



*Bulletin mensuel*  
*de la*

**SOCIÉTÉ LINNÉENNE  
DE LYON**



# Régulation du développement dimensionnel de la coquille chez trois espèces de Gastéropodes

Jean Béguinot

Société d'Histoire Naturelle du Creusot, 12 rue des Pyrénées, 71200 Le Creusot – jean-beguino@orange.fr

Résumé. – On doit à S.J. Gould d'avoir pour la première fois démontré une remarquable covariance négative entre les variations intra-spécifiques de deux caractéristiques géométriques des coquilles adultes de gastéropodes : le nombre de tours de spire et la taille standard des tours. On a entrepris de vérifier si cette covariance, jusque là observée seulement au sein du genre endémique *Cerion*, est susceptible de se retrouver chez d'autres espèces de gastéropodes, y compris éloignées de la première observation, tant au point de vue phylogénétique qu'environnemental.

Le même type de covariance négative marquée a ainsi été retrouvé chez trois espèces européennes communes d'escargots terrestres, *Pomatias elegans*, *Cepaea nemoralis* ou marin, *Euspira catena*. L'efficacité de la fonctionnalité régulatrice attribuée à cette covariance a en outre été testée et positivement vérifiée : contribution significative à la stabilisation du volume de coquille en dépit de la variabilité intra-spécifique de la taille des tours spiraux. Ces résultats incitent à penser que cette covariance régulatrice méconnue pourrait, en fait, être bien plus largement répandue au sein de la classe des Gastéropodes, point qui reste cependant à confirmer par des études plus étendues.

Mots-clés. – Coquille, gastéropode, escargot, morphométrie, nombre de tours, régulation, *Pomatias elegans*, *Cepaea nemoralis*, *Euspira catena*.

## A trend for regulation of shell size buffering the intra-specific variability of growth in three gastropod species

Abstract. – A striking negative covariance was discovered by S.J. Gould between the intra-specific variations of two geometrical characteristics of gastropods shells: the number of whorls of adult shells and their standard section. This first observation, up to now limited to the endemic genus *Cerion*, deserves further investigations among other gastropods, including species both phylogenetically and environmentally distantly related to the genus *Cerion*. Here, we report on the occurrence of as strong a covariance within three European snails species from both continental (*Pomatias elegans*, *Cepaea nemoralis*) and marine (*Euspira catena*) environments. In addition, the speculated functionality attached to this covariance – the regulation and stabilisation of shell (and animal) volumes in spite of the substantial intra-specific variability of the standard section of whorl – was tested and its efficiency confirmed, at least for the studied cases. These results suggest that this negative covariance may well be more common among gastropods than anticipated and encourage more extensive investigations on this respect, throughout the gastropod class.

Keywords. – Shell, gastropod, snail, morphometry, number of whorls, regulation, *Pomatias elegans*, *Cepaea nemoralis*, *Euspira catena*.

## INTRODUCTION

Les coquilles des Gastéropodes se développent ordinairement selon le motif d'une spirale hélicoïdale à expansion exponentielle régulière, conséquemment qualifiée de « spirale logarithmique » (RAUP, 1961, 1966 ; ACKERLY, 1989 ; HUTCHINSON, 1989, 1990 ; RICE, 1998 ; VAN OSSELAER & GROSJEAN, 2000 ; CLEMENTS *et al.*, 2008 ; VERMEIJ 1993). Sur ce motif de base commun, chaque espèce se distingue par des valeurs spécifiques prises par une série de paramètres conchyliologiques.

Citons simplement ici, pour y avoir recours dans la suite, les quatre paramètres suivants (figure 1) :

- le nombre de tours de spire au stade « adulte » 'n<sub>a</sub>', pour celles des espèces ayant une croissance déterminée ;

- la *section « standard » de tour* [sensu GOULD (1989) : taille de la section d'un tour, à nombre de tours *donné* : ' $\delta_i$ ' pour le  $i^{\text{ème}}$  tour] ;
- le *ratio d'accroissement 'ε' de la section de tour* d'une révolution à la suivante ; ce ratio est sensiblement constant pour les coquilles affectant un profil conique (enroulement conospiral : figure 1) ;
- enfin, la *hauteur 'H' (ou le cas échéant le diamètre) de la coquille « adulte »*.

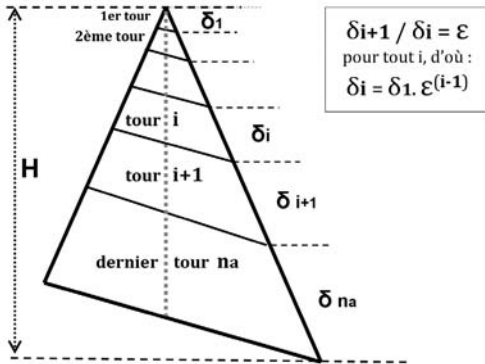


Figure 1 – Présentation schématique, de profil, d'une coquille de gastéropode conospiralée indiquant les paramètres morphométriques considérés ici : nombre de tours  $n_a$ , section «standard» de tour (sensu GOULD)  $\delta_i$ , ratio  $\epsilon$  entre tailles de tours successifs, hauteur  $H$  de coquille.

Figure 1 – Schematic sketch of the profile of a conospirally coiled gastropod shell, showing the morphometric parameters involved in this study:  $n_a$  the number of whorls at adult stage ;  $\delta_i$  the standard section of whorl (sensu GOULD 1989) ;  $\epsilon$  the ratio of expansion of whorl section per revolution,  $H$  the adult shell height.

Cependant les valeurs de ces différents paramètres, spécifiques ne demeurent pas pour autant rigoureusement fixes au sein d'une même espèce et sont en fait susceptibles de varier sensiblement d'un individu à l'autre (variabilité *intra-spécifique*). La section standard de tour  $\delta_i$  ( $= \delta_1 \cdot \epsilon^{(i-1)}$ ) est ainsi soumise à variabilité intra-spécifique, du fait des variabilités de  $\delta_1$  et de  $\epsilon$ . La hauteur de coquille adulte, qui dépend évidemment à la fois de la taille de section standard des tours et du nombre de tours de spire au stade adulte, est conséquemment elle aussi variable, affectée par les variabilités intra-spécifiques de  $n_a$  et de  $\delta_i$  (et par conséquent également affectée, indirectement, par celles de  $\delta_1$  et  $\epsilon$ ).

La hauteur (ou le diamètre) de coquille, et partant le volume corporel de l'animal que reflète celui de la coquille qui l'héberge, cumule donc plusieurs sources de variabilité conjuguées et on peut donc s'attendre à une variabilité comparativement élevée de la taille des coquilles au sein d'une même espèce.

Cependant, au cours de ses investigations sur la taxonomie des escargots endémiques des Îles Bahamas, Stephen Jay Gould (GOULD, 1989) a montré, pour la première fois, qu'existe, au moins au sein du groupe malacologique étudié (le genre *Cerion*), une tendance marquée à régulation stabilisatrice de la taille (hauteur) des coquilles adultes, le nombre de tours de spire  $n_a$  venant *compenser* les variations inter-individuelles de la taille de section standard des tours  $\delta_i$ . Gould met ainsi en évidence une forte et quasi systématique covariance négative entre  $n_a$  et  $\delta_i$ , covariance qu'il exprime de façon concise et parlante comme suit : « *when whorls are large and final size is limited, adult shells must grow fewer whorls* ». Et réciproquement.

Cette régulation stabilisatrice de la taille de coquille s'interprète comme le résultat d'une pression sélective s'exerçant à l'encontre d'une variabilité trop sensible, et sans doute alors plus ou moins néfaste, du volume corporel associé du locataire de la coquille (GOULD & PAULL, 1977 ; GOODFRIEND, 1986 ; GOULD, 1989).

Il serait évidemment intéressant de savoir si cette forte covariance négative entre tailles standard et nombre des tours spiraux, constatée presque systématiquement au sein du genre *Cerion*, se rencontre également dans d'autres genres et familles de gastéropodes terrestres ou marins, voire se manifeste en toute généralité parmi l'ensemble des gastéropodes testacés.

Il ne semble pourtant pas que d'autres investigations aient été entreprises dans ce sens depuis le travail séminal de Gould, ce qui peut notamment s'expliquer par le caractère fastidieux du travail impliqué. La mesure directe des sections standard de tours spiraux est en effet longue et délicate ; or il faut, en outre, examiner la variabilité de ce paramètre sur un nombre important de coquilles pour assurer la validité statistique des résultats.

La mise au point d'une méthode indirecte d'évaluation de la section standard de tour, plus rapide et commode que la mesure directe, apparaît donc comme un préalable souhaitable, sinon nécessaire, à de nouvelles investigations, lesquelles ont ainsi pu être engagées sur quelques espèces communes de gastéropodes. On rend compte ici du résultat des premiers examens réalisés dans cette perspective.

L'étude de Gould portait sur des escargots (*Cerion* sp. pl.) à spires hautes pour la plupart. Afin d'aborder l'étendue des variétés morphologiques, on s'est adressé ici à des espèces à profil conospiral avec spires plus basses, soit terrestre (l'Élégantine striée, *Pomatias elegans* (O.F. Müller 1774)) soit marine (la Naticce commune *Euspira catena* Da Costa 1778). On a aussi examiné une espèce terrestre à spire très basse, l'Escargot des haies *Cepaea nemoralis* (Linné 1758).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### **Estimation de la variabilité intra-spécifique de la section standard de tour**

Sur des coquilles de relativement faibles dimensions, comme c'est le cas de la plupart des escargots terrestres, l'estimation précise de la variabilité inter-individuelle de la section des tours de spire, outre qu'elle devient vite fastidieuse, est difficile à réaliser avec une précision suffisante. Toutefois ce n'est pas la variabilité de la section standard de tour elle-même qui nous intéresse ici mais bien son effet induit, cumulé, finalement responsable de la variabilité de la taille de coquille (hauteur ou diamètre selon qu'on s'adresse à des espèces à spires élevées ou déprimées). C'est donc directement cette variabilité induite au niveau de la taille de coquille qui sera mesurée, et ce avec plus de facilité et une précision relative meilleure qu'au niveau de chacun des tours séparément. La taille de coquille étant fonction non seulement de celle des tours de spire successifs mais aussi du nombre de tours, la variabilité de la taille de coquille s'apprécie bien entendu à *nombre de tours donné*. En pratique, cette variabilité inter-individuelle de la taille de coquille s'exprimera en comparant la taille de chaque coquille étudiée à celle d'un échantillon type (caractérisé par des valeurs de référence  $\delta_1^*$  et  $\varepsilon^*$  des paramètres  $\delta_1$  et  $\varepsilon$ ). On pratiquera ainsi, ici, en morphométrie, de manière identique à la façon dont on apprécie plus généralement la variabilité intra-spécifique des différents facteurs morphologiques au sein de l'espèce, en se référant donc à un spécimen type. La variabilité de la section standard de tour sera donc exprimée en considérant le ratio  $\gamma = \Delta/\Delta^*$  de la taille  $\Delta$  de chaque coquille à la taille  $\Delta^*$  qu'aurait le spécimen type avec le même nombre de tours (voir détail du calcul de  $\Delta^*$  en Annexe). Le facteur  $\gamma$  rend ainsi compte de la variabilité inter-individuelle de la croissance de la spire, telle qu'apprécie dans son impact final direct sur la taille de coquille adulte (indépendamment de la contribution du nombre de tours au stade adulte),

raison pour la quelle ce paramètre  $\gamma$  est qualifié dans la suite de ‘facteur différentiel de croissance’ (*differential growth parameter*).

### Matériel étudié

L'étude a porté sur trois espèces : *Pomatias elegans* (110 individus, Le Charmoy, Saint-Vallerin, Saône-et-Loire) ; *Euspira catena* (70 individus, Villers-sur-Mer, Calvados) ; *Cepaea nemoralis* (103 individus, Combe d'Arches, Fley, Saône-et-Loire). Les tailles des coquilles adultes (hauteur H considérée parallèlement à l'axe d'enroulement pour *Pomatias elegans* et *Euspira catena* ; diamètre D pour *Cepaea nemoralis*) ont été mesurées au moyen d'un micromètre numérique, au dixième de millimètre près. Les nombres de tours spiraux ont été décomptés conformément à la procédure classique (KERNEY & CAMERON, 1999) sous loupe binoculaire à faible grossissement, au 1/10 de tour près.

### RÉSULTATS

Les figures 2 à 4 montrent, comme dans le cas de *Cerion*, l'existence de covariances négatives très hautement significatives entre le nombre de tours des coquilles adultes  $n_a$  et le facteur différentiel de croissance  $\gamma$  et ce, chez chacune des trois espèces étudiées.

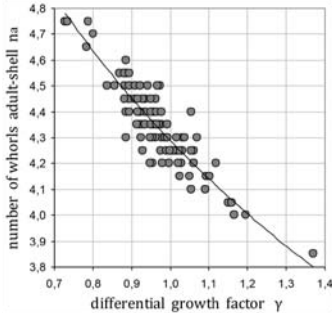


Figure 2 – Le nombre de tours de la coquille adulte  $n_a$  en fonction du facteur différentiel de croissance  $\gamma$  chez *Pomatias elegans* (110 coquilles)  $n_a = -1,56\ln(\gamma) + 4,29$  ;  $r = 0,90$ ,  $p < 0,00001$ .

Figure 2 – The number of whorls  $n_a$  of the adult shell versus the differential growth factor  $\gamma$  for *Pomatias elegans* (110 shells).

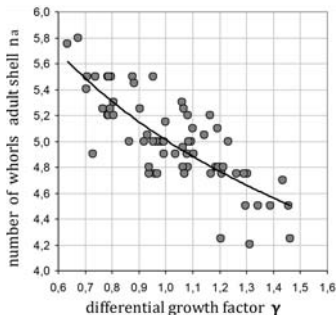


Figure 3 – Le nombre de tours de la coquille adulte  $n_a$  en fonction du facteur différentiel de croissance  $\gamma$  chez *Euspira catena* (70 coquilles)  $n_a = -1,33\ln(\gamma) + 5,01$  ;  $r = 0,79$ ,  $p < 0,0001$ .

Figure 3 – The number of whorls  $n_a$  of the adult shell versus the differential growth factor  $\gamma$  for *Euspira catena* (70 shells).

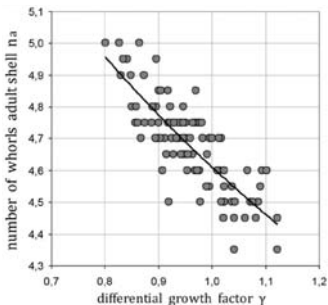


Figure 4 – Le nombre de tours de la coquille adulte  $n_a$  en fonction du facteur différentiel de croissance  $\gamma$  chez *Cepaea nemoralis* (103 coquilles)  $n_a = -1,56\ln(x) + 4,61$  ;  $r = 0,82$ ,  $p < 0,00001$ .

Figure 4 – The number of whorls  $n_a$  of the adult shell versus the differential growth factor  $\gamma$  for *Cepaea nemoralis* (103 shells).

## DISCUSSION

L'existence d'une forte dépendance négative entre les variations intra-spécifiques, d'une part de la taille standard des tours de spire et d'autre part du nombre de tours au stade adulte de la coquille, a été rapportée pour la première fois, il y a une trentaine d'années, au sein d'un genre d'escargots terrestres endémiques des Îles Bahamas (genre *Cerion* : GOULD & PAULL, 1977 ; GOULD & WOODRUFF, 1987, 1990 ; GOULD, 1989). La récurrence de ces covariances chez la plupart des espèces du genre étudiées ont conduit leurs auteurs à proposer que ces covariances répondent à une fonctionnalité déterminée, en l'occurrence une régulation visant à limiter la variabilité intra-spécifique de la taille de coquille et, partant, celle du volume corporel du locataire des coquilles. Cette proposition s'argumente sur le fait que la taille de coquille dépend évidemment positivement des deux paramètres susmentionnés, en sorte qu'une corrélation négative entre ceux-ci aboutit nécessairement à limiter la variabilité de la taille de coquille et de la taille corporelle correspondante. Si cette fonctionnalité, également admise par GOODFRIEND (1986), est bien en cause ici, on doit s'attendre à ce qu'elle ne se restreigne pas à un genre particulier de gastéropodes.

On constate en effet, ici, que cette forte covariance négative se retrouve bien dans les trois espèces étudiées, *Pomatias elegans*, *Euspira catena*, *Cepaea nemoralis*, cependant fort distantes mutuellement, aussi bien phylogénétiquement que par les types de milieux fréquentés.

Admettant la fonctionnalité régulatrice évoquée, il est dès lors intéressant de chercher à mesurer le degré d'efficacité de cette fonctionnalité présumée.

La figure 5 montre que la hauteur  $H$  de coquille adulte chez *Pomatias elegans* demeure stable en dépit des variations inter-individuelles notables de l'indice  $\gamma$  rendant compte de la variabilité de la taille standard des tours spiraux. Alors qu'en l'absence de covariance négative entre  $n_a$  et  $\gamma$ , les variations de hauteur répondraient proportionnellement à celles de  $\gamma$ . Plus précisément, la figure 5 montre que l'amplitude de variation de la hauteur de coquille serait trois fois plus élevée sans régulation : 9 mm au lieu de 3,5 mm.

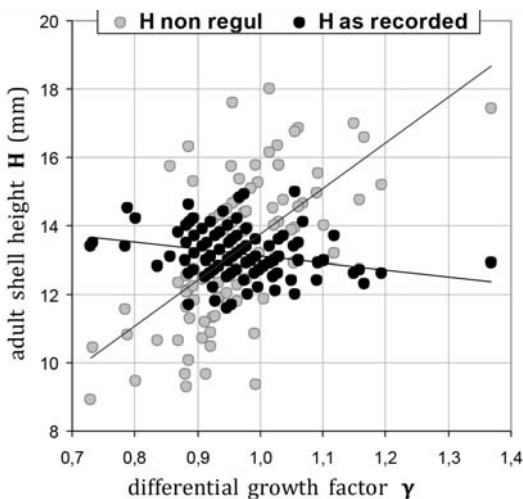


Figure 5 – La hauteur de coquille adulte  $H$  en fonction du facteur différentiel de croissance  $\gamma$  chez *Pomatias elegans*. Points noirs : tels qu'observés ; points gris : après redistribution au hasard des valeurs de  $n_a$  indépendamment de celles de  $\gamma$ , c'est-à-dire en l'absence de covariance entre  $n_a$  et  $\gamma$ .

Figure 5 – Adult shell height  $H$  versus the differential growth factor  $\gamma$  for *Pomatias elegans*. Black points: as recorded ; grey points: after random redistribution of the  $n_a$  values (number of whorls) independently of those of the growth factor  $\gamma$ , i.e. without any covariance between  $n_a$  and  $\gamma$ .

Des résultats semblables ont été obtenus pour *Euspira catena* et *Cepaea nemoralis* (BÉGUINOT, inédit).

La covariance négative  $n_a$  versus  $\gamma$  est donc bien le reflet d'une efficace stabilisation de la taille de coquille, en dépit de la variabilité intra-spécifique significative de la taille standard des tours spiraux. En sorte que, même si la cause originelle de la covariance devait se révéler finalement autre que celle proposée, la fonctionnalité de stabilisation dimensionnelle de l'animal n'en resterait pas moins un attribut pleinement efficace.

Ceci étant, l'ensemble de ces résultats incite à penser que cette covariance régulatrice méconnue pourrait, en fait, être bien plus répandue au sein de la classe des Gastéropodes, point qui reste cependant à confirmer au moyen d'investigations beaucoup plus extensives, au sein de l'immense groupe des Gastéropodes testacés.

## ANNEXE

### Quantification of the intra-specific variability of gastropod shell growth

For those gastropod species with shell coiling geometry fairly approaching a conospiral profile and approximately answering the ideal exponential model (i.e. logarithmic spiral coiling), the *contribution*,  $\delta_i$ , of whorl number  $i$  to the overall shell dimensions  $\Delta$  (shell height or shell width) is, according to RAUP (1961, 1966), ACKERLY (1989), HUTCHINSON (1989, 1990), RICE (1998), VAN OSSELAER & GROSJEAN (2000), CLEMENTS *et al.* (2008):

$$\Delta_i = \delta_1 \cdot \varepsilon^{(i-1)}$$

where:

- $\delta_1$  is the contribution of whorl number one ;
- $\varepsilon$  is the rate of whorl expansion (and, as well, the ratio between the contributions of two successive whorls:  $\varepsilon = \delta_{i+1}/\delta_i$ ).

Then, for a shell with  $n$  whorls, the shell size is the sum of these  $n$  successive contributions:

$$\Delta(n) = \sum_{i=1 \text{ to } n} (\delta_i) = \sum_{i=1 \text{ to } n} (\delta_1 \cdot \varepsilon^{(i-1)}) = [\delta_1 / (\varepsilon - 1)] \cdot (\varepsilon^n - 1) \quad (\text{A1})$$

$$\Delta(n) = c \cdot (\varepsilon^n - 1) \quad (\text{A1 bis})$$

with  $\sum_{i=1 \text{ to } n}$  designing the summation extended to the  $n$  whorls of the shell and  $c = [\delta_1 / (\varepsilon - 1)]$

The size of a shell reaching its adult stage, with a corresponding number  $n_a$  of whorls, is thus  $\Delta (= \Delta(n_a))$  defined as follows:

$$\Delta = c \cdot (\varepsilon^{n_a} - 1) = [\delta_1 / (\varepsilon - 1)] \cdot (\varepsilon^{n_a} - 1) \quad (\text{A2})$$

Some more or less limited discrepancies may exist, of course, between the specific reality and the idealised, classical cono-spiral model involving whorls contributions *regularly increasing exponentially* with the whorl numbering label. Yet, here, focus is placed on the inter-individual *variability* and we are dealing with *variations* of shell size, rather than with the estimates of size itself. As first order discrepancies from the absolute values of a parameter have only *second-order* influence upon its variations, using here the idealised classical model features appropriate to the subject under study.

#### **Defining a synthetic parameter 'γ' that integrates the intra-specific variability of growth parameters all along the shell ontogeny**

The parameters  $\delta_1$  and  $\varepsilon$  govern together the *geometry of shell growth* (equation A2).

Either or both are subjected to intra-specific variability, inducing in turn, an inter-individual variability of the shell size reached at any *given* number of whorls. As for any other phenotypic character, the intra-specific variability of shell growth parameters may conveniently be considered by reference to a conventionally defined “type specimen” (characterised by the referential values  $\delta_1^*$  and  $\varepsilon^*$  of parameters  $\delta_1$  and  $\varepsilon$  respectively). The consequence on the adult-shell size of the intra-specific variability of growth parameters  $\delta_1$  and/or  $\varepsilon$  may then be quantified by the variations of the ratio:

$$\gamma = \Delta/\Delta^* \quad (\text{A3})$$

where:

- $\Delta$  is the adult size of the shell under consideration;
  - $\Delta^*$  is the size that the type specimen (or any specimen having the same parameters  $\delta_1^*$  and  $\varepsilon^*$ ) would take for a number of whorls *equal* to the number of whorls  $n_a$  of the adult-shell under consideration. The value of  $\Delta^*$  is provided by equation (A2) with  $\delta_1 = \delta_1^*$  and  $\varepsilon = \varepsilon^*$  :
- $$\Delta^* = c^* \cdot (\varepsilon^{*na} - 1), \text{ with } c^* = \delta_1^*/(\varepsilon^* - 1).$$

Thus defined, the parameter  $\gamma$  *integrates* the influence of  $\delta_1$  and  $\varepsilon$  on the geometrical development of the shell *all along* its ontogeny (*via*  $\varepsilon$ ) and since its very beginning (*via*  $\delta_1$ ). Parameter  $\gamma$  may thus be designed as “*individual growth factor*” or, focussing here upon the intra-specific variability, as “*differential growth factor*”. There is, of course, no possibility of disentangling the respective contributions to  $\gamma$  of parameters  $\delta_1$  and  $\varepsilon$ .

Remerciements. – Adressés à deux lecteurs anonymes pour leurs utiles commentaires sur une première version du manuscrit.

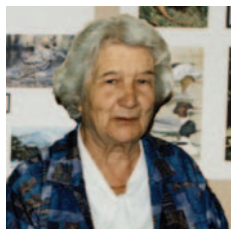
## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ACKERLY S.C., 1989. Shell coiling in Gastropods: analysis by stereographic projection. *Palaios*, 4: 374-378.
- CLEMENTS R., LIEW T.S., VERMEULEN J.J. & SCHILTHUIZEN M., 2008. Further twists in gastropod shell evolution. *Biology Letters*, 4: 179-182.
- GOODFRIEND G.A., 1986. Variation in land-snail shell form and size and its causes: a review. *Systematic Zoology*, 35(2): 204-223.
- GOULD S.J., 1989. A developmental constraint in *Cerion*, with comments on the definition and interpretation of constraint in evolution. *Evolution*, 43(3): 516-539.
- GOULD S.J. & PAULL C., 1977. Natural history of *Cerion*. VII. Geographic variation of *Cerion* (Mollusca: Pulmonata) from the eastern end of its range (Hispaniola to the Virgin Islands): coherent patterns and taxonomic simplification. *Breviora, Museum of Comparative Zoology*, 445: 1-24.
- GOULD S.J. & WOODRUFF D.S., 1987. Systematics and levels of covariation in *Cerion* from the Turks and Caicos Islands. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 151 (6): 321-358.
- GOULD S.J. & WOODRUFF D.S., 1990. History as a cause of area effects: an illustration from *Cerion* on Great Inagua, Bahamas. *Biological Journal of Linnean Society*, 40: 67-98.
- HUTCHINSON J.M.C., 1989. Control of gastropod shell shape ; the role of the preceding whorl. *Journal of theoretical Biology*, 140: 431-444.
- HUTCHINSON J.M.C., 1990. Control of gastropod shell form via apertural growth rates. *Journal of Morphology*, 206: 259-264.
- KERNEY M.P. & CAMERON R.A.D., 1999. *Guide des escargots et Limaces d'Europe*. Delachaux & Niestlé édit., Paris, 370 p.
- RAUP D.M., 1961. The geometry of coiling in gastropods. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 47: 602-609.
- RAUP D.M., 1966. Geometric analysis of shell coiling: general problems. *Journal of Paleontology*, 40 (5): 1178-1190.

- RICE S.H., 1998. The bio-geometry of mollusc shells. *Paleobiology*, 24 (1): 133-149.  
VAN OSSELAER C. & GROSJEAN P., 2000. Suture and location of the coiling axis in gastropod shells. *Paleobiology*, 26(2): 238-257.  
VERMEIJ G.J., 1993. *A natural history of Shells*. Princeton University Press, 207 p.



### Henriette CHAUMETTE



Nous avons eu la tristesse d'apprendre le décès d'Henriette Chaumette, doyenne de notre association, qui nous a quittés le 20 février 2014 dans sa 102<sup>e</sup> année.

Fidèle linnéenne du groupe de Roanne depuis plus de cinquante ans, sans avoir réellement eu de fonction officielle elle a beaucoup contribué avec son mari Jean Chaumette, longtemps bibliothécaire de l'association, à toutes nos activités, en particulier au moment de l'exposition annuelle où elle tenait le stand « livres ». Moins présente depuis son veuvage, car très handicapée par sa surdité, elle a gardé jusqu'à ses derniers jours une curiosité intellectuelle extraordinaire et une excellente mémoire, restant totalement en lien avec notre groupe en suivant à distance notre programme de conférences et de voyages.

De cette personne discrète, de grande élégance morale et de caractère, nous garderons le souvenir de sa gentillesse et de son sens de l'accueil.

Le groupe de Roanne

# SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

**Siège social : 33, rue Bossuet, F-69006 LYON**

**Tél. et fax : +33 (0)4 78 52 14 33**

<http://www.linneenne-lyon.org> — email : [societe.linneenne.lyon@wanadoo.fr](mailto:societe.linneenne.lyon@wanadoo.fr)

Groupe de Roanne : Maison des anciens combattants, 18, rue de Cadore, F-42300 ROANNE

Rédaction : Marie-Claire PIGNAL – Directeur de publication : Bernard GUÉRIN

Conception graphique de couverture : Nicolas VAN VOOREN



## Tome 83 Fascicule 5-6 Mai-Juin 2014

### SOMMAIRE

Coache A. – Première citation de <i>Acraea</i> ( <i>Actinote</i> ) <i>acerata</i> Hewitson, 1874 et synthèse du genre en République Togolaise (Lepidoptera Nymphalidae, Heliconiinae) .....	111 - 115
Van Vooren N. – Contribution à l'inventaire des Pézizales (Fungi, Ascomycota) du Lyonnais – Premier addendum .....	116 - 118
Béguinot J. – Régulation du développement dimensionnel de la coquille chez trois espèces de Gastéropodes .....	119 - 126
Prudhomme J. – Une étude locale de la biodiversité: inventaire des coléoptères du domaine de la Fondation Pierre Vérots à Saint-Jean-de-Thurigneux (Ain, France). 1. Les carabiques et cicindèles .....	127 - 148
Fridlender A. – Combinaisons nouvelles concernant 3 colchiques du sud-ouest méditerranéen .....	149 - 153

Couverture : Ecrevisse signal, *Pacifastacus leniusculus*, en position d'intimidation.

Credit : Rémi Masson

### CONTENTS

Coache A. – First citation <i>Acraea</i> ( <i>Actinote</i> ) <i>acerata</i> Hewitson, 1874 and synthesis of the genera in Togolese Republic (Lepidoptera Nymphalidae, Heliconiinae) .....	111 - 115
Van Vooren N. – Contribution to a check-list of Pezizales (Fungi, Ascomycota) in the Lyonnais (France) – First addendum .....	116 - 118
Béguinot J. – A trend for regulation of shell size buffering the intra-specific variability of growth in three gastropod species .....	119 - 126
Prudhomme J. – A local study of biodiversity: inventory of the beetles of the property of Pierre Vérots Foundation in Saint-Jean-de-Thurigneux (Ain, France). 1. Carabids and tiger beetles .....	127 - 148
Fridlender A. – New nomenclatural combinations regarding 3 <i>Colchicum</i> species from south-west Mediterranean .....	149 - 153

Prix 10 euros

ISSN 0366-1326 • N° d'inscription à la C.P.P.A.P. : 1114 G 85671

Imprimé par Imprimerie Brailly, 69564 Saint-Genis-Laval Cedex

N° d'imprimeur : V0001XX/00 • Imprimé en France • Dépôt légal : mai 2014

Copyright © 2014 SLL. Tous droits réservés pour tous pays sauf accord préalable.