

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE

DE LYON

Année 1916

(NOUVELLE SÉRIE)

TOME SOIXANTE-TROISIÈME

LYON

H. GEORG, LIBRAIRE-ÉDITEUR

36, PASSAGE DE L'HOTEL-DIEU

MÊME MAISON A GENÈVE ET A BALE

1917

ÉTUDE SUR LES MODIFICATIONS PRODUITES

SUR

L' "HELIX BARCINONENSIS" WESTERLUND

DES ENVIRONS DE BARCELONE (ESPAGNE)

Par suite de l'Isolement géographique

PAR

LE COMMANDANT E. CAZIOT

Pendant trois années, mon collègue et ami M. Thieux, ingénieur à Marseille, a pu étudier, presque chaque jour, en Espagne, un des habitats de l'*Helix barcinonensis* Westerlund, près Santa-Colonna, à 7 kilomètres de Barcelone. Il a recueilli près de 2.000 spécimens de cette espèce et a fait les intéressantes observations suivantes, dignes de la méditation, mais, avant de les présenter, il est nécessaire de faire connaître cet *Helix*, que Bourguignat qualifiait de litigieuse.

Les *Helix* du groupe *barcinonensis* Bourguignat sont certainement, dans la péninsule ibérique, les représentants des *Cisalpina* de la péninsule italienne de l'Istrie, dont M. Fagot a fait une étude dans le tome I^{er}, page 107, du *Bulletin de la Société Malacologique de France*, en 1884. Le type de cette série est l'*H. barcinonensis* (1) Rossmässler (*Iconog. der land und Süssw. Moll. Europas*, Heft. 13 und 14, S. 24, taf. 67, fig. 830, 831, 832, 1854) a décrit et figuré l'*Helix caperata* Montagu et a relaté, dans le texte, que la figure 830 représente des exemplaires d'Agen, en France, lesquels lui avaient été donnés par Terver, et que, sous la figure 831, est dessiné le type du comté de Kent, en Angleterre, enfin que la figure 832 représente des

(1) Bourguignat, en découvrant cette forme, lui donna le nom de *barcinonensis* (1864, *Malacol. Algérie*, t. II, p. 355). C'est un non-sens, car le nom ancien de Barcelone est *Barcinona*. Le nom que doit porter cette coquille est *barcinonensis*, ainsi que l'a rectifié Westerlund dans son *Catalogue des Mollusques de la région paléarctique*.

individus recueillis par Hall en Portugal. Des échantillons plus gros ont été trouvés par Willkomm à Aranjuez (Espagne), mais, malheureusement, l'auteur allemand a négligé de les décrire et de les représenter.

Il est incontestable que la figure 830 s'applique à l'*Helix caperata*, puisque c'est la seule espèce de ce groupe que l'on trouve dans l'Agenais ; il en est de même de la figure 831, qui représente des individus d'Angleterre. La figure 832 paraît aussi s'adapter à la même espèce, à cause de la disposition des bandes, de l'ombilic et de la surface presque lisse du test ; il n'y a, d'ailleurs, rien d'étonnant à cela, puisque l'*Helix caperata* Montagu abonde en Portugal et que c'est en suivant le littoral qu'il s'est répandu jusqu'en Angleterre. C'est assurément une espèce lusitanienne.

En 1864, Bourguignat (*Malacol. Algérie*, t. II, p. 355) cite simplement le nom d'*Helix barcinensis*, appliqué par lui à l'*Helix caperata* Rossmässler (non Montagu), qu'il croyait différent, tandis qu'il n'en est rien.

Dans le courant de l'année 1868, le D^r Rambur publia, dans le *Journal Conchyl.*, p. 266, sous le nom d'*Helix mirandæ*, une coquille trouvée par lui à Miranda del Ebro, mais ce nom ne pouvait être adopté, parce qu'il existait déjà un *Helix mirandæ* Lowe (*Ann. and Magaz. hist.*, p. 107, 1861) de l'île de Goweri, dans les Canaries, qui est une espèce différente.

En décembre 1868, Bourguignat (*Moll. nouv. litig. ou peu connus*, p. 303, chap. xciv, pl. XI-II, fig. 12-16) persiste à croire que la figure de Rossmässler représente son *Helix barcinensis* ; toutefois, il a l'heureuse inspiration de faire dessiner des individus de Barcelone, et c'est d'ailleurs pourquoi son nom doit être conservé. En effet, la figure de Rossmässler s'appliquant à l'*Helix caperata*, le nom d'*Helix mirandæ* eût été le premier en date, s'il n'eût été employé antérieurement, mais ce vocable devant être rejeté, la désignation faite par Bourguignat doit seule être maintenue... et émendée.

Quelques mois plus tard, le D^r Rambur, s'apercevant du double emploi pour son *Helix mirandæ*, changea ce nom en celui d'*Iberica*, inadmissible comme postérieur.

Voici donc la véritable synonymie de l'espèce en question :

Helix mirandæ Rambur, 1868, *Journ. Conchyl.*, p. 266, non *Helix mirandæ* Lowe.

Helix barcinensis Bourguignat, décembre 1868, *Moll. nouv. litigieux*, p. 303, pl. XLII, fig. 12-16.

Helix iberica Rambur, 1869, *Journ. Conchyl.*, t. XVI, fig. 254, pl. IX, fig. 5.

Helix barcinonensis Westerlund, 1890, *Catal. Conch. reg. paleart.*, p. 57.

Le type de cette espèce, tel qu'il a été figuré par Bourguignat, se trouve ça et là dans toute la Catalogne, au nord de Barcelone, mais il est toujours localisé et assez rare.

Les collines qui dominent Santa-Colonna pointent entre 150 et 350 mètres d'altitude et forment une chaîne longue de 3 à 4 kilomètres, orientée est-ouest. Tout en granite, arènes, porphyres et schistes. Le flanc sud est entièrement cultivé en vignes, depuis la plaine (25 m.) jusqu'à la côte (100 m. environ). La végétation est donc très régulière et la même partout ; le sol est bien labouré, très régulier et rarement coupé par des murs en pierres sèches ou par des sentiers et quelques thalwegs superficiels, toujours sans eau, sauf en temps d'orage.

Le milieu est donc le même sur une étendue de près de 4 kilomètres et sur 800 à 1.200 mètres de largeur, à l'altitude moyenne de 75 mètres. Mais, entre la plaine et les collines, sur les premières pentes, à la cote de 50 mètres environ, il existe un lambeau de calcaire travertin épais de 1 à 3 mètres, qui repose, au nord, sur des arènes granitiques et des porphyres et, au sud, sur des alluvions et des poudingues formés des débris des mêmes roches, de schistes et d'argiles rouges.

Cet îlot de calcaire, d'une forme presque ovale, d'une surface d'un hectare environ, a une pente très faible vers le sud (à peine 3 à 4 mètres de différence entre un côté et l'autre). La surface, bien labourée, et plantée de vignes, se confond avec les terrains voisins, sans solution de continuité apparente, sauf la couleur. C'est sur ce lambeau de calcaire, *isolé au milieu de roches siliceuses*, que vit une abondante colonie d'*H. barcinonensis*.

Au printemps et en été, cette espèce vit sur les souches et les branches des vignes ; à l'automne, on la trouve sous les feuilles mortes et à la base des souches ; puis, au moment de l'accouplement et de la ponte, en octobre et novembre, elle descend dans les herbes basses et humides qui bordent les sentiers et les murs en pierres sèches ; enfin, elle s'enterre sous les souches

des vignes, à la bifurcation des grosses racines, où elle forme des groupes de 10, 20 et quelquefois 40 à 50 individus.

Jusqu'en mai, il est impossible de trouver une seule coquille vivante sur le sol.

Cette espèce évite, d'une façon *absolue*, toutes les terres siliceuses ou argilo-siliceuses environnantes et s'en tient toujours éloignée d'une distance de quelques mètres. *Jamais M. Thieux n'a trouvé un seul individu vivant en dehors du périmètre calcaire.* Pour vérifier cette antipathie, cette idiosyncrasie, ce savant malacologiste a fait les diverses expériences suivantes :

1° *Juin 1908.* — 14 individus adultes, marqués à la fuchsine violette, sur le sommet de la spire, ont été transportés sur un pointement de granit, à 5 mètres environ de la limite du terrain calcaire, puis déposés ensemble dans un creux de la roche entourée par six pieds de vignes, à une distance de 2 à 4 mètres.

Deux jours après, 9 sont trouvés sur des tiges herbacées voisines, les autres sont restés dans le même creux de la roche, mais non fixés sur elle.

Six jours après, 12 sont sur les tiges herbacées, les 2 autres sont introuvables. Aucune sur les vignes voisines.

Jusqu'au dix-septième jour, rien ne change et les coquilles restent toutes sur leurs positions.

Le dix-neuvième jour, un orage survient dans la nuit et le lendemain on ne retrouve plus que deux coquilles, une à la base d'une branche de thym et l'autre sur une feuille d'agave très voisine. Toujours rien dans les vignes. M. Thieux cherche alors en face, dans le calcaire situé à 5 mètres, et retrouva sur les souches de vignes 7 exemplaires portant la marque violette. En juillet et septembre suivants, 3 portant la marque violette se trouvaient sur le calcaire. Cela faisait 10 de retrouvés sur 14.

2° *Juin 1908.* — 23 exemplaires marqués à la fuchsine rouge, afin de ne pas les confondre avec les précédents, sont transportés à une distance horizontale de 300 mètres environ de l'habitat calcaire et déposés sur les arènes granitiques, *aux pieds* de six souches de vigne.

Deux jours après, 21 coquilles se trouvent au sommet des souches ou à la base des branches.

Toutes les semaines, la localité était visitée et les victimes, suivant l'expression de M. Thieux, restèrent tranquilles jusqu'à l'époque des vendanges, où 5 disparurent. Mais, en octobre et novembre, au lieu de descendre sur le sol comme leurs congénères, elles restèrent *toutes fortement fixées sur les souches*. On les laissa dans cette position tout l'hiver sans les toucher, en recueillant seulement celles qui étaient mortes et tombées sur le sol. En mars 1909, il en restait encore 11 fixées aux vignes, mais 9 étaient mortes et desséchées.

En résumé, sur les 23 individus transportés, M. Thieux en a retrouvé 17, dont 15 morts et pas un seul d'enterré au pied des souches, qu'il a fouillées avec le plus grand soin.

3^e Septembre 1909. — Les mêmes expériences ont été refaites sur les alluvions argilo-siliceuses du sud et toujours dans les vignes. Les résultats ont été identiques.

Il semble donc certain que cette espèce redoute tellement les terrains siliceux qu'elle évite leur contact et ne s'y enterre jamais.

Aux environs de Barcelona, il existe d'autres habitats aussi isolés et restreints que celui de Santa-Colonna. Ces habitats sont : un à l'ouest, à Sarria (calcaire travertin et vignes) ; un au nord de Horta, même nature de terrain et de plantation. Il est situé à 4 ou 5 kilomètres du précédent et est séparé de lui par une crête de collines de 100, 150 et 300 mètres de hauteur. Celui de Santa-Colonna est situé à 3 kilomètres environ de l'habitat de Horta et séparé de lui par le rio Bésor, rivière large de 100 à 200 mètres, dont le lit est entièrement composé de sable et de gravier siliceux et presque à sec sept à huit mois de l'année.

Enfin, un quatrième est au nord de Barcelona, à 6 kilomètres de Santa-Colonna, dans des vignes et sur des argiles calcaires provenant de la décomposition d'un lambeau de muschelkalk.

Les divers catalogues des mollusques de la Catalogne (Chia, Martorell, Bofill, etc.) indiquent cette espèce comme assez répandue dans les régions de Gérone, Anglès et Figuéras ; les localités indiquées concordent généralement avec les îlots de

calcaires (muschelkalk, aptien ou nummulitique) portés sur les cartes géologiques.

En résumé, les habitats de l'*H. barcinonensis* semblent aujourd'hui être réduits à des îlots calcaires parfaitement isolés, séparés et très éloignés les uns des autres.

Dans celui de Santa-Colonna, on peut croire que l'espèce y vit cantonnée depuis fort longtemps (peut-être depuis le Pleistocène?) et qu'elle y est restée sans communications et sans relations avec les autres habitats pendant de nombreuses générations. Nous nous trouvons donc en présence d'un habitat qui peut se qualifier d'« insulaire » et dont l'isolement est bien caractérisé et bien constaté.

Cela est fort intéressant et nous permet de vérifier les théories de Moritz Wagner, de Gulick, de Romanes et de D. Jordan, si clairement exposées et discutées par MM. Yves Delage et Goldsmith (1).

Les partisans de cette conception disent : « L'isolement, de quelque forme qu'il soit, est un principe très général, plus général même que la sélection naturelle, un principe du même ordre que ceux de l'hérédité de la variation avec lesquels il constitue les trois supports de toute évolution des êtres. En vertu de ce principe, la transformation du type ne pourra avoir lieu que s'il s'établit une impossibilité de croisement entre une partie de l'espèce et le reste de cette espèce. Là où la reproduction ne rencontre aucun obstacle dans toute l'aire d'extension d'une espèce, les conditions auront beau être différentes, elles ne provoqueront pas l'apparition de formes nouvelles. La sélection seule sera impuissante à produire la divergence de caractère. Au contraire, là où une barrière géographique existe, il apparaîtra facilement des types nouveaux, d'autant plus distincts entre eux que la séparation aura été plus longue, l'éloignement plus grand et les conditions d'existence plus différentes. Ainsi, chez les Gastéropodes des îles Sandwich, il y a un nombre de variétés considérable localisées chacune, non seulement dans une île spéciale, mais dans une vallée spéciale..., un certain nombre d'individus se sont trouvés séparés du reste de l'espèce par une barrière géographique et là, par

(1) *Les Théories de l'évolution*, Flammarion, 1909, pp. 296 et suiv.

le fait même de l'isolement, des caractères nouveaux sont apparus chez eux. Le même phénomène a été constaté en Corse. »

Ces principes sont très vrais, très exacts et se vérifient dans beaucoup de groupes d'Héliens d'origine récente (1) (Pleistocène), tels que les *cespitana*, *variabiliana*, etc., qui sont encore en voie d'évolution. D'autres groupes, d'origine plus ancienne (Eocène, Miocène) sont plus fixes et beaucoup moins sensibles à ces influences, tels que les *Pomatiana*, par exemple, qui sont très peu variables.

L'isolement géographique produisant des formes sensiblement différentes du type, conduit, presque forcément, à l'isolement physiologique de Romanès : « On peut trouver, dit-il, à un moment donné, au sein d'une espèce, des variations qui rendent impossible la reproduction entre tous les individus et la limitent à une certaine catégorie : variations de structure dans l'appareil de reproduction ; époques de maturité différentes des produits génitaux ; modifications de l'instinct sexuel, etc. »

Ces principes sont pleinement confirmés par les observations faites sur les habitats de *H. barcinonensis*.

Résumons les caractéristiques des remarques faites sur les habitats de cette espèce des environs de Barcelona.

- 1° L'espèce est absolument calcicole ;
- 2° Les habitats sont complètement isolés et très éloignés les uns des autres ;
- 3° La communication de l'espèce entre un habitat et un autre semble impossible ;
- 4° L'espèce est probablement cantonnée dans ces habitats depuis de nombreuses générations ;
- 5° Les conditions d'existence et le milieu sont les mêmes dans tous ces habitats.

Si on étudie maintenant les formes très diverses d'*H. barcinonensis* qu'on trouve dans l'habitat de Santa-Colonna, on constate que les principes de Wagner, Gulick et Romanès sont

(1) Voir à ce sujet Caziot, Complément à la faune des Moll. terr. de l'île de Corse (*B. G. Zool. France*, t. XXXIII, n° 34, p. 34, 1906).

exacts et ont donné, en ce point, les résultats prévus par leurs théories.

Sur près de 2.000 échantillons recueillis par M. Thieux dans cet habitat, voici ce qu'il a trouvé :

- Le type figuré par Bourguignat ; mais ce type ne forme tout au plus que 10 % de la masse ;
- 30 % d'individus d'une forme *minor* avec galbe du type ;
- 30 % de forme *minor*, mais, en outre, avec forme *depressa carénée* ;
- 20 % sont plus petits encore et leur forme, leurs striations et leur coloration sont très différentes de celles de la forme adoptée comme type ;
- 10 % sont de formes intermédiaires.

Nous donnons ci-après la description du type d'après Rambur, lorsqu'en 1869 il changea le nom de *Mirandæ* par celui d'*Iberica* (Bourguignat renvoie aux descriptions de cet auteur) :

« Coquille ressemblant beaucoup à celle de l'*H. intersecta* Michaud 1831, mais un peu plus grosse, solide, subcarénée ou carénée, ayant un ombilic assez étroit ou moyen et, en dessus, une forme globuleuse déprimée, parfois presque conoïde, convexe en dessous ; d'un gris plus ou moins blanchâtre nuancé de roux et de noirâtre avec des bandes rousses et brunes, alternant avec d'autres blanchâtres, dont souvent une plus vive sur la carène du dernier tour. Carène parfois presque nulle, d'autres fois assez sensible. Test muni, en dessus, de petites côtes inégales, peu serrées, dont quelques-unes sont plus fortes et ressemblent parfois à des plis (ce qui se voit quelquefois d'une manière moins prononcée chez l'*intersecta* Mich.). Ces côtes, en descendant, après avoir traversé la carène, se dépriment et disparaissent en partie, de sorte que le dessous se trouve souvent presque lisse. Spire convexe, dont le dernier tour s'accroît plus rapidement que les autres, composée de cinq tours et demi, séparés par une suture assez sensible. Ouverture à peine plus large que longue, oblique, mais bien moins que chez l'*Helix intersecta* Michaud (c'est un des principaux caractères qui séparent cette espèce de ses congénères, caractère invariable qui la fait reconnaître de suite). Péristome

arrondi, tranchant, muni, en dedans, d'un bourrelet médiocrement épais, plus large et souvent plus prononcé du côté droit, parfois visible dans le jeune âge, blanc ou d'un blanc jaunâtre ou roussâtre ; bords un peu rapprochés à leur insertion, n'étant pas unis par une callosité sensible ; le gauche un peu dilaté autour de l'ombilic, parfois un peu réfléchi. Epiphragme souvent opaque et épais. »

DESCRIPTIONS OU FORMES

Forme minor, 30 %, D. 8 à 9, H. 6 1/2 à 7.

Même galbe que le type ; moins déclive ; couleur plus pâle, bandes moins foncées et souvent à peine indiquées ; striations plus fines et plus régulières.

Forme depressa, 30 %, D. 8, H. 6.

Très déformée en dessus ; tours très peu bombés, le dernier beaucoup plus bombé en dessous qu'en dessus avec une carène bien accentuée sur le premier tiers, à peine déclive tout à fait à l'extrémité ; ouverture bien ronde et plus oblique ; ombilic un peu plus petit ; striations fortes et presque régulières, couleur brunâtre très pâle, avec quelques taches légèrement plus foncées et irrégulières, sauf près du péristome où elles forment des rudiments de lignes très pâles.

Forme globuleuse (sous-espèce), 20 %, D. 7 à 8, H. 6 1/2 à 7 1/2.

Presque aussi haute que large ; tours très convexes, saillants, étagés ; le dernier aussi bombé dessus que dessous sans trace de carène, bien déclive ; suture profonde ; ouverture bien ronde, plus oblique et plus petite ; ombilic plus petit, striations fines, serrées et assez régulières ; coloration grisâtre ou faiblement brunâtre, sans taches ni bandes.

Enfin, les 10 % à *formes intermédiaires*.

1° Du type à la forme minor, 5 à 6 % ;

2° De la forme minor à depressa, 2 à 3 % ;

3° De la forme minor à la forme globuleuse, 1 1/2 à 2 %.

On se trouve là en présence de trois formes sensiblement différentes : type, depressa et globuleuse ; la dernière, même prise isolément et en dehors des termes de comparaison d'une longue série d'individus, serait élevée au rang d'espèces par beaucoup de malacologistes. Pourtant, toutes ces formes ne constituent réellement qu'une seule et même espèce, simplement différenciée par *l'isolement de l'habitat* (1). Toutefois, une, au moins, semble destinée à se fixer et à se séparer des formes voisines par *l'isolement physiologique*. En effet, pendant trois années, M. Thieux a pu observer l'accouplement de ces formes et a fait les remarques suivantes, qu'il y a lieu de méditer :

- 1° Le type s'accouple indifféremment avec un autre individu du même type ou avec la forme *minor* ; rarement avec la forme *depressa* ; jamais avec la forme *globuleuse* ;
- 2° La forme *minor* s'accouple avec le type et avec les autres individus de sa forme, assez souvent avec la forme *depressa* et rarement avec la forme *globuleuse* ;
- 3° La forme *depressa* s'accouple avec elle-même, souvent avec la forme *minor*, rarement avec le type, jamais avec la forme *globuleuse* ;
- 4° Enfin, la forme *globuleuse* s'accouple avec elle-même ; rarement avec la forme *minor*, et jamais avec le type et la forme *depressa*.

Il résulte de ces faits d'observation que l'isolement physiologique est bien près d'être réalisé pour la forme *globuleuse* et en marche pour la forme *depressa*. Le jour où cet isolement sera complet, par suite d'incompatibilités sexuelles provenant de la sélection et de l'hérédité, ces deux formes deviendront des espèces nettement séparées du type primitif.

Les mêmes variations de formes se sont également produites dans d'autres habitats et dans des sens différents pour des individus de même espèce, et ce sont ces formes étudiées isolément

(1) Dans un autre habitat également isolé : les Goudes, près Marseille, nous avons observé les mêmes modifications sur l'*H. trepidula*, forme surbaissée non typique : *trepidulina*, à forme *minor*, *depressa* et carénée, forme major plate (*H. massiliensis* Pollonera in sbedis).

et sur un trop petit nombre d'échantillons que M. Fagot a élevées, en Espagne, au rang d'espèces — 7 ou 8, au moins.

Dans des alluvions pleistocènes voisines de l'habitat de Santa-Colonna, M. Thieux a pu recueillir près de 300 coquilles d'*H. barcinonensis*, dès lors fossiles. Elles sont un peu plus grosses et plus fortes que les coquilles actuelles, qui représentent le type, et leurs stries sont plus grossières. La forme *minor*, dans ces récoltes pleistocènes, est très rare et il n'existe aucun échantillon des formes *globuleuse* et *depressa*.

Il semble donc que l'isolement géographique a produit les résultats suivants sur cette espèce, que Bourguignat appelait litigieuse :

- 1° Réduction de la taille de l'espèce primitive (sans doute par suite du changement de température??), qui n'est plus représentée que par 10 % d'individus contre 60 % des deux formes *minor* et *depressa* ;
 - 2° Apparition d'une variété nouvelle par abaissement de la spire : *forme depressa carénée* ;
 - 3° Apparition d'une forme franchement nouvelle provenant d'une modification de la forme *minor*, « *forme globuleuse* », en voie d'isolement physiologique et de fixation spécifique.
-