

La variabilité de l'Escargot Petit-Gris

Helix aspersa Müller

par Henry CHEVALLIER *

Résumé. — *Helix aspersa* est une espèce « atlanto-méditerranéenne » assez ubiquiste dont le polymorphisme prononcé se traduit par une variation de la taille, de la coloration, de la forme, de l'épaisseur et de la sculpture de la coquille. Les divers morphotypes sont décrits. La coloration et le système de bandes de la coquille sont d'origine génétique mais le milieu a peut-être une action secondaire sur leur variation. Plusieurs variétés semblent être adaptatives. Certaines morphes correspondent, sans doute, à des sous-espèces. L'origine du gigantisme et du nanisme est discutée. Ce polymorphisme a donné vraisemblablement, en grande partie, à l'espèce sa potentialité d'adaptation et d'acclimatation.

Abstract. — *Helix aspersa* is an "atlanto-mediterranean" species rather ubiquist of which polymorphism is expressed by variations in size, colour and banding, shape, thickness and sculpture of the shell. These different morphs are listed. The colour banding pattern of the shell have a genetic origin but the environment may add a secondary effect to this variability. Several varieties seem to be adaptative forms. Some morphs may be, in fact, subspecies. Origin of the giant and dwarf forms is discussed. This polymorphism probably has played a large part in the species potentiality of adaptation and successfull introduction.

ORIGINE ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DE L'ESPÈCE

L'Escargot Petit-Gris, *Helix aspersa*, est un Pulmoné terrestre paléarctique vivant dans la région méditerranéenne et dans la région atlantique européenne. Sa répartition géographique est la suivante. Pour la région méditerranéenne : Afrique du Nord (à l'exception des zones présahariennes), sud et est de l'Espagne, îles Baléares, Sardaigne, Corse, Sicile, Roussillon, Languedoc, Provence, Italie (sauf la zone alpine et subalpine), le nord-ouest de la Yougoslavie, la Grèce et l'Archipel, l'Anatolie occidentale, Chypre, la côte méditerranéenne du Proche-Orient, de l'Égypte et de la Lybie. Pour la région européenne atlantique : l'Espagne et le Portugal atlantiques, la vallée de la Garonne et les pays subpyrénéens, les régions océaniques de la France, de la Belgique et des Pays-Bas, la Grande-Bretagne (sauf le nord de l'Écosse), l'Irlande. Dans le Centre et l'Est de la France et dans l'Europe moyenne l'Escargot Petit-Gris a été introduit dans des zones urbaines ou sub-urbaines. L'espèce, suffisamment ubiquiste, est, en effet, facilement acclimatable dans des régions à climat de type méditerranéen, tempéré océanique, tempéré semicontinental et

* Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 55, rue Buffon, 75005 Paris.

Les photographies sont dues à M^{lle} Françoise DANRIGAL du même laboratoire.

même tropical. Les lieux d'introduction sont nombreux dans toutes les parties du monde : Afrique occidentale, Afrique du Sud, île de Sainte-Hélène, Canaries, États-Unis, Mexique, Amérique du Sud, Océanie, Australie ... (GERMAIN, 1905 ; TAYLOR, 1910).

L'origine de *Helix aspersa* et les étapes de sa diffusion restent à préciser. TAYLOR (*supr. cit.*) énumère, d'après la littérature, les stations où l'espèce a été trouvée à l'état fossile ou subfossile : dépôts quaternaires de Villefranche-sur-Mer datés par CAZIOT du Pléistocène moyen, brèches de Toga à Bastia (Corse) datées de la même époque (CAZIOT, 1911), « travertin » d'Ascoli Piceno en Italie et « travertin » de l'île de Galita au sud de la Sardaigne, grottes de Gibraltar. PALLARY (1901) cite l'espèce dans « presque tous les dépôts quaternaires du nord de l'Afrique » et dans « le Pliocène de la Batterie espagnole d'Oran ». A Nice, CAZIOT et MAURY (1912) signalent *H. aspersa* dans les dépôts argileux du Petit Piol (sous la forme *minor*) et dans les dépôts argilosableux de Montalban « avec des coquilles marines remaniées du Pliocène supérieur » (un individu décrit comme variété *antiqua*, nlle var.). Récemment MOREL (1974), qui a étudié les formations quaternaires dans des quartiers ouest de Nice, a déterminé un *H. aspersa* de forme *minor* dans des sables limoneux interstratifiés préminéliens (terrasse marine de 85 m).

TAYLOR (*supr. cit.*) doute que l'espèce ait existé avant l'Holocène dans les îles britanniques mais dit qu'on l'a trouvée en Angleterre dans des débris de cuisine néolithiques. Cependant EVANS (1972 : 175) affirme que l'espèce a été introduite en Angleterre seulement du temps des Romains : « It is fairly certain that *Helix aspersa* is an introduction of the first century AD ... It was presumably eaten for food by the Romans ... All pre-Roman subfossil records are either erroneous or doubtful ... ».

Pour l'ouest de la France, je ne possède pas de données si ce n'est un individu assez fossilisé mais non daté que j'avais récolté, étant adolescent, dans la molasse du versant de la terrasse fluviale de la Garonne, près de Langoiran (Gironde). Dans la Région parisienne, le « Groupe Nature Caudacien » a recueilli l'Escargot Petit-Gris dans un niveau du Moyen-Age, à La Queue-en-Brie (G. PÉSIER, *comm. pers.*)

H. aspersa est donc une espèce essentiellement d'origine méditerranéenne. L'absence de données géologiques pour le bassin méditerranéen oriental ne permet pas de dire si l'espèce était présente dès le Pléistocène inférieur ou moyen dans la plupart des régions méditerranéennes ou seulement cantonnée dans les pays du bassin méditerranéen occidental.

ASPECT DU POLYMORPHISME

Le présent travail se veut être une approche préliminaire du polymorphisme de l'espèce, polymorphisme étant pris ici dans son sens large de variabilité. Il aura surtout pour but d'inventorier les différentes morphes de la coquille sans que l'on puisse encore dire si ces morphes correspondent à des génotypes ou à des phénotypes peut-être en partie d'origine somatique.

L'étude du polymorphisme proprement dit, c'est-à-dire l'existence de types génétiques distincts au sein de mêmes populations, n'est pas véritablement abordée. J'illustrerai seulement par le diagramme de la figure 2 la variabilité de la forme et de la taille de la coquille chez trois populations récoltées en France. Je n'ai pas, en particulier, entrepris l'étude de la répartition des variétés de coloration de la coquille chez des populations poly-

chromatiques. Par ailleurs, il existe aussi une mélanisation des téguments chez certains animaux mais je n'ai pas encore fait de relevés précis sur la présence ou l'absence de ce caractère et sur sa relation avec les caractères de la coquille.

Outre son aspect taxonomique, cette étude préliminaire servira surtout à énoncer les problèmes posés par la variabilité de *Helix aspersa*. Le milieu effectue-t-il une sélection génétique des variétés de coloration ? A-t-il aussi une action directe en faisant varier la coloration de la coquille au cours de la vie d'un même animal ? Existe-t-il une variabilité à caractère géographique (polytypisme) ? Quelles peuvent être les origines des formes naines et des formes géantes ? Des formes tératologiques ? Quelle peut être la relation entre la variabilité de l'espèce et sa forte potentialité d'acclimatation et d'adaptation ?

DESCRIPTION DES MORPHOTYPES

La coquille de *Helix aspersa* offre une variation prononcée en coloration et en forme.

Les variétés de l'Escargot Petit-Gris ont été décrites, et certaines figurées, par FÉRUS-SAC (1821), MOQUIN-TANDON (1855), BOURGUIGNAT (1864), LOCARD (1881), TAYLOR (1883, 1894, 1910, 1911) et GERMAIN (1905, 1908, 1929).

La classification des phénotypes est assez malaisée car, pour la coloration de la coquille, on est souvent en présence d'un polymorphisme continu. Par ailleurs les descriptions des auteurs sont parfois imprécises ou bien un nom de variété recouvre quatre ou cinq caractères différents. En effet, la coquille d'un même individu peut présenter plusieurs caractères différents.

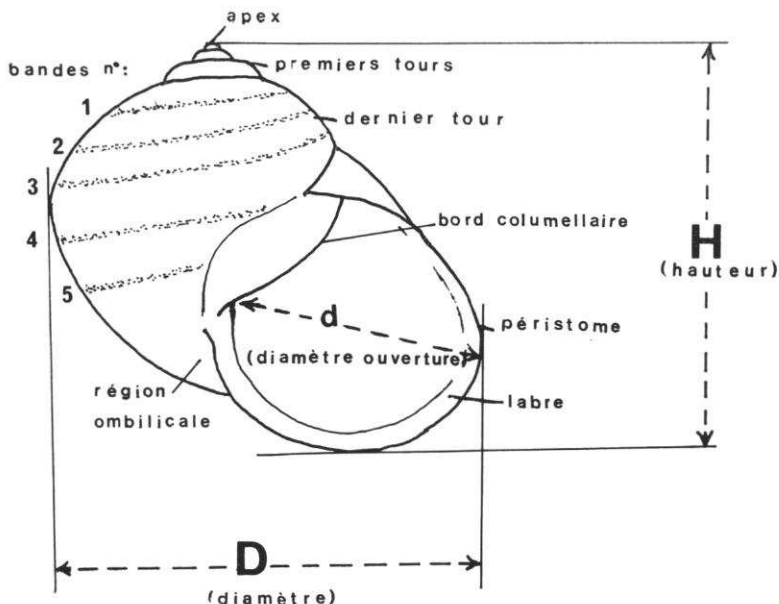


FIG. 1. — Critères de description et de mensuration de la coquille de *Helix aspersa*.

tères : taille, forme générale, épaisseur, caractère lisse ou martelé, coloration générale, nombre de bandes, aspect des bandes (bandes chagrinées, continues ou délayées).

Les critères de mensuration et de description que j'ai choisis sont indiqués dans la figure 1 et le tableau I. La taille est donnée par le grand diamètre de la coquille. La forme de la coquille est définie par le rapport entre sa hauteur et son diamètre ; le caractère *mega-lostoma* par le rapport entre le diamètre de la coquille et le diamètre maximal de l'ouverture. Pour la taille et la forme de la coquille l'allure générale d'une population peut être illustrée par un diagramme défini par deux axes, l'échelle des diamètres étant l'abscisse, celle des hauteurs l'ordonnée (fig. 2). Pour indiquer le système de bandes on utilise la méthode employée pour les *Cepaea*. L'espèce possède un nombre maximal de cinq bandes que l'on numérote de haut en bas (variété 1. 2. 3. 4. 5) ; la fusion de deux bandes est notée ainsi : 1.(2.3).4.5 (fusion des bandes 2 et 3) ; l'absence d'une bande par un zéro, exemple : 0.0.3.0.0 (seule existe la bande 3).

Taille

— Forme *minor* Picard, 1840 (fig. 3)

Icon. : FERUSSAC, 1821, pl. 18, fig. 8, 12 ; BOURGUIGNAT, 1864, pl. 8, fig. 4, 5 ; TAYLOR, 1910, fig. 324 ; GERMAIN, 1929, pl. 4, fig. 68-70.

Je qualifie de *minor* les individus adultes ayant un diamètre inférieur à 28 mm. Le poids total de l'animal en vie ne dépasse guère 5 g. Des animaux de cette taille se rencontrent aussi bien dans des pays de la Méditerranée occidentale que dans différents endroits de France et d'Angleterre.

— Taille *normalis* Chevallier (*nomen novum*) (fig. 4)

J'appelle *normalis* la taille la plus habituelle de l'espèce qui correspond à une coquille dont le diamètre est compris entre 28 mm (inclus) et 39 mm (exclus). Poids total des animaux en vie : 6 à 16 g.

— Forme *major* Pascal, 1873 (fig. 5)

Icon. : BOURGUIGNAT, 1864, pl. 8, fig. 1-3 (Constantine, Oran, Alger).

Diamètre compris entre 39 mm (inclus) et 45 mm (exclus). Des individus de cette taille se rencontrent souvent dans les pays méditerranéens ; dans les environs de Paris, d'après PASCAL. TAYLOR (1910) et GYNGELL (1924) signalent des animaux de cette taille en Grande-Bretagne.

— Forme *maxima* Taylor, 1883 (fig. 6)

Icon. : TAYLOR, 1910, fig. 323 (Alger).

Diamètre égal ou supérieur à 45 mm. Des individus aussi gigantesques ne sont connus que dans la région méditerranéenne.

Formes « normales » de la coquille

— Forme *globosa* Picard, 1840 (non Taylor) (fig. 7)

Diamètre égal à la hauteur.

— Forme *conoidea* Picard, 1840 (non Taylor) (fig. 8)

Icon. : LOCARD, 1881, pl. 1, fig. 3 — Syn. = var. *alticola* Nevill, 1881 = *acuminata* Baudon, 1884.

Hauteur supérieure au diamètre mais coquille non bulimiforme ($H < 1,08 D$).

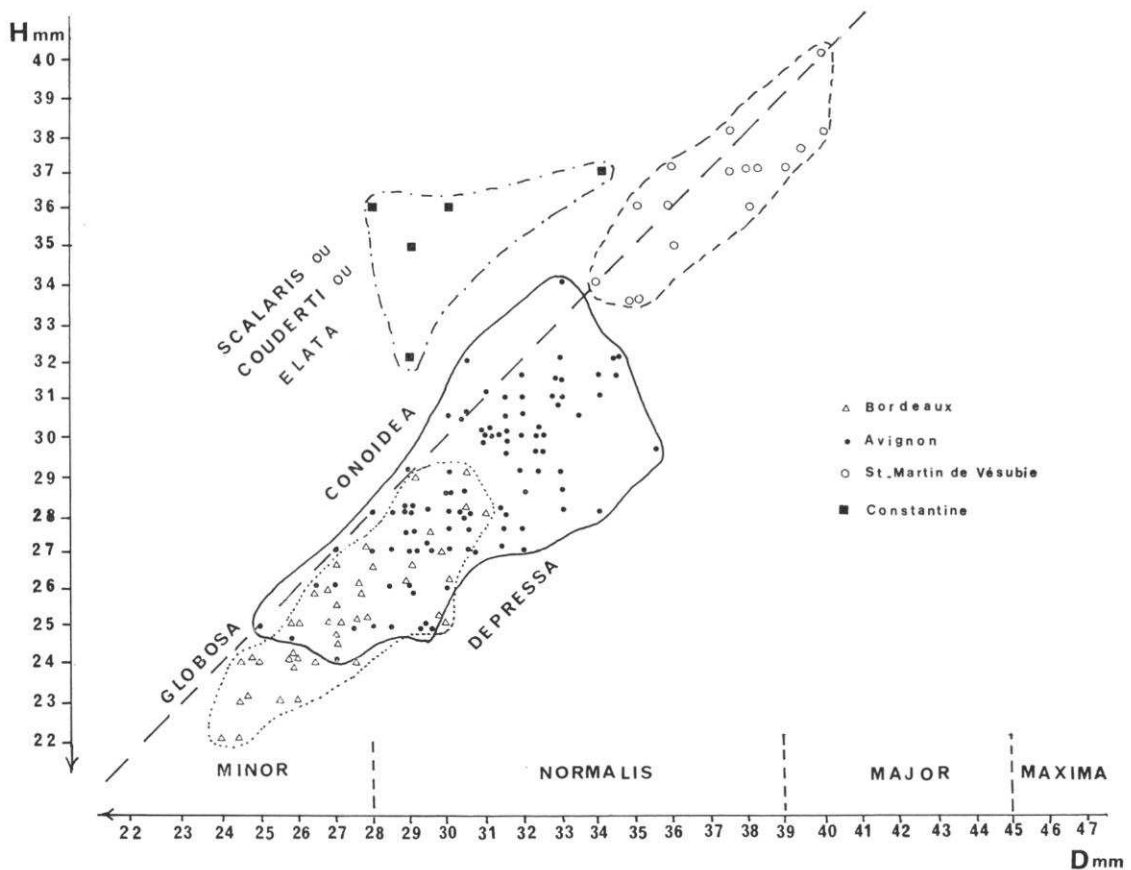


FIG. 2. — Diagramme de corrélation entre la hauteur et le diamètre de la coquille pour trois populations de *H. aspersa* de France et pour cinq individus de Constantine, Algérie (forme *elata*). Type des biotopes : Bordeaux (jardin potager isolé) ; Avignon, (jardin potager, murettes, haies) ; Saint-Martin-de-Vésubie (verger, murettes, haies, altitude 960 m).

— Forme *elata* Germain, 1908 (fig. 9)

Icon. : GERMAIN, 1908, pl. 34, fig. 1-4 (env. de Bougie) ; TAYLOR, 1911, pl. 23 (« var. *conoidea* » : Constantine).

Coquille bulimiforme ($H > 1,08 D$). Variété connue jusqu'à présent de l'Algérie et de la Tunisie. GERMAIN (1908) dit qu'elle se rencontre aussi en Provence mais ceci demande à être vérifié. Il se peut que ces coquilles *elata* de France correspondent en fait à la forme rare « monstrueuse » *couderti* que je décrirai plus loin.

Comme l'avait remarqué GERMAIN cette forme *elata* rappelle celle de l'*Helix subaperta* Ancy de Kabylie et de l'*Helix mazzullii* Jan de Sicile, sans doute synonyme. A l'encontre de GERMAIN, toutefois, je pense que *H. subaperta* est une espèce différente de *H. aspersa*. La forme *elata*, par ailleurs, est bien apparemment une variété de l'*aspersa* : j'ai obtenu un croisement fécond entre un individu de cette forme (sans origine) et un *H. aspersa* de forme *minor depressa*. Il s'agit peut-être d'une sous-espèce maghrébine de *H. aspersa*. J'ai porté dans le diagramme de la figure 2 les dimensions de cinq individus des collections du Muséum provenant de Constantine.

— Forme *depressa* Paulucci, 1880 (fig. 10)

Icon. : LOCARD, 1881, pl. 1, fig. 9 (Venaison, Rhône) ; TAYLOR, 1911, pl. 23 (Isle of Man).

Diamètre inférieur à la hauteur.

— Forme *megalostoma* Bourguignat, 1864 (fig. 20)

Icon. : BOURGUIGNAT, 1864, pl. 8, fig. 6 (« Ile Maudite, entre Cherchell et Oran »).

Coquille à ouverture très dilatée, le rapport d/D étant supérieur à 0,55 (d = grand diamètre de l'ouverture).

Épaisseur de la coquille

— Forme *tenuior* Shuttleworth, 1843

Icon. : TAYLOR, 1911, pl. 23 (« var. *tenuis* Jeffreys »).

Test mince

— Forme *solida* Westerlund, 1876

Syn. = var. *solidissima* Paulucci, 1880 = var. *eburnea* Baudon, 1884 = var. *ponderosa* Germain, 1908.

Test épais (poids de la coquille supérieur à 35 % du poids total de l'animal en vie).

Sculpture du test

— Forme *rugulosa* Bourguignat, 1864 (fig. 21)

Coquille fortement martelée. Cette forme, décrite de l'Algérie, est représentée dans

les collections du Muséum par des exemplaires provenant de Tunisie et de Turquie (Izmir, Aydin). Tous les intermédiaires existent entre la forme *rugulosa* et la forme à test lisse.

Coloration

Les variétés de coloration peuvent être classées en deux grands groupes : les variétés offrant une coloration générale de la coquille foncée et celles se traduisant par une coloration générale claire. Trois caractères recoupent ces deux groupes : caractère « bandes distinctes », caractère « bandes délayées » (ce qui se traduit par une ornementation plus ou moins verticale = coquille flammulée) et caractère « sans bandes ». Pour certaines variétés, définies ainsi par deux caractères, s'ajoute un troisième caractère. Pour les coquilles à bandes on peut constater un caractère « bandes chagrinées » et un caractère « bandes non chagrinées » (= bandes continues) : pour les coquilles sans bandes on peut distinguer quatre phénotypes : *nigrescens*, *unicolor*, *luteola* et *rufescens* et un cinquième phénotype assez particulier : la var. *exalbida* (albinisme des bandes).

TABLEAU I. — Composantes des phénotypes de coloration de la coquille de *Helix aspersa*.

BANDES DISTINCTES	BANDES DÉLAYÉES ORNEMENTATION $\pm$ VERTICALE	ABSENCE DE BANDES ET D'ORNEMENTATION OU BANDES PEU VISIBLES
<i>Coloration générale foncée</i>		
5 bandes chagrinées : 1.2.3.4.5 = var. <i>fasciata</i>	var. <i>obscurata</i>	Coquille unicolore brun foncé = var. <i>nigrescens</i>
4 bandes chagrinées : 1.(2.3).4.5 = var. <i>typica</i>		Coquille unicolore brun rougeâtre = var. <i>rufescens</i>
		Coquille unicolore ocre jaune ou fauve = var. <i>unicolor</i>
		Coquille unicolore jaune paille = var. <i>luteola</i>
<i>Coloration générale claire</i>		
5 bandes $\pm$ chagrinées : 1.2.3.4.5 = var. <i>zonata</i>	var. <i>flammea</i>	Coquille jaune pâle à bandes hyalines = var. <i>exalbida</i>
4 bandes chagrinées : 1.(2.3).4.5 = var. <i>lutescens</i>		
4 bandes continues : 1.(2.3).4.5 = var. <i>suzanae</i>		
1 bande : 0.0.3.0.0 = var. <i>monozoma</i>		

— Variété *fasciata* (Picard, 1840) Taylor, 1911

Icon. : TAYLOR, 1911, pl. 24 (Middlessex).

5 bandes chagrinées : 1.2.3.4.5 ; coloration générale foncée.

— Variété *zonata* (Moquin-Tandon, 1855) Taylor, 1894 (fig. 14)

Icon. : TAYLOR, 1894, pl. 1, fig. 1 (Folkestone).

5 bandes plus ou moins chagrinées : 1.2.3.4.5 ; coloration générale claire.

— Variété *typica* Chevallier (*nomen novum*) (fig. 11)

Icon. : TAYLOR, 1911, pl. 23, fig. sup. (Gloucestershire).

4 bandes chagrinées : 1.(2.3).3.5 ; coloration générale foncée. C'est le type d'ornementation « typique » que l'on rencontre le plus fréquemment en France. Cette variété n'ayant jamais été nommée, je l'appellerai *typica*.

— Variété *lutescens* (Cockerell) Taylor, 1911 (fig. 12)

Icon. : FERUSSAC, 1821, pl. 18, fig. 5 ; TAYLOR, 1911, pl. 23 (Yorkshire).

4 bandes chagrinées : 1.(2.3).4.5 ; coloration générale claire.

— Variété *suzanae* Chevallier (variété nouvelle) (fig. 13)

4 bandes continues : 1.(2.3).4.5 ; coloration générale claire. Cette variété, jamais encore décrite, a été récoltée dans les Alpes de Haute-Provence.

— Variété *monozoma* Taylor, 1910

Icon. : TAYLOR, 1911, pl. 24 (Hambledon, Hants).

Une seule bande : 0.0.3.0.0 ; coloration générale apparemment claire.

D'autres systèmes de bandes peuvent exister. Cook (1969) cite, dans son article de génétique expérimentale, une variété à bandes 2,3 et 4 absentes (var. 1.0.0.0.5). J'ai constaté, de mon côté, dans mes élevages, un individu à bande 4 absente : var. 1.(2.3).0.5, à coloration générale claire ; cette absence de la bande 4 me paraissant, toutefois, de nature tératologique.

— Variété *obscurata* Moquin-Tandon, 1855 (fig. 16)

Icon. : TAYLOR, 1911, pl. 23 (= « var. *puncticulata* Baudon ») et pl. 24 (= « sub. var. *obscurata* Moq. » : North Bervick ; = « sub. var. *marmorata* Moq. » : même loc. ; = « sub. var. *semifusca* Cockerell » : Kent).

Bandes délayées ; coloration générale foncée, ce qui se traduit par des flammules foncées, ou par un système de ponctuations verticales claires ou par la formule de bandes : (1.2.3) (4.5).

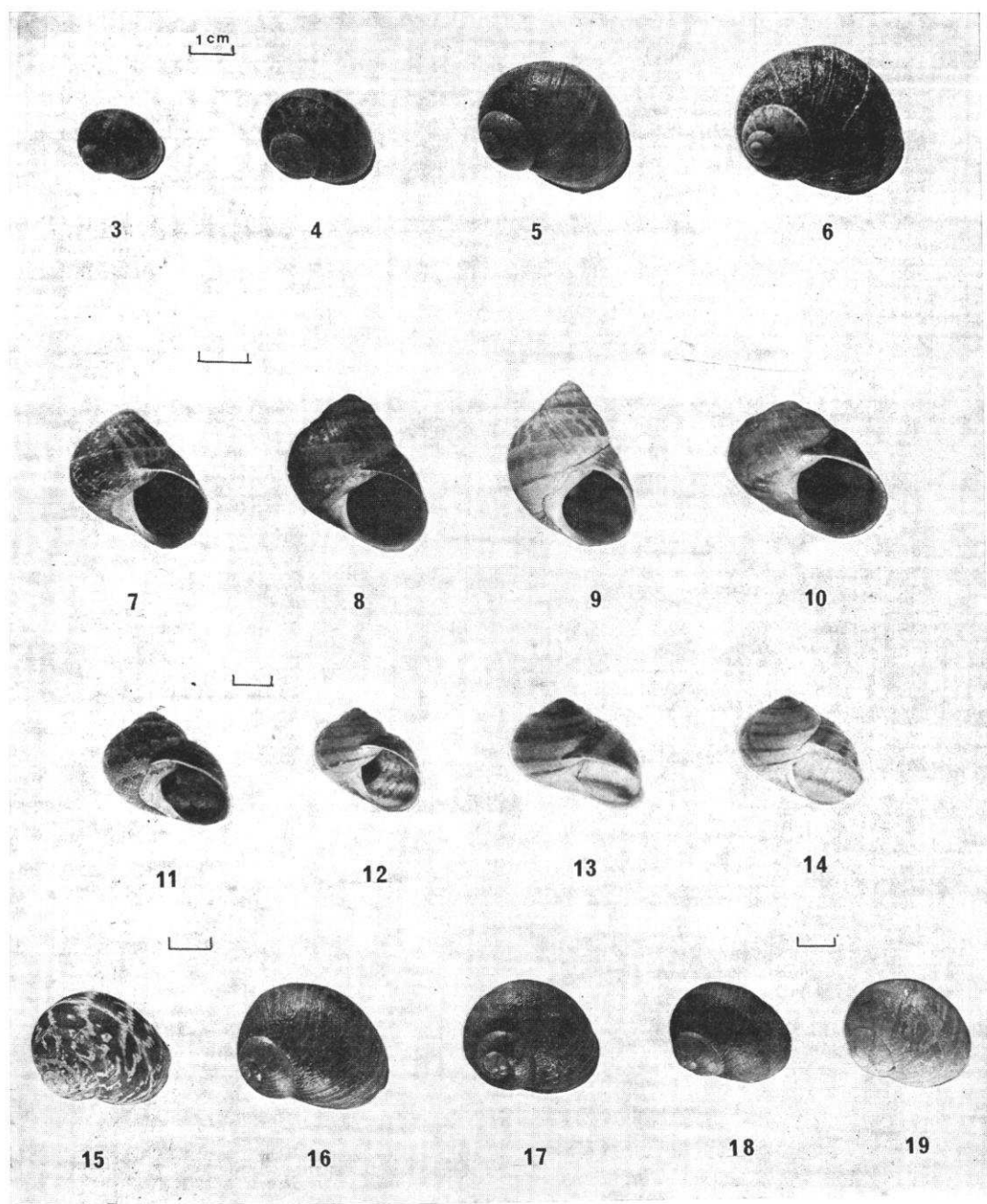


FIG. 3-19. — *Helix aspersa* : 3, forme *minor* (Paris, bois de Vincennes, *H. Chevallier* réc., 1974) ; 4, taille *normalis* (Ollencourt, Oise, *H. Chevallier* réc., 1974) ; 5, forme *major* (Anatolie occidentale, *Degirmenci* réc., 1966) ; 6, forme *maxima* (Algérie, *P. Clément* comm., 1967) ; 7, forme *globosa* (Boulogne-sur-Mer, coll. Locard) ; 8, forme *conoidea* (La Florellière, Vendée, coll. Soyer, 1969) ; 9, forme (sous-espèce ?) *elata* (Constantine, Algérie, *Bacuet*, sans date) ; 10, forme *depressa* (env. de Lyon, coll. Locard) ; 11, var. *typica* (Ollencourt, Oise, *H. Chevallier* réc., 1974) ; 12, var. *lutescens* (Saint-Remy-de-Provence, coll. Caziot) ; 13, var. *suzanae* (Alpes de Haute-Provence, (*H. & S. Chevallier* réc., 1969) ; 14, var. *zonata* (Saint-Raphaël, coll. A. Dollfus, 1903) ; 15, var. *flammea* (Saint-Remy-de-Provence, coll. Caziot) ; 16, var. *obscurata* (Saint-Martin-de-Vésubie, *H. Chevallier* réc., 1974) ; 17, var. *nigrescens* (La Florellière, Vendée, coll. Soyer, 1969) ; 18, var. *unicolor* (Menton, coll. Locard) ; 19, var. *exalbida* (Lyon, coll. Locard).

— Variété *flammea* Picard, 1840 (fig. 15)

Icon. : FERUSSAC, 1821, pl. 18, fig. 11 ; TAYLOR, 1894, pl. 1, fig. 3 (Tuxford, Notts.) et fig. 2 (= « var. *albo-fasciata* Jeffreys » : même loc.) ; 1911, pl. 23 (= « var. *undulata* Moquin-Tandon »).

Bandes délayées se traduisant par des flammules verticales brun clair et souvent, en outre, par une étroite bande claire spirale et médiane.

— Variété *nigrescens* Moquin-Tandon, 1855 (fig. 17)

Coquille unicolore brun foncé ; cette coloration correspond, peut-être, à la fusion des 5 bandes comme l'exemplaire figuré. Nous possédons aussi deux curieux individus provenant de Maubeuge (C. LÉVÊQUE réc., 1972), qui présentent une coquille dont la coloration foncée est composée par un fond de type *fasciata* recouvert par un périostracum déhiscent brun jaunâtre.

— Variété *unicolor* Moquin-Tandon, 1855 (fig. 18)

Icon. et syn. = var. *lutea* Baudon ? : BAUDON, 1884, *J. Conch.*, 32 : 239, pl. 8, fig. 2 ; = var. *insolida* (Monteserato) Taylor : TAYLOR, 1911, pl. 24.

« Coquille d'un fauve clair unicolore » (MOQUIN-TANDON).

— Variété *luteola* Bourguignat, 1864

Variété sans bandes, proche de la précédente, mais de nuance différente : jaune paille alors que la variété *unicolor* est ocre-jaune ou fauve.

— Variété *rufescens* Picard, 1840

Coquille unicolore d'un brun clair rougeâtre.

— Variété *exalbida* Moquin-Tandon, 1855 (fig. 19)

Icon. : TAYLOR, 1911, pl. 24 (Leigh Woods, Bristol).

Cette variété correspond à une coquille d'un jaune très pâle où l'on distingue souvent un caractère à bandes, de type 1.(2.3).4.5, mais estompé, semble-t-il, par l'albinisme. COOK (1969) qualifie la variété *exalbida* de hyalozonée (« hyalozonate shell »).

Formes tératologiques

Appelées aussi « monstruosités », ce sont des formes rares dont la plupart se retrouvent chez d'autres Pulmonés terrestres (seule la forme *cornucopiae* paraît propre à *H. aspersa*).

— Forme *subscalaris* (Germain) Chevallier (fig. 23)

Icon. : GERMAIN, 1929, pl. 1, fig. 14 (exemplaire subscalaire).

Coquille conoïde à tours légèrement scalaires.

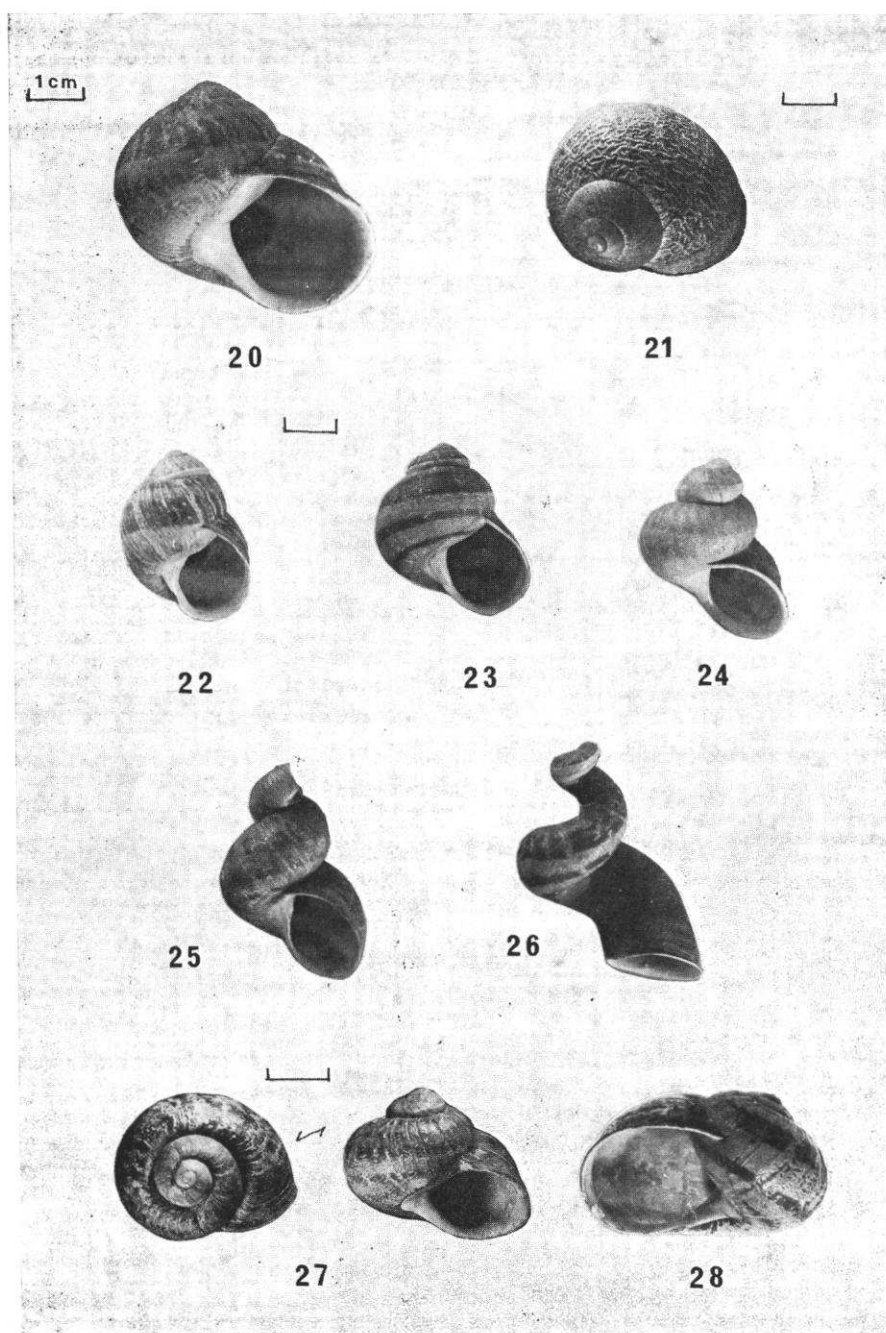


FIG. 20-28. — *Helix aspersa* : 20, forme *megalostoma* (Syrie, Olivier, début XIX^e s.) ; 21, forme *rugulosa* (Tunisie, Weiss, sans date) ; 22, forme *couderti* (La Rochelle, coll. Germain ?) ; 23, forme *subscalaris* (Saint-Genis-de-Laval, Rhône, coll. Locard) ; 24, forme *scalaris* (La Rochelle, d'Orbigny, 1829 in coll. Germain) ; 25, forme *subcornucopiae* (sans origine, coll. ?) ; 26, forme *cornucopiae* (sans origine, coll. ?) ; 27, forme *canaliculata* (sans origine, coll. Chevallier, 1976) ; 28, forme *sinistra* (sans origine, coll. ?).

— Forme *scalaris* Férussac, 1821 (*pro parte*) (fig. 24).

Icon. : FERUSSAC, 1821, pl. 19, fig. 3 ; LOCARD, 1881, pl. 1, fig. 10-12 ; GERMAIN, 1929, pl. 1, fig. 6-9.

Coquille à tours nettement scalaires. La hauteur des individus scalaires varie de 33 à 48 mm.

— Forme *subcornucopiae* Chevallier (*nomen novum*) (fig. 25)

Icon. : FERUSSAC, 1821, pl. 19, fig. 4-5 ; GERMAIN, 1929, pl. 1, fig. 5.

Forme faisant le passage entre la monstruosité scalaire et la monstruosité *cornucopiae* : tours présentant un début de déroulement. GERMAIN avait nommé « scalaire » cette forme pourtant différente de la vraie forme scalaire.

— Forme *cornucopiae* Gmelin, 1790 (fig. 26)

Icon. : FERUSSAC, 1821, pl. 19, fig. 6-9 ; TAYLOR, 1910, fig. 325 ; GERMAIN, 1929, pl. 1, fig. 3-4.

Coquille déroulée en « corne d'abondance ».

— Forme *couderti* Chevallier (*nomen novum*) (fig. 22)

Icon. : P. FISCHER, 1858, pl. 7, fig. 11 (« anomalie » : sans origine) ; LOCARD, 1881, pl. 1, fig. 1, 2 et 3 (« forme allongée » : env. de Lyon).

P. FISCHER n'ayant pas nommé cette forme, je l'appellerai *couderti* du nom de COUDERT le naturaliste qui la lui communiqua. Cette forme est, à première vue, similaire à la forme *elata* qui, elle, paraît être une variété « normale » (race géographique de l'espèce ?) qui se rencontre assez fréquemment en Afrique du Nord. La forme *couderti*, elle, paraît être une anomalie, rare chez les Petit-Gris de France. L'individu que je figure provient de La Rochelle et il diffère un peu de ceux figurés par FISCHER et LOCARD : les tours supérieurs ne sont pas dans l'axe de la coquille. Je possède aussi un autre individu de forme *couderti* récolté par le préhistorien M. ORLIAC à Aurignac (Haute-Garonne). Il ressemble énormément aux individus *elata* maghrébins (H = 36,8 mm ; D = 32 mm). Avec lui furent récoltés deux individus de forme *depressa*.

— Forme *canaliculata* Chevallier (*nomen novum*) (fig. 27)

Icon. : LOCARD, 1881, pl. 1, fig. 6-7 (« suture canaliculée » : Lyon, Le Moulin à Vent) ; GERMAIN, 1929, pl. 2, fig. 25-26 (« monstruosité planorbair » : Saint-Fons, Rhône) et 27-28 (sans origine).

Coquille déprimée à suture canaliculée. Je propose le nom de *canaliculata* pour désigner cette forme.

— Forme *sinistra* Férussac, 1821 (fig. 28)

Icon. : FERUSSAC, 1821, pl. 19, fig. 1-2 ; LOCARD, 1881, pl. 1, fig. 8. Syn. = Var. *sinistrorsum* TAYLOR, 1883.

Coquille sénestre.

DISCUSSION

Génétique expérimentale

Quelques expériences de croisement entre des variétés de *H. aspersa* ont été faites par l'École anglaise mais elles ne permettent pas, pour l'instant, de tirer beaucoup de conclusions.

Les croisements décrits par STELFOX en 1915 et 1918 portèrent sur *exalbida* $\times$ *typica* : les animaux de F1 ressemblaient plus ou moins au parent *typica* ; la composition de F2 fut de 72 blancs et 239 foncés ; F3, obtenue avec deux *exalbida* F2, ne donna que des *exalbida*. Ceci indiquerait que la variété *exalbida* est un génotype récessif vis-à-vis du génotype « bandes foncées ». Cependant DIVER (1932), dans son court compte rendu de Congrès, dit que le caractère « coquille blanche » est dominant.

COOK (1969) a décrit divers croisements inédits de STELFOX et de DIVER : albinos $\times$ brun rouge 1.0.0.0.5, albinos $\times$ *lutescens*, 1.0.0.0.5 $\times$ *typica*. L'auteur interprète les résultats de ces croisements en concluant qu'il existe un gène pour l'albinisme et un gène « bandes pâles » récessifs. Le gène effaçant les bandes 2, 3 et 4 est dominant ainsi que le gène « délayage des bandes ».

CAÏN (1971) a effectué des croisements avec deux types de coloration : « brun-rouge » (= var. *punctulata* Taylor, similaire à notre var. *obscurata*) et « brun-jaune » (= var. *undulata* Taylor, similaire à notre var. *flammea*). Les résultats indiquèrent que la coloration brun-jaune correspond à un génotype récessif.

D'autres expériences de croisement ont été tentées entre un animal scalaire, ou un animal sénestre, et un animal normal (voir plus loin).

Action modificatrice du milieu sur la coloration ?

Une action directe du milieu pouvant modifier la coloration générale de la coquille ou provoquer la fusion ou le délayage des bandes peut être suspectée. On constate, en effet, chez certains individus, un changement de coloration ou d'ornementation survenu au cours de la croissance et qui se lit sur le dernier tour de la coquille. On peut noter ainsi soit un assombrissement (coquille *typica* devenant *obscurata*, *unicolor* devenant *rufescens*), soit un éclaircissement (*typica* devenant *lutescens*), soit un délayage de bandes (*typica* devenant *obscurata*, *lutescens* devenant *flammea*), soit une fusion de bandes (*fasciata* devenant *typica*), soit, enfin, une apparition de bandes (*unicolor* devenant *lutescens*).

CROWELL (1973) dans ses élevages visant à étudier l'influence du calcium sur la croissance de *Helix aspersa* avait constaté que les bandes des coquilles étaient davantage pigmentées chez les individus élevés avec du carbonate de calcium (élevage sur papier filtre avec ajout de CO_3Ca à la nourriture ou élevage sur chaux agricole) que chez les individus n'ayant pas reçu de CO_3Ca ou chez les individus élevés sur une terre limoneuse ou argileuse pauvre en calcaire et acide.

D'autres élevages expérimentaux seraient nécessaires pour préciser ce phénomène et pour mettre en évidence d'autres facteurs du milieu pouvant provoquer ces modifications de coloration.

Rôle adaptatif de certains phénotypes de coloration ? Rôle sélectif du milieu ?

J'ai constaté que c'est dans les contrées méridionales que l'on trouve le plus fréquemment les phénotypes clairs et qu'inversement les variétés foncées paraissent correspondre à des biotopes frais et humides. Ainsi la population de Saint-Martin-de-Vésubie (Alpes-Maritimes), illustrée dans le diagramme de la figure 2, provenant d'un biotope de moyenne (altitude 960 m), se compose d'individus *obscurata*.

De telles corrélations entre la pigmentation de la coquille ou des téguments et le milieu ont été souvent étudiées chez les Mollusques terrestres. Elles sont plus ou moins évidentes chez les *Cepaea* (LAMOTTE, 1966) ; spectaculaires chez certains Limaciens comme *Arion rufus* ou *Arion lusitanicus* (ALBONICO, 1968 ; CHEVALLIER, 1972, 1974). Les Limaces mélanisées se rencontrent dans des stations d'altitude ou, dans la plaine, dans des biotopes frais ou semi-marécageux (sols acides) ; les Limaces à pigmentation claire vivent, elles, dans des zones chaudes, ensoleillées, à sol neutre ou calcaire. Des expériences, effectuées sur le terrain et en laboratoire (ALBONICO, CHEVALLIER, *supr. cit.*), ont montré, chez ces espèces, le rôle physiologique adaptatif des pigments foncés, d'une part, et des pigments rouges, d'autre part. Le milieu joue alors un rôle sélectif en éliminant les phénotypes ne possédant pas la pigmentation appropriée.

Races géographiques ?

Helix aspersa est-il une espèce polytypique, une espèce possédant des races géographiques (= sous-espèces) ? On est en mesure de se poser la question en constatant que les variétés *maxima* (et *major* cf. *maxima*), *luteola*, *rugulosa*, *solida*, *megalostoma* et *elata* se rencontrent principalement, sinon exclusivement, dans la région méditerranéenne. Des cartes de répartition, établies grâce à de nombreuses récoltes, pourraient, sans doute, fournir une réponse. Toutefois, l'Escargot Petit-Gris étant une espèce facilement acclimatable, de telles sous-espèces, si elles existaient, risquent d'être de nos jours difficilement mises en évidence et délimitées géographiquement, étant donné leurs possibilités de métissage sur place avec des animaux d'introduction ou leur acclimatation hors de leur aire d'origine.

Nanisme et gigantisme

Les origines des phénomènes de nanisme et de gigantisme chez les Mollusques, comme chez les autres embranchements zoologiques, sont diverses. On connaît l'action écologique du milieu sur la taille : des élevages expérimentaux de Mollusques terrestres ou fluviatiles ont montré que des facteurs exogènes défavorables provoquent un abaissement de la vitesse de croissance ce qui se traduit souvent, à la maturité, par une taille ou un poids plus faible que la normale.

Ainsi j'ai obtenu dans mes élevages d'Escargots Petit-Gris des animaux adultes nains à la suite de conditions défavorables de croissance : élevage sur lit de sable ou bien élevage en surdensité ou élevage ayant subi une épizootie. Un élevage fut particulièrement significatif car le poids du couple géniteur était connu : 17,5 et 20,8 g. La génération issue de ce couple fut divisée en plusieurs lots. Un lot élevé dans un grand terrarium fournit trois individus atteignant une taille proche de celle des géniteurs (11,5 à 16,5 g) ; les autres lots élevés dans de petits bacs subirent une forte mortalité peut-être favorisée par une surdensité ; les survivants de l'épizootie parvinrent à une taille adulte mais naine (4,5 g).

Dans la nature on peut noter que des populations d'*H. aspersa* de taille *minor* se rencontrent souvent dans des stations apparemment d'introduction où l'adaptation des animaux colonisateurs serait, peut-être, difficile (île de Sainte-Hélène, île de la Réunion, région parisienne, Boulogne-sur-Mer ...). On constate aussi le nanisme chez de petites populations isolées : ainsi la population de petite taille de Bordeaux (fig. 2) est un isolat (biotope : jardinet horticole sans communication).

Des facteurs exogènes optimaux provoquent, inversement, une augmentation de la taille, mais il n'est pas évident que ce soit là l'explication de la plupart des cas de gigantisme. LUSIS (1961) a obtenu en un an des *Arion rufus* géants en les nourrissant d'une façon particulière : « abundant food was given, consisting of lettuce, cabbage, carrots, potatoes, oats and mushrooms. Sometimes dried lettuce with « Bemax » and sodium alginate food (without dried milk) was given ... ». Un tel résultat me paraît exceptionnel et sans correspondance dans la nature. En effet, les observations sur le terrain et les élevages en laboratoire ont montré que *Arion rufus* n'atteint la taille *gigas* (plus de 20 g) qu'à la suite d'une croissance bisannuelle (CHEVALLIER, 1971, 1974). Il s'agit, dans ce cas là, d'un autre phénomène conduisant au gigantisme : sous l'effet de facteurs exogènes défavorables, l'espèce, qui peut atteindre en un an la taille adulte, ne parvient pas à maturité la première année ; après une diapause hivernale, la croissance reprend la seconde année et aboutit à une taille adulte géante. Ainsi on trouve des *A. rufus* géants, à croissance bisannuelle, dans des biotopes de montagne. La règle serait la suivante : des conditions climatiques rudes doublent la longévité mais aussi la taille des animaux. Un tel phénomène a été constaté ou suspecté chez d'autres Mollusques : *Cepaea nemoralis* plus grand en montagne que dans la vallée¹, *Gibbula umbilicalis* plus grand à Wimeureux qu'à Saint-Jean-de-Luz, *Sepia officinalis* plus grosse en mer du Nord qu'en Méditerranée ... Ce mécanisme fait songer aussitôt à la règle de BERGMANN valable pour les Vertébrés à sang chaud : chez une espèce de l'hémisphère Nord, les animaux sont plus gros dans les régions septentrionales, ou en altitude, que dans les régions méridionales. Toutefois, chez les Mollusques, cette règle souffre de nombreuses exceptions. Chez *Arianta arbustorum* la forme de montagne est de petite taille (forme *alpicola*) et chez *Helix aspersa* c'est dans la région méditerranéenne que l'on trouve les animaux les plus énormes.

De même le phénomène longévité-taille est discordant. J'ai ainsi étudié, dans la région parisienne, une population d'*Arion rufus* dont les animaux bisannuels, aussi bien dans leur biotope qu'élevés en laboratoire, présentaient la même taille que leurs congénères annuels (CHEVALLIER, 1974). Chez *Euparypha pisana*, SACCHI (1974) ne constate pas de

1. Chez *H. aspersa* on peut noter que notre population récoltée en altitude (960 m), à Saint-Martin-de-Vésubie, est de grande taille (34 à 40 mm) (fig. 2).

différence de taille entre les populations annuelles de Roscoff (en Bretagne) et les populations biennales de Naples.

Le caractère « géant » pourrait être, de ce fait, d'origine génétique. Il existerait des races géographiques géantes : race *major* ou *maxima* pour *Helix aspersa*, race *apennina* pour *Cepaea nemoralis* (cette forme de grande taille se rencontre dans le nord des Apennins). Inversement la forme *alpicola*, pour *Arianta arbustorum*, serait une race naine alpine.

Dans certains cas, on peut imaginer une action écologique du milieu se combinant avec la potentialité génétique de la population. En Hongrie, AGOCSEY (1963) a étudié douze populations d'Escargots de Bourgogne (*Helix pomatia*) : la population présentant la plus grande taille était celle de Parád, station de montagne, à sol pauvre en calcaire, à climat humide sans grands écarts de température ; les populations de petite taille correspondaient, elles, à des stations de plaine ou de moyenne altitude, calcaires, à climat contrasté présentant souvent une pluviométrie faible. On peut, par ailleurs, noter que, parmi ces populations naines, celle de Szeged possède une forme bien particulière correspondant, peut-être, à une race géographique (var. *elsae* Kobelt).

Formes tératologiques

L'explication des formes tératologiques de *H. aspersa* reste à découvrir. LATASTE (1876) et MASEFIELD (1913) ont constaté que la forme *cornucopiae* n'est pas viable : l'animal se détache de la coquille au stade adulte.

STANDEN (1892) a tenté de croiser un animal sénestre avec des individus normaux. Les animaux ayant le même enroulement s'accouplant tête-bêche, un animal sénestre et un dextre devront, eux, pour copuler se placer côte-à-côte. Les Escargots de STANDEN parvinrent pourtant à réaliser un tel accouplement mais la ponte fut abortive.

HERZBERG (1966) croisa un animal scalaire avec un normal : les individus obtenus en F1 et en F2 étaient normaux. STELFOX (1968) obtint, par de patients élevages, un individu scalaire en F5 à partir d'ancêtres de forme conique, puis d'autres scalaires en F10 et F11. Le croisement de 2 scalaires de F10 donna, sur 17 individus, 3 animaux apparemment scalaires (la scalarité étant constatée sur des individus juvéniles). La conclusion de l'auteur, à savoir que le caractère scalaire est héréditaire, est toutefois critiquable. La forme scalaire pourrait être due à un trouble survenu dans l'ontogenèse, trouble pouvant être provoqué par les conditions d'élevage ou par un phénomène de consanguinité. Ainsi CHAILLOU (1907) a signalé un isolat (population vivant dans un jardin entouré de hauts murs) comprenant 4 individus scalaires et des individus *minor*.

Diverses monstruosité se rencontrent aussi chez des individus ayant subi un traumatisme. L'escargot Petit-Gris semble être, en effet, une espèce assez résistante aux accidents mais dont les réparations de la coquille peuvent se faire de façon parfois bizarre. Ces malformations conchyliologiques ont été décrites ou figurées par LOCARD (1881), GERMAIN (1929) et CHAILLOU (*supr. cit.*).

CONCLUSION

Helix aspersa est une espèce très polymorphe et sans doute également polytypique. C'est l'existence de nombreux phénotypes de coloration et de forme qui, sans doute, lui

a permis de conquérir des milieux aussi différents que les zones steppiques méditerranéennes et les régions fraîches et humides des îles Britanniques.

Le rôle adaptatif de certains phénotypes reste à mettre en évidence ainsi que l'action secondaire éventuelle du milieu sur la coloration de la coquille ou des téguments et sur la taille de l'animal.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALBONICO, R., 1948. — Die Farbvarietäten der grossen Wegschnecke, *Arion empiricorum* Fér., und deren Abhängigkeit von der Umweltbedingungen. *Revue suisse Zool.*, Genève, **55** : 347-425.
- AGOCZY, P., 1963. — The examination of some edible snail (*Helix pomatia* L.) population (Mollusca). *Annls hist.-nat. Mus. natn. hung.*, **55** : 513-520.
- BOURGUIGNAT, J., 1864. — Malacologie de l'Algérie. Challamel, Paris, t. I, 294 p., 32 pl.
- CAIN, A. J., 1971. — Undescribed polymorphisms in two British snails. *J. Conch.*, London, **26** (6) : 410-416.
- CAZIOT, E., 1911. — Étude révisionnelle des Mollusques quaternaires des brèches de Toga à Bastia (Corse). *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4^e sér., **11** : 239-248, 5 fig.
- CAZIOT, E., et E. MAURY, 1912. — Faune des Mollusques pléistocènes des limons et alluvions caillouteuses de la vallée inférieure du Var près de son embouchure et de quelques autres points du même horizon géologique des Alpes-Maritimes. *Mém. Soc. zoo. Fr.*, **25** : 45-62, pl. 1.
- CHAILLOU, M. F., 1907. — Étude sur quelques anomalies conchyliologiques de l'*Helix aspersa*. *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.*, 2^e sér., **7** : 1-14.
- CHEVALLIER, H., 1971. — Cycle biologique des grands *Arion* de France. *Atti. Soc. ital. Sci. nat.*, Milano, **112** (3) : 316-320.
- 1972. — Arionidae (Mollusca, Pulmonata) des Alpes et du Jura français. *Haliotis*, **2** (1) : 7-23.
- 1974 (non publié). — Les grands *Arion* de France (Mollusca, Pulmonata). Taxonomie. Biogéographie. Écologie. Polymorphisme. Croissance et cycle biologique. Thèse d'Université, Université de Paris VI, 234 p., 126 fig.
- COOK, L. M., 1969. — Results of breeding experiments of Diver and Stelfox on *Helix aspersa*. *Proc. malac. Soc. Lond.*, **38** : 351-358.
- CROWELL, H. H., 1973. — Laboratory study of calcium requirements of the brown garden snail, *Helix aspersa* Müller. *Proc. malac. Soc. Lond.*, **40** : 491-503.
- DIVER, C., 1932. — Mollusca genetics. *Proc. of the 6th Intern. Congr. of Genetics*, Menasha Wisc., vol. **2** : 236-238.
- EVANS, J. G., 1972. — Land Snails in Archaeology with special reference of the British Isles. Seminar Press., London & New York, 436 p.
- FERUSSAG, A. d'Audebard de, 1821. — Tableaux systématiques des animaux Mollusques ... In : Histoire Naturelle des Mollusques, Arthus Bertrand, Paris, 47 + 114 p., pl.
- FISCHER, P., 1858. — Une monstruosité de l'*Helix aspersa*. *J. Conch.*, Paris, **7** : 181-182, pl. 7, fig. 11.
- GERMAIN, L., 1905. — Sur la distribution géographique de l'*Helix aspersa*. *F. nat.* : 182-185.
- 1908. — Étude sur les Mollusques recueillis par M. Henri Gadeau de Kerville pendant son voyage en Khroumirie (Tunisie). In : GADEAU DE KERVILLE, Voyage zoologique en Khroumirie (Tunisie), Baillière, Paris : 129-206, pl. 22-30.
- 1929. — Les Helicidae de la Faune Française. J. Desvigne, Lyon, 484 p., 16 pl. (extr. des *Archs Mus. Hist. nat. Lyon*, **13**).

- GYNGELL, W., 1924. — *Helix aspersa* var. *major*. *J. Conch.*, London, **17** : 137.
- HERZBERG, F., 1966. — An anomaly of a *Helix aspersa* shell which failed to appear in successive generations (Mollusca Pulmonata). *Veliger*, **8** : 190, pl. 27, 3 fig.
- LAMOTTE, L., 1966. — Les facteurs de la diversité du polymorphisme dans les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.) (Gastropoda Pulmonota). *Lav. Soc. Malc. Ital.*, **3** : 33-73.
- LATASTE, P., 1876. — Sur les troncatures successives d'un *Helix aspersa* en forme de corne d'abondance. *J. Conch.*, Paris, **24** : 242-246.
- LOCARD, A., 1881. — Études sur les variations malacologiques d'après la faune vivante et fossile de la partie centrale du Bassin du Rhône. H. Georg, Lyon, t. I, 470 p., 5 pl.
- LUSIS, O., 1961. — Postembryonic changes in the reproductive system of the slug *Arion ater rufus* L. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **137** : 433-468.
- MASEFIELD, J. R. B., 1913. — *Helix aspersa* M. scalariforme Taylor. *J. Conch.*, London, **14** : 117.
- MOQUIN-TANDON, A., 1855. — Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France, Baillière, Paris, t. II, 646 p. et atlas 54 pl.
- MOREL, J., 1974. — Sur la malacofaune des formations continentales des quartiers ouest de Nice (A. M.). *Bull. Mus. Anthrop. préhist. Monaco*, **19** (1973-74) : 21-36.
- PALLARY, P., 1901. — Mémoire sur les Mollusques fossiles terrestres, fluviatiles et saumâtres de l'Algérie. *Mém. Soc. géol. Fr., Paléont.*, **22** (reprint 1970 : Swets & Zeitlinger, Amsterdam, 213 p., 4 pl.).
- SACCHI, C. F., 1971. — Écologie comparée des Gastéropodes Pulmonés des dunes Méditerranéennes et Atlantiques. *Natura, Milano*, **63** (3) : 277-358.
- STANDEN, R., 1892. — Observations on the reproduction of the dart, during an attempt to breed from a sinistral *Helix aspersa*. *J. Conch.*, London, **7** : 33-38.
- STELFOX, A. W., 1915. — A cross between typical *Helix aspersa* and var. *exalbida* : its results and lessons. *J. Conch.*, London, **14** : 293-295.
- 1918. — Researches into the hereditary characters of some of our British Mollusca. Part II. *Helix aspersa* Müll. and *H. nemoralis* L., *J. Conch.*, London, **15** : 268-275.
- 1968. — On the inheritance of scalariformity of *Helix aspersa*. *J. Conch.*, London, **26** : 329-332, pl. 14.
- TAYLOR, J. W., 1883. — Life histories of British *Helices*, *Helix* (*Pomatia*) *aspersa* Müll. *J. Conch.* London, **4** : 89-105.
- 1894-1914. — Monograph of the land and freshwater Mollusca of the British Isles. Taylor Broth., Leeds, vol. I, 1894-1900, 7 fasc., 454 p. ; vol. III, 1908-1914, 6 fasc., 522 p., 35 pl.

Manuscrit déposé le 9 avril 1976.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3^e sér., n° 448, mars-avril 1977,
Zoologie 311 : 425-442.

Achévé d'imprimer le 30 juillet 1977.