

BIOLOGIE DE *PATELLA VULGATA* L. DANS LE BOULONNAIS

par

Marcel Choquet

Institut de Zoologie, Faculté des Sciences, Lille et Institut de Biologie maritime et régionale, Wimereux.

Résumé

L'étude de la répartition des Patelles sur les côtes du Boulonnais apporte un complément aux recherches antérieures effectuées sur le littoral atlantique européen, en Manche et en Mer du Nord.

Patella vulgata est la seule espèce présente, ce qui confirme les observations de Fischer-Piette relatives à l'existence de cette seule espèce au nord des Iles Saint-Marcouf. Bien que spécifiquement homogène, la population de *P. vulgata* présente des variations liées aux conditions de milieu.

L'étude biométrique de la radula montre en effet une diminution du rapport R/C entre les individus des hauts et des bas niveaux. Ces variations phénotypiques sont comparables à celles observées en Irlande par Ebling ; les valeurs numériques sont sensiblement identiques et sont en relation avec la répartition verticale des Patelles recueillies.

L'étude du cycle reproducteur et de l'évolution de la sexualité nous ont amené aux conclusions suivantes :

— la période optimale de reproduction s'étend d'août à janvier-février et la majeure partie des individus est en repos sexuel de mars à juin ;

— le taux de masculinité est caractérisé par la nette prépondérance du nombre des mâles sur celui des femelles. Au cours du cycle vital, 90 p. 100 au moins des Patelles sont mâles à la première maturation ; ce pourcentage diminue avec l'augmentation de la taille ; inversement, la proportion des femelles augmente. L'égalité des sexes est obtenue pour les exemplaires atteignant environ 45 mm. Ces variations sont en relation avec l'existence d'un hermaphrodisme protandrique ;

— la différenciation sexuelle s'effectue chez les Patelles ayant une longueur de coquille supérieure à 10 mm. Le changement de sexe survient essentiellement pendant la phase d'inactivité sexuelle, il intéresse surtout les individus dont la taille est comprise entre 15 et 45 mm.

Ces résultats sont conformes à ceux d'Orton (1928 a), d'Orton, Southward et Dodd (1956), obtenus à la suite de recherches effectuées sur le littoral britannique.

Des travaux sont actuellement en cours pour préciser cette inversion sexuelle et en rechercher le déterminisme.

Les recherches que nous avons entreprises sur la biologie sexuelle des Patelles nous ont conduit à effectuer de nombreux relevés périodiques sur les côtes du Boulonnais pour avoir une connaissance précise des espèces et de leur évolution génitale (1).

(1) Nous tenons à remercier vivement M. le Professeur R. Defretin, Directeur du Laboratoire de Biologie Maritime à Wimereux, pour les facilités qu'il nous a procurées au cours de nos séjours dans cette région.

RÉPARTITION DE *P. VULGATA* SUR LES CÔTES SEPTENTRIONALES FRANÇAISES DE LA MANCHE

I - Rappel des travaux antérieurs

Sans entrer dans le détail, nous rappellerons que les principaux travaux relatifs à la systématique du genre *Patella* sont dus essentiellement à P. Fischer (1865), Jeffreys (1865), Pilsbry (1891), Dautzenberg et ses collaborateurs (1887 à 1913). Les critères de détermination spécifique utilisés actuellement sont dus à Fischer-Piette (1932), Eslick (1940), Evans (1947 c, 1953), Fischer-Piette et Gaillard (1959). Ils reposent sur le rapport entre la longueur de la radula et celle de la coquille (R/C), sur les caractères de coloration des papilles du manteau, la forme des dents pluricuspidées et unicuspidées de la radula. Eventuellement, le critère biologique de la période de maturité génitale peut être utilisé : Orton (1946), Fischer-Piette (1946). Sur ces bases, les espèces rencontrées le long des côtes de l'Atlantique et de la Manche sont les suivantes (*Plymouth Marine Fauna*, 1957) :

P. vulgata Linné.

P. aspersa Lamarck, 1819.

= *P. athletica* Bean, 1844 ; Winckworth, 1932 ; Evans, 1947.

= *P. depressa* Jeffreys, 1865 ; Fischer-Piette, 1932, 1935 ; Eslick, 1940 ; Orton, 1946.

P. intermedia Jeffreys ; Fischer-Piette, 1935, 1948 ; Eslick, 1940 ; Orton, 1946.

= *P. vulgata* var. *intermedia* Jeffreys, 1865.

= *P. depressa* Pennant, 1777 ; Plymouth Marine Fauna, 1931 ; Evans, 1947, 1953, 1958 ; Brian et Owen, 1952 ; Dodd, 1956 ; Orton et Southward, 1961.

Pour cette dernière espèce, nous utiliserons le terme de *P. depressa*, le plus fréquemment employé par les auteurs ayant effectué les recherches les plus récentes sur cette espèce.

En ce qui concerne la répartition, il faut se référer aux travaux de Dautzenberg et collaborateurs (1887 à 1913), Orton (1929), Fischer-Piette (1932, 1935, 1941), Eslick (1940), Evans (1947 a, b, c, 1953, 1958), Das et Seshappa (1947), Brian et Owen (1952), Southward et Crisp (1954), Ebling et collaborateurs (1962).

Sur les côtes anglaises, *P. vulgata* existe partout ; *P. depressa* disparaît à l'est de l'Île de Wight (Evans, 1953) ; elle est absente des Îles Scilly (Fischer-Piette, 1936) et ne se rencontre pas au-delà d'Anglesey, sur la côte ouest (Crisp et Knight-Jones, 1955). Quant à *P. aspersa*, elle ne semble présente qu'au sud et à l'ouest du pays et existerait également le long des côtes orientales de l'Ecosse (Crisp et Southward, 1958).

Le long du littoral français, les recherches récentes basées sur des diagnoses précises concernent essentiellement la région comprise entre les Sables-d'Olonne et Dieppe ; selon Fischer-Piette, seule *P. vulgata* est présente au nord des Iles Saint-Marcouf, au large du Cotentin.

On doit également à Fischer-Piette (1932, 1935) et à Evans (1958) une étude sérieuse des Patelles de la côte basque.

Le matériel que nous utilisons pour nos recherches expérimentales provenant de la région de Boulogne, il nous a semblé intéressant de préciser la spécificité des Patelles en utilisant les critères de détermination les plus récents.

II - Distribution des Patelles le long des côtes du Boulonnais

Dans cette région, Pelseneer (1926) ne mentionnait l'existence que de *P. vulgata* ; cependant cette conclusion ne peut être admise sans réserve étant donnée l'absence à cette date de caractères spécifiques précis.

La région que nous avons étudiée s'étend d'Equihen au Cap Gris-Nez (Fig. 1) ; constituée de terrains jurassiques, cette zone est encadrée au nord par des falaises crétacées et au sud par une plage sableuse.

Nos relevés périodiques ont été effectués essentiellement sur la digue Carnot, au Cap de la Crèche, au Fort de Croï et au Cap Gris-Nez.

1. - LE CAP DE LA CRÈCHE.

Cette région est constituée de terrains portlandiens dont la base est représentée par un banc de grès qui s'avance vers le large.

Le Cap présente deux zones distinctes :

Au sud de la digue existe un mode battu caractérisé par la présence de quelques touffes de *Pelvetia canaliculata* et une ceinture de *Fucus* (essentiellement *F. serratus*). La zone des *Laminaires* est faiblement découverte, même au moment des plus fortes marées.

Sur la face nord, le mode calme est caractérisé par l'abondance d'*Ascophyllum nodosum* qui tend à se substituer aux *Fucus*. La ceinture de *Laminaires* (*L. digitata* et plus rarement *L. saccharina*) est largement découverte en basse mer de vive eau.

Répartition des Patelles.

Sur les deux faces, la population de Patelles est répartie d'une façon discontinue ; les individus sont essentiellement fixés entre les stipes de *Fucus* et sur les rochers nus, surtout dans la zone des *F. serratus*.

Nous n'avons trouvé comme seule espèce que *P. vulgata* dont la limite d'extension verticale se situe à peu près entre les hautes et les basses mers de morte-eau.

2. - LE FORT DE CROI.

Au fort de Croï, où l'*Ascophyllum nodosum* est absente et où les ceintures de Phéophycées sont largement représentées, seule *P. vulgata* est présente.

Des résultats identiques ont été obtenus sur la face nord de la digue Carnot, la seule qui soit accessible.

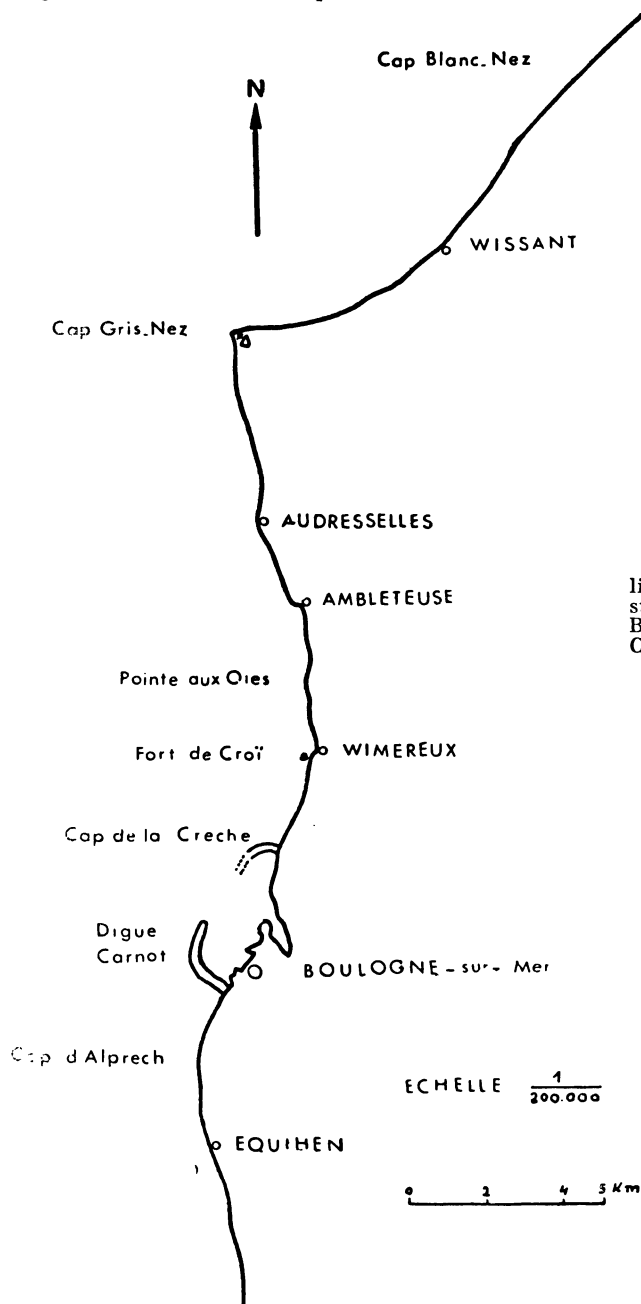


FIG. 1

Carte schématique du littoral boulonnais. Les stations de récolte entre Boulogne-sur-Mer et le Cap Gris-Nez.

3. - LE CAP GRIS-NEZ.

Formée essentiellement de grès jurassique, cette région présente deux zones caractérisées, l'une par la présence de *P. canaliculata* et d'*A. nodosum*, l'autre par un revêtement exclusif de *Fucus*.

Quel que soit le biotope envisagé, nous n'avons récolté que l'espèce *P. vulgata*.

III - Étude systématique des relevés

Le grand nombre d'exemplaires recueillis aux différents points envisagés ci-dessus nous a permis d'effectuer une étude précise des individus en envisageant successivement le rapport R/C et la morphologie des dents radulaires.

1. - RAPPORT R/C.

Rappelons que ce rapport est établi pour chaque individu en fonction de la longueur de la radula et de celle de la coquille.

TABLEAU I
Variations du rapport R/C chez *Patella vulgata*
dans les différentes stations de la côte.

Station	Nomenclature du relevé	Lieu	Niveau algologique	Nombre d'individus	Valeurs extrêmes	Valeur moyenne
						Ecart-type
Digue Carnot	D ₁	Face Nord	<i>F. vesiculosus</i>	50	1,30—2,11	1,55 ± 0,14
	D ₂	Face Nord	<i>F. serratus</i>	50	1,20—1,80	1,49 ± 0,17
Cap de la Crèche	C ₁	Face Nord	<i>F. serratus</i>	50	1,16—1,58	1,55 ± 0,14
	C ₂	Extrémité de Digue	pas de <i>Fucus</i>	50	1,14—1,60	1,49 ± 0,17
Fort de Croix	F ₁	Digue	<i>F. vesiculosus</i>	50	1,15—2,09	1,60 ± 0,11
	F ₂	Ruines du fort	<i>F. serratus</i>	50	1,10—1,75	1,47 ± 0,17
Cap Gris-nez	G ₁	Pointe Sud	<i>F. vesiculosus</i>	50	1,00—1,99	1,51 ± 0,16
	G ₂	" "	<i>F. serratus</i>	50	1,10—1,78	1,42 ± 0,14
	G ₃	R ₂	<i>Chondrus</i>	50	1,20—1,92	1,40 ± 0,16
	G ₄	R ₃	<i>F. serratus</i>	50	1,20—1,88	1,38 ± 0,16

R₂, R₃ = Récifs des Epaulards.

Nous avons étudié ce rapport chez des Patelles provenant de 4 stations ; dans tous les cas, les mesures ont été faites sur 50 individus, en prenant soin d'examiner des animaux de toute taille et récoltés à différents niveaux. Sur le tableau I, sont groupées les caractéristiques relatives aux stations et niveaux de récolte ainsi que les valeurs moyennes et extrêmes du rapport envisagé.

Il convient de comparer ces résultats à ceux des auteurs ayant étudié les Patelles des côtes de l'Atlantique et de la Manche.

Fischer-Piette (1935) donne pour *P. vulgata* des valeurs du rapport R/C variant de 1,66 (Le Conquet) à 1,75 (Saint-Jean-de-Luz et diverses localités jusqu'à Fécamp). Ultérieurement, cet auteur trouve

des valeurs de 1,70 à Dieppe (1941), 1,60 à Saint-Jean-de-Luz (nouvelles études de 1948) et 1,80 à Dinard (1948).

Des variations semblables sont enregistrées si l'on compare les résultats d'Eslick (1940) à ceux d'Evans (1953) qui trouvent respectivement des valeurs de 1,51 à Port-Saint-Mary (Ile de Man) et de 1,46 (Alum Bay) à 1,87 (Bognor reef) sur la côte sud de l'Angleterre.

D'autre part Brian et Owen (1952) ont montré que le rapport R/C varie en fonction des niveaux de récoltes ; il est plus faible pour la population des bas niveaux que pour celle des niveaux supérieurs de la zone intercotidale. Ce fait est confirmé par Ebling et collaborateurs (1962) qui enregistrent une diminution progressive de

TABLEAU II
Variations du rapport R/C chez *Patella aspersa*
le long des côtes ouest-européennes.

Auteur	Année	Localité	Valeur moyenne	Valeurs extrêmes
Fischer-Piette .	1935	Le Conquet	1,03	?
» »	1941	Dinard	1,15	0,8 — 1,4
» »	1948	Côte Basque	1,03	0,7 — 1,3
Eslick.....	1940	Ile de Man	1,05	0,93 — 1,25
Evans.....	1953	Côte sud de l'Angleterre	1,03 à 1,18	0,73 — 1,47

TABLEAU III
Variations du rapport R/C chez *Patella depressa*
le long des côtes ouest-européennes.

Auteur	Année	Localité	Valeur moyenne	Valeurs extrêmes
Fischer-Piette .	1935	Le Conquet	1,8	?
» »	1941	Dinard	2,1	1,6 — 2,7
» »	1948	Saint-Jean-de-Luz	1,67	1,2 — 2,2
Evans.....	1953	Côte sud de l'Angleterre	1,43 à 1,93	1,14 — 2,60

la valeur du rapport R/C depuis les hauts niveaux (1,66) jusqu'aux niveaux les plus inférieurs (1,30).

Les chiffres que nous avons obtenus pour *P. vulgata* se montrent inférieurs à ceux donnés par Fischer-Piette, Evans, Brian et Owen ; ils sont par contre très voisins de ceux rapportés par Ebling.

D'autre part, les valeurs que nous avons trouvées ne peuvent s'appliquer à l'espèce *aspersa* ; en effet, les données numériques relevées dans des travaux antérieurs sont inférieures à celles que nous enregistrons sur nos côtes (tableau II).

Il convient cependant d'être plus circonspect si l'on effectue une comparaison avec les valeurs connues pour *P. depressa* (tableau III).

On constate que l'étude biométrique radulaire n'est bien discriminative que pour *P. aspersa* mais, pour séparer entre elles les deux autres espèces, elle l'est peu, les valeurs moyennes étant très voisines. Cette dernière considération nous a amené à effectuer une étude plus approfondie de certains relevés et à envisager l'examen morphologique des individus et l'étude microscopique des dents radulaires.

2. - ÉTUDE CRITIQUE DE CERTAINS RELEVÉS.

a) Aspect extérieur des Patelles.

Les coquilles des Patelles provenant des différentes stations ont la forme d'un cône plus élevé dans les hauts niveaux que dans la zone basse ; les côtes, alternativement grandes et petites, vont de l'apex aux bords de la coquille.

Les bords ne possèdent pas les crénelures des coquilles déprimées de *P. aspersa* et l'ornementation ne présente pas les fines côtes de *P. depressa*.

L'observation des papilles du manteau n'apporte pas de conclusion valable car si, chez certains individus, elles sont transparentes, chez d'autres elles sont blanchâtres ; or, il faut rappeler que chez *aspersa* et *depressa*, ces papilles sont blanches.

La coloration du corps est également très variable, allant de l'orangé au brun noir.

L'ensemble de ces critères se révèle donc insuffisant pour affirmer la seule présence de l'espèce *vulgata*.

b) Etude des dents de la radula.

L'examen du ruban radulaire selon la technique de Fischer-Piette (1935) montre que, dans la majorité des cas, les dents pluricuspidées n'ont pas la forme typique décrite par cet auteur et ne correspondent ni aux figures données par Evans (1953) pour les groupes A B C E F G de *P. vulgata*, ni à celles des groupes A B D de *P. depressa*. Il y a, par contre, similitude de forme entre les dents du groupe D de *P. vulgata* et C de *P. depressa* (Fig. 2 A, B). L'examen de ces dents nous a conduit à les homologuer au type D₃ de *P. vulgata* car la cuspidé externe est aiguë ; il en est de même pour la cuspidé interne qui est cependant plus élevée que celle décrite par Evans (Fig. 2 D₁). Chez *P. depressa*, ces mêmes cuspidés sont arrondies (Fig. 2 B).

D'autre part, nous n'avons jamais observé de dents du type *aspersa* (Fig. 2 C) où la cuspidé la plus haute est externe, alors que chez les autres espèces (*vulgata*, *depressa*) elle occupe une position médiane.

Cependant, pour compléter ces déterminations, nous avons eu recours à l'observation des dents unicuspidées après dissociation d'une rangée selon la technique de Fischer-Piette et Gaillard (1959). Après traitement d'un fragment de radula à l'eau de Javel diluée, il est facile d'extraire les dents entières sans les léser. L'examen microscopique

pique nous a permis de constater que ces dents présentaient une similitude de forme (Fig. 2, D, 3, 4) avec celles décrites par ces auteurs.

L'ensemble de ces critères de détermination nous ont conduit à admettre la seule présence de *P. vulgata* le long des côtes du Boulonnais où cette espèce présente des variations d'aspect et de caractères radulaires en fonction des niveaux et des stations étudiés.

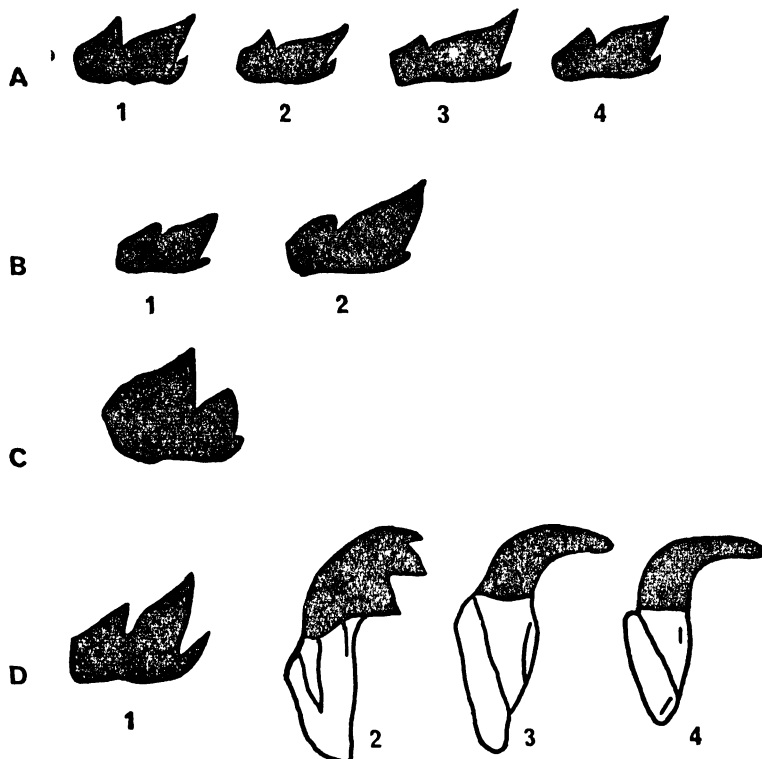


FIG. 2

Quelques aspects des dents de la radula des Patelles atlantiques européennes :
 A : dents pluricuspidées du groupe D chez *Patella vulgata* (d'après Evans) ;
 B : dents pluricuspidées du groupe C chez *Patella depressa* (d'après Evans) ;
 C : une dent pluricuspidée de *Patella aspersa* (d'après Evans) ; D : morphologie
 des dents radulaires des *P. vulgata* du littoral boulonnais.
 1-2 : dents pluricuspidées ; 3 : 2^e dent latérale ; 4 : 1^{re} dent latérale.

Discussion

Si l'on envisage les différents résultats obtenus en biométrie radulaire chez les Patelles, on constate une très grande variabilité : Fischer-Piette (1935, 1948), Evans (1953), Ebling et collaborateurs (1962).

Plusieurs hypothèses ont été avancées pour tenter d'expliquer l'origine de formes transitoires entre les différentes espèces ; de ces différentes publications, il ressort que *P. vulgata* constituerait la souche d'où seraient issues *P. depressa*, *aspersa* et *coerulea* (Evans,

1953, 1958). De toute façon, il reste à mettre en évidence les facteurs qui sont à l'origine de cette évolution phylogénétique.

En ce qui concerne les Patelles recueillies sur le littoral du Boulonnais, il faut retenir que les variations enregistrées dans cette zone se rapprochent de celles signalées par Evans (1953) dans la partie orientale du littoral sud britannique ; à cet endroit, comme dans le Boulonnais, aucune des variations ne s'oriente dans le sens *aspersa*, *depressa* ou *coerulea*.

D'autre part, les biotopes existant sur nos côtes sont caractéristiques de l'espèce *vulgata*. En effet, *P. aspersa* affectionne les mares à *Lithothamnium* (Eslick, 1940), totalement inexistantes sur le littoral envisagé ; d'autre part, *P. aspersa* et *P. depressa* se rencontrent surtout dans la zone intercotidale profonde et très battue (Evans, 1947 a, b, Southward et Orton, 1954). Sur la côte du Boulonnais, cette partie basse du rivage est recouverte d'une épaisse pellicule de vase empêchant la fixation des Mollusques.

En ce qui concerne la variabilité du coefficient radulaire observé chez les individus que nous avons récoltés, il convient d'ajouter que les valeurs du rapport R/C enregistrées sont identiques à celles obtenues par Ebling en Irlande (1962). D'autre part, Koch (1949) signale également en Afrique du Sud, des variations dans l'étude biométrique de la radula des Patelles autochtones.

L'origine de cette variabilité a été attribuée en particulier à l'usure plus ou moins importante de la radula au cours du prélèvement de la nourriture, corrélatif du temps d'immersion du substratum (Jones, 1948 ; Brian et Owen, 1952).

D'autre part, les variations de forme de la coquille, déjà observées par Russell (1907), semblent dues, selon Orton (1933) et Moore (1934) à l'influence de conditions écologiques, le diamètre de l'ouverture augmentant en fonction inverse du temps d'immersion.

Ces différentes hypothèses demanderaient à être vérifiées par des études biométriques pratiquées en de nombreux points du littoral en tenant compte des divers facteurs envisagés.

Les critères les plus récents utilisés dans la diagnose des Patelles ouest-européennes nous permettent de n'envisager comme présente sur la côte du Boulonnais que la seule espèce *Patella vulgata*.

SEXUALITÉ ET REPRODUCTION

I - Rappel des travaux antérieurs

Jusqu'en 1920, la Patelle était considérée comme gonochorique : Cuvier (1817), De Blainville (1825), Milne-Edwards (1840), Lebert et Robin (1846), Gibson (1887), Gemmil (1896), Boutan (1900), Davis et Fleure (1903). En étudiant le taux de masculinité en fonction de la taille des individus, au sein de la population de *Patella vulgata* à Plymouth, Orton (1920, 1928 a) est le premier à émettre l'hypothèse

de l'hermaphrodisme protandrique. Cette inversion de sexe serait susceptible de se produire à n'importe quel âge et affecterait une grande majorité d'individus ; il existerait cependant un faible pourcentage d'animaux génétiquement purs.

Cette hypothèse n'est toutefois pas admise par Pelseneer (1926) qui explique ce taux de masculinité par « une mortalité plus grande du sexe mâle qui prédomine dans le jeune âge ».

Cependant les travaux récents semblent confirmer l'opinion émise par Orton ; parmi les publications les plus marquantes, citons celles de Das et Seshappa (1947), Bacci (1952), Orton, Southward et Dodd (1956) pour *P. vulgata*, de Bacci (1947) pour l'espèce méditerranéenne *P. coerulea*. Chez les deux autres espèces ouest-atlantiques : *P. depressa* et *P. aspersa*, l'hermaphrodisme protandrique n'existerait pas ou serait rare (Orton et Southward, 1961 ; Dodd, 1956).

Il nous a paru utile d'entreprendre, sur les côtes rocheuses du nord de la France, une étude similaire de celle effectuée sur le littoral britannique. Nous envisagerons successivement les techniques d'étude de la population, les périodes de reproduction de *P. vulgata* dans le Boulonnais et le taux de masculinité de cette espèce au cours de l'année et durant le cycle vital.

II - Techniques d'études des relevés

Pour étudier l'évolution génitale des Patelles, nous avons pratiqué des relevés mensuels en divers points de la côte.

1. - MÉTHODES DE RÉCOLTE.

Les individus recueillis proviennent de différents niveaux ; cependant la majeure partie des relevés ont été effectués en basses et hautes mers de morte-eau. Pour obtenir une population homogène, une surface rocheuse à grande densité de Patelles est choisie, sur laquelle tous les exemplaires présents sont récoltés. Pour l'étude statistique, nous avons toujours opéré de la même manière, en classant les individus par catégories de taille ; dans chacune d'elles, les Patelles ont sensiblement le même âge. Ces groupes sont les suivants : inférieur ou égal à 10 mm, 11-15 mm, 16-20, 21-25, 26-30, 31-35 et 36-45. Nous n'avons pas pu envisager l'étude des exemplaires de grande taille qui sont très rares sur nos côtes.

2. - DÉTERMINATION DE L'ÉTAT GÉNITAL.

Comme il n'existe ni organe copulateur, ni dimorphisme sexuel, la détermination du sexe ne peut être réalisée que par l'examen de la glande génitale. Après extraction de l'animal de sa coquille, le manteau est déchiré, puis la masse viscérale est retournée derrière la région céphalique et rabattue à droite ; la gonade plaquée contre le tube digestif est alors visible.

En période de repos génital, les gonades présentent dans les deux sexes une teinte brun orangé due à la présence de pigments caroténoïdes (Goodwin et Taha, 1950 ; Goodwin, 1950).

Lorsque commence l'évolution sexuelle, ces pigments se dispersent, puis le sexe devient discernable par simple examen de la surface de la glande génitale.

3. - LES DIFFÉRENTS STADES DE MATURATION SEXUELLE.

Au cours de la maturation, les gonades des deux sexes subissent de nombreuses modifications, l'évolution des cellules germinales entraînant des accroissements de taille et d'épaisseur. En considérant l'extension de la glande génitale par rapport à la masse viscérale et à la radula, il est possible de diviser le cycle reproducteur annuel en plusieurs stades.

Dans leur travail sur la reproduction de *P. vulgata* en Grande-Bretagne, Orton, Southward et Dodd (1956) distinguent pour chaque sexe, outre le stade 0, correspondant aux individus neutres, 5 stades de maturation et un nombre équivalent pour l'émission des gamètes. Des considérations histologiques que nous n'envisagerons pas dans ce travail nous ont amené à simplifier le schéma donné par les auteurs précités et à diviser le cycle annuel en 5 périodes : stade neutre, 1, 2, 3, 4, dont nous allons envisager les caractéristiques.

a) *Stade neutre* = *stade 0 d'Orton, Southward et Dodd.*

La gonade se présente sous l'aspect d'une mince lame orangée plaquée contre l'hépatopancréas sur la face ventrale de la masse viscérale (Fig. 3 A). Antérieurement, elle est contiguë aux glandes salivaires et, extérieurement, elle s'applique contre une branche du tube digestif : le rectum. Ce stade est relatif aux glandes génitales inactives des deux sexes.

b) *Stade 1* = *stades I.*

La glande génitale qui ne s'étend jamais vers la région céphalique entre en contact avec la radula et dans son extension n'atteint pas la limite postérieure de la masse viscérale (Fig. 3 B).

c) *Stade 2* = *stades II.*

Le sexe est toujours déterminable à l'œil nu ; la gonade atteint les bords externe et postérieur de la masse viscérale. Elle refoule la radula vers la partie droite du corps et son épaisseur s'est considérablement accrue (Fig. 3 C).

d) *Stades 3* = *stades III et IV.*

La gonade, très épaisse, s'étend jusqu'à la partie droite du corps, la radula est alors rejetée sur la portion latérale droite de la masse viscérale (Fig. 3 D).

A ce stade, chez la femelle, de nombreux ovocytes sont libres et atteignent leur taille maximum. Chez le mâle, les spermatozoïdes sont très nombreux dans la lumière des tubules séminifères. On peut considérer que les individus ayant atteint ce stade sont mûrs.

e) *Stade 4 = stades V et V⁺*.

La glande génitale recouvre presque complètement la masse viscérale et forme hernie sur le côté droit (Fig. 3 E) ; elle comprime forte-

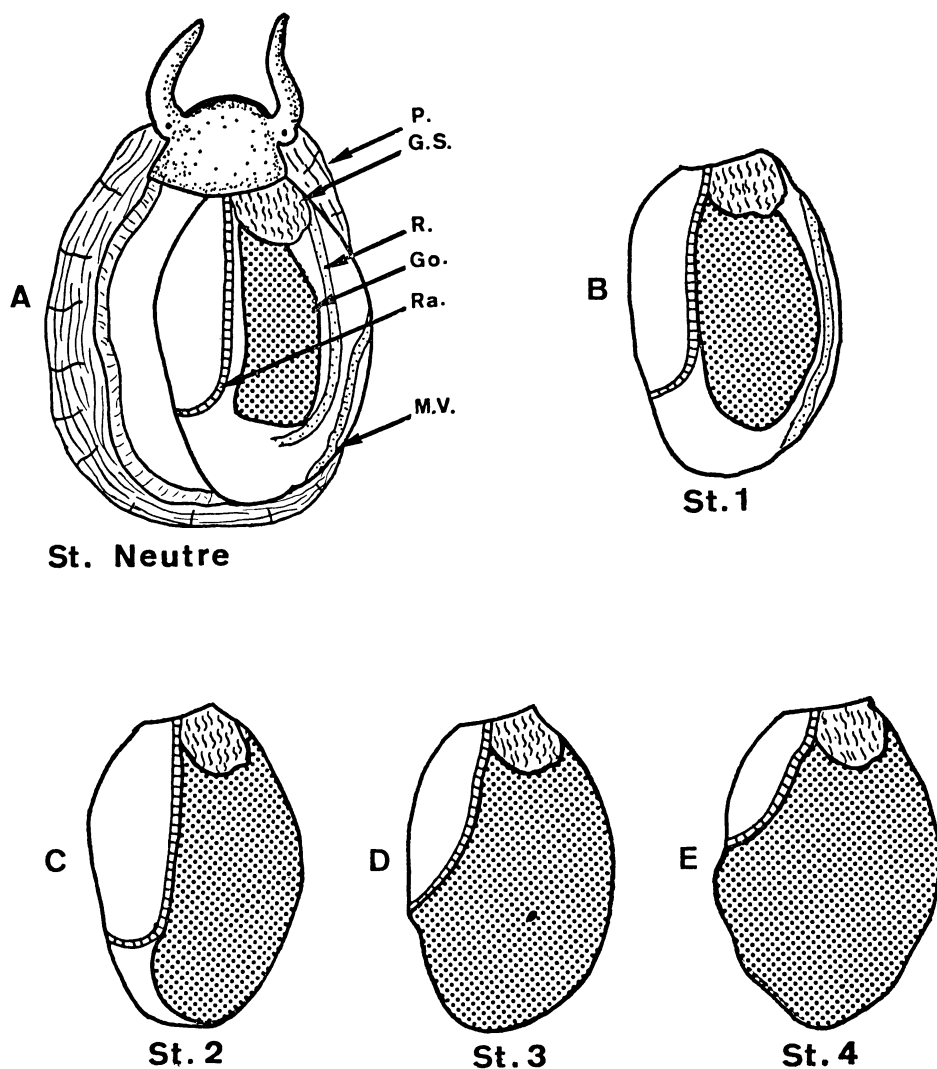


FIG. 3

Représentation schématique des différents stades de maturation sexuelle au cours du cycle reproducteur annuel chez *P. vulgata*.

La tête et le pied sont vus dorsalement, la masse viscérale ventralement après sa torsion vers la droite, derrière la région céphalique.

G.G. : glande génitale - G.S. : glandes salivaires - M.V. : masse viscérale - P. : pied - R : rectum.

ment le tube digestif et, comme au stade 3, elle fait saillie lorsque le manteau est enlevé ; elle peut même rompre ce dernier lors du décollement de l'animal de son substratum.

III - Résultats

A - PÉRIODES DE REPRODUCTION DE *P. VULGATA* DANS LE BOULONNAIS.

Dans le tableau IV, nous avons groupé les valeurs numériques relatives aux mâles et femelles mûrs au cours du cycle annuel (1) et les courbes de la figure 4 représentent les variations annuelles dans les deux sexes.

TABLEAU IV
Pourcentages d'individus matures des 2 sexes
au cours du cycle reproducteur annuel.

	T ♂	T ♀	♂ mûrs	♀ mûres	Pourcentage ♂ mûrs	Pourcentage ♀ mûres
Juillet 1963	266	98	19	10	7,3	10,2
Août	342	87	174	45	50,8	51,7
Septembre	359	96	206	63	57,3	65,6
Octobre	467	115	324	87	69,3	75,6
Novembre	153	37	109	23	71,2	62,1
Janvier 1964 ...	415	104	159	41	38,3	39,4
Mars	203	48	15	3	7,3	6,2
Avril	153	77	3	3	2	3,8
Mai	68	48	0	2	0	4,1
Juin	46	30	4	1	8,6	3,3
Juillet	153	89	32	22	20,9	22,9
Août	359	68	132	27	36,7	40,4

T = nombre total de mâles et de femelles récoltés.

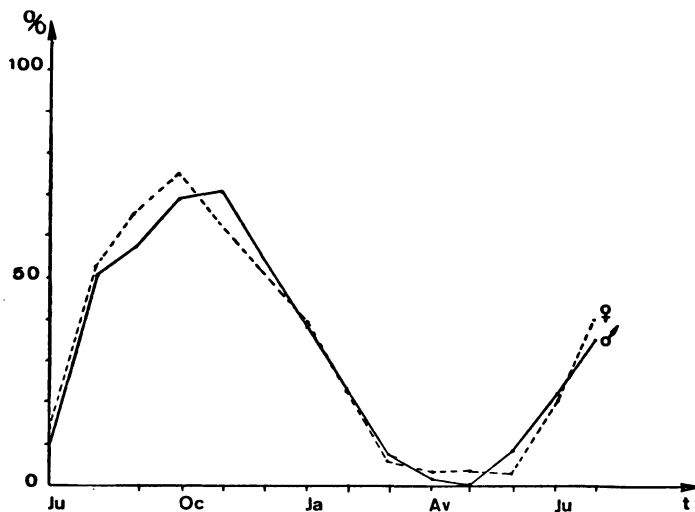


FIG. 4

Variations du taux d'animaux mûrs des deux sexes au cours du cycle génital annuel.

(1) Dans l'établissement de ce tableau, nous avons considéré comme mûrs les individus dont les gonades sont aux stades 3 et 4 définis précédemment.

On constate que :

— l'allure générale des deux courbes est identique, les maximums et minimums se plaçant aux mêmes saisons pour les deux sexes (octobre-novembre et avril-mai) ;

— pendant la période de repos génital, on rencontre encore des individus mûrs des deux sexes.

La figure 5, représentant les variations du pourcentage d'animaux neutres, mâles et femelles, au cours d'un cycle annuel confirme ces observations puisqu'elle montre que les individus neutres représentent 30 à 40 p. 100 de la population en mars, 60 à 70 p. 100 entre avril et juin et moins de 10 p. 100 entre août et décembre.

C'est donc entre août et janvier que la majeure partie des Patelles subissent la maturation sexuelle ; la reproduction de *P. vulgata* sur les côtes septentrionales françaises de la Manche survient donc en automne et dans la première moitié de l'hiver.

Nos résultats sont voisins de ceux obtenus par Orton, Southward et Dodd (1956) sur la côte sud de l'Angleterre et les observations relatives au cycle reproducteur annuel de *P. vulgata* rejoignent en partie celles faites à Wimereux par Pelseneer (1926) : « Les glandes génitales sont mûres toute l'année, la maturité sexuelle est passée en avril et mai, la ponte et la fécondation se faisant au commencement de l'année ».

B - LE TAUX DE MASCULINITÉ CHEZ *P. VULGATA*.

1 - Variations annuelles de la population.

Dans le tableau V, nous avons rapporté les caractéristiques numériques des différents relevés, en faisant figurer le nombre d'individus neutres, mâles et femelles et les pourcentages respectifs par rapport à la population totale. D'autre part, nous avons évalué les taux de mâles et de femelles au cours de l'année, par rapport au nombre total des individus sexués, en excluant donc les neutres. La figure 5 schématise l'évolution des différents types sexuels.

L'examen des résultats montre que :

— la population de *P. vulgata* est constituée en grande partie par des mâles et, à aucun moment de l'année, les courbes représentatives des pourcentages de mâles et de femelles par rapport au nombre total d'individus récoltés n'ont de point commun ;

— la population femelle est relativement stable au cours du cycle annuel ;

— dans aucun relevé mensuel, le pourcentage des neutres n'atteint 100, le maximum étant voisin de 70 ; il y a donc toujours, au cours de l'année, des gonades chargées de produits génitaux et on peut penser qu'il existe une superposition de deux cycles de reproduction successifs : lorsque des gonades sont en fin de maturation, d'autres ont déjà commencé un nouveau cycle ;

— on observe encore d'août à novembre des individus en phase neutre. Cette présence de Patelles indifférenciées pendant la période de reproduction est la conséquence d'une maturation tardive de cer-

TABLEAU V

Données numériques relatives aux animaux neutres, mâles et femelles au cours du cycle annuel.

Mois	T	N	♂	♀	Pourcentage N/T	Pourcentage ♂/T	Pourcentage ♀/T	Pourcentage ♂/T-N	Pourcentage ♀/T-N
Juillet 1963 ..	416	52	266	98	12,5	63,9	23,6	63	27
Août	449	20	342	87	4,4	76,1	19,5	80	20
Septembre ...	465	10	359	96	2,1	77,2	20,8	79	21
Octobre	602	20	467	115	3,3	77,5	19,2	80	20
Novembre ...	200	9	153	37	4,5	76,5	19	80	20
Janvier 1964 .	599	80	415	104	13,3	69,2	17,5	80	20
Mars	399	143	203	48	36,2	51,6	12,2	81	19
Avril	555	325	153	77	58,5	27,7	13,8	77	33
Mai	379	263	68	48	69,3	17,9	12,8	59	41
Juin	228	151	46	30	66,4	20,2	13,4	62	38
Juillet	402	80	186	136	20,1	46,4	33,5	65	35
Août	666	23	455	188	3,4	68,3	28,3	70	30
Septembre ...	475	47	359	68	9,8	75,9	14,3	84	16
Novembre ...	284	40	204	40	14	72	14	83	17

T : nombre total d'individus récoltés - N : nombre d'exemplaires neutres.

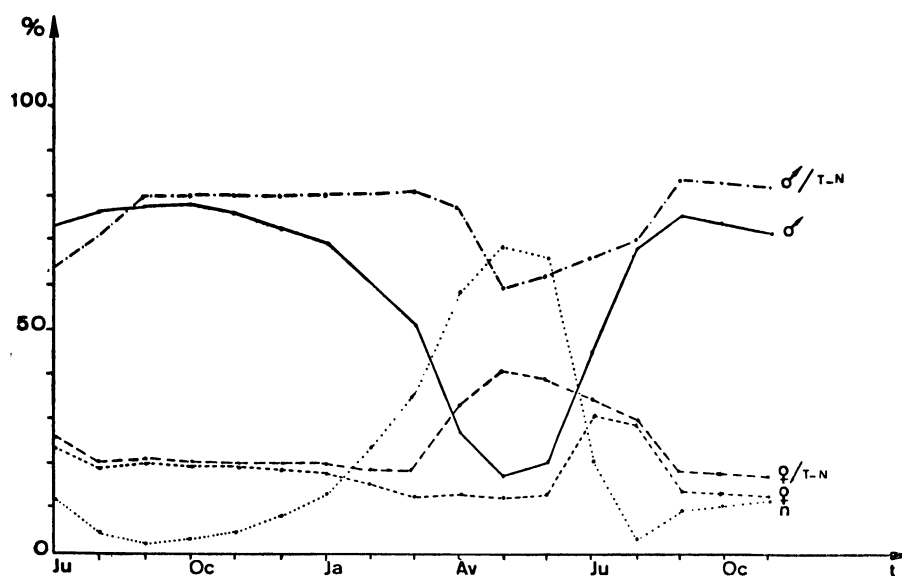


FIG. 5

Variations du pourcentage d'individus neutres, mâles et femelles, au cours du cycle reproducteur annuel.

tains animaux et de l'existence de très jeunes individus dont la différenciation sexuelle surviendra au cours du prochain cycle reproducteur ;

— les courbes représentatives des pourcentages d'individus mâles et femelles par rapport au nombre des sexués (T - N) montrent que la période de reproduction est caractérisée par la stabilité des deux sexes tandis que, de mars à juillet, la sexualité semble moins stable.

Nous reviendrons ultérieurement sur ce problème, mais il convient de noter dès maintenant que, pendant cette dernière période, la population mâle reste prépondérante.

Ces résultats généraux nous apportent déjà des renseignements sur la proportion des sexes ; l'étude systématique de chaque catégorie de taille va nous permettre de préciser les phénomènes.

2 - Proportion sexuelle en fonction de la taille des individus.

a) Evolution de la sexualité au cours du cycle vital.

Dans le tableau VI, nous avons réuni les données relatives à l'état génital de la population de *P. vulgata* en fonction de la taille,

TABLEAU VI
Taux de masculinité chez *P. vulgata*, en fonction de la taille pendant la période optimale de reproduction (août-janvier).

	11-15	16-20	21-25	26-30	31-35	36-45
Nombre de neutres	53	52	23	8	—	2
Nombre de ♂	30	307	651	481	181	86
Nombre de ♀	1	18	92	185	71	72
Nombre total	84	377	766	674	252	160
Pourcentage N/T	63	13,9	3	1,2	—	1,2
Pourcentage ♂/T	35,7	81,3	85	71,3	71,9	53,7
Pourcentage ♀/T	1,3	4,8	12	27,5	28,1	45,1
Pourcentage ♂/T-N	97	94,5	85,4	72,3	71,9	54,5
Pourcentage ♀/T-N	3	5,5	14,6	27,7	28,1	45,5

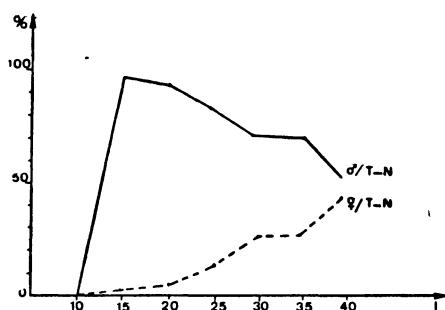


FIG. 6

Variations du taux des individus mâles et femelles par rapport au nombre d'animaux sexués (T - N) pendant la période de reproduction.

pendant la période de reproduction (août-janvier). Nous avons également noté les taux d'individus mâles et femelles par rapport au nombre d'animaux dont le sexe est déterminable et exclu de ce tableau les individus dont la taille est inférieure à 10 mm et qui se sont tous révélés neutres.

Les courbes de la figure 6 représentent les variations du pourcentage de mâles et de femelles par rapport au nombre de sexués (T - N) pendant cette même période.

Les résultats obtenus montrent que :

- dans les catégories comprises entre 11 et 20 mm, il y a toujours plus de 90 p. 100 de mâles ;
- dans la classe 21-25 qui groupe des individus ayant déjà subi au moins une maturation, le pourcentage des mâles atteint encore 85 ;
- le nombre des mâles diminue de plus en plus en fonction de la taille ; inversement, la proportion de femelles augmente et finalement une égalité des sexes s'établit (45 mm).

Discussion

Le fait essentiel qui ressort de l'examen des proportions sexuelles est la prédominance des mâles.

Pour interpréter ce phénomène, il est tout d'abord impossible d'admettre que la reproduction mâle commence chez les individus de plus petite taille que celle des femelles. En effet, s'il en était ainsi,

TABLEAU VII
Variations du pourcentage des individus femelles
au cours de la période de reproduction juillet-janvier.

	11-15	16-20	21-25	26-30	31-35	36-45
Pourcentage J	8,4	14,6	23,6	36	41	60
Pourcentage Mx	6 (Octobre)	10,9 (Septembre)	15,7 (Août)	34,5 (Août)	40 (Août)	55,5 (Août)
Pourcentage m	1,2	4,9	10,2	26,2	27,2	45,5

Pourcentage J : pourcentage de femelles dans les relevés de juillet - pourcentage Mx : taux maximum observé pendant les autres mois de la période de reproduction - pourcentage m : taux moyen au cours des autres mois de la même période.

la majeure partie des individus devraient évoluer ultérieurement en femelles.

Ainsi, dans la catégorie 11-15, on en obtiendrait 63 p. 100 (tableau VI) ; or, dans les classes suivantes, on n'enregistre qu'un pourcentage très faible de femelles : 12 p. 100 (21-25), 27,5 p. 100 (26-30) et, par contre, le nombre de mâles est toujours très élevé chez les sexués de petite taille et diminue au fur et à mesure de la croissance somatique.

Cette variation enregistrée dans le taux de masculinité ne peut être que la conséquence d'un hermaphrodisme protandre ; cette hypothèse avancée dès 1920 par Orton se trouve confirmée par l'étude histologique que nous avons entreprise sur les gonades et dont les résultats seront publiés ultérieurement.

L'existence chez *P. vulgata* d'un hermaphrodisme protandre demande à être précisée par la détermination du moment auquel se produit l'inversion sexuelle, ce que nous allons envisager à présent.

b) *Evolution de la sexualité au cours du cycle annuel.*

Sur la figure 7, nous avons groupé les courbes relatives aux variations annuelles des pourcentages de neutres, mâles et femelles dans chaque catégorie de taille.

Les Patelles dont la longueur ne dépasse pas 10 mm sont toujours sexuellement indifférenciées. Dans les classes suivantes, le pourcentage de femelles est maximum en juillet (tableau VII) et augmente régu-

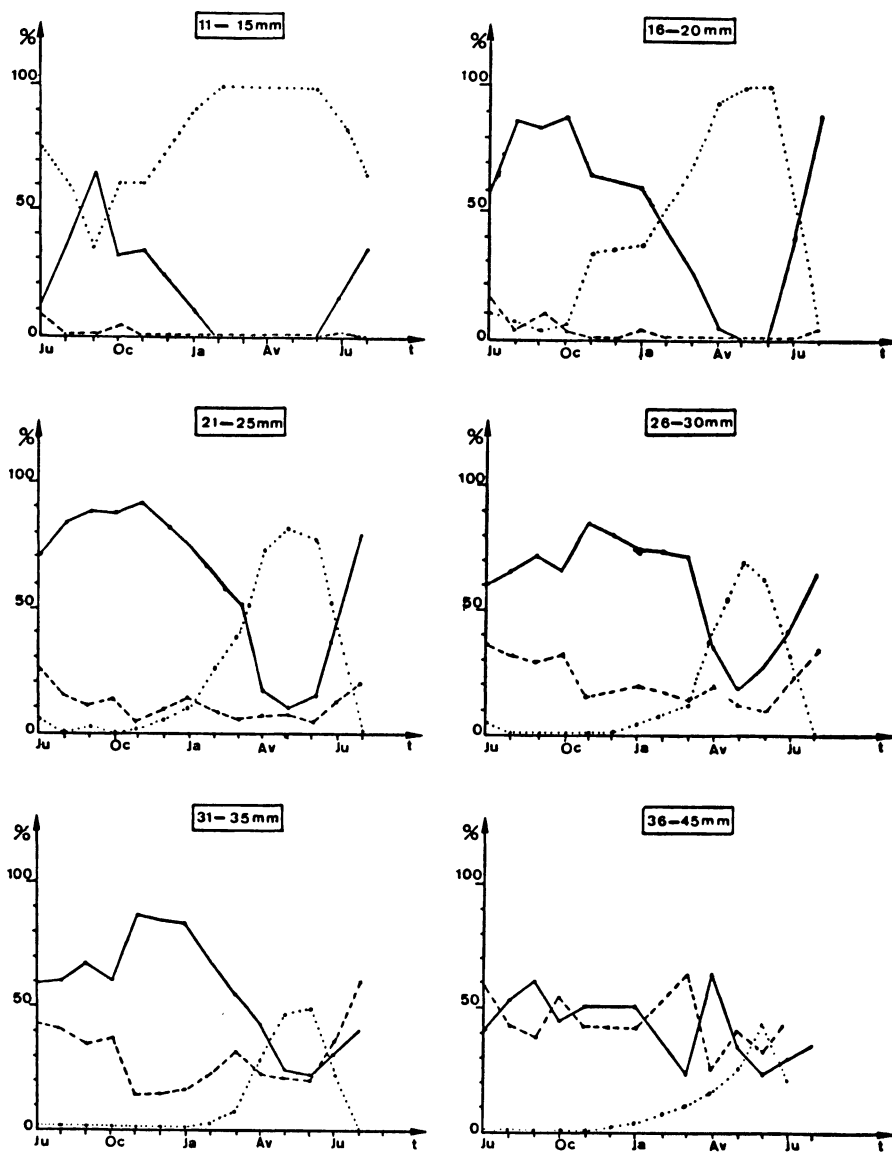


FIG. 7

Variations annuelles du pourcentage d'individus neutres, mâles et femelles, en fonction de la taille.

En pointillé, les courbes représentatives des animaux neutres, en trait plein, celles relatives aux mâles et en tirets celles ayant trait aux femelles.

lièrement avec la taille des individus. Cette constatation incite à penser qu'un certain nombre de mâles se transforment en femelles au cours de chaque période d'inactivité sexuelle. Corrélativement, pendant la période de reproduction (août-février), la stabilité sexuelle se traduit par une constance du nombre de mâles et de femelles (Fig. 5).

L'inversion sexuelle peut intervenir chez des individus de taille variée pour la population considérée. Le seul examen de la figure 7 montre en effet qu'à une diminution du pourcentage d'individus neutres correspond une augmentation sensiblement de même taux du pourcentage de mâles, les plus grandes variations sont observées pour les classes d'individus de 16 à 25 mm. On doit donc admettre l'existence d'un hermaphrodisme protandre dans la population de *P. vulgata* des côtes du Boulonnais.

Summary

The study of the distribution of *Patellae* along the shore of the Boulogne area completes the former researches made on the atlantic shore, in the Channel and the North Sea.

Patella vulgata is the only species to be found which confirms Fischer-Piette's observations as concerns the existence of that unique species to the north of St Marcouf Isles. Although specifically homogenous, the distribution of *Patella vulgata* shows variations due to their surroundings.

The biometrical study of the radula indeed shows a reduction of the R/C proportion between high level and low level individuals. Those phenotypical variations are to be compared to those noticed in Ireland by Ebling. The numerical values are appreciably identical and are related to the vertical distribution of the picked up patellae.

The study of the reproduction cycle and the evolution of sexuality led us to the following conclusions:

- the optimal period of reproduction is from august to january or february and most individuals are rest sexually speaking from march to june;

- the sex ratio is characterized by the fact that the males are much more numerous than the females;

In the course of the life cycle, 90 per cent at least of the patellae are male ones at the first maturation; that rate decreases with the growing of their size. Inversely, the proportion of females increases. The equality of the sexes is achieved for individuals reaching about 45 mm. Such variations are related to the existence of some protandrical hermaphroditism.

- The sexual differentiation is achieved among patellae whose shells are more than 10 mm long.

The change of sex takes place essentially during the time of sexual inactivity: it mainly concerns individuals whose size is between 15 and 45 mm.

Those results are consistent with those of Orton (1928), Orton, Southward and Dodd (1956) obtained by researches made along the British seashore.

Researches are now being made to determine more precisely that sexual inversion and find out what causes it.

Zusammenfassung

Die Untersuchungen zur Verteilung der Napfschnecken längs der Küste des "Boulonnais" (Gegend von Boulogne) stellen eine Ergänzung zu den früheren an der europäischen Atlantikküste, sowohl im Kanal — als im Nordseegebiet, durchgeführten Beobachtungen dar.

Patella vulgata ist die einzig aufgefundene Art, eine Tatsache welche die Fischer-Piette'schen Beobachtungen über das alleinige Bestehen dieser Spezies nördlich der Inseln Saint-Marcouf bestätigt. Trotz ihrer spezifischen Gleichartigkeit zeigt die Population von *P. vulgata* gewisse ortsgebundene Variationen.

Aus den an der Radula durchgeführten biometrischen Untersuchungen stellt sich eine Verminderung des R/C Verhältnisses (Länge der Radula zur Länge der Schalenlängsachse) heraus, im Sinne einer Abstufung von den an die oberen

Lagen zu den an die tieferen Lagen der Gezeitenzone gebundenen Tiere. Diese phänotypischen Variationen sind mit denjenigen, die von Ebling in Irland beobachtet wurden, vergleichbar; die in beiden Fällen wesentlich identischen Zahlenverhältnisse stehen mit der vertikalen Verteilung der eingesammelten Patellen im Zusammenhang.

Die Untersuchungen über den Fortpflanzungszyklus und die Abänderungen der Geschlechtstendenzen ziehen folgende Schlussfolgerungen nach sich:

— Die optimale Fortpflanzungsperiode erstreckt sich vom Monat August bis in die Monate Januar-Februar; die meisten Tiere befinden sich von März bis Juni im Geschlechtsruhezustand.

— Das Geschlechtsverhältnis wirkt sich im Sinne einer überwiegenden Mehrheit zugunsten der Männchen aus.

Im Laufe des Lebenszyklus gehören die Patellen, zu Zeit der ersten Geschlechtsreife, bis zu 90 % dem männlichen Geschlecht an. Bei Grössenzunahme der Individuen nimmt dieser Prozentsatz ab und die Anzahl der Weibchen nimmt dabei zu. Das Geschlechtsgleichgewicht ist bei einem Ausmass von etwa 45 mm erreicht. Diese Veränderungen sind mit dem Bestehen eines proterandrischen Hermaphroditismus verbunden.

— Die Geschlechtsdifferenzierung beginnt bei Individuen die eine Schalengrösse von 10 mm erreicht haben.

Der Geschlechtsumschlag vollzieht sich hauptsächlich während des sexuellen Ruhezustandes und betrifft Tiere die eine Grösse zwischen 15 und 45 mm erreicht haben.

Diese Befunde stimmen mit den von Orton (1928 a), Orton, Southward and Dodd (1956) an der britischen Küste angestellten Untersuchungen überein.

Es sind zur Zeit Untersuchungen im Gange, die diesen Geschlechtsumschlag und dessen Ursache aufklären sollen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BACCI, G., 1947. — L'inversione del sesso ed il ciclo stagionale della gonade in *Patella coerula* L. - *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 21, pp. 183-217.
- BACCI, G., 1952. — Osservazioni citologiche sulla inversione sessuale nella *Patella vulgata* di Plymouth. *Boll. Zool. Ital.*, 19, 1-3, pp. 57-63.
- BLAINVILLE, H.D. de, 1825. — Manuel de Malacologie et de Conchyliologie, Paris.
- BOUTAN, L., 1900. — La Patelle commune (*Patella vulgata* L.). *Zoologie descriptive*, 2, pp. 343-380.
- BRIAN, M.V. and OWEN, G., 1952. — The relation of the radula fraction to the environment in *Patella*. *J. Ecol.*, 21, pp. 241-249.
- CRISP, D.J. and KNIGHT-JONES, E.W., 1955. — Discontinuities in the distribution of shore animals in North Wales. *Rep. Bardsey Observatory Year*, 1954, pp. 29-34.
- CRISP, D.J. and SOUTHWARD, A.J., 1958. — Distribution of intertidal organisms along the coasts of the English Channel. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 37, pp. 157-208.
- CUVIER, G., 1817. — Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Paris.
- DAS, S.M. and SESHAPPA, G., 1947. — A contribution to the biology of *Patella*: on population distribution and sex proportions in *Patella vulgata* L. at Cullercoats, England. *Proc. Zool. Soc.*, 117, pp. 653-662.
- DAUTZENBERG, PH., 1887. — Une excursion malacologique à Saint-Lunaire (I et V). *Bull. Soc. d'études scientifiques Paris*, IX.
- DAUTZENBERG, PH., 1900. — Faunule malacologique de Saint-Malo. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, 362.
- DAUTZENBERG, PH. et DUROUCHOUX, P., 1906. — Supplément à la faunule malacologique des environs de Saint-Malo. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, 423, pp. 39-45; 424, pp. 53-60; 425, pp. 73-77.
- DAUTZENBERG, PH. et DUROUCHOUX, P., 1913. — Les Mollusques de la Baie de Saint-Malo. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, 514.
- DAVIS, J.R.A. and FLEURE, H.J., 1903. — *Patella* (The Common Limpet). *L.M.B.C. Memoirs*, 10.
- DODD, J.M., 1956. — Studies on the biology of limpets. III. Hermaphroditism in the three British species of *Patella*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 35, pp. 327-340.

- EBLING, F.J., SLOANE, J.F., KITCHING, J.A. and DAVIES, A.M., 1962. — The ecology of Lough Ine. XII: The distribution and characteristics of *Patella* species. *J. Anim. Ecol.*, *G.B.*, 31, 3, pp. 457-470.
- ESLICK, A., 1940. — An ecological study of *Patella* at Port St Mary, Isle of Man. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, 152nd Session, part 1, pp. 45-58.
- EVANS, R.G., 1947 a. — The intertidal ecology of Cardigan Bay. *J. Ecol.*, 34, pp. 273-309.
- EVANS, R.G., 1947 b. — The intertidal ecology of selected localities in the Plymouth neighbourhood. *J. Mar. Biol. Ass., U.K.*, 27, pp. 173-218.
- EVANS, R.G., 1947 c. — Studies on the biology of British limpets. Part I. The genus *Patella* in Cardigan Bay. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 117, pp. 411-423.
- EVANS, R.G., 1953. — Studies on the biology of British limpets. The genus *Patella* in the south coast of England. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 132, pp. 357-376.
- EVANS, R.G., 1958. — The genus *Patella* on the west coast of France. *J. Conchyl.*, 98, pp. 126-151.
- FISCHER, P., 1865. — Faune conchyliologique marine du département de la Gironde et des côtes Sud-Ouest de la France. *Act. Soc. Linn. Bordeaux*, 25, 3^e sér., fasc. 5.
- FISCHER-PIETTE, E., 1932. — Répartition des principales espèces fixées sur les rochers battus des côtes et des îles de la Manche, de Lannion à Fécamp. *Ann. Inst. Océanogr.*, 12, pp. 105-213.
- FISCHER-PIETTE, E., 1935. — Systématique et biogéographie des Patelles d'Europe et d'Afrique du Nord. *J. Conchyl.*, 79, pp. 5-66.
- FISCHER-PIETTE, E., 1936. — Etude de la biogéographie intercotidale des deux rives de la Manche. *J. Linn. Soc., Zool.*, 40, pp. 181-272.
- FISCHER-PIETTE, E., 1941. — Observations biométriques sur les Patelles de la Manche. *J. Conchyl.*, 84, pp. 300-306.
- FISCHER-PIETTE, E., 1946. — Analyse du travail d'Orton. *J. Conchyl.*, 87, pp. 83-84.
- FISCHER-PIETTE, E., 1948. — Sur les éléments de prospérité des Patelles et sur leur spécificité. *J. Conchyl.*, 88, 2, pp. 45-96.
- FISCHER-PIETTE, E. et GAILLARD, J.M., 1959. — Les Patelles au long des côtes atlantiques ibériques et nord-marocaines. *J. Conchyl.*, 99, pp. 135-200.
- GEMMIL, J.F., 1896. — On some cases of hermaphroditism in the limpet (*Patella*) with observations regarding the influence of nutrition on sex in the limpet. *Anat. Anz.*, 12, pp. 392-395.
- GIBSON, R.J., 1887. — Anatomy and Physiology of *Patella vulgata*. *Trans. R. Soc. Edimburg*, 32, p. 601.
- GOODWING, T.W., 1950. — Carotenoid distribution in the gonads of the limpets *Patella vulgata* and *Patella depressa*. *Biochem. J.*, 47, pp. 249-251.
- GOODWING, T.W. and TAHA, M.M., 1950. — The carotenoids of the gonads of the limpets *Patella vulgata* and *Patella depressa*. *Biochem. J.*, 47, pp. 244-249.
- JEFFREYS, J.G., 1865. — *British Conchology*, III.
- JONES, N.S., 1948. — Observations and experiments on the biology of *Patella vulgata* at Port St Mary, Isle of Man. *Trans. Lpool Biol. Soc.*, 56, pp. 60-77.
- KOCH, H.J., 1949. — A review of the south African representatives of the genus *Patella linnaeus*. *Ann. Natal. Mus.*, 11, p. 487.
- LEBERT et ROBIN, 1846. — Notes sur les testicules et les spermatozoïdes des Patelles. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, sér. 3, 5, p. 191.
- Marine Biological Association, 1931. — Plymouth Marine Fauna (2nd edit., Plymouth).
- Marine Biological Association, 1957. — Plymouth Marine Fauna (3rd edit., Plymouth).
- MILNE-EDWARDS, 1840. — Observations sur les organes sexuels de Mollusques et Zoophytes. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, sér. 3, 13, p. 375.
- MOORE, H.B., 1934. — On "ledging" in shells at Port Erin. The relation of shell growth to environment in *Patella vulgata*. *Proc. Malacol. Soc. Lond.*, 21, pp. 217-222.
- ORTON, J.H., 1920. — Sex phenomena in the common limpet (*Patella vulgata*). *Nature*, 104, pp. 373-374.
- ORTON, J.H., 1928. — Observations on *Patella vulgata*. Part I. Sex phenomena breeding and shell-growth. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 15, pp. 851-862.
- ORTON, J.H., 1929. — Observations on *Patella vulgata*. Part III. Habitat and habits. *J. Mar. Biol. Ass., U.K.*, 16, pp. 277-288.
- ORTON, J.H., 1933. — Studies on the relation between organisms and environment. *Trans. Lpool Biol. Soc.*, 46, pp. 1-16.
- ORTON, J.H., 1946. — Biology of *Patella* in Great Britain. *Nature*, 158, pp. 173-174.

- ORTON, J.H. and SOUTHWARD, A.J., 1961. — Studies on the biology of limpets. Part IV. The breeding of *Patella depressa* Pennant on the North Cornish Coast. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 41, 3, pp. 653-662.
- ORTON, J.H., SOUTHWARD, A.J. and DODD, J.M., 1956. — Studies on the biology of limpets. II. The breeding of *Patella depressa* Pennant on the north cornish coast. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 35, pp. 149-176.
- PELSENEER, P., 1926. — La proportion relative des sexes chez les animaux et particulièrement chez les Mollusques. *Acad. Roy. Belg., Sciences*, 2^e sér., 8, p. 258.
- PILSBRY, 1891. — In *Tryon Manuel of Conchology*, 13.
- RUSSELL, E.S., 1907. — Environmental studies on the limpet. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, pp. 856-870.
- SOUTHWARD, A.J. and CRISP, D.J., 1954. — The distribution of certain intertidal animals around the Irish coast. *Proc. R. Irish Acad.*, 57 (B), 1, pp. 1-30.
- SOUTHWARD, A.J. and ORTON, J.H., 1954. — The effects of wave action on the distribution and numbers of the commoner animals living on the Plymouth breakwater. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 33, pp. 1-19.
- WINCKWORTH, R., 1932. — The British Marine Mollusca. *J. Conchyl.*, 19, p. 211.