

Zeitschrift: Memorie / Società ticinese di scienze naturali, Museo cantonale di storia naturale

Herausgeber: Società ticinese di scienze naturali ; Museo cantonale di storia naturale

Band: 4 (1993)

Artikel: Le polymorphisme de la coquille dans une métapopulation de *Cepaea nemoralis* (L) : Gastropoda, Pulmonata, Helicidae, dans le sud de l'Insubrie (Lombardie, Italie): 1975-1990

Autor: Sacchi, Cesare F.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-981602>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 14.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

CESARE F. SACCHI

**LE POLYMORPHISME DE LA COQUILLE
DANS UNE MÉTAPOPULATION DE *CEPAEA
NEMORALIS* (L.): GASTROPODA, PULMONATA,
HELICIDAE, DANS LE SUD DE L'INSUBRIE
(LOMBARDIE, ITALIE): 1975-1990.**

Lavoro eseguito con un contributo del MURST (60 % locale)

Sezione di Ecologia - Dip. di Genetica e Microbiologia, Università di Pavia
Piazza Botta, 10; I - 27100 Pavia

RIASSUNTO

Variazioni del polimorfismo conchigliare in una metapopolazione di *Cepaea nemoralis* (L.): Gastropoda, Pulmonata, Helicidae, dell'Insubria meridionale: 1975 - 1990 .

Ai limiti meridionali dell'Insubria, nei comuni di San Colombano al Lambro e Chignolo Po, è stato rianalizzato, dopo 15 anni, il polimorfismo della conchiglia in una metapopolazione di *Cepaea nemoralis* stanziata in ambienti fortemente antropizzati. La metapopolazione è quasi interamente costituita da recessivi a fondo giallo, tra i quali prevalgono nettamente le morfe con assenza di bandeggio, o con bandeggio limitato alle combinazioni 00300 e 003nn. Nonostante un leggero spostamento verso monte dell'epicentro della metapopolazione, per opere agricole, la struttura fenotipica ne appariva sostanzialmente stabile, salve fluttuazioni di frequenza nelle morfe di schema *interrupta*, attribuibili al giuoco di effetti fortuiti. Si è, invece, rilevata una - pur modesta - riduzione della mole media delle chioccioline, il cui possibile significato viene discusso.

La fig. 3 mostra conchiglie predate da rodenti.

ABSTRACT

Shell polymorphism and size variations reviewed in a metapopulation of *Cepaea nemoralis* (L.): Gastropoda, Pulmonata, Helicidae, from Southern Insubria, Lombardy, Northern Italy: 1975 - 1990.

Variation in shell banding and size was studied in a metapopulation of the land-snail *Cepaea nemoralis* from the Southern Insubrian region (see Figure 1 and Table I). For size, two samples of 100 adult snails are compared, collected in July 1975 and July 1990 (see Table III). For banding, additional data are presented, collected in the summer of 1974 and 1976 (see Table II). All come from disturbed site, of an intensively cultivated landscape. Although the collection site was slightly shifted northward in 1990, due to hedgerow lopping in the previous site, the metapopulation apparently displays remarkable stability. Nevertheless, the average adult size was significantly reduced in 1990 (see Table III). The significance of these differences is discussed. Banding polymorphism may be considered in relation both with macroclimatic features (see Figure 2) leading to an overwhelming majority of yellows, and with microclimatic conditions, leading to majority of "effectively unbanded" shells. However the local role of fortuitous effects, acting on the frequencies of morphs *interrupta*, cannot be underestimated.

Effects of an uncommon predation by rodents on adult shells are shown (Figure 3).

INTRODUCTION: L'ENVIRONNEMENT

Plusieurs causes ralentissent, en Italie, le développement de recherches sur le polymorphisme de *Cepaea nemoralis*(L.). Cet Hélicidé, vivant sur une partie seulement du territoire national (région alpine, plaine du Pô, quelques secteurs du centre de la péninsule) habite souvent des milieux très anthropisés, où l'affirmation et la survie de ses peuplements, d'habitude peu nombreux, sont aléatoires. *C.nemoralis* finit alors par se cantonner, dans la plaine comme en colline cultivée, aux bords des routes et des champs, où herbes et buissons restent longtemps relativement intacts.

On ne saurait donc entreprendre, en Lombardie, des recherches écogénétiques de l'ampleur que CAMERON (1992) juge nécessaire pour apprécier avec assurance le rôle des variations sélectives.

Il nous a été cependant possible de suivre le sort de quelques petites populations, vivant à la limite des provinces de Milan (commune de San Colombano al Lambro) et de Pavie (commune de Chignolo Po). Nous sommes donc, 5 km environ au nord du Pô et une vingtaine de km en aval du confluent entre Tessin et Pô, à la lisière méridionale de la région insubre. Les

données que nous présentons constituent une contribution -bien localisée, 11 est vrai- à l'étude dynamique du polymorphisme de la coquille de *C. nemoralis* en Lombardie.

Les colonies peuplant ce territoire limité peuvent se considérer comme faisant partie d'une métapopulation, au sens de HANSKI & GILPIN (1991). L'environnement sans cesse bouleversé par l'agriculture intensive constitue pour elles un facteur de séparation, mais cette activité humaine a une contrepartie dans le transport de matériel agricole, les transplantations, le débroussaillage, qui favorisent des transports passifs des animaux en créant un certain réseau de communications entre les colonies membres de la métapopulation. Celle-ci confirme ses caractéristiques démographiques soit par de petites différences locales dans la fréquence de certaines morphes communes, soit par des différenciations dans le cycle biotique saisonnier.

La race de *C. nemoralis* qui compose la métapopulation étudiée est la médio-européenne, *C.n.nemoralis* s.s., à taille plus petite vis-a-vis des "géants" de *C.n.apennina* Porro = *etrusca* Issel qui peuplent les collines en face de Chignolo, mais au sud du Pô (SACCHI & VALLI, 1975).

La surface colonisée par la métapopulation peut être estimée autour de 0,3 km². Le secteur plus directement intéressé par cette recherche est à peu près rectangulaire, sur une base de 300 m, correspondante à la gare ferroviaire de Chignolo Po (ligne de Pavie à Crémone) et une hauteur d'un kilomètre, atteignant les flancs sud des basses collines de San Colombano et leurs couches pléistocènes (ANFOSSI & alii, 1982) (Fig.1) .

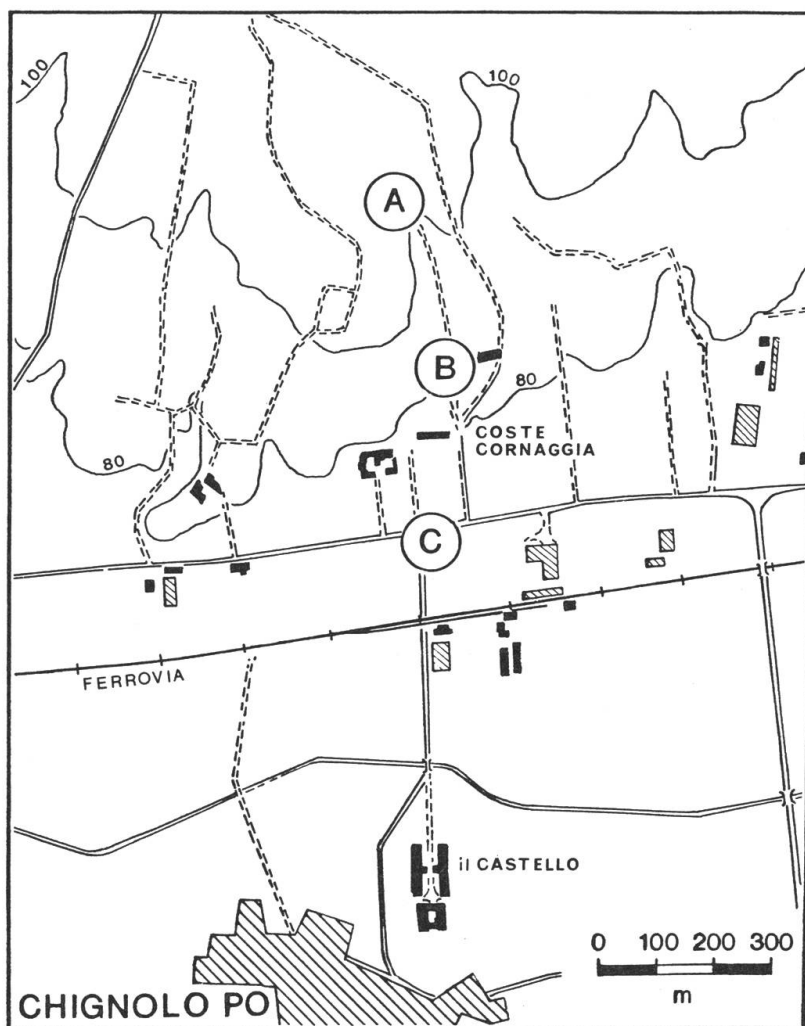


Fig 1 Localité de la métapopulation étudiée. A,B et C = sites de prélèvement des échantillons de sol analysés.

Ce secteur est occupé par des cultures de plein champ, des jardins et quelques vignobles, avec des bâtiments çà et là. Le sol n'est pas riche en calcaire soluble. Des analyses (novembre 1990) au calcimètre de Dietrich-Frühling ont donné, dans les trois sites indiqués en fig.1, les valeurs pour cent suivantes de Ca CO₃ : A = 8,9 (pH 7,0); B = 9,1 (pH 6,0) ; C = 5,3 (pH 6,1).

METHODES ET TECHNIQUES

a) récolte.

Les escargots ont été récoltés directement par l'Auteur dans les haies de ronces (*Rubus fruticosus* L. *sensu latissimo* et *R.caesius* L.) entourées d'orties, constituant ce que les Auteurs anglais appellent des "hedgerows" (talus avec haies modérément entretenues) le long du chemin de charroi connu comme Strada Coste Cornaggia. En juillet 1990 la densité plus élevée du peuplement à *C.nemoralis* se trouvait une trentaine de mètres plus en amont qu'en 1974,1975 et 1976, la partie déclive des haies ayant été plus régulièrement nettoyée. Les deux échantillons utilisés pour la biométrie ont été récoltés au cours du même mois de chaque année: les variations démographiques locales enregistrées par WILLIAMSON & alii (1976) au cours des mois de vie active de *C.nemoralis* ne devraient pas jouer un rôle majeur. Au printemps, en effet, les adultes présents sont surtout des survécus des années précédentes, auxquels viennent peu à peu s'ajouter, les remplaçant en partie, des individus jeunes qui atteignent leur développement complet. La coquille de ces derniers est plus lisse, et le périostracum plus brillant, que chez les "vieux". Une série de données sur la dynamique de notre métapopulation en 1990 et 1992, synchronisée avec le rythme saisonnier de végétaux vasculaires et d'insectes, choisis comme indicateurs chronologiques, est actuellement en cours d'élaboration.

Les escargots sont prélevés directement de la végétation, où ils "estivent", selon la nomenclature des Auteurs britanniques. Il s'agit, en réalité, plutôt d'une inactivation temporaire, habituellement limitée aux heures diurnes, suivie d'une reprise d'activité nocturne avec le retour des basses température de l'air et de la rosée. On ne peut en effet parler proprement d' estivation dans la plaine du Pô pour *C. nemoralis* qu'au cours d'été atypiques, à sécheresse estivale prolongée et ininterrompue, comme en 1991 (Fig. 2). Les escargots demeurent alors inactifs plusieurs jours de suite, réfugiés au sol sous des objets opaques ou dans des sillons temporaires -asséchés à l'occasion- destinés à l'écoulement de l'eau. Pour les membres de notre métapopulation, l'expérience au laboratoire montre qu'aussi bien les adultes que les jeunes individus tolèrent 40 jours d'inactivation et jeun estival avec un taux de mortalité insignifiant. Ils sécrètent alors des épiphragmes épais et blancs comme les épiphragmes d'hibernation. En "estivation" normale, limitée à quelques heures par jour, les escargots sécrètent par contre les typiques épiphragmes d'été, très minces, d'un mucus iridescent desséché.

b) appréciation du polymorphisme de la coquille.

Le caractère dominant du fond, le rose, n'apparaît dans la métapopulation étudiée que rarement, en situation marginale et périphérique (gare de Chignolo) loin du site principal d'échantillonnage autour de B (fig. 1). Le phénotype récessif jaune est d'ailleurs prédominant dans de vastes secteurs de la plaine du Pô (SACCHI & VALLI,1975) alors que le rose ne réapparaît en force que sur l'humide lisière nord-adriatique (SACCHI, 1983 et 1985).

Le recensement des morphes suit le schéma précédemment adopté (SACCHI,1980 et 1983) qui classe, dans les tableaux I et II, les plus fréquentes combinaisons, soit en nombre de bandes, soit en aspect de celles-ci.

La comparaison entre 1975 et 1990 n'intéresse que les adultes, bien que plusieurs individus près de la maturité apparaissent dans les deux échantillons. Sont considérés adultes, suivant les lois de la systématique, les individus qui ont complété la sécrétion du bourrelet péristomatique, état correspondant typiquement à la maturité sexuelle et à l'arrêt de la croissance, qui est du type défini dans les Hélicidés. Le sacrifice d'un certain nombre d'adultes a permis d'ailleurs le contrôle d'une correspondance entre sécrétion du bourrelet et maturité sexuelle.

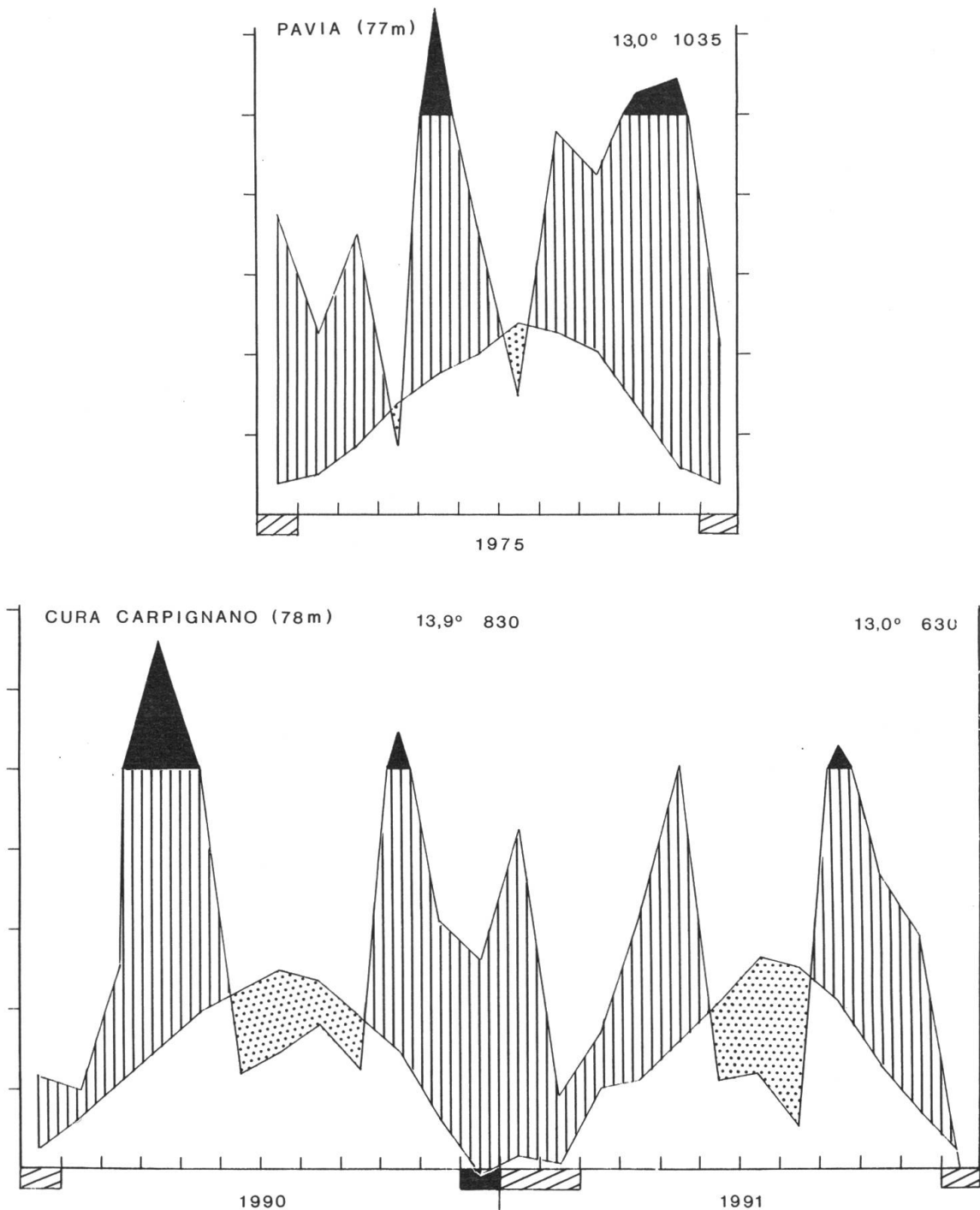


Fig. 2 Ombrothermogrammes selon WALTER & LIETH (1960 - 1968) de l'année 1975 (observatoire météorologique de Pavie) et des années 1990 et 1991 (observatoire de Cura Carpignano).

Les tableaux I et II, ce dernier contient des données comparatives des étés 1974 et 1976 ne distinguent pas les différentes nuances du jaune. Ces nuances ont à leur tour un déterminisme génétique : la teinte plus forte domine sur la pâle, où la pigmentation n'intéresse que le périostacum ; il n'est toutefois pas aisé, en plusieurs cas, de distinguer les nuances dans les morphes à bandes nombreuses. Quelques différences sont pourtant notées dans les protocoles de campagne, de même que l'évaluation de la teinte du bourrelet péristomatique.

Celui-ci est typiquement brun foncé ("noir") dans l'adulte, mais peut parfois varier du châtain au roux. Dans la plaine lombarde ne fait pas son apparition le caractère "péristome blanc" ("white lip" des Anglais) qui, indépendamment de l'albinisme de la coquille, est connu en plusieurs localités de la Lombardie préalpine (provinces de Bergame et de Brescia). La très grande majorité des adultes examinés présente un corps blanchâtre, moins de 5 % un corps gris-ardoise : la teinte foncée est dominante ; cette statistique ne figure pas dans la présente recherche,

MORPHES	1975	%	1990	%
00000	15	13,6	33	20,6
00300	56	50,9	71	44,4
00345	3	2,7	12	7,5
00045	-	-	1	0,6
02345	4	3,6	3	1,9
12345	27	24,5	28	17,5
00340	2	1,8	6	3,8
autres	3	2,7	6	3,8
total	110		160	
coalita	1	1,1	2	1,6
interrupta	36	37,9	66	52,0
superhyalozon.	4	4,2	12	9,4

Tableau I - Polymorphisme de la coquille de *Cepaea nemoralis*: juillet 1975 et 1990.

MORPHES	1974	%	1976	%
00000	26	18,3	33	26,6
00300	60	42,2	46	37,1
00345	16	11,3	5	4,0
00045	-	-	2	1,6
02345	7	4,9	1	0,8
12345	24	16,9	34	27,4
00340	5	3,5	1	0,8
autres	4	2,8	2	1,6
total	142		124	
coalita	-	-	2	2,2
interrupta	32	27,6	18	19,8
superhyalozon.	3	2,6	12	13,2

Tableau II - Polymorphisme de la coquille de *Cepaea nemoralis*: étés 1974 et 1976

c) analyses biométriques.

Les échantillons de juillet 1975 et 1990 soumis à mensuration comprennent, pour chaque prélèvement, un lot de 100 coquilles adultes en parfaites conditions, obtenues d'individus vivants. Pour cette opération on a adopté un calibre à cadran Mitutoyo au centième de millimètre. Les mesures se limitent à la hauteur h de la coquille et à son grand diamètre D , estimés suffisants pour évaluer les différences de taille et de forme. Ces deux grandeurs ont été mises en rapport, pour la forme, par le calcul de l'index I , exprimé par la formule $h \times 100 \times D^{-1}$; pour la taille, par l'assimilation grossière (V) de la coquille à un cône, ayant h comme hauteur et D comme diamètre de base. Toutes les moyennes ainsi obtenues (Tableau III) sont accompagnées de l'écart-type, ou déviation standard, ainsi que des valeurs maximales et minimales rencontrées.

année	1975			1990			comparaisons		
	$\bar{x} \pm ds$	min.	max.	$\bar{x} \pm ds$	min.	max.	t	p	a.q.
D	22,29 ± 1,16	19,84	25,43	21,67 ± 0,92	19,74	24,11	4,1877	<0,001	++
h	18,19 ± 0,97	15,94	20,20	17,42 ± 0,86	15,70	20,30	5,9398	<0,001	++
I	81,62 ± 2,57	74,56	87,85	80,42 ± 2,64	74,64	87,08	3,2570	~0,001	++
V	2385,48 ± 360,47	1656,74	3412,35	2153,15 ± 276,55	1643,43	3091,66	5,1138	<0,001	++

Tableau III - Données biométriques de *Cepaea nemoralis*: juillet 1975 et 1990.
 D et h en mm; V en mm³

La comparaison entre les deux lots se fait par le calcul du test "t" de Student; les valeurs P de probabilité sont lues sur les tableaux de FISHER & YATES (1953) par un nombre infini de degrés de liberté. La colonne a.q. donne une appréciation qualitative du taux de signification statistique des différences, toujours très significatives.

Mensurations et analyses du polymorphisme ont été toutes réalisées personnellement en juillet 1990, pour réduire au minimum l'erreur expérimentale attribuable au subjectivisme de l'opérateur. Les mensurations n'ont pas tenu compte -sauf dans les protocoles déposés au laboratoire d'écologie de notre Université- des combinaisons de bandes que présente chaque coquille analysée. Seuls des jaunes ont été mesurés, mais l'appartenance à telle ou telle morphe ne paraît pas influencer sensiblement sur les variations de taille, confirmant ainsi, d'un côté les observations de WILLIAMSON & alii (1976) et de PERRY & ARTHUR (1991-a et -b) de l'autre les nombreuses données inédites obtenues par nous mêmes dans le Cambridgeshire (1958) sur des populations bien plus polymorphes que la métapopulation de Chignolo-San Colombano.

RESULTATS

a) Polymorphisme du système de bandes.

Les données de cette métapopulation confirment les résultats relatifs à d'autres endroits de la plaine lombarde au nord du Pô (SACCHI & VALLI, 1975; et plusieurs données inédites). Trois combinaisons sont nettement les plus fréquentes, à savoir l'absence complète de bandes (caractère dominant); la présence des cinq bandes (récessif) et la combinaison typique "midbanded" des Anglais, 00300, récessive vis-à-vis de la première mais dominante sur la seconde des combinaisons citées ci-dessus. La bande 3 y est rarement accompagnée par des bandes satellites plus minces et nuancées. La combinaison 00300 est toujours la plus

fréquente (Tableaux I et II) et les trois prédominantes donnent ensemble un peu moins de 80% à plus de 90% du total ; résultat que confirme une analyse provisoire pour 1991 (80%). Suivent, à distance, d'autres morphes où les deux premières bandes sont également supprimées : 00345; 00340; 00045. Celles-ci constituent, avec 00300, la catégorie appelée par les Auteurs britanniques "effectively unbanded" parce que la région apicale de la coquille se présente libre de bandes.

Les fréquences de 00300 ne présentent jamais de variations significatives au cours du temps, ni si l'évaluation est faite sur le total du lot étudié, ni si elle est limitée au total des morphes à bandes. Dans le premier cas, l'analyse des différences par le test χ^2 conduit, encore d'après FISHER & YATES (1953) à $P \sim 0,30$; dans le second, à $P > 0,30$. Ces résultats intéressent la comparaison 1975/1990; celle établie entre les trois étés successifs de 1974 à 1976 donne, respectivement, $P \sim 0,10$ et $P \sim 0,50$.

Les comparaisons relatives à d'autres morphes conduisent pourtant à des résultats parfois discordants, attribuables soit à de petites différences dans le site de récolte d'une année sur l'autre, soit à des fluctuations de population d'ordre fortuit . La section Inférieure des Tableaux I et II montre la fréquence élevée, parmi les combinaisons à bandes, du schéma (dominant) *interrupta*, qui présente des bandes non continues, mais irrégulièrement interrompues, comme une série de points et de traits. Il y a encore un schéma 00300, que nous indiquons comme *hyperhyalozonata*, où un péristome normalement "noir" s'accompagne d'une bande 3 totalement dépigmentée, subtransparente. C'est une combinaison que les Anglais considèrent souvent comme un aspect particulier du schéma 00000 (absence complète de bandes) et qui pourrait, d'après une intéressante hypothèse que nous présente le Dr Ch.B. GOODHART, de Cambridge (comm.personnelle) être le produit d'une homozygose pour le gène "midbanded" associée une hétérozygose du suppresseur des bandes, insuffisante à la disparition complète de la bande 3.

Enfin, la fréquence des gènes (dominants) qui déterminent la fusion des bandes est très basse : les morphes *coalita* sont donc rares; il n'y a pratiquement jamais de bandes "smudged", d'aspect pâle et flou, rares d'ailleurs dans la plaine nord-italienne (SACCHI, 1985). Si l'on considère les fréquences d'ensemble des morphes "effectively unbanded", la comparaison entre 1975 et 1990 conduit à $0,20 > P > 0,10$. La comparaison entre les trois étés de 1974 à 1976 élève P à 0,50. L'absence au moins des deux premières bandes, quelle que soit sa signification adaptative, est donc stable dans la métapopulation étudiée: pour l'année 1991, on peut provisoirement établir la valeur de 70 % environ.

Pour *interrupta*, au contraire, les différences sont significatives: juillet 1975/juillet 1990: $0,05 > P > 0,02$; pour les trois étés de 1974 à 1976 : $P \sim 0,02$.

b) variations de taille et de forme

Les coquilles de 1990 sont plus petites que celles de 1975. Les différences entre moyennes sont toujours significatives, conduisant à une différence entre volumes de l'ordre de 10 %. La différence relative à l'indice I est à son tour significative: en 1990 les coquilles sont un peu plus déprimées en forme. Encore plus importantes en '75 qu'en '90 les valeurs maximales et minimales, à deux exceptions près: h a un maximum et un minimum plus sensibles en '90. L'écart-type est supérieur en '90, sauf qu'en I . Le lot de '75 a donc en général des variations de forme plus contenues. L'on constate en somme, entre 1975 et 1990, une tendance à la réduction de la taille et à l'augmentation de la variabilité de la forme.

D'autre part, nos données montrent que *C.nemoralis* de Chignolo-San Colombano n'est pas loin des tailles mesurées en Angleterre (WILLIAMSON & alii, 1976; COOK & CAIN, 1980; PERRY & ARTHUR, 1991- a et - b).

c) comparaison avec des espèces sympatriques

Dans le territoire de la métapopulation étudiée ne vit aucune espèce de Gastéropode terrestre d'une taille et d'un comportement écologique susceptibles de fournir des éléments directs de comparaison avec *C.nemoralis*. PERRY & ARTHUR (1991-a) ont pu travailler en Angleterre sur une sorte de gilde trophique et éthologique comprenant 4 espèces assez comparables en taille et en microdistribution. Chez nous, la plus grosse de ces espèces,

Cryptomphalus aspersus (Müll.) peuple l'Insubrie est (Province de Brescia) puis la Vénétie et, au sud, la Ligurie et la péninsule. *Arianta arbustorum* (Müll.) habite les Alpes, non la plaine du Pô; *Cepaea hortensis* (Müll.) ne fait pas partie de la faune italienne.

Il y a, par contre, chez nous une espèce - non présente en Grande Bretagne - qui pourrait servir à une comparaison par sa taille et sa répartition, car elle se retrouve en plusieurs sites en compagnie de *C.nemoralis*: *Bradybaena fruticum* (Müll.), seul Eulotidé d'Europe occidentale. Ses coquilles sont polymorphes: à côté des blanches subtransparentes, jaunes dans le vivant à cause de la couleur du tégument, il y en a de roses, parfois (en position 3) portant la bande caractéristique de la famille. *B.fruticum*, peut-être en compétitrice, peut-être en interférante, peuple avec *C.nemoralis* la végétation humide le long de fleuves et des rivières lombardes, mais n'atteint pas les flancs ensoleillés de nos collines. Il est possible que, là où les deux espèces se trouvent ensemble, s'ouvre une perspective de sélection parallèle analogue à celle que nous avons présentée en Galice (SACCHI, 1981) pour *C.nemoralis* et l'Hygromiidé *Monachoides (Portugala) inchoatus* (Morelet).

Dans notre secteur se trouve - plutôt rare - l'escargot de Bourgogne, *Helix pomatia* L., vivant dans la partie la plus déclive du paysage: il s'agit pourtant d'une espèce bien plus grosse que *C.nemoralis*, à écologie différente, bien plus sciaphile et cryptique au repos, et d'une taille nettement supérieure.

On trouve dans ce paysage un certain nombre d'espèces plus petites, toutes Hygromiidés. Dans les haies touffues *C.nemoralis* rencontre *Monachoides incarnatus* (Müll.); dans les milieux rudéraux, autour de la gare ferroviaire, *Helicella itala* (L.). Le terrain inculte près de la gare a récemment vu apparaître, comme adventice, *Monacha cantiana* (Mont.), autre espèce que *C.nemoralis* accompagne souvent, tant dans terre typique britannique et en France du nord, que dans le nord-est de l'Italie, comme autour du lac de Garde et dans la Vénétie. Cette adventice, phyticole et d'une taille assez grosse, mise à part, les autres espèces, nettement plus petites que *C.nemoralis*, ne lui sont pas non plus voisines en écologie: *M.incar-natus* est nettement plus sciaphile et cryptique; l'hélicelle est xérophile et n'est jamais cryptique en période d'estivation. Un Hygromiidé qui, au contraire, partage largement la distribution de *C.nemoralis* est une autre et plus commune *Monacha*: *M.carthusiana* (Müll.) largement répandue dans le domaine médio-européen. Mais c'est une espèce qui, dans le district qui nous intéresse, a une taille très petite, peut-être influencée dans ses variations par les conditions hygro-thermiques locales (données en cours d'élaboration). *M.carthusiana* a cependant un cycle annuel de vie, contre la durée pluriannuelle du cycle de *C.nemoralis*.

DISCUSSION

a) polymorphisme de la coquille

Le monomorphisme presque absolu pour la couleur jaune du fond rentre dans une règle écologique documentée en *C.nemoralis* par de nombreuses recherches de campagne ainsi que par des expériences au laboratoire (BANTOCK & PRICE, 1975; HEATH, 1975; RICHARDSON, 1977; JONES, 1982; TILLING, 1983; LAMOTTE, 1988). Les morphes jaunes, bien plus communes que les roses et les brunes dans la vaste aire de répartition de l'espèce (JONES et alii, 1977) qui englobe une grande partie de l'Europe centrale et occidentale, montre une vigueur physiologique supérieure dans les climats les plus rudes, dont les plus arides et ensoleillés. Il est donc à prévoir, en milieu à couverture végétale réduite, assujettible à de sensibles périodes, parfois prolongées, de sécheresse climatique, et bien ensoleillé, la prédominance des jaunes à nombre de bandes réduit, ou sans bandes, donc à teinte "claire" sans fusions capables de noircir la coquille.

Ces avantages écologiques jouent surtout dans les combinaisons "effectively unbanded" - les plus fréquentes dans cette métapopulation - dont l'albedo dans la partie haute du test, plus directement exposée à la radiation solaire tant lorsque l'animal est actif, que lorsqu'il repose sur la végétation ou d'autres substrats verticaux, est maximal.

Sur les fréquences des morphes moins communes peut d'ailleurs influencer le jeu de faits fortuits, tels les effets de fondation invoqués par LAMOTTE (1988) pour d'autres régions

d'Europe fortement dérangées par l'homme. L'erreur expérimentale ne saurait non plus être ignorée dans la micro-localisation des colonies et dans la récolte.

Il n'y a dans notre secteur aucun argument en faveur de l'hypothèse d'une prédation sélective, encore valable par endroits (CAIN & alii, 1990) mais abandonnée comme explication universelle du polymorphisme en *Cepaea* par de nombreux Auteurs anglo-saxons (BANTOCK & PRICE, 1975; JONES & alii, 1977; TILLING, 1983 ; GOODHART, 1987). Pas de grives, prédateurs bien connus d'escargots; présence de quelques corneilles mantelées, *Corvus corone cornix* (L.) dont les habitudes alimentaires récemment analysées s'adressent, en tant que Gastéropodes, aux grosses et savoureuses *Helix pomatia* (PIERI, 1991). *C. nemoralis* attire comme prédateurs de petits rongeurs: surtout début printemps (mars 1991) l'on trouve, dans des "salles" à rongeurs, aux bords d'un fossé, quelques coquilles vides présentant, sur les derniers tours, les typiques incisions dentelées irrégulières pratiquées par les dents des rongeurs. L'on sait pourtant que ces petits mammifères, affectés d'achromatopsie, n'exercent pas de sélection visuelle (SACCHI, 1958). D'après O'DONALD (1968) une sélection sur les couleurs est peut-être opérée par *Lampyrus noctiluca* (L.), le ver luisant qui effectivement se trouve, avec un autre Coleoptère prédateur d'escargots, *Drilus flavescens* Fourcroy, dans la partie basale du rectangle qui limite le territoire étudié (fig.1); mais les deux malacovores ensemble attaquent moins de 1 % de la population de *C. nemoralis*.



Fig. 3 Coquilles de *Cepaea nemoralis* rongées et vidées dans une "salle à manger" de rongeurs à proximité de la gare ferroviaire de Chignolo Po. Le prédateur est probablement un *Arvicola*, assez gros pour attaquer des *Cepaea* adultes mais non les *Helix pomatia* présentes dans le même biotope. *H. pomatia* intéresse plutôt de gros rongeurs, comme les vrais rats.

Dans la "salle" de Chignolo on ne trouve pas de *Monacha cantiana*, adventice locale récente, qui constitue pourtant avec *C. nemoralis* la proie de rongeurs en des régions où elle vit depuis longtemps, comme le Frioul.

Nous n'avons d'ailleurs aucun argument en faveur d'une tolérance différentielle du dérangement mécanique entre jaunes et roses. Ces derniers apparaissent, en bien petit nombre, autour de la gare de Chignolo, en milieu continuellement bouleversé par l'entretien ferroviaire: mais il s'agit également d'un milieu assez humide. On peut donc raisonnablement en conclure que la physionomie de la métapopulation de Chignolo-San Colombano offre une réponse aux prémisses climatiques de l'environnement, que confirme une remarquable stabilité dans le temps, malgré la forte anthropisation locale et les fluctuations microtopographiques qui s'ensuivent.

b) variations de taille

On ne doit pas exagérer la valeur des différences rencontrées entre le lot de 1975 et celui de 1990. Si l'homogénéité des dates de récolte permet de réduire l'importance des composantes démographiques mises en évidence par WILLIAMSON & alii (1976), les différences, si modestes soient-elles, entre les endroits précis des récoltes, et leurs conséquences micro-écologiques, sont probablement significatives. Les ombrothermogrammes (fig.2) permettent d'affirmer que, en saison active pour les Mollusques terrestres, l'année 1975 n'a pas été dans la région trop différente de 1990, alors que 1991 a eu un été bien plus sec. Des différences d'ordre trophique entre les deux années considérées sont également peu probables, tant à cause des affinités climatiques, que, encore en contraste avec 1991, ni en 1975 ni en 1990 aucune radicale opération de débroussaillage n'a eu lieu dans les biotopes à *C.nemoralis*. Quant au possible rôle différentiel des densités de population, amorçant des phénomènes d'interférence et compétition (PERRY & ARTHUR, 1991 - a et -b) nous n'avons pu mettre en évidence de différences macroscopiques.

Un prudent usage de la méthode de Lincoln, basée sur la succession capture-marquage-recapture, appliquée en 1990 et 1991, a permis d'évaluer la densité de population de *C.nemoralis*, dans les endroits les moins dérangés, à des valeurs de 1 à 5 individus adultes ou jeunes à développement avancé par m². C'est un ordre de densité comparable à ce que trouvent les Auteurs britanniques (BANTOCK & PRICE, 1975; GREENWOOD, 1974; WILLIAMSON & alii, 1976). Ni en 1975 ni en 1990, d'ailleurs, l'été relativement doux et humide n'a donné lieu à des agrégations d'escargots particulièrement denses dues à la recherche d'endroits plus frais et abrités: ce qui se produisit au contraire au cours de l'été torride et sec de 1991 bloquant la croissance des jeunes *Cepaea*.

Il est donc probable que de modestes différences de taille et de forme - ces dernières relativement en contraste avec une tendance qui voit l'hélice se déprimer avec l'augmentation de la taille - soient attribuables à des composantes fortuites, telles la différente sensibilité dans la récolte, toujours possible à 15 ans de distance, ou à d'effectives différences de microécologie locale.

CONCLUSIONS

Cette recherche met en évidence une remarquable stabilité génétique dans la métapopulation de *C.nemoralis* de Chignolo-San Colombano. Les résultats méritent une comparaison avec ce que, en conditions pourtant assez différentes, ont montré WILLIAMSON & alii (1977). Les Auteurs anglais ont travaillé d'abord dans une région où *C.nemoralis* est beaucoup plus fréquente, occupant dans un paysage faunistique souvent moins dérangé par l'homme une place plus constante et importante. Ils ont eu affaire à un environnement plus favorable: herbiers tranquilles sur sol calcaire. La structure génétique de leurs populations, articulée sur les trois couleurs de fond, brun, rose et jaune, montre une fréquence très basse des morphes sans bandes contre la nette prédominance du système de bandes complet, alors que les "midbanded" ne sont que 10 % ou même moins. Malgré une analogie générale du paysage, c'est donc une situation opposée à la nôtre. Ces Auteurs non plus n'avaient trouvé de preuves d'une efficace sélection visuelle opérée par des prédateurs, le parasitisme macroscopique n'étant dû, d'après ces Auteurs, qu'à *Lampyrus noctiluca*, puisque les larves

de mouches n'exercent qu'une fonction de nécrophages, sur des individus morts pour d'autres causes, ce qui se vérifie également dans notre métapopulation.

WILLIAMSON et alii ont suivi avec continuité leur population pendant 6 ans. Bien que leur classification des morphes soit plus simple et schématique que la nôtre, ils apportent une remarquable contribution à l'étude de la dynamique de population, que confirment en partie nos données, en cours d'élaboration, pour les années de 1989 à 1992.

On peut donc conclure que, malgré l'intervention de composantes fortuites du milieu, liées à l'activité agricole, la stabilité génétique des *C. nemoralis* de Chignolo-San Colombano l'emporte sur l'impact anthropique. Ce résultat dérive probablement du fait que, dans le cadre d'une physionomie générale du peuplement, imposée par le climat et le paysage végétal, ce même impact a sélectionné depuis longtemps un patrimoine génétique du type "rudéral" ou "banal", capable de tolérer, sans grandes altérations, les conséquences des actions de l'homme.

D'autres différences dans le temps restent pourtant soumises aux effets d'une pression variable de l'environnement: c'est le cas de la densité et de la structure par classes d'âge de la métapopulation dans son ensemble et dans les populations qui la composent. On peut y ajouter les variations de taille des coquilles, sans qu'on puisse par ailleurs y noter des variations de fréquence génique d'une ampleur comparable à celle que mettent en évidence WALL & alii (1980), également après un intervalle de 15 ans et en milieu fortement dérangé par l'homme, dans l'espèce jumelle *Cepaea hortensis* du Wiltshire.

C'est sur une remarquable stabilité génétique, doublée d'une plasticité phénotypique, individuelle et de groupe, qu'est fondé le succès écologique d'espèces qui vivent avec l'homme et tolèrent cette cohabitation en partageant l'opportunisme de l'espèce humaine.

REMERCIEMENTS

Je remercie, pour la lecture du manuscrit et les conseils critiques, le Docteur Ch.B.GOODHART, de l'Université de Cambridge (U.K.) et le Professeur M.LAMOTTE, émérite de l'Université de Paris-VI. Je remercie également le géomètre A.RAMAIOLI, qui a mis à ma disposition, pour les ombrothermogrammes de la fig.2, les données de sa station météorologique de Cura Carpignano, plus rapprochée de Chignolo que celle de Pavie, mais ne fonctionnant malheureusement pas encore en 1975. Mon épouse Mireille a patiemment contribué à la recherche du matériel et aux observations sur le terrain. La fig.1 a été dessinée d'après la carte topographique au 10.000ème, éditée à Milan par le service cartographique de la *Regione Lombardia*.

BIBLIOGRAPHIE

- ANFOSSI G., BRAMBILLA G. & CANTALUPPI G., 1982 - Considerazioni paleoambientali sulle facies pleistoceniche a Molluschi del Colle di San Colombano al Lambro (Lombardia). Atti 5 - Conv. Soc. malacol. italiana, Lavori Soc. malac. ital: 15-24.
- ARTHUR W., 1982 - A critical evaluation of the case for competitive selection, in *Cepaea*. - Heredity, 48: 407-419.
- BANTOCK C.R. & PRICE D.J., 1975 - Marginal populations of *Cepaea nemoralis* (L.) on the Brendon Hills, England. I. Ecology and ecogenetics. - Evolution, 29: 267-277.
- CAIN A.J., COOK L.M. & CURREY J.D., 1990 - Population size and morph frequency in a long-term study of *Cepaea nemoralis*. Proc. R. Soc. Lond., B 240: 231-250.
- CAMERON, R.A.D., 1992 - Change and stability in *Cepaea* populations over 25 years: a case of climatic selection. - Proc. R. Soc. London, B, 248: 181-187.
- COOK L.M., 1967 - The genetics of *Cepaea nemoralis*. - Heredity, 22: 397-410.

- COOK L.M. & CAIN A.J., 1980 - Population dynamics, shell size and morph frequency in experimental populations of the snail *Cepaea nemoralis* (L.).- Biol. J. Linn. Soc., 14: 259-292.
- FISHER R.A. & YATES F., 1953 - Statistical Tables. - Oliver & Boyd, Edinburgh and London.
- GOODHART Ch.B., 1987 - Why are some snails visibly polymorphic, and other not? - Biol. J. Linn. Soc., 31: 35-58.
- GREENWOOD J.J.D., 1974 - Effective population numbers in the snail *Cepaea nemoralis*. - Evolution, 28: 513-526.
- HANSKI I. & GILPIN M., 1991 Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. - Biol. J. Linn. Soc., 42: 3-16.
- HEATH D.J., 1975 - Colour, sunlight and internal temperature in the land-snail *Cepaea nemoralis* (L.). - Oecologia (Berl.), 19: 29-38.
- JONES J.S., 1982 - Genetic differences in individual behaviour associated with shell polymorphism in the snail *Cepaea nemoralis*. - Nature, 298: 749-750.
- JONES J.S., LEITH B.H. & RAWLINGS P., 1977 - Polymorphism in *Cepaea*: a problem with too many solutions? - Ann. Rev. Ecol. Syst., 8: 109-143.
- LAMOTTE M., 1988 - Facteurs influençant la diversité du polymorphisme de la coquille dans les populations naturelles de *Cepaea nemoralis*. - Haliotis, 18: 131-157.
- O'DONALD P., 1968 - Natural selection by glow-worms in a population of *Cepaea nemoralis*. - Nature, 217:194.
- PERRY R. & ARTHUR W., 1991-a. Shell size and population density in large Helicid land snails. - J. an. Ecol., 60: 409-421.
- PERRY R. & ARTHUR W., 1991-b. Environmental effects on adult shell size in *Cepaea hortensis*. - Biol.J. Linn. Soc., 43: 273-279.
- PIERI M., 1991 - Aspetti dell'ecologia della cornacchia grigia (*Corvus corone cornix*) vivente ad alta densità, durante la nidificazione e durante l'inverno. - Tesi laurea in Sc. naturali Univ. Pavia (inedita).
- PRICE D.J. & BANTOCK C.R., 1975 - Marginal populations of *Cepaea nemoralis* (L.) on the Brendon Hills, England. II Variation in chiasma frequency. - Evolution, 29: 278-286.
- RICHARDSON A.M.M., 1974 - Differential climatic selection in natural population of land snail *Cepaea nemoralis*. - Nature, 247: 572-573.
- RICHARDSON A.M.M., 1979 - Morph frequency of empty intact shells from *Cepaea nemoralis* (L.) colonies on sand dunes in south-west England. - J. Moll. Stud., 45: 98-107.
- SACCHI C.F., 1958 - Problemi e metodi di genetica ecologica: significato selettivo di caratteri cromatici in animali terrestri. - Attual. zoologiche, 10: 1-39.
- SACCHI C.F., 1980 - Contributo alla demoecologia di *Cepaea nemoralis apennina* (Stabile). Analisi di una popolazione litorale alle soglie dell'estinzione. - Natura, Milano, 71: 58-68.
- SACCHI C.F., 1981 - Convergence du polymorphisme chez *Cepaea nemoralis* (L.) et *Monachoides inchoatus* (Mor.): parallélisme écologique ou mimétisme imitatif? - Atti Soc. it. Sc. nat., 122: 139-150.
- SACCHI C.F., 1984 - Population ecology of *Cepaea nemoralis* and *C.vindobonensis* along the North-Adriatic coasts of Italy. - Malacologia, 25: 315-323.
- SACCHI C.F., 1985 - Ecologie et polymorphisme chez *Cepaea nemoralis* (L.) et *C. vindobonensis* (Fér.) (Gastr., Pulmonata) sur le littoral nord-adriatique italien. - Atti Mus. civ. St. nat. Trieste, 37: 103-130.
- SACCHI C.F. & VALLI G., 1975 - Recherches sur l'écologie des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.) en Lombardie méridionale. - Arch. Zool. expér. gén., 116: 549-578.

- TILLING S.M. 1983 - An experimental investigation of the behaviour and mortality of artificial and natural morphs of *Cepaea nemoralis*. - Biol. J. Linn. Soc. 19: 35-50.
- WALL S., CARTER M.A. & CLARKE B. 1980 - Temporal changes of gene frequencies in *Cepaea hortensis*.- Biol. J. Linn. Soc. 14: 305-317.
- WALTER R. & LIETH H., 1960-1966 - Klimadiagramm Weltatlas. - G.Fisher Jena.
- WILLIAMSON P., CAMERON R.A.D. & CARTER M.A., 1976 - Population density affecting adult shell size of snail *Cepaea nemoralis* L. - Nature 263: 496-497.