



**HAL**  
open science

**POLYMORPHISME DANS LES COLONIES DE  
CEPAEA HORTENSIS ET DE C. NEMORALIS DU  
DOUBS Polymorphism in *Cepaea hortensis* and *C.  
nemoralis* populations from the Doubs**

Marie-Anne Guerrucci

► **To cite this version:**

Marie-Anne Guerrucci. POLYMORPHISME DANS LES COLONIES DE CEPAEA HORTENSIS ET DE C. NEMORALIS DU DOUBS Polymorphism in *Cepaea hortensis* and *C. nemoralis* populations from the Doubs. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1989, pp.199-205. hal-03033904

**HAL Id: hal-03033904**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03033904v1>**

Submitted on 1 Dec 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# POLYMORPHISME DANS LES COLONIES DE *CEPAEA HORTENSIS* ET DE *C. NEMORALIS* DU DOUBS

*Polymorphism in Cepaea hortensis and C. nemoralis populations from the Doubs*

Marie-Anne GUERRUCCI

Ecole Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie  
46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05

Nouvelle adresse : Institut Curie, Section de physique-chimie,  
11, rue P. et M. Curie, 75231 Paris Cédex 05

CEPAEA  
POLYMORPHISME  
VARIATION SPATIALE  
SELECTION

CEPAEA  
POLYMORPHISM  
SPATIAL VARIATION  
SELECTION

**RÉSUMÉ** — La comparaison des variations du polymorphisme de la coquille dans les populations des espèces jumelles *Cepaea nemoralis* et *C. hortensis* provenant de la même région montre qu'un certain nombre de formes, particulièrement les divers systèmes de bandes, apparaissent avec des fréquences très différentes dans les deux espèces, définissant ainsi pour une espèce donnée un faciès caractéristique de la région. La similitude entre ce faciès et celui observé dans les régions voisines témoigne de la relative stabilité spatiale du polymorphisme. Les divers caractères ne sont cependant pas répartis de manière homogène dans la région. Il existe en particulier des différences notables entre les fréquences des caractères jaune et sans-bande dans les populations situées le long des deux vallées qui la traversent. Cette variation suggère l'intervention d'une sélection par les facteurs microclimatiques, en particulier sur le caractère coloration jaune, dont les fréquences moyennes varient dans le même sens chez les deux espèces. Toutefois, l'absence de corrélation entre les fréquences de ce caractère dans les échantillons des deux espèces provenant de colonies mixtes, pourrait traduire la prédominance, à cette échelle, de phénomènes fortuits (effet de fondateur, fluctuations fortuites), en liaison avec l'histoire de la colonie.

**ABSTRACT** — Comparison of variations of shell polymorphism in populations of *Cepaea nemoralis* and *Cepaea hortensis* from eastern France shows that some phenotypes, specially in the various banding systems, appear in the two species with different frequencies, which are characteristic of the region for both species. However the distribution of these characters in the region is not homogeneous. Particularly great differences are observed between the frequencies of yellow and unbanded characters among populations living along the two rivers which cross the region. This variation suggest the influence of a selection by microclimatic factors, specially for the yellow character frequencies, which vary in the same direction in both species. However, the lack of correlation between the frequencies of this character in two samples taken in mixed populations could be the expression of random phenomena (i.e. founder effect, random fluctuations) in relation with the history of the colonies.

## INTRODUCTION

Les espèces *Cepaea nemoralis* et *C. hortensis* présentent une remarquable similitude du polymorphisme de la coquille. L'occurrence, dans une même région et surtout dans une même colonie, d'animaux appartenant à l'une et à l'autre espèce permet donc de comparer les variations des fréquences des

mêmes phénotypes dans des populations soumises à des modifications identiques des facteurs du milieu.

Les animaux ont été récoltés dans une partie du département du Doubs où se rencontrent à la fois des colonies monospécifiques de chacune des deux espèces et des colonies mixtes. La région prospectée s'étend d'est en ouest sur 54 km entre Baume-les-Dames et Dôle, et sur 34 km environ du nord au sud,

englobant une partie des derniers plateaux jurassiens ainsi que les collines qui prolongent au nord les avant-monts. Deux affluents de la Saône, le Doubs et l'Ognon traversent la région parallèlement du nord-est au sud-ouest.

Le climat, de type continental, est froid en hiver avec en moyenne 60 à 80 jours de gelée par an. L'été est chaud (20 à 21° en moyenne en juillet), mais rarement sec grâce à d'abondantes précipitations orageuses.

**1. Traits généraux de la répartition de *Cepaea* dans la région**

Tout en montrant, en général, une nette prédilection pour les milieux rudéraux, *Cepaea* possède une bonne aptitude à coloniser des biotopes variés. Pourtant, en dépit de conditions en apparence favorables à son développement dans cette région (sol calcaire, forte humidité, peu de zones cultivées, nombreuses prairies et bosquets), il n'y est pas très abondant. Sa répartition y est, en outre, fort irrégulière les colonies étant plus nombreuses et plus importantes à proximité des vallées du Doubs et de l'Ognon. La majorité des animaux provient de milieux à végétation herbacée (Graminées, Urtica-

cées, Ombellifères, Composées), peu ligneuses (*Rubus* sp.) ou arbustives (*Cornus* sp., *Crataegus* sp., *Sambucus* sp., *Sorbus* sp., *Corylus avellana*), bordant les routes, les rivières, les taillis ou les bosquets.

Sur les 129 prélèvements effectués, 60 — soit moins de la moitié — ne renferment qu'une seule espèce; c'est pour 30 d'entre eux *C. nemoralis* et pour les 30 autres *C. hortensis*. Dans les 69 échantillons où les deux espèces se rencontrent ensemble, l'une d'elles est, en général, prépondérante : 13 colonies présentent ainsi plus de 70 % de *C. nemoralis* et 40 plus de 70 % de *C. hortensis*. Les deux espèces ne se trouvent en proportions voisines — entre 30 et 70 % — que dans 16 échantillons (Fig.1A).

Cette variation de la composition spécifique des colonies paraît en rapport avec leur localisation. En effet, comme dans la plupart des régions où les 2 espèces sont présentes simultanément (départements de l'Eure, de l'Indre et Loire, du Cher, de l'Indre et de la Vienne), *C. hortensis* est généralement plus abondant dans les vallées (Fig. 1B), ce qui n'exclut pas la présence de quelques populations ne comportant que *C. nemoralis* dans la vallée de l'Ognon et de colonies constituées uniquement de *C. hortensis* sur le plateau.

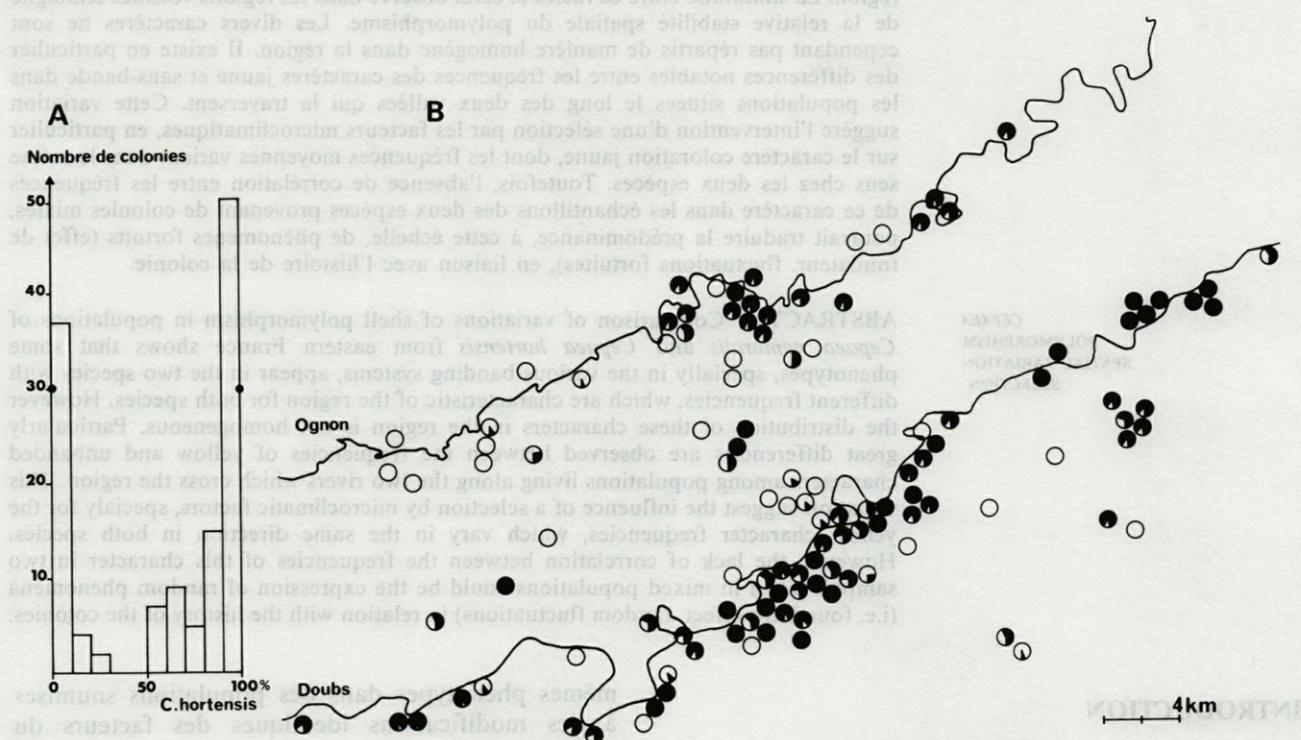


Fig. 1.— A, fréquences relatives de *Cepaea hortensis* et *Cepaea nemoralis* dans les populations du Doubs (les repères placés sur l'axe des ordonnées indiquent le nombre de colonies monospécifiques) ; B, composition spécifique des colonies de *Cepaea* du Doubs (le secteur noir correspond à la fréquence de *C. hortensis*).

A, relative frequencies of *C. hortensis* and *C. nemoralis* in populations from Doubs (black circle on the vertical axis shows the number of monospecific colonies); B, species composition of colonies of *Cepaea* from Doubs (black sector shows the frequency of *C. hortensis*).

## 2. Polymorphisme de la coquille chez *Cepaea hortensis*

Les populations de *Cepaea hortensis* étudiées présentent un certain nombre de caractéristiques communes qui confèrent à la région son originalité (Tabl. IA). On y trouve en moyenne moins de coquilles jaunes, moins de coquilles sans-bande et moins de coquilles à péristome pigmenté que dans l'ensemble de la France. L'abondance exceptionnelle des bandes à pigmentation réduite (bandes pâles) est également caractéristique du secteur, de même que la faible diversité des systèmes de bandes : la forme à cinq bandes 12 345 regroupe 92,6 % des individus à bandes et seuls les systèmes 00300, 10005 et 10345 apparaissent avec une fréquence non négligeable (Tabl. IB).

Tabl. I. — A, fréquences moyennes relatives (en %) des principaux phénotypes observés dans les populations de *C. hortensis* du département du Doubs, du Nord-Est de la France et de l'ensemble de la France; B, fréquence des principaux systèmes de bandes parmi les individus à bandes.

A, average frequencies (in %) of the main phenotypes in populations of *C. hortensis* in Doubs department, in North-Eastern France and entire France. B, frequencies of the main banding systems, among banded shells.

A. Phénotypes	Fréquences dans le Doubs	Fréquences* dans le Nord-Est	Fréquences* en France
Jaune	79	85	84
00000	45	49	68
Péristome blanc	86	92	67
Bandes pâles*	58	32	15

B. Systèmes de bandes	Fréquences dans le Doubs	Fréquences* dans le Nord-Est*	Fréquences* en France*
00300	5,88	6,35	20,30
00005	0,04	-	0,10
10005	0,55	-	0,20
00340	0,04	1,02	0,27
12300	0,09	-	0,03
10305	0,013	0,91	5,27
10045	0,09	-	0,10
00345	0,13	4,09	0,83
12045	0,13	-	0,13
10345	0,37	14,04	3,89
12345	92,59	72,01	6,96

\*Fréquences calculées parmi les individus à bandes

\*d'après M.-A. Guerrucci 1978

La distribution des fréquences des principaux phénotypes dans les populations (Fig. 2A) montre une relative dispersion des valeurs en particulier de celles relatives au caractère sans-bande. Cette dispersion est, en partie, liée à la variation géographique des fréquences (Fig. 2B,C,D). Ainsi, il existe en moyenne, significativement plus de coquilles jaunes dans la vallée du Doubs (79 %) que le long de l'Ognon (57 %) ( $P < 0.01$ ). Cette dernière vallée se distingue également par l'abondance des coquilles sans-bande (68 %) dont la fréquence tombe à 27 %

et 25 % respectivement dans les populations situées le long du Doubs et des voies d'accès au plateau. La fréquence de ce caractère remonte toutefois sur le plateau pour y atteindre en moyenne 52 %.

L'abondance du phénotype à bandes pâles dépend elle aussi fortement de la localisation des colonies. Particulièrement fréquent dans les populations de la vallée du Doubs où il se rencontre dans 71 % des coquilles à bandes, il est plus rare dans la vallée de l'Ognon (31 %), secteur en revanche plus riche en péristomes colorés (38 %) que l'ensemble de la région (14 %).

Loin de constituer un ensemble homogène, la région apparaît donc subdivisée en secteurs locaux qui présentent d'importantes différences entre les fréquences des divers caractères. L'abondance simultanée, dans la plupart des populations de la vallée du Doubs, des caractères jaune et avec bandes, et, inversement, dans la vallée de l'Ognon l'abondance des caractères rose et sans-bande, pourrait être mise en relation avec une association préférentielle de ces caractères puisque sur 24 colonies 5, soit plus de 20 %, présentent en effet un excès significatif (au seuil de 5 %) de jaunes à bandes tandis qu'une seule montre le déséquilibre inverse.

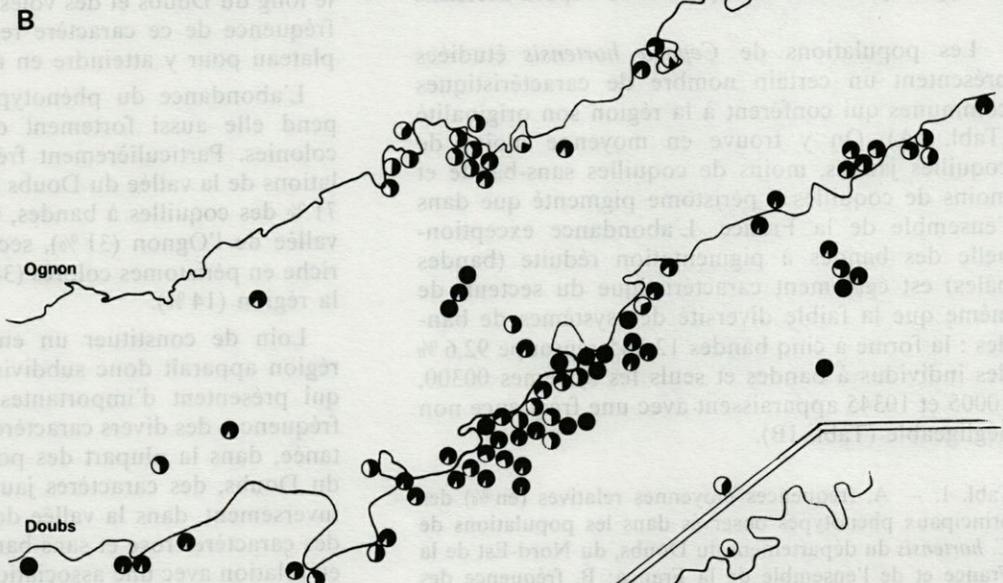
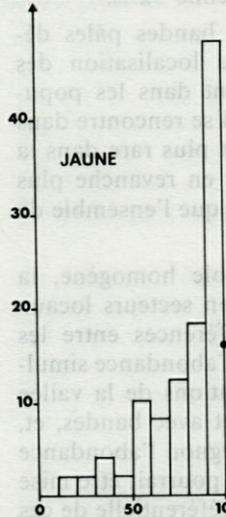
## 3. Polymorphisme de la coquille chez *C. nemoralis*

Les populations de *C. nemoralis* de la région se distinguent de celles du reste de la France par une plus grande abondance des individus sans-bande (45 % contre 29 %) et, parmi les individus avec bandes, par l'importance de la forme 00345. Inversement, la fréquence de la forme 12345 est relativement faible (Tabl. II).

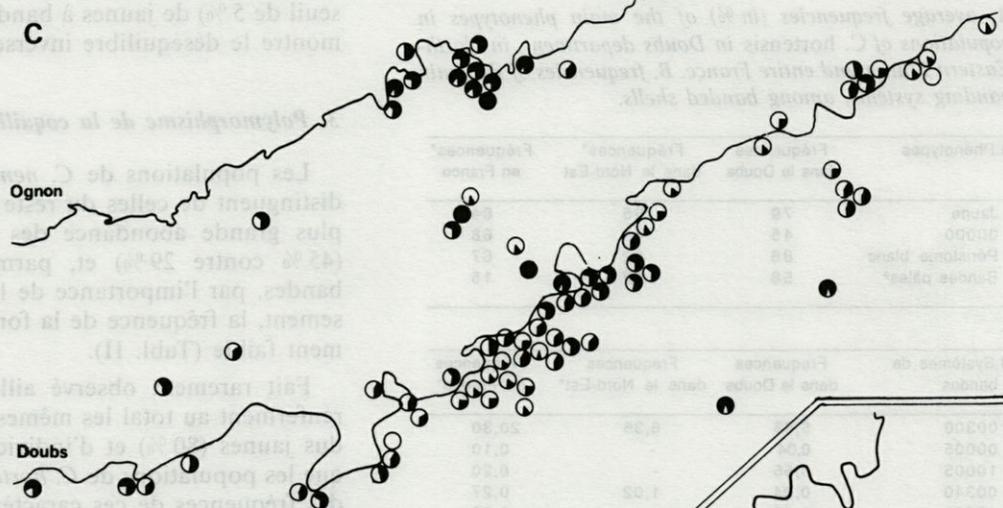
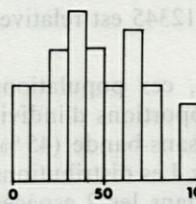
Fait rarement observé ailleurs, ces populations renferment au total les mêmes proportions d'individus jaunes (80 %) et d'individus sans-bande (45 %) que les populations de *C. hortensis*. Les distributions des fréquences de ces caractères dans les 2 espèces sont également comparables : les fréquences du caractère jaune sont toutes comprises entre 50 et 100 %, tandis que celles du caractère sans-bande varient de 0 à 95 % (Fig. 3A). En revanche, contrairement à ce qui s'observe dans l'autre espèce, le caractère bandes pâles est très peu représenté dans la région chez *C. nemoralis*, avec seulement 3 individus en tout. Quant aux péristomes, ils sont tous colorés comme c'est habituellement la règle dans cette espèce en dehors des Pyrénées.

Les systèmes de bandes autres que 12345 sont bien plus abondants que chez *C. hortensis*, encore que très diversement représentés. Les formes 00345 (35 % des individus à bandes), 00300 (32 %) et 12345 (31 %) sont les plus courantes tandis que, sans être rares, les systèmes 00045 (6 %), 00305 (2 %) et 10345 (1,2 %) sont nettement moins communs et que les formes 00005, 00340 et 12045 n'apparaissent qu'exceptionnellement.

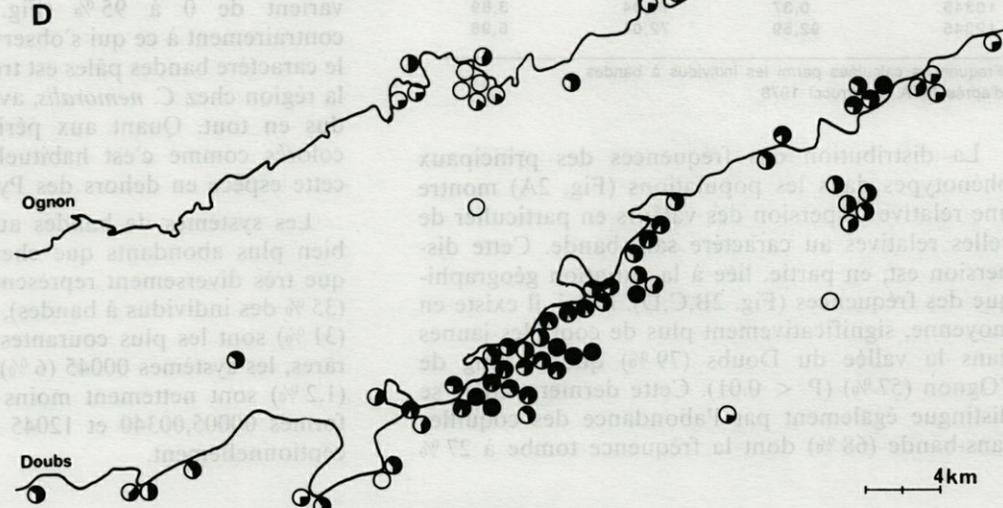
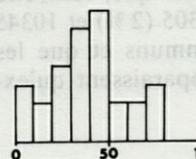
**A**  
Nombre de colonies



**C**  
SANS BANDES



**D**  
BANDES PÂLES



4km

Les populations de *C. remota* étudiées présentent un certain nombre de caractéristiques (Tableau I) qui contrastent à la région de la vallée du Doubs et trouvent en moyenne dans les populations de cette région un caractère à bandes (Tableau II). L'abondance de ce caractère est élevée dans la vallée du Doubs et plus faible dans la vallée de l'Ognon (Tableau III). Cette différence est due à la fréquence de ce caractère dans les populations de la vallée du Doubs (Tableau IV) et à la fréquence de ce caractère dans les populations de la vallée de l'Ognon (Tableau V). La fréquence de ce caractère est élevée dans la vallée du Doubs et plus faible dans la vallée de l'Ognon. Cette différence est due à la fréquence de ce caractère dans les populations de la vallée du Doubs (Tableau IV) et à la fréquence de ce caractère dans les populations de la vallée de l'Ognon (Tableau V).

Forme	Fréquence (%)	Fréquence (%)	Fréquence (%)
JAUNE	78	82	85
SANS BANDES	12	18	15
BANDES PÂLES	10	10	10

La distribution géographique des formes de *C. remota* est caractérisée par une nette séparation géographique. Les formes à bandes sont plus abondantes dans la vallée du Doubs et les formes sans bandes sont plus abondantes dans la vallée de l'Ognon. Cette différence est due à la fréquence de ce caractère dans les populations de la vallée du Doubs (Tableau IV) et à la fréquence de ce caractère dans les populations de la vallée de l'Ognon (Tableau V).

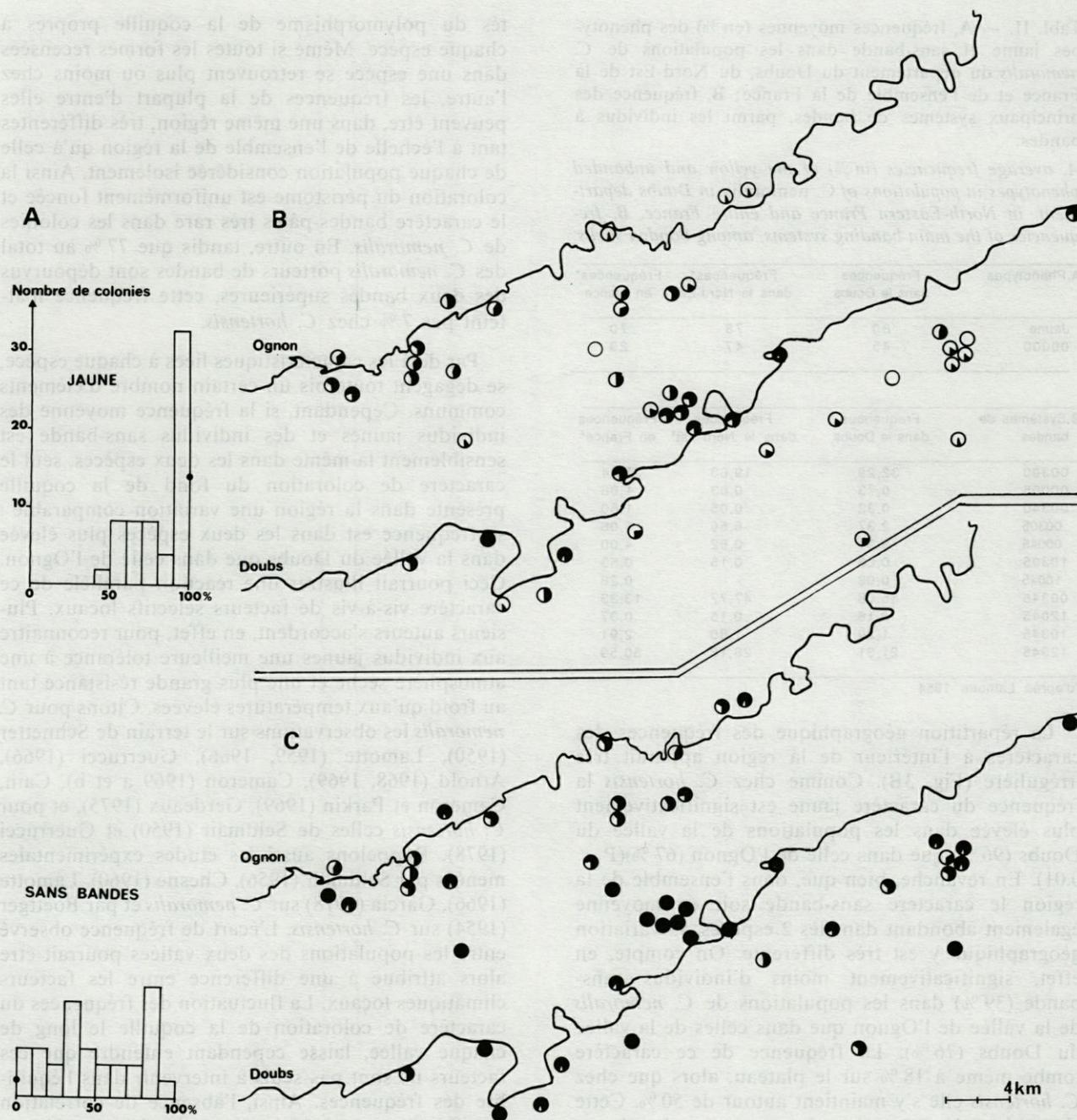


Fig. 3. — A, distribution des fréquences (en %) des caractères jaune et sans-bande dans les populations de *C. nemoralis* du Doubs (le repère placé sur l'axe des ordonnées indique le nombre de colonies où la fréquence du caractère est de 0 % ou de 100 %); fréquence (secteur noir) des caractères jaune (B) et sans-bande (C) de *C. nemoralis* du Doubs.

A, frequencies distribution of yellow and unbanded phenotypes in populations of *C. nemoralis* from Doubs (black circle on the vertical axis shows the number of colonies with 0 % or 100 % of individuals of one phenotype); frequency (black sector) of yellow (B) and unbanded (C) phenotypes.

Fig. 2. — A, distribution des fréquences (en %) des caractères jaune, sans-bande et bandes-pâles dans les populations de *C. hortensis* du Doubs (le repère placé sur l'axe des ordonnées indique le nombre de colonies où la fréquence du caractère est de 100 %); fréquence (secteur noir) des caractères jaune (B), sans-bande (C) et bandes-pâles (D) dans les populations de *C. hortensis* du Doubs.

A, frequencies distribution of yellow, unbanded and pale-banded phenotypes in populations of *C. hortensis* from Doubs (black circle on the vertical axis shows the number of colonies with 100 % individuals of one phenotype); frequency (black sector) of yellow (B), unbanded (C) and pale-banded (D) phenotypes.

Tabl. II. — A, fréquences moyennes (en %) des phénotypes jaune et sans-bande dans les populations de *C. nemoralis* du département du Doubs, du Nord-Est de la France et de l'ensemble de la France; B, fréquence des principaux systèmes de bandes, parmi les individus à bandes.

A, average frequencies (in %) of the yellow and unbanded phenotypes in populations of *C. nemoralis* in Doubs department, in North-Eastern France and entire France. B, frequencies of the main banding systems, among banded shells.

A. Phénotypes	Fréquences dans le Doubs	Fréquences* dans le Nord-Est	Fréquences* en France
Jaune	80	78	70
00000	45	47	29

B. Systèmes de bandes	Fréquences dans le Doubs	Fréquences dans le Nord-Est*	Fréquences en France*
00300	32,29	19,63	27,04
00005	0,73	0,03	1,06
00340	0,32	0,05	1,60
00305	2,37	6,56	1,06
00045	6,31	0,82	4,00
10305	0,08	0,15	0,53
10045	0,08	-	0,28
00345	35,08	47,77	13,33
12045	0,16	0,15	0,37
10345	1,29	1,80	2,91
12345	21,31	26,16	50,59

\*d'après Lamotte 1954

La répartition géographique des fréquences des caractères à l'intérieur de la région apparaît très irrégulière (Fig. 3B). Comme chez *C. hortensis* la fréquence du caractère jaune est significativement plus élevée dans les populations de la vallée du Doubs (96 %) que dans celle de l'Ognon (67 %) ( $P < 0.01$ ). En revanche, bien que, dans l'ensemble de la région le caractère sans-bande soit en moyenne également abondant dans les 2 espèces, sa variation géographique y est très différente. On compte, en effet, significativement moins d'individus sans-bande (39 %) dans les populations de *C. nemoralis* de la vallée de l'Ognon que dans celles de la vallée du Doubs (76 %). La fréquence de ce caractère tombe même à 18 % sur le plateau, alors que chez *C. hortensis* elle s'y maintient autour de 50 %. Cette répartition des caractères jaune et sans-bande ne paraît pas devoir être mise ici en relation avec une association préférentielle entre les caractères. Si dans 5 populations sur 12 les caractères de coloration de la coquille et de présence de bandes ne sont pas statistiquement indépendants, le déséquilibre apparaît être autant en faveur des jaunes sans-bande (2 populations) que des jaunes à bandes (3 populations).

## DISCUSSION-CONCLUSION

L'ensemble des données qui viennent d'être présentées fait apparaître l'existence de particulari-

tés du polymorphisme de la coquille propres à chaque espèce. Même si toutes les formes recensées dans une espèce se retrouvent plus ou moins chez l'autre, les fréquences de la plupart d'entre elles peuvent être, dans une même région, très différentes tant à l'échelle de l'ensemble de la région qu'à celle de chaque population considérée isolément. Ainsi la coloration du péristome est uniformément foncée et le caractère bandes-pâles très rare dans les colonies de *C. nemoralis*. En outre, tandis que 77 % au total des *C. nemoralis* porteurs de bandes sont dépourvus des deux bandes supérieures, cette fréquence n'atteint pas 7 % chez *C. hortensis*.

Par delà les caractéristiques liées à chaque espèce, se dégagent toutefois un certain nombre d'éléments communs. Cependant, si la fréquence moyenne des individus jaunes et des individus sans-bande est sensiblement la même dans les deux espèces, seul le caractère de coloration du fond de la coquille présente dans la région une variation comparable : sa fréquence est dans les deux espèces plus élevée dans la vallée du Doubs que dans celle de l'Ognon. Ceci pourrait illustrer une réaction parallèle de ce caractère vis-à-vis de facteurs sélectifs locaux. Plusieurs auteurs s'accordent, en effet, pour reconnaître aux individus jaunes une meilleure tolérance à une atmosphère sèche et une plus grande résistance tant au froid qu'aux températures élevées. Citons pour *C. nemoralis* les observations sur le terrain de Schnetter (1950), Lamotte (1959, 1966), Guerrucci (1966), Arnold (1968, 1969), Cameron (1969 a et b), Cain, Cameron et Parkin (1969), Gerdeaux (1975), et pour *C. hortensis* celles de Seldmair (1950) et Guerrucci (1978). Rappelons aussi les études expérimentales menées par Seldmair (1956), Chesne (1960), Lamotte (1966), Garcia (1978) sur *C. nemoralis* et par Boettger (1954) sur *C. hortensis*. L'écart de fréquence observé entre les populations des deux vallées pourrait être alors attribué à une différence entre les facteurs climatiques locaux. La fluctuation des fréquences du caractère de coloration de la coquille le long de chaque vallée, laisse cependant entendre que ces facteurs ne sont pas seuls à intervenir dans l'équilibre des fréquences. Ainsi, l'absence de corrélation significative entre les fréquences du phénotype jaune de *C. hortensis* et *C. nemoralis* issus de colonies mixtes ( $P < 0.01$ ), traduit vraisemblablement la prédominance à cette échelle de facteurs liés à l'histoire de ces colonies comme l'origine et la qualité de leurs fondateurs, leur ancienneté et leur effectif efficace à chaque génération.

L'absence, dans la région, de variation géographique de même sens dans les deux espèces pour les autres caractères, ne doit pas toutefois conduire à écarter l'hypothèse d'une action de facteurs sélectifs. Même si elle n'intervient pas directement sur ces phénotypes, la sélection peut s'exercer par le jeu d'interactions épistatiques différentes dans les deux espèces.

Il est remarquable d'ailleurs qu'à l'intérieur de chacune d'elles les fréquences de certaines formes typiques comme jaune, 00000, 00345 ou 10345 chez *C. nemoralis* et 00000, 00300 ou péristome blanc chez *C. hortensis* sont relativement stables dans un vaste ensemble géographique : elles se retrouvent dans la région avoisinante avec des fréquences moyennes de même ordre de grandeur (Tabl. I et II). Cette étonnante stabilité dans la distribution spatiale de phénotypes rares par ailleurs, ne peut être attribuée aux seuls échanges entre populations, au demeurant peu importants, un individu qui s'éloigne de sa colonie d'origine ayant peu de chances de retrouver une seule colonie. Si des transferts de gènes se produisent entre populations, ils s'effectuent très lentement et nécessitent parfois plusieurs générations durant lesquelles les fluctuations fortuites affectent la fréquence des allèles, particulièrement lors des réductions accidentelles de l'effectif des populations. Le maintien de phénotypes à des fréquences proches dans des colonies voisines montre à travers la stabilité du polymorphisme l'existence de forces sélectives régionales intervenant en faveur des gènes qui les déterminent ou de gènes qui leur sont étroitement liés.

## BIBLIOGRAPHIE

- ARNOLD R.W., 1968. Studies on *Cepaea*. VII. Climatic selection in *Cepaea nemoralis* (L.) in the Pyrénées. *Phil. Trans. Roy. Soc. (B)*, 253 : 549-593.
- ARNOLD R.W., 1969. The effects of selection by climate on the land snail *Cepaea nemoralis* (L.). *Evolution*, 23 : 370-378.
- BOETTGER C.R., 1954. Zur Frage der Verteilung bestimmter Varianten bei der Landschneckengattung *Cepaea*. *Held. Biol. Zbl.*, 73 : 318-333.
- CAIN A.J., R.A.D. CAMERON et D.T. PARKIN, 1969. Ecology and variations of some helicid snails in Northern Scotland. *Proc. Malac. Soc. Lond.*, 38 : 269-299.
- CAMERON R.A.D., 1969a. Predation by song-trushes *Turdus ericetorum* (Turton) on the snails *Cepaea hortensis* (Müll.) and *Arianta arbustorum* (L.) near Rickmansworth. *J. Animal. Ecol.*, 38 : 547-553.
- CAMERON R.A.D., 1969b. The distribution and variation of three species of land snail near Rickmansworth, Hertfordshire. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 48 : 83-111.
- CHESNE J., 1960. Recherches sur le comportement de divers phénotypes de *Cepaea nemoralis* vis-à-vis de la température. D.E.S., Paris.
- GARCIA M.C., 1972. Recherches sur l'échauffement de l'escargot *Cepaea nemoralis* (L.) par l'énergie rayonnée. Thèse doct. 3e cycle, Paris.
- GERDEAUX D., 1978. Le polymorphisme de *Cepaea nemoralis* en Provence; ses relations avec le milieu. *Arch. Zool. exp. gén.*, 119 : 565-584.
- GUERRUCCI M.A., 1966. Recherches sur les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* en Bretagne. *Arch. Zool. exp. gén.*, 107 : 369-417.
- GUERRUCCI M.A., 1978. Le polymorphisme de la coquille dans les populations naturelles de *Cepaea hortensis* (M.) : étude des facteurs de diversité et de maintien du polymorphisme. *Publ. Lab. Zool. E.N.S.*, 13 : 1-218.
- LAMOTTE M., 1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.). *Bull. Biol. France*, suppl. 35 : 1-239.
- LAMOTTE M., 1954. Distribution en France des divers systèmes de bandes chez *Cepaea nemoralis* (L.). *J. Conch. Paris*, 44 : 125-147.
- LAMOTTE M., 1959. Polymorphisme of natural populations of *Cepaea nemoralis*. Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol., 24 : 65-80.
- LAMOTTE M., 1966. Les facteurs de la diversité du polymorphisme dans les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.). *Lav. Soc. Malacologia Ital.*, 3 : 33-73.
- SCHNETTER M., 1950. Veränderungen der genetischen Konstitution in natürlichen Population der polymorphen Banderschnecken. *Verh. deut. Zool. Marburg* : 192-206.
- SELDMAIR H., 1956. Verhaltens-, Resistenz-, und Gehäuse Unterscheide bei den polymorphen Banderschnecken *Cepaea hortensis* (M.) und *Cepaea nemoralis* (L.). *Biol. Zbl.*, 75 : 281-313.

Reçu le 17 septembre 1987; received September 17, 1987  
 Accepté le 23 juin 1988; accepted June 23, 1988