedia* : premier fait venant à l'encontre des conclusions auxquelles menaient les chapitres précédents.

ALICANTE. — A Alicante nous trouvons des *P. caerulea* identiques à celles d'Afrique, avec des cuspidés identiques à celles que représente la fig. 11 ; et, partant de cette forme, nous avons une série de Patelles

variant en direction de *P. intermedia*, mais sans aller, dans cette direction, aussi loin que les Patelles de Malaga, ni pour les caractères de forme et de coloration, ni pour les caractères des cuspides. La moyenne des rapports R/C, égale à 1,02 pour 12 individus (extrêmes : 0,9 et 1,1), est également plus proche des moyennes établies en Afrique.

BANYULS. — A Banyuls j'ai retrouvé les diverses formes étudiées par BUCQUOY, DAUTZENBERG et DOLLRUS, déterminées comme *P. caerulea* malgré le faible développement de la couleur bleue. J'ai vérifié aussi, avec la plus grande facilité le fait établi par ces auteurs, à savoir que des individus de *P. caerulea* varient en direction de la forme *P. aspera* et établissent tous les termes de passage avec cette forme. Il nous reste à compléter le travail de ces auteurs par un examen des caractères radulaires.

1° J'ai constitué un lot de 27 individus contenant les diverses formes de *P. caerulea*, à l'exclusion de celles qui se rapprochent de *P. aspera*. Pour ce lot on a : $R/C = 1$ (valeur moyenne). Valeurs extrêmes : 0,75 et 1,4.



Fig. 13. — Banyuls. Dents pluricuspidées de *P. caerulea*, avec passages vers *P. intermedia*.

La forme des cuspides donne divers aspects, allant de celui des cuspides de *P. caerulea* d'Afrique, à des formes très proches de celles de *P. intermedia* (fig. 13). Les caractères de coloration du pied de l'animal sont les mêmes que chez les *P. caerulea* d'Afrique; le bord du manteau présente des papilles blanches, tantôt bien marquées, tantôt assez ternes.

2° J'ai examiné les *P. aspera* de Banyuls, qui dès l'abord paraissent assimilables aux *P. depressa* de Bretagne (1). Elles vivent à un niveau plus bas que *P. caerulea*, mais les individus à caractères intermédiaires peuvent dépasser les *P. aspera* typiques et se trouver dans toute la hauteur de l'habitat de *P. caerulea*.

Examinons la radule des *P. aspera* typiques. Pour la longueur, on trouve : $R/C = 0,95$ (moyenne sur 7 individus). Valeurs extrêmes : 0,8 et 1,1.

On voit que la longueur de la radule est sensiblement la même que chez les *P. depressa* de Bretagne (et la même, d'ailleurs, que chez *P. caerulea*).

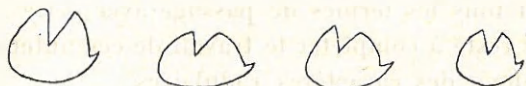


Fig. 14. — Banyuls. Dents pluriuspidées de *P. aspera*.

La fig. 14 donne des exemples de la forme des cuspides. Cette forme est très variable ; mais on retrouve dans les divers cas les caractères essentiels des cuspides de *P. depressa* : les cuspides médian et externe sont sub-égales, et tournées l'une vers l'autre. L'étude de la radule vient donc confirmer à tous points de vue la légitimité de la mise en synonymie de *P. aspera* avec *P. depressa*.

Si l'on considère maintenant un lot constitué par des formes de passage entre *P. caerulea* et *P. aspera*, on s'assure facilement (fig. 15) que les cuspides présentent elles aussi des caractères intermédiaires : non pas forcément intermédiaires entre ceux de *P. aspera*

(1) Elles ont la même forme et la même sculpture; le pied de l'animal est de la même couleur; les papilles, très fines, sont identiques; etc.

et ceux des *P. caerulea* typiques, mais présentant souvent en même temps un rappel de ceux de *P. intermedia*, comme le font d'ailleurs les caractères externes de ces individus.

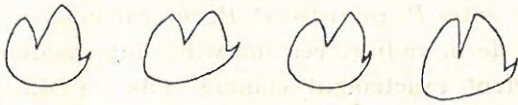


Fig. 45. — Banyuls. Formes intermédiaires entre les cuspidées de *P. caerulea* (à gauche) et celles de *P. aspera* (à droite).

Je veux tout de suite marquer le fait suivant : si l'on veut considérer *P. aspera* comme une variété de *P. caerulea* (ce qui est justifié à Banyuls, puisque des intermédiaires existent entre ces deux formes, quels que soient les caractères que l'on considère), il ne faut pas la mettre sur le même plan que d'autres variétés telles que la var. *subplana*. En effet, cette dernière ne diffère de *P. caerulea* que par la sculpture de sa coquille, mais les caractères radulaires ne diffèrent en aucune façon ; tandis que *P. aspera* diffère de *P. caerulea*, à la fois par l'ornementation de la coquille, par sa couleur interne, par la coloration du pied de l'animal, et enfin par les caractères radulaires.

ALGÉSIRAS, LA CÔTE BASQUE, LE CONQUET

Entre la région algéro-marocaine et la région de Saint-Malo, nous avons visité la station d'Algésiras (depuis le port jusqu'à Punta carnero, près de Punta secreta), diverses stations espagnoles et françaises de la côte basque, et la station du Conquet, près de Brest.



ALGÉSIRAS. — A Algésiras on trouve des *P. depressa* typiques ; des *P. caerulea* identiques à tous points de vue à celles de la côte africaine ; et des termes de passage entre *P. caerulea* et *P. intermedia* : au point de vue de la radule, ces individus intermédiaires se comportent exactement comme ceux de Malaga ou d'Alicante (1) ; mais au point de vue de la coquille, ils s'en distinguent fréquemment par une tendance à acquérir des coquilles plus épaisses, moins fragiles que celles de la Méditerranée, et rappelant déjà les coquilles de Bretagne. Par ailleurs la face interne de ces coquilles présente presque toujours une teinte bleue assez prononcée.

Je dois à l'obligeance de M. Pallary un lot de Patelles, provenant de sa collection, récoltées sur la côte atlantique du Maroc entre Tanger et Mogador. Elles sont très comparables aux Patelles d'Algésiras, mais leur teinte bleue est presque toujours moins accentuée et l'épaisseur de leur test est encore plus marquée. Certaines arrivent à ne plus rappeler en rien *P. caerulea*, et à être franchement déterminables comme *P. intermedia*.

Il semble donc bien qu'en passant de la Méditerranée à l'Atlantique on trouve tous les termes de passage entre *P. caerulea* et *P. intermedia*. Nous verrons que cette conclusion se trouvera entièrement confirmée au cours de l'étude des Patelles de la côte basque, que nous allons faire maintenant.

Je donne, dans la pl. I, la représentation d'une série de Patelles montrant ces termes de passage entre *P. caerulea* et *P. intermedia*.

(1) Il est inutile que j'en donne des figures, qui ne feraient que doubler les figures données pour Malaga.



CÔTE BASQUE FRANÇAISE ET ESPAGNOLE. — Sur les Patelles de la côte basque française et espagnole nous possédons déjà divers renseignements, dus au D^r P. FISCHER, à HIDALGO, à H. FISCHER.

P. FISCHER cite sur les rochers de Biarritz et de Saint-Jean-de-Luz : *P. vulgata*; *P. athletica*, qui à son avis n'est qu'une variété de la précédente, à laquelle elle se relie par des passages insensibles ; *P. lusitana*, une des espèces les plus communes en cette région, qui ne dépasse pas, au nord, les derniers rochers de Biarritz ; et plusieurs formes semblables aux *P. caerulea* Lamarek, *tarentina* Lamarek et *scutellaris* Blainville, « ce qui nous donnerait à penser que ces espèces ne sont peut-être que des variétés d'un seul et même type. Dans tous les cas, la présence sur les côtes des Basses-Pyrénées de ces diverses Patelles, propres à la Méditerranée, annonce que dans le fond du Golfe de Gascogne se trouve la limite de la faune lusitanienne de M. Forbes ».

HIDALGO (1867, 1870, 1916) cite les espèces suivantes avec des provenances de la côte basque espagnole : *P. vulgata* ; *P. aspera* (= *P. athletica*), que « ses caractères font distinguer facilement des nombreuses variétés du *P. vulgata* » ; *P. lusitana*. Il ne fait pas mention des formes ressemblant à *P. caerulea*, *tarentina*, *scutellaris* vues par P. FISCHER.

H. FISCHER (1899) étudie la faune malacologique de Guethary et Saint-Jean-de-Luz, et donne des renseignements sur les niveaux occupés par les diverses espèces. Il cite :

P. lusitana Gmelin : partie supérieure de la zone littorale.

P. vulgata L. : la forme typique se rencontre à la

partie supérieure et moyenne de la zone littérale ; plus bas on rencontre une forme signalée par P. FISCHER, rappelant l'aspect de *P. caerulescens*, de la Méditerranée.

P. athletica Bean. Dans le bas de la zone littorale.

On voit que les opinions des auteurs sur les Patelles de la côte basque paraissent très variables. C'est que, en fait, toutes les opinions sont permises : la première fois que j'eus l'occasion d'aller sur la côte basque (pour tout autre chose que l'étude des Patelles, et sans avoir lu dans les travaux ci-dessus cités ce qui concernait ce groupe), je demeurai franchement perplexe à la vue des populations de Patelles, d'un aspect si différent de ce que je connaissais en Bretagne. J'avais l'impression qu'on pouvait, au choix, soit les réunir toutes en une seule espèce, soit les répartir en un nombre d'espèces et de variétés aussi élevé qu'on le désirait.

Il fallait nécessairement les étudier de très près pour savoir à quel parti se ranger, et c'est ce qui me détermina à pratiquer l'étude de la radule.

Ce n'est d'ailleurs qu'après avoir alterné à diverses reprises des séjours d'étude sur la côte basque (en divers points, marqués sur la carte n° 16), sur les côtes méditerranéennes, et sur les côtes de la Manche, que je puis arriver à des constatations claires, que j'exprimerai de la façon suivante :

Parmi les Patelles de la côte basque, on trouve des individus facilement déterminables, et d'autres qui le sont beaucoup moins et qui sont d'ailleurs infiniment plus nombreux que les premiers.

Les individus facilement déterminables appartiennent aux espèces suivantes : *P. lusitanica* (ainsi que je l'ai déjà dit, je laisserai provisoirement de côté

cette espèce, pour en reporter l'étude à la fin de cet article) ; *P. vulgata*, avec ses diverses variétés reconnues en Bretagne ; *P. intermedia* avec ses diverses

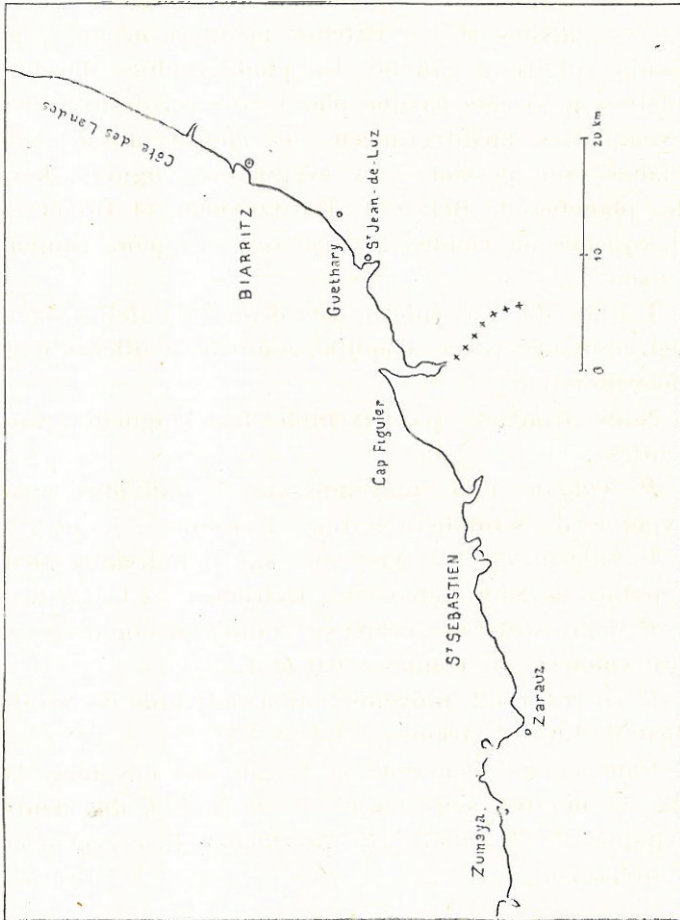


Fig. 16. — Stations visitées sur la côte basque française et espagnole.

variétés reconnues en Bretagne ; *P. depressa* (= *P. aspera*), comprenant les diverses variétés reconnues en Bretagne et en Méditerranée, dont la variété *tarentina*

von Salis ; enfin, plus rarement, et surtout à Saint-Jean-de-Luz, *P. caerulea*, et sa variété *subplana* Potiez et Michaud (= *scutellaris* Blainville).

Pour bien montrer la ressemblance entre ces dernières Patelles et les Patelles méditerranéennes, je donne (pl. II, à gauche) les photographies d'exemplaires de la côte basque placés côte à côte avec des exemplaires méditerranéens, et choisis aussi semblables que possible aux exemplaires figurés dans les planches de BUCQUOY, DAUTZENBERG et DOLLFUS, auxquelles on voudra bien se reporter pour comparaison (1).

L'étude de la radule de ces diverses Patelles, bien déterminables par la coquille, confirme d'ailleurs leur détermination.

Nous trouvons par exemple les longueurs suivantes :

P. vulgata 1,75 (moyenne sur 7 individus bien typiques de Saint-Jean-de-Luz). Extrêmes : 1,4 et 2,1.

P. intermedia 2,2 (moyenne sur 9 individus bien typiques de Saint-Sébastien). Extrêmes : 2,1 et 2,4.

P. depressa 1,1 (moyenne sur 9 individus de diverses provenances). Extrêmes : 0,9 et 1,5.

P. caerulea 1,2 (moyenne sur 6 individus de Saint-Jean-de-Luz). Extrêmes : 1,1 et 1,3.

Pour ce qui concerne la forme des cuspidés, la fig. 17 montre, sous les n^{os} 1, 2, 8 et 9, des dents typiques de *P. vulgata*, *P. intermedia*, *P. caerulea* et *P. depressa*.

(1) Je dois noter que la coloration bleue de la face interne de la coquille, très nette chez certains exemplaires, est peu accentuée chez d'autres, exactement comme à Banyuls : à ce point de vue l'identité s'établit plutôt avec les Patelles de Banyuls qu'avec celles d'Afrique. Quant à la coloration de la sole pédieuse, elle offre les mêmes caractères que dans les diverses stations de la Méditerranée. Mais ces Patelles restent toujours distinctes de celles de la Méditerranée, par un caractère ou un autre (épaisseur du test; bandes colorées rappelant celles de *P. vulgata*; ou tout autre caractère).

Si maintenant nous constituons un lot, non plus seulement avec les Patelles aisément déterminables, correspondant à des types bien classés, mais avec toutes les sortes de Patelles qui se présentent à nous, nous constatons ceci :



Fig. 17. — Extrémités de dents pluricuspidées de diverses Patelles de la côte basque, choisies et disposées pour montrer l'existence de forme de passage entre toutes les espèces. 1, *P. vulgata*. 2, *P. intermedia*. 3, *P. caerulea*. 5, *P. depressa*. Les autres formes sont des intermédiaires.

1° Il est possible, et même très facile, de constituer des séries reliant insensiblement les unes aux autres les diverses espèces ci-dessus nommées. Tous les caractères, conchyliologiques, anatomiques (papilles, couleur du pied), radulaires, présentent ces formes de passage insensible. On peut de la sorte relier les espèces prises deux à deux, directement, ou bien encore passer par des formes qui se comportent comme intermédiaires entre l'ensemble des espèces,

possédant dans leurs caractères des rappels de chacune d'elles. Ne pouvant multiplier les figures outre mesure, j'ai donné, pour la coquille (pl. II, à droite), une série reliant directement deux espèces (*P. intermedia* et *P. vulgata*), et, pour les cuspides radulaires, un ensemble de séries partant d'une même forme centrale, intermédiaire à toutes les autres (fig. 17).

2° En outre, on peut constater qu'il n'y a pas seulement des formes intermédiaires entre les espèces reconnues : il y a aussi des types de variation propres à cette région, donnant de nombreux individus d'aspect inhabituel auxquels on pourrait être tenté de donner des noms nouveaux : la variation est beaucoup plus étendue ici qu'en Bretagne ou en Oranie. Presque toujours, l'étude des cuspides de la radule permet de ramener ces types inhabituels à une espèce connue ou à un intermédiaire entre des espèces connues. Mais il m'est cependant arrivé d'observer des radules très particulières (fig. 18), qu'on peut



Fig. 18. — Formes particulières observées dans la région basque.

ranger en deux formes. L'une (n° 1) n'a été vue qu'une fois, et n'est que l'accentuation d'une variation déjà observée à Saint-Servan chez *P. vulgata* (fig. 8) ; l'autre (n°° 2, 3, 4) a été vue 3 fois. On pourrait dire que ce sont des cas de « teratologie » plutôt que de « variation ». Peu importe, mais il faut remarquer que cette tendance à la variation tératologique, se manifeste plus fortement sur la côte basque, qu'en Bretagne et en Oranie.

Un autre fait caractérise la côte basque. C'est que la faune des Patelles n'est pas la même d'une station à la suivante. Chaque localité a ses caractéristiques propres, assez difficiles d'ailleurs à dénombrer et à exprimer, dont je donnerai ci-dessous quelques exemples :

A Biarritz on remarque surtout une forme particulière, fragile, très claire (1), que ses caractères radulaires me font considérer comme intermédiaire entre *P. intermedia* et *P. caerulea*. A Saint-Jean-de-Luz on est frappé par la présence de *P. caerulea*, par les intermédiaires entre cette forme et *P. vulgata*, et par les intermédiaires entre *P. vulgata* et *P. depressa*; c'est là aussi qu'on trouve le plus facilement des individus ayant à la fois des caractères des 4 espèces. Au cap Figuiier domine une forme particulière, à intérieur luisant noir-bleu, avec quelques très fines lignes blanches, que ses caractères anatomiques (papilles, radule) rapprochent surtout de *P. intermedia* et quelque peu de *P. vulgata*. A Saint-Sébastien on trouve une forme franchement intermédiaire entre *P. vulgata* et *P. intermedia*, et une forme intermédiaire entre *P. intermedia* et la forme de Biarritz ci-dessus mentionnée; à Zarauz domine une forme franchement intermédiaire entre *P. depressa* et *P. intermedia*; enfin à Zumaya, diverses formes marquent une tendance nette à l'acquisition de caractères de *P. lusitânica*: j'en reparlerai à propos de cette dernière espèce.

Ainsi, quand on a parcouru ces diverses stations de la côte basque, on en retire l'impression que le groupe des Patelles s'y présente comme un complexe aux limites de variation mal tranchées, impossible à

(1) La fig. 5-6 de la pl. 52 de HIVALGO (1870) représente assez bien cette forme. HIVALGO la considère comme une var. de *P. vulgata*.

découper en espèces valables, mais capables cependant de donner, parmi les innombrables formes produites, des individus représentant assez exactement les 4 espèces différenciées ailleurs : *P. vulgata*, *P. intermedia*, *P. depressa*, *P. caerulea*.

Ces faits porteraient évidemment à nier la valeur des coupures séparant ces 4 formes, et à réunir ces 4 formes sous un seul nom d'espèce, comme le proposait déjà PILSBRY.

On voit donc que les contradictions relevées dans l'histoire de la systématique des Patelles, contradictions qui semblaient avoir fait place à une situation claire (par la définition de bons caractères spécifiques à la suite de nos études faites en Bretagne et en Afrique du Nord), reparaisent plus fortes que jamais. Réserveons pour le moment nos conclusions sur ce sujet, car il nous reste à étudier les Patelles du Conquet et celles de l'Angleterre méridionale.



LE CONQUET. — Je ne sais jusqu'à quelle région s'étend, vers le nord, l'état désordonné de la faune des Patelles, que nous venons de constater sur la côte basque. Il se manifeste encore à La Rochelle, si j'en juge d'après un lot d'échantillons récoltés par M. P. Arné, et montrant l'existence de formes de passage entre *P. intermedia* et *P. depressa*. Mais à la pointe de la Bretagne, au Conquet, on ne remarque plus rien de tel. Les Patelles y sont facilement déterminables, et la variabilité de chaque espèce n'est pas plus grande qu'à Saint-Malo. Je dois seulement signaler que la longueur des radules paraît être un peu plus faible ici qu'à Saint-Malo. Nous avons en effet, comme valeurs moyennes du rapport R/C :

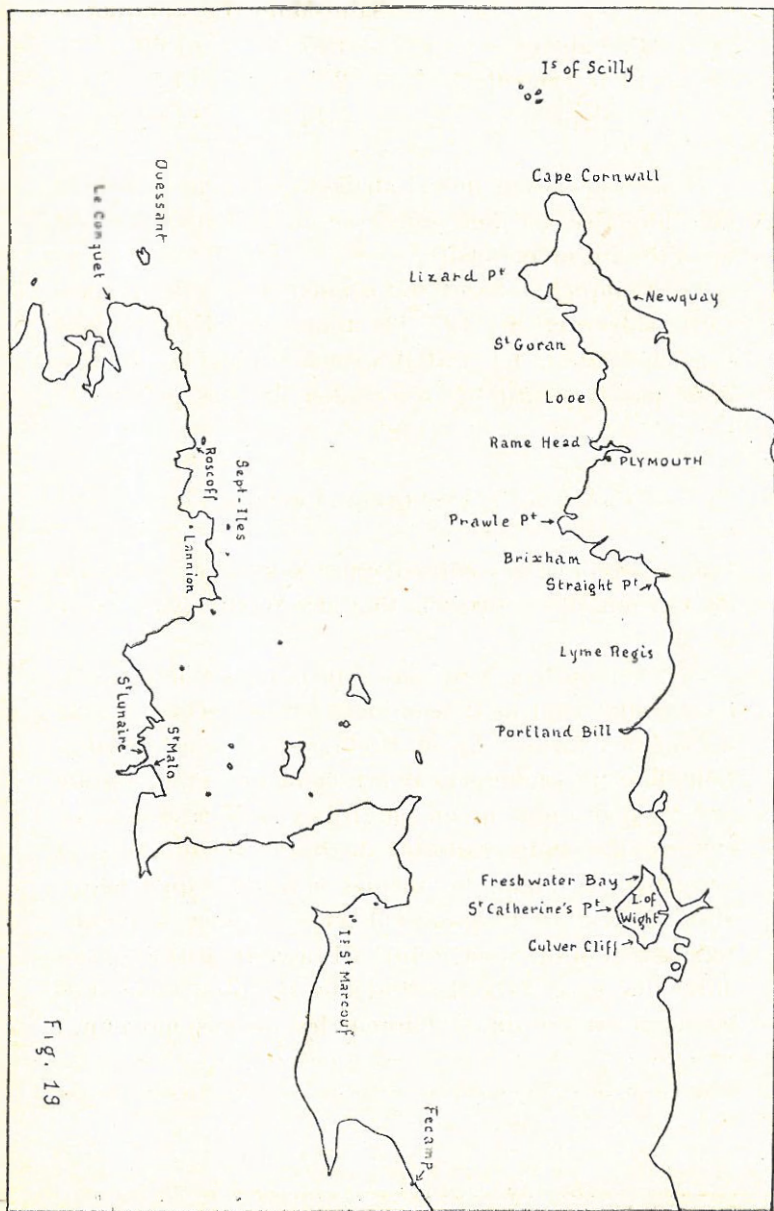


Fig. 19

	Saint-Malo	Le Conquet
<i>P. vulgata</i>	1,75	1,66
<i>P. intermedia</i>	2	1,8
<i>P. depressa</i>	1,15	1,03

Nous reparlerons de cet abaissement, à propos de la côte anglaise, où l'on remarque en certaines stations des faits du même ordre.

Du Conquet à Saint-Malo, ainsi qu'à l'île d'Ouessant (voir carte n° 19), j'ai toujours pu déterminer sans hésitation les Patelles rencontrées (1). Je n'ai donc pas jugé utile de les étudier de plus près.

CÔTES DE L'ANGLETERRE MÉRIDIONALE

J'ai parcouru ces côtes depuis Newquay (côte nord de Cornouailles) jusqu'à l'île de Wight (voir carte n° 19).

De Plymouth à Newquay, ainsi qu'aux îles Scilly, les Patelles sont de détermination facile. On retrouve les mêmes formes qu'en Bretagne (2), leur distribution dans le sens vertical est la même, et la radule (que je n'ai étudié qu'au point de vue de sa longueur, et dans les seules localités de Rame Head, Looe, et Saint-Goran), donne les mêmes moyennes qu'à Saint-Malo. A l'est de Plymouth il n'en est plus de même. Dès la région de Start Point, à Prawle Point, la variabilité des caractères des Patelles est plus forte. Les longueurs des radules donnent les mêmes moyennes

(1) A l'exception d'un individu recolté aux sept-îles, présentant des papilles difficiles à discerner, et semblant s'apparenter aux Patelles du Cap Figuier (voir ci-dessus).

(2) Il faut toutefois signaler que *P. depressa* présente plus souvent qu'en Bretagne (ou, du moins, jusqu'à un âge plus avancé) des bandes rayonnantes noires visibles au moins sur les bords de la coquille, et des reflets bleus.

qu'à Saint-Malo ; mais certaines *P. depressa* ont quelques caractères de *P. intermedia*, et inversement ; en outre *P. depressa* dépasse quelque peu son niveau habituel.

Ces faits ne s'accroissent pas beaucoup dans Lyme Bay (Brixham, Straight Point, Lyme Regis), mais ils reparissent à Portland Bill, et avec plus d'ampleur, sans qu'on puisse encore y établir de séries continues entre les espèces. Enfin, à l'île de Wight, on est frappé dès l'abord par le caractère désordonné des Patelles, au point de vue de leurs traits spécifiques comme au point de vue de leur habitat (1). C'est à Culver Cliff, à Saint-Catherine's Point, et encore mieux à Freshwater Bay, qu'il m'a été donné de constater ces faits. Il est difficile d'exprimer en quelques phrases les caractères de cette variabilité. Notons seulement les traits principaux.

Chez beaucoup d'individus des diverses espèces, la face interne de la coquille présente des reflets bleus très nets, comme chez celles des Patelles de la côte basque qui tendent à la forme *caerulea* ; une grande variabilité s'observe chez *P. vulgata*, dans l'épaisseur de la coquille, qui peut devenir aussi mince et fragile que celle des Patelles méditerranéennes, dans l'ornementation du test, qui peut se hérissier de tubercules (côtes saillantes interrompues) ou au contraire présenter le système de stries fines innombrables que présentent certaines *P. caerulea*, enfin dans la forme générale, très régulièrement ovoïde (chez des spécimens s'apparentant à la var. *secernenda*) ou fortement indentée. Certains des spécimens de *P. vulgata* récoltés à Freshwater bay, et qu'on peut rapporter avec plus ou moins de vraisemblance à la var. *secer-*

(1) *P. depressa* se trouve jusqu'au niveau d'humectation des plaines mers de morte-eau, comme sur la côte basque.

nenda, pourraient être placés dans un lot de *P. caerulea* de Banyuls sans que, je crois, il puisse venir à l'idée de personne de s'étonner de leur présence en ce lot. Ceci ne tient compte, bien entendu, que des caractères conchyliologiques. Il n'est pas sûr que la radule varie elle aussi dans le sens de *P. caerulea* : mais il ne serait peut-être pas sans intérêt de l'étudier. Les radules des Patelles de l'île de Wight n'ont été étudiées par moi qu'au point de vue de leur longueur, et sur un petit nombre d'individus. 3 spécimens de *P. depressa* m'ont donné une moyenne de 1,15, chiffre normal ; 11 spécimens de *P. vulgata* ont donné une moyenne de 1,45 (valeurs extrêmes : 1,15 et 1,7), ce qui est très inférieur à la normale et exprime le mélange de caractères de cette espèce avec ceux de *P. depressa* (et peut-être de *P. caerulea*) ; 5 spécimens de *P. intermedia* m'ont donné 1,75, chiffre inférieur à la normale, et qui exprimerait la même tendance s'il se confirmait sur un nombre plus élevé d'individus.

Beaucoup d'individus sont d'une détermination très embarrassante. Il existe tous les intermédiaires entre des individus ne montrant pas de papilles, et des individus à papilles blanches bien apparentes ; la costulation externe, la coloration et le revêtement nacré de la face interne, peuvent être franchement intermédiaires entre *P. intermedia* et *P. depressa*, ou entre *P. vulgata* et *P. depressa*. Toutefois je n'ai pas réussi à constituer une série continue d'individus formant le passage insensible entre *P. vulgata* et *P. depressa*. Par contre j'ai pu constituer une série reliant *P. intermedia* et *P. depressa*, mais cela a nécessité un travail ardu, tant lors de la récolte que lors de l'examen de la collection. Les faits observés à l'île de Wight n'auraient peut-être pas suffi à m'imposer la conclusion ferme d'une continuité entre les 3 espèces : c'est la

connaissance, acquise ensuite, des Patelles de la côte basque, qui me permet de n'avoir pas le moindre doute à ce sujet.



On voit que les parcours effectués le long des côtes, m'ont permis de reconnaître jusqu'ici, d'une part des régions où les espèces de Patelles sont bien séparées, par des caractères presque invariables : la côte nord de Bretagne, la région des Cornouailles anglaises, et la côte algéro-marocaine ; d'autre part des régions où les espèces sont reliées les unes aux autres, et où leurs caractères varient dans des directions multiples : Banyuls (*P. caerulea* — *P. intermedia* — *P. depressa*), la côte basque (*P. caerulea* — *P. intermedia* — *P. depressa* — *P. vulgata*), et l'île de Wight (*P. intermedia* — *P. depressa* — *P. vulgata*) ; enfin, les faits observés dans certaines stations situées entre les régions de stabilité et les régions de variabilité, semblent montrer qu'on passe des unes aux autres de façon très graduelle : Prawle Point, Portland Bill, forment le passage du régime des Cornouailles anglaises au régime de l'île de Wight ; Malaga, Alicante, forment le passage de l'Oranie au Roussillon ; Algésiras forme de passage de l'Oranie à la côte basque. Entre la côte basque et la côte nord de Bretagne je n'ai pas étudié les régions de transition ; toutefois l'abaissement de la longueur des radules dans la station du Conquet, pourrait traduire une dernière influence du régime basque.

II^e Partie. — Etude des Radules de *P. ferruginea*,
P. safiana et *P. lusitanica*.

Dans la première partie de ce travail, nous avons vu, entre autres choses, que l'étude de la dent cuspidée des radules des Patelles, complétait efficacement l'étude des autres caractères spécifiques, et permettait en particulier (là où les formes de Patelles sont bien distinctes les unes des autres), d'établir de façon claire la hiérarchie de ces formes : les diverses variétés d'une même espèce ayant des cuspidés semblables, tandis que les espèces elles-mêmes ont des cuspidés différentes : il s'agit donc d'un caractère d'un emploi très utile.

Aussi, je ne pouvais laisser échapper l'occasion de profiter des voyages effectués pour étudier également les dents cuspidées de celles des espèces de nos régions qui, n'ayant été contestées par personne, ne rentraient pas par ailleurs dans le cadre de mon étude : *P. ferruginea*, *P. safiana*, *P. lusitanica*.

Patella ferruginea Gmelin.

Guidé par M. P. Pallary, j'ai pu me procurer des *P. ferruginea* aux îles Habibas, en petit nombre malheureusement, car cette très grande espèce semble s'être considérablement raréfiée depuis quelques années. J'ai eu 6 spécimens vivants, dont le plus grand mesurait 83 mm. de long, et le plus petit 50 mm. Ces spécimens étaient très semblables, quant à la coquille et à la coloration de l'animal : 35 à 50 fortes côtes, sub-égales, non carénées : test très épais, blanc nacré à l'intérieur, bordé de noir sur le pourtour de l'ouverture. La sole pédieuse est uniformément beige-orange (tirant sur le kaki dans l'un des exemplaires),

la colonne du pied est noir-bleu, le manteau, très mince, est beige, bordé de papilles.

Longueur de la radule. — Le rapport R/C m'a donné les chiffres suivants : 1,4, 1,5, 1,7, 1,9, 1,9, 2. Ils prouvent une grande variabilité. La moyenne est 1,75, la même que chez *P. vulgata*.

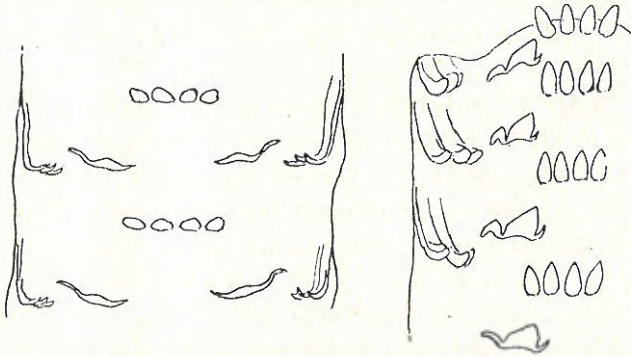


Fig. 20. — Radule de *Patella ferruginea*, vue à plat (à gauche) et courbée (à droite).

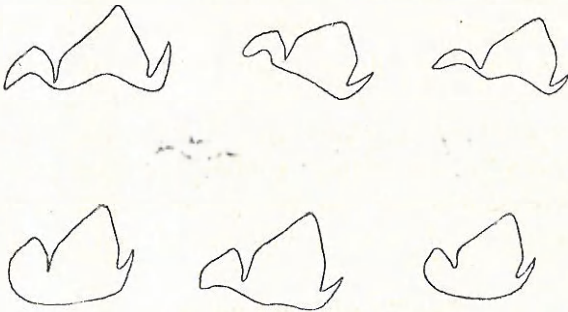


Fig. 21. — Extrémités de dents pluricuspidées, chez les six individus étudiés de *P. ferruginea*.

Forme des cuspides. — Les fig. 20 et 21 donnent la forme des cuspides chez les 6 individus étudiés. On voit que cette forme ne se distingue pas toujours très facilement de celle des cuspides de *P. caerulea* (voir fig. 11). Il faut un examen quelque peu attentif pour

trouver une caractéristique propre à cette espèce (ou, du moins, aux 6 individus étudiés : il est évident que l'étude devrait porter sur un bien plus grand nombre d'individus). Je trouve cette caractéristique dans le fait que la cuspside médiane a un contour polygonal, qui le distingue à la fois de ceux des cuspsides de *P. caerulea* et de *P. intermedia*, dont les bords ont une courbure régulière, et de ceux de *P. vulgata*, où ces bords sont rectilignes.

L'étude des cuspsides nous a été d'un grand secours pour la différenciation des 4 espèces étudiées dans la première partie de ce travail, car leurs formes se trouvaient différer nettement d'une espèce à l'autre. Mais il ne faudrait évidemment pas s'attendre à ce que les très nombreuses espèces de Patelles vivant à la surface du globe puissent toutes être facilement caractérisées par leurs seules cuspsides, le nombre des formes possibles n'étant évidemment pas illimité (de même que le rapport R/C se retrouve le même chez des espèces différentes). Contentons-nous donc d'étudier ces caractères de la radule, comme un complément à celui des autres caractères spécifiques, mais sans vouloir les substituer aux caractères spécifiques antérieurement reconnus : comme le savent tous les bons systématiciens, seul un ensemble de caractères peut permettre de définir valablement une espèce.

Patella safiana Lamarck.

Je pourrais hésiter à parler de *P. safiana*, étant donné que je n'en ai eu en mains qu'un seul exemplaire vivant (1), si cet exemplaire ne m'avait montré

(1) Aux Iles Habibas, où M. PALLARY a cité autrefois cette espèce, ni lui ni moi n'avons pu, en janvier 1935, récolter un seul exemplaire, ni vivant ni rejeté : il semble que l'espèce ait totalement disparu de ce gisement. Nous espérons en trouver à l'île Rachsgoun, mais une

que sa radule présentait des dents *quadricuspides*, et une disposition de ses dents latérales la différenciant au premier coup d'œil des autres radules étudiées. Je crois donc intéressant de signaler ce fait, en attendant des recherches portant sur un nombre suffisant d'individus.

L'exemplaire en question, long de 29 mm., très plat, garni de fines côtes sub-égales, coloré intérieurement par des bandes rayonnantes bleues confusément disposées partant d'une tache centrale cuivrée, avait sa sole pédieuse et la colonne de son pied colorées uniformément en noir. Le manteau, très mince, d'une teinte générale vert-jaune, présentait de fortes papilles jaunes, peu nombreuses, et entre elles de nombreuses petites papilles de la même couleur.

Longueur de la radule : 25 mm. $R/C = 0,86$.

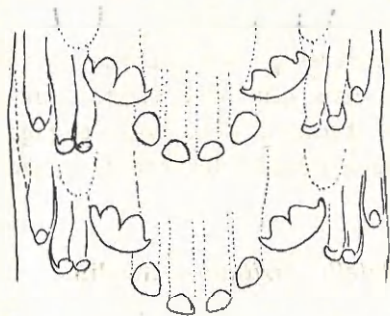


Fig. 22. — Portion de ruban radulaire de *P. rufana*, vu à plat.

Les fig. 22 et 23 nous montrent les caractéristiques des dents de cette radule. Nous constatons que les dents marginales sont de deux sortes, la dent la plus externe étant décalée par rapport aux deux autres ; que les deux premières dents latérales, au lieu d'être

tempête persistante nous a interdit tout débarquement dans cette île, et j'en ai été réduit à effectuer des recherches dans le port de Beni-Saf, où j'ai récolté l'unique exemplaire étudié ici.

à peu près semblables, sont différentes, la seconde étant plus large et n'atteignant pas le même niveau que la première (1) ; enfin la dent pluricuspidée, au lieu de siéger au niveau des dents marginales, est décalée à la fois par rapport aux dents marginales

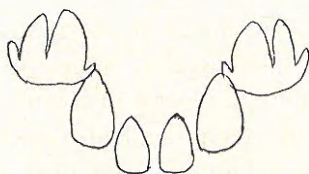


Fig. 23. — *P. safiana*. Détail de la partie centrale d'une rangée de dents, vue dans la région courbée d'une radule disposée comme le montre la fig. 2.

et aux dents latérales internes; et par ailleurs (fig. 23) elle présente 4 cuspides, deux petites cuspides sub-égales étant situées de part et d'autre de 2 grandes cuspides, elles aussi sub-égales.

Tous ces caractères présentent des différences très profondes avec ceux que nous connaissons dans les autres radules étudiées. Cela nous engage évidemment à continuer l'étude des radules chez d'autres espèces.

Patella lusitanica Gmelin.

On connaît les caractères de cette espèce (voir en particulier BUCQUOY, DAUTZENBERG et DOLLFUS, p. 470) : surface externe garnie de nombreux cordons rayonnants articulés de ponctuations noirâtres; intérieur de l'ouverture orné de rayons alternativement d'un gris violacé et d'un brun ferrugineux, qui sont

(1) Je décris ici la radule telle qu'elle se présente, examinée sur le frais sans être comprimée. Si on la comprime, on aplatit les secondes dents latérales, et on s'aperçoit alors qu'elles sont aussi longues que les premières.

plus apparents vers le bord. Tout le pourtour de l'ouverture est, en outre, garni de points ou de linéoles noirâtres.

P. PALLARY, ayant remarqué que dans certains cas *P. aspera* et *P. lusitanica* sont difficiles à discerner, donne pour les séparer le moyen suivant (1900, p. 363) : « Nous avons reconnu que *P. lusitanica* a de 12 à 14 rayons noirs, le plus souvent 13, presque toujours simples. Chez *P. aspera*, l'intérieur est jaunâtre ou orné de rayons noirs, au nombre de 8 à 10 très larges ou en faisceaux. »

Examinons la radule de cette espèce.

Longueur de la radule. — Le rapport R/C est le suivant, à Saint-Sébastien :

Moyenne sur 20 individus : R/C = 3,3. Valeurs extrêmes : 2,7 et 4,6.

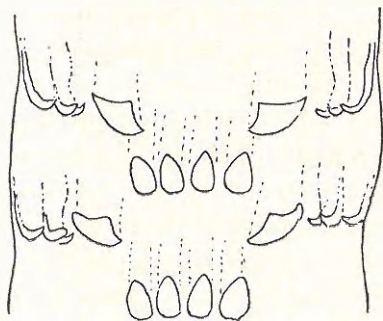


Fig. 24. — Portion de ruban radulaire de *P. lusitanica*, vu à plat.

D'après ces chiffres, la longueur de la radule est, en moyenne, beaucoup plus élevée que chez les autres espèces étudiées par nous, celle qui s'en approche le plus étant *P. intermedia* chez laquelle R/C = 2.

Dent pluricuspidée. — La fig. 25 donne la forme des cuspidés, chez des individus de diverses provenance. On voit qu'elle se distingue très nettement des formes

étudiées précédemment : la cuspidé interne n'est pas individualisée, elle est seulement indiquée (1); la cuspidé externe est peu développée ; toute l'importance va à la cuspidé médiane, qui est très allongée.

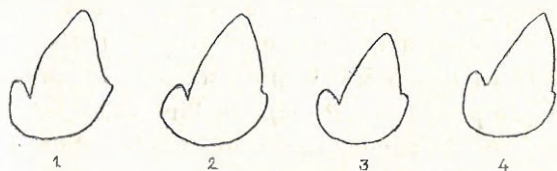


Fig. 25. — Extrémités de dents pluricuspidées de *P. lusitanica*. 1, individu des îles Habibas; 2, Beni-Saf; 3, Banyuls; 4, Biarritz.

Discussion sur la valeur de cette espèce. — Cette étude de la radule, que j'ai d'abord effectuée à Saint-Sébastien, m'a donc confirmé dans l'idée que *P. lusitanica* est une espèce très individualisée, et que l'ensemble de ses caractères justifieraient peut-être la tentative qu'avait faite MONTEROSATO, de créer un genre spécial pour cette espèce.

Telles étaient mes conclusions jusqu'en 1934.

Mais, au début de 1935, examinant au Musée des Sciences naturelles de Madrid la collection Azpeitia, je remarquai un lot de *P. lusitanica* provenant de Zumaya, et qui comprenait des individus très divergents, se rapprochant dans une assez large mesure de *P. intermedia*. Je prêtai dès lors attention aux variations possibles de cette espèce, aux îles Habibas et à Beni-Saf d'abord, puis sur la côte basque, à Biarritz, et à Zumaya où je me rendis dans ce but.

Aux îles Habibas, les *P. lusitanica* m'apparurent très typiques par tous leurs caractères, y compris ceux

(1) Sur une figure publiée dans une note préliminaire (*Bull. Mus.*, 1934), la cuspidé interne a été représentée chez *P. lusitanica* avec une forme analogue à celle qu'elle a chez les autres espèces. Cette figure doit être considérée comme erronée.

de la radule (moyenne $R/C = 3$; cuspides de forme typique).

A Beni-Saf, il en allait différemment. Il me suffit de récolter un lot de 12 individus pour y constater une assez forte variabilité. Les ponctuations noirâtres du test peuvent devenir très peu discernables, et chez un individu elles sont pratiquement inexistantes : tout au plus arrive-t-on, en regardant la coquille par transparence, à discerner l'indication de 4 ou 5 de ces points (1). De même, chez certains exemplaires, les faisceaux bruns de la face interne du test sont très mal individualisés. La longueur des radules est fortement abaissée : $R/C = 2,4$ en moyenne, les valeurs extrêmes sont 1,6 et 2,7. Les valeurs les plus basses s'observent chez les individus les plus divergents. Toutefois la forme des cuspides est, dans tous les cas, semblable à celle des cuspides de *P. lusitanica* typiques. Sans l'étude des cuspides, j'aurais été, dans certains cas, bien embarrassé pour la détermination.

Sur la côte basque, on trouve à Zumaya, et sans difficultés, des exemplaires de *P. lusitanica* tendant à *P. vulgata* et *P. intermedia*, et des exemplaires de *P. vulgata* et *P. intermedia* tendant à *P. lusitanica*. A Biarritz ces faits existent également, mais il faut des recherches attentives pour les mettre en évidence.

Je dois dire de suite, qu'en l'une comme en l'autre de ces localités, les variations auxquelles je fais allusion, ne sont pas assez fréquentes ni assez amples, pour permettre d'établir avec aisance des séries continues formant le passage de *P. lusitanica* à d'autres espèces. Mes récoltes ne m'ont permis de constituer que deux séries de cette sorte, et ces séries ne sont pas indiscutables (pl. IV).

(1) Cette disparition n'est pas un effet de l'usure : cette coquille est en parfait état.

De sorte que le problème de la valeur des limites entre *P. lusitanica* et le groupe *P. vulgata* — *P. intermedia*, se pose à moi exactement de la même façon que se posait, à l'île de Wight, le problème de la valeur des limites entre *P. depressa* et *P. intermedia* ou *P. vulgata* : nous frôlons l'évidence de la continuité, mais nous ne la tenons pas.

Je suis persuadé que, de même que l'évidence presque apparue à l'île de Wight devait se confirmer de façon aveuglante par les faits observés sur la côte basque, de même la continuité de *P. lusitanica* avec d'autres espèces, qui sur la côte basque n'est pas absolument évidente, apparaîtra en d'autres régions qui restent à découvrir. Mais je ne puis évidemment affirmer qu'il en sera ainsi (1).

Ces réserves étant faites, donnons la description des faits observés à Zumaya et à Biarritz.

A ne considérer que la face externe de la coquille, on trouve facilement des termes de passage de *P. lusitanica* à *P. vulgata* — *intermedia*, par disparition graduelle du caractère principal de *P. lusitanica* consistant en la présence des traits noirs (2). Voir la pl. IV.

La face interne de la coquille montre parallèlement la dissociation des 12 à 14 larges bandes rayonnantes brunes en de nombreuses lignes foncées plus ou moins groupées en faisceaux, aboutissant à une disposition proche de celle de *P. intermedia*.

Au point de vue de l'aspect et de la coloration de

(1) Il se peut d'ailleurs, que la continuité ait existé autrefois de façon plus apparente que maintenant. Ceci dans l'hypothèse où les divers faits relatés dans ce travail ne seraient que l'aspect, à un moment donné, de faits d'évolution (différenciation de diverses espèces de Patelles à partir d'une souche polymorphe commune).

(2) Chez les individus ne présentant plus de traits noirs visibles à l'extérieur du test, on peut encore, dans certains cas, constater l'existence d'une disposition correspondant à ce caractère disparu : en regardant la coquille par transparence, on constate l'existence, dans l'épaisseur du test, de fins rayons noirs interrompus. Puis ce caractère s'efface à son tour.

l'animal, on trouve tous les passages, principalement entre *P. lusitanica* et *P. vulgata*; on trouve aussi des individus-mosaïques, colorés comme l'une des espèces dans la partie droite de leur corps, et comme l'autre dans la partie gauche.

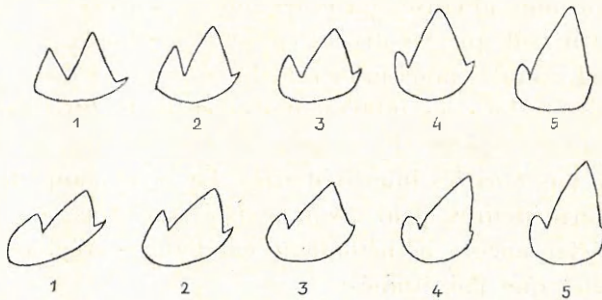


Fig. 26. — En haut : extrémités de dents pluricuspidées formant passage entre *P. vulgata* (à gauche) et *P. lusitanica* (à droite). La séparation entre les deux espèces se situe entre les nos 4 et 5. — En bas : autre série, reliant *P. intermedia* (à gauche) et *P. lusitanica* (à droite). La séparation entre les deux espèces se situe entre les nos 2 et 3.

La radule offre un caractère bien curieux et assez significatif : presque toujours, chez les formes de passage, elle s'enroule en spirale dès qu'on l'extrait de l'animal, et est très difficile à tenir étalée, que ces formes de passage soient des *P. lusitanica* ou qu'elles soient des *P. vulgata* ou *P. depressa*. Les variations de sa longueur sont, elles aussi, assez significatives : chez les formes de passage, sa longueur se rapproche de la longueur caractérisant l'espèce vers laquelle se fait le passage : le rapport R/C peut s'abaisser jusqu'à 2,1 chez des *P. lusitanica* tendant à *P. intermedia*, et jusqu'à 1,5 lorsque la variation mène à *P. vulgata* ; inversement, chez des *P. vulgata* et *P. intermedia* variant en direction de *P. lusitanica*, R/C peut atteindre 3 et même 3,3.

Quant à la forme des cuspidés, elle permet égale-

ment d'établir des séries d'intermédiaires (fig. 26). Je dois toutefois faire remarquer qu'il existe ici un caractère qui se transforme assez brusquement, plutôt qu'il ne se modifie graduellement : c'est le caractère de la cuspide interne, rudimentaire chez *P. lusitanica*, individualisée dans les autres espèces.

On voit que les divers caractères étudiés (coquille, pied, radule) nous montrent tous le même fait : on a *presque tous* les intermédiaires entre *P. lusitanica* et d'autres espèces (*P. vulgata*, *P. intermedia*), mais on n'a pas *tous* les intermédiaires. La série complète des intermédiaires peut avoir existé autrefois, ou peut exister encore actuellement en d'autres régions que celles que j'ai étudiées.

Résumé et conclusions

Dans le présent travail, je commence par relever le caractère extrêmement contradictoire des conclusions auxquelles sont arrivés les divers auteurs ayant décrit et classé les formes de Patelles de nos contrées : les uns réunissent ces formes en un très petit nombre d'espèces, en s'appuyant sur la variabilité de leurs caractères et l'existence de formes de transition ; les autres reconnaissent l'existence d'un plus grand nombre d'espèces, en invoquant au contraire la constance des caractères et l'absence de formes de transition.

Je montre que, *selon le lieu où l'on se place*, on peut vérifier, soit la première de ces conclusions, soit la seconde ; et non seulement les vérifier, mais les renforcer jusqu'à les rendre absolument catégoriques, par l'étude de nouveaux caractères, en particulier des caractères radulaires. En d'autres termes, la contra-

diction ci-dessus rappelée, correspond strictement à des faits, encore plus opposés même qu'on ne le pensait, mais il n'y a contradiction que si l'on ne tient pas compte des questions de lieu : en me déplaçant le long de grandes longueurs de côtes, j'ai pu montrer qu'on pouvait passer d'un régime au régime opposé, selon les régions.

Rappelons les principaux faits sur lesquels je base mes conclusions :

Je commence par montrer que sur la côte nord de Bretagne existent trois formes parfaitement distinctes, comme l'admet PH. DAUTZENBERG : *Patella vulgata*, *P. intermedia*, *P. depressa*. Elles sont distinctes, non seulement par les caractères de forme et de coloration de la coquille, de couleur de la sole pédieuse, de couleur des papilles du manteau, et de longueur de la radule, caractères déjà reconnus par DAUTZENBERG ; elles présentent aussi des différences très caractéristiques et constantes dans la forme des dents pluricuspidées de la radule. De plus, leur habitat, leur répartition générale, leur physiologie, sont parfaitement distinctes ; et, comme on trouve *les trois formes étroitement mélangées* dans une grande partie de la zone des marées, on ne peut dire que les différences observées soient des modifications dues au milieu.

Je montre ensuite que sur la côte méditerranéenne de la région algéro-marocaine, une quatrième forme, *Patella caerulea*, présente elle aussi des caractères spécifiques très constants qui permettent de la distinguer des trois formes ci-dessus citées, et entre autres caractères j'étudie la forme des dents pluricuspidées de la radule.

Ceci fait, je montre que si l'on se place sur la côte basque française et espagnole, tout change, tout nous

impose des conclusions absolument opposées : en ce lieu on trouve absolument tous les intermédiaires entre les 4 espèces ci-dessus citées, et cela quels que soient les caractères que l'on étudie, caractères conchyliologiques, caractères anatomiques, caractères d'habitat. De telle sorte qu'un auteur placé en présence de ces formes, ne peut reconnaître l'existence que d'une unique espèce polymorphe. Mieux que cela : on trouve en cette région *presque* tous les intermédiaires entre ces formes, et une autre espèce, *P. lusitanica*, tellement différente qu'elle a été considérée comme appartenant à un autre genre.

La côte basque n'est pas la seule région où s'observent des faits de ce genre. J'ai constaté qu'il en est de même à l'île de Wight, en Angleterre, où existe un groupe polymorphe qui d'ailleurs n'est pas identique à celui de la côte basque. Et si, partant de l'île de Wight, on se dirige vers l'ouest, on voit progressivement se différencier 3 espèces (*P. vulgata*, *P. intermedia*, *P. depressa*) à partir de ce groupe polymorphe. Au bout de 200 km., en Cornouailles, la séparation est complète.

De même, dans la région de Banyuls, on ne trouve qu'un groupe polymorphe, non identique à celui de la côte basque, et réunissant des formes s'apparentant à *P. caerulea*, *P. intermedia* et *P. depressa*.

Quelle interprétation donner à ces faits ?

La première idée qui peut venir à l'esprit, si l'on n'a pas suivi de près l'exposé des faits, est que nous sommes en présence de simples phénomènes de modification de caractères spécifiques sous l'influence des différences de milieu. Cette idée, dans sa forme simple, serait soutenable pour ce qui concerne les rapports entre *Patella caerulea* et *Patella intermedia* : car il

semble qu'en allant de la région algéro-marocaine à la région basque on passe progressivement de l'une à l'autre (voir pl. I ; voir aussi les faits relatifs aux stations de Malaga et Alicante) ; et aussi en raison du fait que je n'ai constaté en aucun lieu la *coexistence* d'individus bien différenciés des deux espèces, sans intermédiaires.

Mais elle devient absolument insuffisante lorsqu'il s'agit d'expliquer les rapports entre *P. vulgata*, *P. intermedia* et *P. depressa*, qui sont parfaitement capables de *coexister en un même lieu sans y présenter de formes de passage* (côte nord de Bretagne). Il faut alors chercher autre chose. Je vois deux hypothèses possibles :

1^{re} Hypothèse. — Tous les faits observés seraient dûs à ce que, selon les régions (et sous des influences climatiques qui resteraient à discerner), il y aurait, ou il n'y aurait pas, possibilité d'hybridation entre des formes voisines.

2^e Hypothèse. — Le groupe *Patella* est un groupe polymorphe, de grande variabilité, et capable d'acquérir des caractères quelque peu différents sous des climats différents (Banyuls; côte basque; île de Wight). Ce groupe a tendance à se fractionner en espèces distinctes. Ce fractionnement est effectué en certaines régions, il ne l'est pas en d'autres. La raison (climatique ?) de ces décalages dans le processus d'évolution reste à trouver.

Cette seconde hypothèse me semblerait pouvoir expliquer plus facilement que la première, certains des faits décrits. C'est ainsi que la tendance de certains *P. vulgata* de l'île de Wight à ressembler à *P. caerulea*, s'expliquerait difficilement par des faits d'hybridation, en l'absence de toute population de *P. caerulea* à cette latitude, tandis qu'elle s'explique-

rait par la tendance à la variation polyvalente dans un groupe en pleine évolution; d'une façon plus générale, la grande variabilité des caractères dans toutes les directions, observable à l'île de Wight et sur la côte basque, s'explique mieux dans la seconde hypothèse que dans la première. En chaque contrée cette variation tendrait à donner diverses espèces et n'aboutirait que pour celles de ces espèces dont l'existence est compatible avec le climat de la contrée.

Bien entendu, cette seconde hypothèse ne nie pas l'hybridation : il est certain que celle-ci existe et ajoute à la confusion, dans les régions où le fractionnement en espèces distinctes n'est pas achevé.

Laissons de côté les hypothèses explicatives, et plaçons-nous maintenant au point de vue de la nomenclature. Quelle décision devons-nous adopter à ce sujet ? L'existence de toutes les formes de transition décrites dans ce travail, conduirait assez logiquement à réunir en une seule espèce, qui serait *P. vulgata* L., les diverses formes décrites sous les noms de *P. vulgata*, *P. caerulea*, *P. depressa*, *P. intermedia*. Mais, en réalité, il est trop tôt pour prendre une détermination à ce sujet. Je suis en effet persuadé, d'après ce que je puis savoir des Patelles d'autres régions, qu'on retrouvera ailleurs des faits analogues à ceux que je viens de décrire, et que diverses autres formes de *Patella* actuellement décrites comme espèces, viendront s'agglomérer au noyau polymorphe *vulgata-caerulea-depressa-intermedia*. Il faut donc réserver, actuellement, nos décisions sur le genre de nomenclature qui peut convenir à ce groupe. Il est plus utile de nous convaincre que ce groupe a besoin d'être entièrement réétudié en tenant compte des relations étroites qui se manifestent entre sa bio-

géographie et sa systématique ; et que cette étude doit être faite, non pas seulement sur des échantillons de collection, mais surtout sur le terrain, en des lieux variés et en présence de populations nombreuses de Patelles.

E. F.-P.

OUVRAGES CITES

- E. BUCQUOY, PH. DAUTZENBERG et G. F. DOLLFUS. — Les Mollusques marins du Roussillon. Paris, 1882.
- PH. DAUTZENBERG. — Une excursion malacologique à Saint-Lunaire (I.-et-V.). *Bull. Soc. d'études scientifiques de Paris*, IX, 1887.
- PH. DAUTZENBERG. — Faunule malacologique des environs de Saint-Malo. *Feuille des jeunes naturalistes*, 1900.
- PH. DAUTZENBERG. — Supplément à la faunule malacologique des environs de Saint-Malo. *Feuille des jeunes naturalistes*, 1906.
- PH. DAUTZENBERG et P. DUROUCHOUX. — Les Mollusques de la baie de Saint-Malo. *Feuille des jeunes naturalistes*, 1913.
- PH. DAUTZENBERG et P. H. FISCHER. — Les Mollusques marins du Finistère et en particulier de la région de Roscoff. *Trav. Stat. biol. Roscoff*, fasc. 3, 1925.
- E. FISCHER-PIETTE. — Les conditions d'existence des Patelles dans la région de Saint-Malo. *Journ. de Conchyliologie*, LXXI, 1927.
- E. FISCHER-PIETTE. — Répartition des principales espèces fixées sur les rochers battus des côtes et des îles de la Manche, de Lannion à Fécamp. *Ann. Inst. océanogr.*, XII, 1932.
- E. FISCHER-PIETTE. — Remarques de systématique et de biogéographie sur les Patelles des côtes françaises. *Bull. du Muséum*, 2^e série, t. VI, 1934, p. 280.
- E. FISCHER-PIETTE. — Sur la distribution verticale des organismes fixés dans la zone des fluctuations de la mer. *C. R. Ac. Sc.*, 198, 1934, p. 1721.
- H. FISCHER. — Liste des Mollusques recueillis à Guethary et à Saint-Jean-de-Luz. *Miscellanés biologiques dédiés à Alfred Giard*, 1899.
- P. FISCHER. — Faune conchyliologique marine du Département de la Gironde et des côtes du Sud-Ouest de la France. *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, t. 25, 3^e série, fasc. 5, 1865.
- E. FORBES et S. HANLEY. — *History of British Mollusca*, II, 1853.

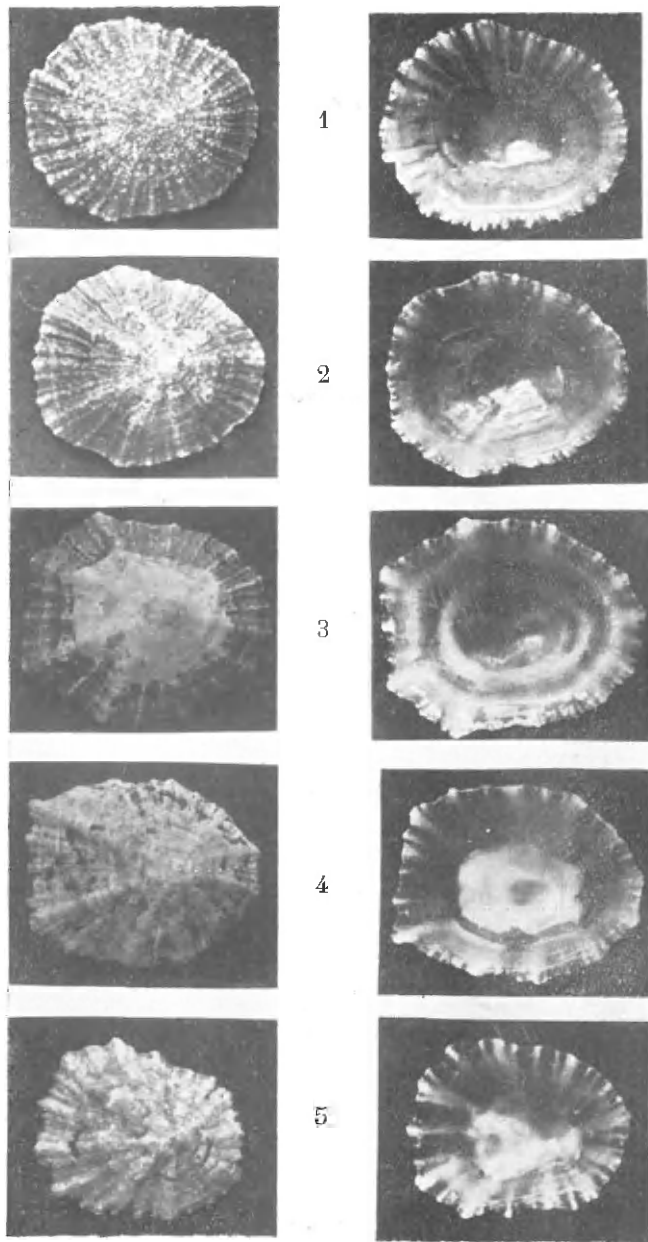
- J. C. HIDALGO. — Catalogue des Mollusques testacés marins des côtes de l'Espagne et des îles Baléares. *Journ. de Conchyliologie*, 1867.
- J. C. HIDALGO. — Molluscos marinos de Espana, Portugal y las Baleares. III, Madrid, 1870.
- J. C. HIDALGO. — Fauna malacologica de Espana, Portugal y las Baleares. Madrid, 1916.
- J. C. HIDALGO. — Enumeracion de los Moluscos recogidos por la Comision exploradora de Marruecos. *Boletin de la Real Sociedad espanola de Historia natural*, abril 1909.
- J. G. JEFFREYS. — British Conchology, III, 1865.
- LAMARCK. — Animaux sans vertèbres, t. VI, 1819, p. 328.
- LINNÉ. — Systema Naturae, X^e édition (1758) et XII^e édition (1766).
- NOBRE (A.). — Moluscos marinhos de Portugal. Porto, 1932.
- ORTON (J. H.). — Observations on *Patella vulgata*. Part III. Habitats and Habits. *Journ. of Marine Biolog. Assoc.*, XVI, 1929, p. 277-288.
- PILSBRY. — Voir TRYON.
- Plymouth marine fauna, 2^e édition, 1931.
- PALLARY (P.). — Coquilles marines du littoral du département d'Oran. *Journ. de Conchyliologie*, XLVIII, 1900, p. 211.
- PALLARY (P.). — Sur l'extension de la faune équatoriale du Nord-Ouest de l'Afrique et réflexions sur la faune conchyliologique de la Méditerranée. *Bull. Sc. France et Belgique*, XLI, 1907, p. 421.
- PALLARY (P.). — Exploration scientifique du Maroc. Malacologie. *Institut scientifique chérifien*, 1912.
- TRYON. — Manuel of Conchology, vol. 13, 1891.
-

EXPLICATION DE LA PLANCHE 1

Série reliant *Patella caerulea* L. et *Patella intermedia* Jeffreys

- n° 1. Exempleire de Beni-Saf (*P. caerulea*).
- n° 2. Exempleire d'Algésiras.
- n° 3. Exempleire d'Algésiras.
- n° 4. Exempleire de Saint-Jean-de-Luz.
- n° 5. Exempleire de Zumaya (*P. intermedia*).

Dans cette planche comme dans les suivantes, les exempleires sont représentés en vraie grandeur.

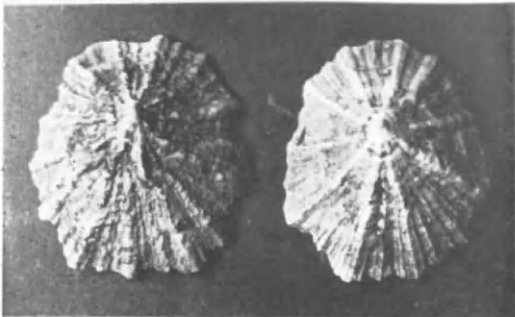
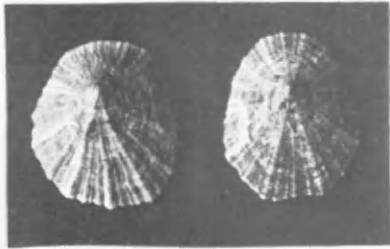
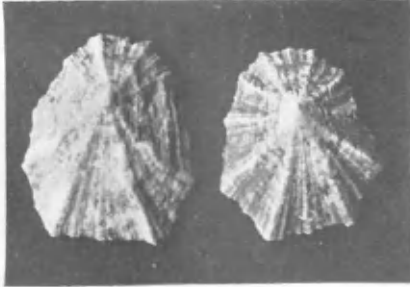


Les Patelles d'Europe et d'Afrique du Nord

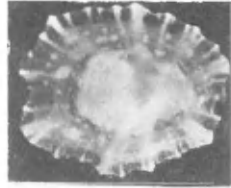
EXPLICATION DE LA PLANCHE II

A gauche : Patelles disposées par paires pour montrer la ressemblance de certains individus de la côte basque avec des *Patella caerulea* de la Méditerranée. Dans chaque paire l'individu de gauche provient de la côte basque, et celui de droite de la Méditerranée. En haut : comparaison d'un individu de Saint-Jean-de-Luz avec un échantillon de *P. caerulea* de Banyuls appartenant à la var. *subplana*. A comparer avec la fig. 8 de la pl. 58 de Bucquoy, Dautzenberg et Dollfus. Au milieu : échantillon de Biarritz, et échantillon de *P. caerulea* de Banyuls, à comparer avec la fig. 3 de la pl. 58. En bas : échantillon de Saint-Jean-de-Luz et échantillon de *P. caerulea* de Banyuls appartenant à la mutation *cognata* de la var. *subplana* : comparer avec la fig. 4 de la pl. 59 de Bucquoy, Dautzenberg et Dollfus.

A droite : série reliant *Patella intermedia* Jeffreys (n° 1) et *Patella vulgata* L. (n° 5). Échantillons provenant de Saint-Sébastien.



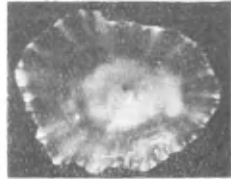
1



2



3



4



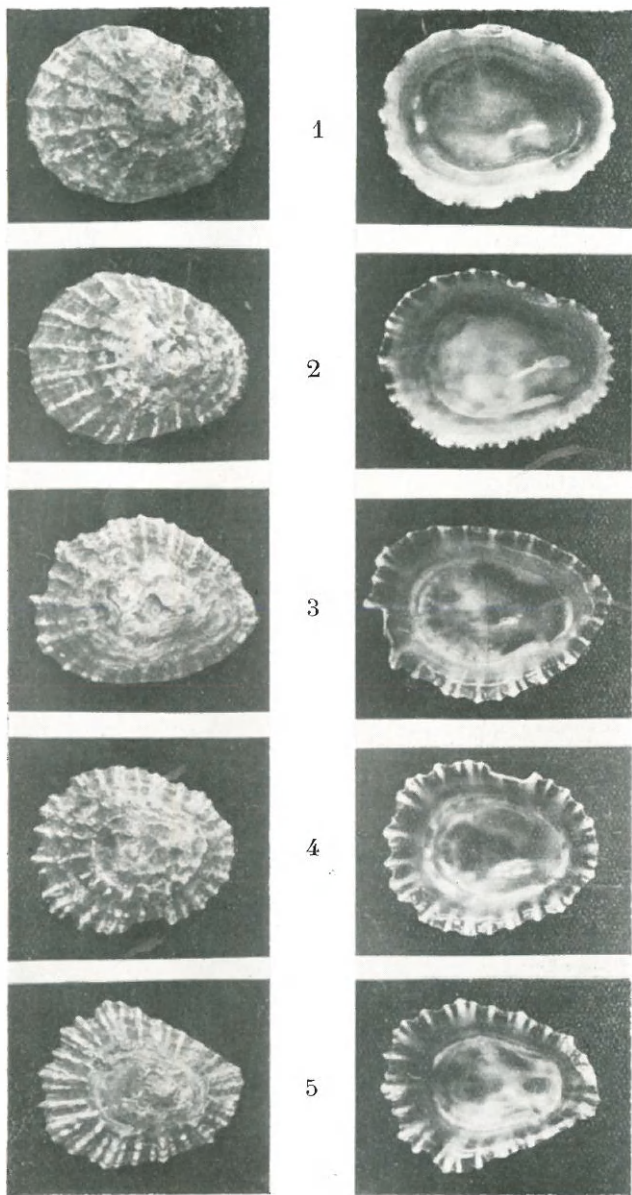
5



©

EXPLICATION DE LA PLANCHE III

Série relevant *Patella depressa* Pennant (n° 1) et *Patella intermedia* Jeffreys (n° 5). Échantillons provenant de Freshwater bay, Isle of Wight.



Les Patelles d'Europe et d'Afrique du Nord

EXPLICATION DE LA PLANCHE IV

Essai de constitution d'une série reliant *Patella lusitanica* Gmelin (n° 1) et *Patella intermedia* Jeffreys (n° 6). D'après l'étude de l'ensemble des caractères, la limite entre les deux espèces se situe entre l'échantillon n° 3 et l'échantillon n° 4. Provenance : Zumaya (Espagne).



1



2



3



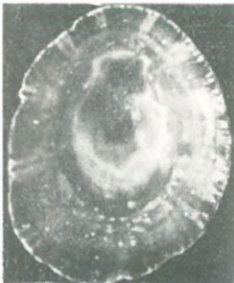
4



5



6



1



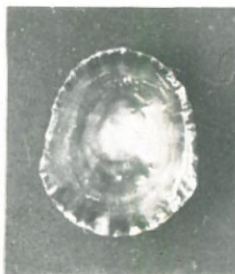
2



3



4



5



6

Les Patelles d'Europe et d'Afrique du Nord

