

Variations des capacités reproductrices de l'escargot « Petit-gris », *Helix aspersa* Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné Stylommatophore), selon son origine géographique. I - Accouplement et ponte

D. GUÉMENE et J. DAGUZAN

Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie
U.E.R. des Sciences de la Vie et de l'Environnement, Université de Rennes I
Avenue du Général-Leclerc, F 35042 Rennes Cedex

Résumé

Cette étude montre que la reproduction de l'escargot Petit-gris, *Helix aspersa* Müller, en bâtiment contrôlé thermo-hygrométriquement, et en hors sol, dépend avant tout de la provenance géographique des reproducteurs. Il semble que les escargots ramassés en Bretagne s'accouplent et pondent davantage que ceux qui proviennent de la région des Charentes. De plus, une photopériode de 18 heures de jour et de 6 heures de nuit semble bénéfique pour ces individus.

I. Introduction

Nombreux sont les travaux ayant pour objet l'étude de la reproduction des Mollusques Gastéropodes Pulmonés. En ce qui concerne l'anatomie, l'histologie, la physiologie et la biochimie de l'appareil reproducteur, citons parmi les travaux les plus importants et les plus récents :

Pour les Basommatophores

Ceux de HARRY (1965) chez *Thaphius glabratus* Say, de BRISSON (1970) chez *Bulinus contortus* (Audouin), de VIANEY-LIAUD (1972) chez *Australorbis glabratus* Say et de JONG-BRINK *et al.* (1976) chez *Biomphalaria glabrata* (Say).

Pour les Stylommatophores

— *Limaces* : ceux de LAVIOLETTE (1950, 1954) et de PELLUET & LANE (1961) pour de nombreux *Limacidae* et *Arionidae*, de ROSE & HAMON (1939) pour *Milax gagates* Drap., de ABELOOS (1943), SOKOLOVE & McCRONE (1978) pour *Limax maximus* L., de GOTTFRIEND (1967) pour *Ariolimax californicus* (Gould), de LUSIS (1966)

pour *Arion ater rufus* L., de PELLUET & LANE (1961) et WATTEZ & DURCHON (1972) pour *Arion subfuscus* L. et de RUNHAM & LARYEA (1968) pour *Agriolimax reticulatus* (Müller).

— *Escargots* : ceux de ANCEL (1903), HOLLANDE (1966, 1968), BAYNE (1968), LIND (1973), BIERBAUER (1974) pour *Helix pomatia* L., de GOMOT & GUYARD (1964, 1967), BAYNE (1968), GUYARD (1970, 1971), GOMOT (1973), ENÉE, GOMOT & BRIDE (1977), TOMPA & WILBUR (1977), GOMOT & COURTOT (1979), BRIDE & GRIFOND (1979, 1981), GOMOT & ENÉE (1980) et ENÉE, BONNEFOY-CLAUDET & GOMOT (1982) pour *Helix aspersa* Müller, de LAZARIDOU-DIMITRIADOU (1978) pour *Theba pisana* (Müller), et de BOUILLON (1956) pour *Cepaea nemoralis* L.

Pour les travaux relatifs à la reproduction des escargots sous l'aspect comportemental, il est bon de mentionner les recherches de MEISENHEIMER (1907), HYMAN (1967), LIND (1968) pour *Helix pomatia* et de HERZBERG & HERZBERG (1962) pour *Helix aspersa*. Ces auteurs semblent d'accord pour subdiviser le cycle reproducteur en 5 étapes successives :

- les préliminaires de l'accouplement,
- l'accouplement,
- la préparation du nid de ponte,
- la ponte,
- le développement des œufs et leur éclosion.

Ces différentes étapes se retrouvent également chez d'autres *Helicidae* tels que *Cepaea nemoralis* L. (WOLDA, 1973) et *Theba pisana* (LAZARIDOU-DIMITRIADOU, 1978).

Les principales données quantitatives relatives à la reproduction de l'escargot Petit-gris (*Helix aspersa*) sont dues, tout d'abord à HERZBERG & HERZBERG (1962) qui précisent surtout les étapes précédant la ponte et la durée de ces différentes phases, et plus récemment à CHARRIER (1980) et DAGUZAN (1981) qui déterminent, l'un à l'échelle expérimentale du laboratoire, l'autre au niveau de l'élevage, les différents taux d'accouplement, de ponte, de reproduction et de natalité (éclosion).

Les escargots n'ayant pas encore fait l'objet d'une sélection génétique, les futurs héliciculteurs sont tentés, à juste titre, de ramasser des individus vivant dans leur localité pour constituer leur premier cheptel.

Il nous a donc paru intéressant de voir s'il existait une influence éventuelle de la provenance géographique des escargots reproducteurs et de comparer leurs capacités reproductrices, bien que les âges réciproques des individus soient mal connus (18 mois à 3 ans environ). Ainsi, les conclusions que nous pourrions en tirer ne seront valables que pour les conditions d'élevage utilisées.

Enfin, les différentes conditions d'élevage adoptées permettent d'étudier également l'importance de la photopériode et de la luminosité.

II. Techniques expérimentales et matériel utilisé

A. Conditions d'élevage

1. Caractéristiques climatiques de la pièce d'élevage

Les escargots adultes étudiés sont placés dans une pièce climatisée où se dressent deux portiques métalliques comportant chacun deux étagères permettant ainsi de disposer trois enceintes d'élevage par niveau, selon le principe déjà décrit par DAGUZAN (1981). Les caractéristiques climatiques de cette pièce sont les suivantes :

— une température maintenue constamment à $20^{\circ} \pm 1^{\circ}\text{C}$, valeur thermique ayant été choisie d'après les résultats des études précédentes (CHARRIER, 1980 ; DAGUZAN, 1981) ;

— un taux d'humidité relative (Hr) élevé, oscillant entre 60 et 80 p. 100, le plus souvent voisin de 70 p. 100 ;

— quatre cycles nycthémeraux fixes, réglés grâce à une horloge automatique :

- 1^{er} : jour : 24 h - nuit : 0 h ;
- 2^e : jour : 18 h - nuit : 6 h ;
- 3^e : jour : 12 h - nuit : 12 h ;
- 4^e : jour : 0 h - nuit : 24 h.

Les lots d'escargots sont donc soumis, pour le premier cité, à un éclairage constant, le quatrième à une pénombre constante (le noir n'étant pas absolu), quant aux second et troisième, l'éclairage débute chaque jour, respectivement à 6 heures et 8 heures. Chaque tube fluorescent « néon », ayant pour qualité de lumière le type « lumière du jour », a une puissance de 20 watts et se trouve à 25 cm au-dessus de la base des enceintes d'élevage.

Enfin, l'éclairage est d'environ 1 200 lux pour les trois premiers lots et de 1 lux pour le quatrième (mesures effectuées à l'aide du luxmètre EBLXZ d'Hartmann et Braun).

2. Les enceintes d'élevage

Les escargots sont placés dans des enceintes en plastique alimentaire, choisies pour leur légèreté et pour la commodité de leur entretien. Leurs dimensions $45,7 \times 30,0 \times 10,0$ cm représentent une surface au sol de $0,137 \text{ m}^2$ et un volume disponible de $0,0137 \text{ m}^3$. Le couvercle de l'enceinte est constitué d'un cadre en bois garni d'une toile de nylon à mailles carrées de 1 mm permettant une meilleure aération intérieure.

Deux abris sont aménagés dans chaque enceinte expérimentale et offrent en outre l'avantage d'augmenter la surface de collage des escargots. Ils sont fabriqués, à partir de tuyaux plastiques PVC (15 cm de long et 10 cm de diamètre) coupés en deux, dans le sens de la longueur.

L'aliment fourni aux escargots étant déshydraté, l'absorption d'eau par voie tégumentaire, favorisée grâce aux taux d'humidité élevé, est malgré tout insuffisante,

il est donc nécessaire d'équiper chaque enceinte d'un abreuvoir contenant de la mousse synthétique saturée d'eau.

3. *Les pots de ponte et les pondoirs*

Des pots de terre cuite, du type « pot de pépiniériste », disposés au nombre de quatre par enceinte, sont utilisés pour recueillir les pontes. La taille des pots (8 cm de diamètre et 7 cm de hauteur) est adaptée aux exigences des animaux et permet à plusieurs individus d'y pondre en même temps, selon DAGUZAN (1981).

Le substrat de ponte les garnissant, est composé de terreau horticole stérilisé dont les caractéristiques physico-chimiques indiquées par le fournisseur sont les suivantes : pH = 6,7 ; matière organique : 13 p. 100, matière sèche : 34 p. 100 ; coefficient de rétention en eau : 320. Les pots renfermant des pontes, sont immédiatement renouvelés pour éviter que ces dernières ne soient confondues.

Les pondoirs, cuvettes en plastique de 16 × 16 × 6 cm pouvant contenir 4 pots, sont garnis de mousse synthétique maintenue constamment humide, ceci afin de conserver une humidité importante de la terre. En effet, pour que l'escargot ponde, la terre doit être humide à la profondeur du nid (HERZBERG & HERZBERG, 1962), la sécheresse étant l'un des facteurs inhibant la ponte (BASINGER, 1931 ; POLLARD, 1975).

4. *L'alimentation*

La nourriture fournie est un aliment composé, élaboré par la Société « Sanders » et présenté en poudre. Nous le disposons en excès dans de petits récipients en verre. Nous y ajoutons, 10 p. 100 de maërl dessalé et desséché, afin d'éviter les anomalies de croissance (chez les jeunes) et, en outre, d'octroyer aux animaux une source de calcaire nécessaire durant la reproduction.

L'aliment est renouvelé deux à trois fois par semaine et les enceintes sont nettoyées de façon hebdomadaire, car les excréta rejetés, riches en acide urique et en ammoniac, peuvent inhiber l'activité des escargots (HERZBERG, 1965).

B. *Matériel biologique*

1. *Origine des escargots*

Les escargots « Petit-gris » utilisés ont deux origines géographiques. Un premier contingent, de 105 individus a été collecté dans l'Ouest (« Bretons »), un second, composé de 153 individus, dans le sud-ouest (« Charentais »). Afin d'éviter tout stress, les animaux subissent une adaptation progressive à leurs nouvelles conditions de vie.

2. *Répartition des animaux et charge biotique*

Une charge biotique d'environ 20 kg/m³ ayant été préconisée par DAGUZAN (1981), les animaux sont disposés au nombre d'une trentaine par enceinte. Les escargots reproducteurs placés dans les enceintes d'élevage sont pesés individuellement grâce à une balance « Mettler » au mg et le grand diamètre (D) de leur coquille mesuré à l'aide d'un pied à coulisse au 1/10^e de mm. Les escargots forment des populations homogènes suivant leurs origines. En effet, si les différences ne sont pas significatives

TABLEAU 1

Caractéristiques des enceintes « reproduction » : effectif, biomasse, charge biotique.
 Characteristics of breeding boxes : number, biomass, biotic load.

	« Bretons »				« Charentais »			
	A	B	C	G	H	I	J	K
Origine <i>Origin</i>	12 j/12 n	18 j/6 n	24 j/0 n	12 j/12 n	18 j/6 n	24 j/0 n	0 j/24 n	0 j/24 n
Lots <i>Lots</i>	35	35	35	35	35	35	30	28
Photopériodes <i>Photoperiods</i>	12 j/12 n	18 j/6 n	24 j/0 n	12 j/12 n	18 j/6 n	24 j/0 n	0 j/24 n	0 j/24 n
Effectifs <i>Numbers</i>	35	35	35	35	35	35	30	28
Densité au m ² de sol <i>Density per soil m²</i>	255	255	255	255	255	255	219	204
Biomasse par enceinte (g) <i>Biomass per box (g)</i>	324,80	331,12	321,64	247,70	245,84	249,68	202,70	184,68
Poids moyen des escargots (g) <i>Mean weight of the snails (g)</i>	9,28 ± 2,48	9,46 ± 2,27	9,19 ± 2,34	7,02 ± 1,03	7,14 ± 0,96	6,76 ± 0,94	6,76 ± 0,94	6,61 ± 1,03
Charge biotique (kg/m ² sol) <i>Biotic load/m² soil (kg/m² soil)</i>	2,37	2,41	2,34	1,80	1,79	1,82	1,48	1,34
Charge biotique (kg/m ³) <i>Biotic load/m³ available (kg/m³ available)</i>	23,70	24,15	23,46	18,06	17,93	18,21	14,78	13,47

(*) Moyenne ± erreur standard.
 Mean ± S.E.M.

quant à la mesure du grand diamètre, elles le sont en ce qui concerne le poids (tabl. 1). Une sous-population « Charentaise » a été isolée, de par la taille inférieure de certains individus, pour avoir des lots plus homogènes. Au nombre de 58, ces escargots sont répartis en deux lots : J (30 individus) et K (28 individus) qui seront élevés dans une pénombre constante. Les travaux d'HENDERSON & PELLUET (1960) laissent ressortir que la lumière est indispensable à la maturation des gamètes. De même, d'autres travaux (STEPHENS & STEPHENS, 1966) montrent que les escargots ne pondent pas lorsqu'ils sont soumis à des photopériodes de courtes durées. Pour cette expérience, ces opinions nous ont amenés à retenir des animaux pouvant être moins résistants dans le seul but de confirmer les résultats précédents. Les résultats de ces deux lots seront regroupés pour l'interprétation. Les « Charentais » restant sont répartis en trois lots (G, H, I) de même pour les « Bretons » (A, B, C). Les lots A et G sont soumis à la photopériode 12 h jour / 12 h nuit ; les lots B et H à celle de 18 h jour / 6 h nuit, et enfin les lots C et I à celle de 24 h jour / 0 h nuit (tabl. 1).

La réalisation de ce travail exigeant une surveillance quotidienne des individus en élevage durant toute la durée des expériences, il ne nous est donc pas possible de multiplier les lots expérimentaux et l'étude ne porte que sur une trentaine d'escargots de chaque origine géographique.

C. Méthode d'étude

Les escargots étudiés sont placés dans les enceintes aux différentes photopériodes. Chaque individu porte un numéro placé à deux endroits différents de sa coquille afin de l'identifier aisément sans modifier sa position dans l'enceinte, notamment lorsqu'il est en situation de ponte.

L'observation de chaque escargot est effectuée deux fois par jour (matin : 8 h à 9 h ; soir : 17 h à 18 h) et tout accouplement, ponte ou mort est alors répertorié. Une erreur par défaut sera d'ailleurs commise sur les résultats concernant l'accouplement du fait de l'impossibilité d'exercer un contrôle nocturne quotidien des élevages. La durée d'observation des pontes sera limitée à 8 semaines car les travaux de DAGUZAN (1981) montrent une chute des taux de reproduction après cette durée. Suivant le temps qui s'écoule entre l'accouplement et la ponte, les durées de l'observation des différents lots sont variables et sont décalées dans le temps. Toutefois, pour une origine donnée (« Bretons » ou « Charentais »), le ou les lots, où sont observées les premières pontes, sont pris comme références temporelles pour le ou les autres.

Enfin, chaque ponte est prélevée et le nombre d'œufs est noté, tout en enregistrant la forme (ovoïde, sphérique) et la couleur éventuelle de ces derniers.

III. Résultats

Dans un premier temps, nous essayons de voir, d'une part si le fait d'utiliser plusieurs photopériodes entraîne des différences significatives et, d'autre part si l'une d'entre elles semble plus intéressante pour les escargots selon leur origine. Dans un

TABLEAU 2

Fréquence des accouplements et des pontes des individus, importance des taux d'accouplements et de reproduction durant 8 semaines de ponte chez Helix aspersa Müller, en fonction de l'origine et de la photopériode de l'élevage.
Frequency of matings and egg-layings of individual, mating rate and reproduction rate during the 8 weeks of reproduction in Helix aspersa Müller, according to the locality and the rearing photoperiod.

Origine Origin	« Bretons »				« Charentais »			
	A 12 j/12 n	B 18 j/6 n	C 24 j/0 n		G 12 j/12 n	H 18 j/6 n	I 24 j/0 n	J-K 0 j/24 n
Lots	35	35	35		35	35	35	58
Photopériodes Photoperiods				%				%
Effectifs Numbers								
Fréquence Frequency								
Nombre d'accouplements effectués par un individu	20,0	2,9	11,4		45,7	22,9	22,9	34,5
1	20,0	29,6	34,3		17,1	20,0	14,3	15,3
2	20,0	17,0	25,7		20,0	20,0	20,0	17,2
3	14,3	22,9	17,2		9,6	20,0	17,1	17,7
4	11,4	22,9	11,4		8,6	5,7	22,9	10,2
5	8,6	5,7	0,0		0,0	11,4	2,3	3,4
6	5,7	0,0	0,0		0,0	0,0	0,0	0,0
Taux moyen d'accouplements (%) Mean mating rate (%)	80,0	97,1	88,6		54,3	77,1	77,1	65,5
Nombre de pontes effectuées par un même individu	17,1	17,1	25,7		37,1	45,7	51,4	46,4
1	48,7	37,1	48,6		45,7	28,6	28,6	38,0
2	20,0	25,7	22,9		14,3	22,9	17,1	12,1
3	11,3	17,1	2,9		0,0	2,8	2,9	3,5
4	2,9	2,9	0,0		0,0	0,0	0,0	0,0
Taux moyen de reproduction (%) Mean reproduction rate (%)	82,9	82,9	74,3		62,9	54,3	48,6	35,6

TABEAU 3

Nombre moyen d'accouplements, de pontes et d'œufs par enceinte d'élevage, et par individu ayant eu ou non une activité reproductrice chez Helix aspersa Müller, en fonction de son origine, et de la photopériode de l'élevage (durée : 8 semaines).

Mean number of matings, egg-laying and eggs per box and per individual provided or no with reproductive activity, in Helix aspersa Müller, according to the locality and the rearing photoperiod (duration : 8 weeks).

	« Bretons »			« Charentais »				
	A	B	C	G	H	I	J-K	
Origine Origin	12 j/12 n	18 j/6 n	24 j/0 n	12 j/12 n	18 j/6 n	24 j/0 n	0 j/24 n	
Lots Lots	35	35	35	35	35	35	58	
Photopériode Photoperiod	34	43	35	23	37	38	47	
Effectifs Number	1,9 ± 0,3	2,5 ± 0,2	1,9 ± 0,2	1,2 ± 0,2	1,9 ± 0,3	2,1 ± 0,3	1,6 ± 0,2	
Nombre d'accouplements Number of matings	Nombre d'accouplements par individu en élevage Number of matings per snail in rearing							

Nombre d'accouplements par individu s'étant accouplé <i>Number of matings per mated snail</i>	2,4 ± 0,2	2,6 ± 0,2	2,1 ± 0,2	2,2 ± 0,2	2,6 ± 0,3	2,8 ± 0,2	2,4 ± 0,2
Nombre de pontes <i>Number of egg-layings</i>	45	53	37	26	29	25	42
Nombre de pontes par individu en élevage <i>Number of egg-layings per snail in rearing</i>	1,5 ± 0,2	1,5 ± 0,2	1,1 ± 0,1	0,7 ± 0,1	0,8 ± 0,2	0,7 ± 0,2	0,7 ± 0,1
Nombre de pontes par individu ayant pondu <i>Number of egg-layings per layer snail</i>	1,6 ± 0,1	1,8 ± 0,1	1,4 ± 0,1	1,2 ± 0,1	1,5 ± 0,1	1,5 ± 0,1	1,4 ± 0,1
Nombre d'œufs <i>Number of eggs</i>	6 660	7 194	5 403	5 777	4 207	3 377	5 635
Nombre d'œufs par individu en élevage <i>Number of eggs per snail in rearing</i>	190,3 ± 26,2	205,5 ± 26,2	154,3 ± 21,9	107,8 ± 18,6	120,2 ± 23,1	96,5 ± 20,5	97,2 ± 14,7
Nombre d'œufs par individu ayant pondu <i>Number of eggs per layer snail</i>	229,6 ± 23,7	248,1 ± 22,6	207,7 ± 17,6	179,7 ± 13,7	221,4 ± 17,6	196,6 ± 16,1	181,8 ± 11,7
Coefficient de fécondité <i>Fertility coefficient</i>	148,0 ± 8,1	155,7 ± 7,9	146,0 ± 9,6	145,3 ± 9,8	145,0 ± 8,1	135,1 ± 6,4	134,2 ± 7,3

(*) Moyenne ± erreur standard.

Mean ± S.E.M.

TABLEAU 4

Durées moyennes, pour un individu, des intervalles entre accouplements et pontes chez Helix aspersa Müller, en élevage, en fonction de l'origine et de la photopériode de l'élevage (durée : 8 semaines).

Mean intervals, for one snail, between matings and egg-layings in Helix aspersa Müller, in rearing, according to the locality and the rearing photoperiod (duration : 8 weeks).

	« Bretons »			« Charentais »			
	A	B	C	G	H	I	J-K
Origine Origin							
Lots							
Photopériode Photoperiod	12 j/12 n	18 j/6 n	24 j/0 n	12 j/12 n	18 j/6 n	24 j/0 n	0 j/24 n
Durée moyenne entre deux accouplements (jours) Mean length of time between two matings (days)	15,1 ± 1,7	15,6 ± 1,2	16,5 ± 1,6	14,1 ± 2,1	15,6 ± 1,4	15,1 ± 1,7	16,4 ± 2,3
Durée moyenne entre un accouplement et une ponte (jours) Mean length of time between one mating and one egg-layings (days)	11,3 ± 1,8	11,8 ± 1,3	11,3 ± 1,5	11,5 ± 6,0	11,9 ± 2,7	11,1 ± 2,6	12,7 ± 3,7
Durée moyenne entre deux pontes (jours) Mean length of time between two egg- layings (days)	20,7 ± 5,4	15,7 ± 1,8	21,9 ± 3,5	24,8 ± 6,4	12,7 ± 3,7	8,7 ± 2,3	16,0 ± 6,7
Durée moyenne entre une ponte et un accouplement (jours) Mean length of time between one egg- laying and one mating (days)	11,8 ± 3,5	9,6 ± 1,7	9,5 ± 1,8	9,5 ± 3,1	9,5 ± 2,5	9,6 ± 2,6	7,3 ± 2,4

(*) Moyenne ± erreur standard.
Mean ± S.E.M.

TABLEAU 5
Pontes et différents types d'œufs obtenus durant 8 semaines de ponte chez Helix aspersa Müller, en fonction de l'origine des reproducteurs et de la photopériode de l'élevage.
Egg-laying and various types of eggs obtained during 8 weeks in Helix aspersa Müller, according to the origin of the breeding animals and the rearing photoperiod.

Origine Origin	« Bretons »			« Charentais »			
	A 12 j/12 n	B 18 j/6 n	C 24 j/0 n	G 12 j/12 n	H 18 j/6 n	I 24 j/0 n	J-K 0 j/24 n
Lots	35	35	35	35	35	35	58
Photopériode Photoperiod	45	53	37	26	29	25	42
Effectifs Numbers	6 660	7 194	5 403	3 777	4 207	3 377	5 635
Nombre de pontes Number of egg-layings	95,8	97,2	91,5	93,7	96,6	99,9	91,6
Œufs sphériques Spherical eggs							
Œufs ovoïdes Ovoid eggs	1 26,7	18,9	29,7	15,4	10,3	8,0	4,8
	2 14,0	11,3	16,6	34,5	19,2	1,5	6,2
	3 3,1	1,8	4,3	3,5	1,9	0,1	0,2
Œufs doubles Double eggs	1 4,4	0,0	0,0	3,8	0,0	4,0	4,8
	2 0,0	0,0	0,0	0,6	0,0	0,6	46,7
	3 0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,1
Œufs roses Pink eggs	1 8,9	3,8	5,4	7,7	10,3	0,0	0,0
	2 5,1	44,9	59,8	2,4	18,5	0,0	0,0
	3 0,1	1,0	4,2	0,2	1,5	0,0	0,0
Œufs translucides Translucent eggs	1 0,0	0,0	0,0	3,3	0,0	0,0	14,3
	2 0,0	0,0	0,0	100	0,0	0,0	100
	3 0,0	0,0	0,0	2,6	0,0	0,0	6,1

1. Importance des pontes présentant ce type d'œufs (%).
Percentage of egg layings exhibiting this type of eggs.
2. Importance des œufs concernés par rapport au nombre d'œufs des pontes présentant ce type particulier d'œufs (%).
Percentage of eggs concerned as compared to the number of eggs from layings exhibiting this particular type of eggs.
3. Importance des œufs concernés par rapport au nombre total d'œufs étudiés (%).
Percentage of eggs concerned as compared to the total number of eggs.

second temps, nous nous efforçons de mettre en évidence, si possible, les faits dominants, quels que soient l'origine ou l'âge des reproducteurs. Afin d'en faciliter la comparaison, les divers résultats ont tous été regroupés dans des tableaux (tabl. 2, 3, 4, 5). Enfin, nous utilisons les paramètres de reproduction préconisés par DAGUZAN (1981) pour *Helix aspersa*.

IV. Discussion et conclusion

A. Influence de la photopériode de l'élevage selon l'origine des escargots

1. Etude des Petits-gris « Bretons »

A titre de rappel, il faut se souvenir que les « Bretons » sont répartis en trois lots soumis à des photopériodes distinctes : A : 12 h jour / 12 h nuit ; B : 18 h jour / 6 h nuit ; C : 24 h jour / 0 h nuit.

Les premiers accouplements sont enregistrés au cours de la semaine du 4 au 10 avril, c'est-à-dire dès la première semaine d'observation et ceci pour les trois lots. Les premières pontes surviennent pour les lots A et B durant la semaine du 18 au 24 avril, soit deux semaines plus tard ; la suivante pour le lot C restant.

Les escargots du lot B semble être plus actifs (97 p. 100 d'entre eux s'accouplent au moins une fois, souvent plusieurs). Les pourcentages d'accouplements sont de 88 p. 100 et 80 p. 100 pour les lots C et A (tabl. 2).

Si nous ne retenons, pour calculer le taux moyen d'accouplements, que les individus s'étant accouplés au moins une fois, nous constatons que les coefficients des divers lots sont sensiblement voisins. Cependant, s'il y a autant d'animaux à s'accoupler, l'acte n'est pas aussi souvent répété plusieurs fois, le nombre maximum d'accouplements observé chez un même individu étant de 6 pour le lot A, 5 pour B et 4 pour C (tabl. 2). Chez les escargots qui s'accouplent plusieurs fois, nous avons pu chiffrer l'intervalle moyen entre deux accouplements successifs. Celui-ci est compris entre 15 et 16,5 jours et donc presque identique quel que soit le lot pris en compte. Deux accouplements différents peuvent toutefois se succéder chez un même individu en 24 heures (tabl. 4).

Concernant le taux de reproduction, il est identique pour les lots A et B (82,9 p. 100) et significativement moindre (test t de Student - $P < 0,10$) pour le lot C (74,3 p. 100) (tab. 2). Si les lots A et B possèdent autant de pondes en pourcentage, le processus est moins souvent renouvelé pour le premier (B : 1,5 ponte par individu ; A : 1,3 ponte) (tabl. 3). Il est d'ailleurs intéressant de constater que les coefficients relatifs au nombre de pontes par individu ayant pondu, sont comparables pour les lots A et C (1,5) alors que la différence avec le lot B, plus performant (1,8) est significative (test t - $P < 0,20$).

Les escargots soumis aux photopériodes de 12 j / 12 n et de 24 j / 0 n, présentent des coefficients de fécondité légèrement supérieurs à celui du lot 18 j / 6 n. Cependant cette différence n'est pas significative, puisque les escargots A, B, C

(35 individus par lot) ont pondu respectivement, 6 600, 7 194 et 5 403 œufs, soit au total : 19 257 œufs pour 135 pontes (142 œufs en moyenne par ponte).

Certains individus ont pondu quatre fois durant les huit semaines, l'intervalle moyen entre eux, fluctuant de 15 (B) à 21 jours (A et C). La ponte survient en moyenne 11 à 12 jours après l'accouplement. Ce coefficient est similaire pour les trois lots (tabl. 4). Il faut tout de même savoir qu'une ponte peut être précédée pour un même individu d'un accouplement dans la même journée et vice et versa.

Après cette étude, nous pouvons donc estimer que *la photopériode la plus « bénéfique », quant à l'intérêt quantitatif de l'héliciculture, est, pour des escargots « Bretons », celle de 18 h de jour et de 6 h de nuit.*

2. Etude des Petits-gris « Charentais »

Les lots « Charentais » G, H et I sont respectivement soumis aux photopériodes suivantes : 12 j / 12 n ; 18 j / 6 n et 24 j / 0 n.

Le premier accouplement constaté a lieu la semaine du 18 au 24 avril pour le lot H, la semaine suivante pour les deux autres lots. Les premières pontes ont lieu la semaine du 23 au 29 mai, c'est-à-dire 4 à 5 semaines après les premiers accouplements. Pourtant, par la suite, l'intervalle moyen séparant ces deux phases de la reproduction est compris entre 11 et 13 jours. Les taux d'accouplements sont identiques pour les lots H et I, proche de 78 p. 100, et inférieurs pour le lot G (54 p. 100) (tabl. 2). Qu'il s'agisse du nombre d'accouplements par individu en élevage ou du calcul corrigé par rapport au nombre d'individus s'étant accouplés, la différence enregistrée entre le lot G et les lots H et I, reste significative ($P < 0,20$). Pour les lots H et I, nous avons pu noter jusqu'à 5 accouplements et 3 pontes pour un même individu.

En ce qui concerne le taux de reproduction (tabl. 2), le rapport est inverse, environ 63 p. 100 des escargots du lot G ont pondu, contre 54 p. 100 et 49 p. 100 pour les lots H et I ; résultat sans grosse signification individuelle puisqu'aucune différence significative n'est enregistrée pour les taux moyens de pontes par individu en élevage ou par individu ayant pondu. De même, les coefficients de fécondité sont voisins et les différences individuelles ne sont pas sensibles (tabl. 3). Globalement, nous notons que les lots G, H et I ont respectivement totalisés 3 777, 4 207 et 3 377 œufs, ce qui correspond à 11 361 œufs pour 80 pontes, soit 142 œufs par ponte, valeur identique à celle obtenue pour les escargots « Bretons ».

Les coefficients de fécondité obtenus sont sensiblement supérieurs à ceux obtenus sur des animaux de même origine par CHARRIER (1980) et DAGUZAN (1981). Les taux de reproduction sont, par contre, assez comparables. Les durées qui s'écoulent entre deux accouplements successifs et entre un accouplement et la ponte sont très proches de celles enregistrées pour les escargots « Bretons » (tabl. 4).

Enfin, il semble donc que les escargots charentais aient un comportement reproducteur à peu près similaire pour les photopériodes extrêmes (24 j / 0 n et 0 j / 24 n) (tabl. 3). De même, *la photopériode la plus bénéfique semble être, comme pour les « Bretons » celle de 18 h de jour et de 6 h de nuit.*

3. Conclusion

Le nombre d'accouplements observés n'est pas le fait quantitativement productif de la reproduction et correspond de plus à une évaluation par défaut. Nous n'en émettons donc pas d'affirmations quant à l'influence bénéfique ou non des trois différents rythmes nycthémeraux. Par contre, les taux de reproduction et de fécondité sont des critères fiables, puisque les pontes ont été toutes répertoriées ainsi que leurs œufs.

Le nombre moyen d'œufs par ponte ou coefficient de fécondité ne semble pas dépendre de la durée de la photopériode, quelle que soit l'origine des reproducteurs. Ils sont tous importants, toujours supérieurs à 120 souvent voisin de 140 œufs par ponte, quel que soit le lot considéré.

Globalement, il apparaît que le nombre moyen de pontes par individu, ainsi que la somme totale d'œufs pondus par les escargots d'un même lot, soient toujours au moins similaires, sinon supérieurs, pour le rythme nycthémera de 18 h de jour et de 6 h de nuit.

B. Influence de la luminosité

Au cours de cette étude, ce ne sont plus les durées des deux phases de la photopériode qui sont importantes mais leur nature. Ainsi, allons-nous comparer des escargots vivant en éclairage continu (luminosité de 1 200 lux) (lot I), avec d'autres vivant en pénombre constante (luminosité de 1 lux) (lots J et K) (tabl. 2, 3, 4, 5).

L'expérience a été menée sur les escargots Petits-gris, d'origine « Charentaise ». Les résultats des deux lots J et K, soumis aux mêmes conditions expérimentales, sont regroupés pour être comparés avec ceux du lot I.

Le taux d'accouplements est de 10 p. 100 inférieur pour les lots J et K (tabl. 2). Les nombres moyens d'accouplements par individu de l'élevage et par individu s'étant accouplé étant d'ailleurs significativement inférieurs (2,1 ; 1,6 et 2,8 ; 2,4).

En ce qui concerne les différents taux se rapportant à la ponte, nous constatons une similitude des résultats. Les coefficients de fécondité sont d'ailleurs pour les deux luminosités, voisins de 135 œufs par ponte (tabl. 3). Il faut rappeler que nous pensions que les animaux des lots J et K avaient en leur défaveur, le fait d'être plus petits.

Il semble donc qu'une pénombre constante durant la période de reproduction ne soit pas l'élément limitant auquel nous nous attendions. Toutefois, il nous faut signaler que ces escargots ont été capturés dans la nature au début de l'expérience et ont donc été exposés à la lumière du jour, durant un certain temps. Cette phase fut donc sans doute suffisante à la maturation des gamètes.

Ce résultat semble donc sous toutes réserves d'un réel intérêt économique et mériterait une étude approfondie pour en déterminer tous les aboutissants. En effet, STEPHENS & STEPHENS (1966) affirment qu'un escargot ne pond pas si la durée du jour est inférieure à 9 h. Dans ce cas, l'éclairage, très faible, de 1 lux serait-il suffisant ?

C. Capacités reproductrices des escargots selon leur origine géographique

Il s'agit ici de comparer les résultats obtenus à la suite de l'élevage d'escargots Petits-gris collectés les uns dans l'Ouest (« Bretons ») et les autres dans le Sud-Ouest (« Charentais »). Ces animaux vivaient donc à l'état sauvage avant l'expérience et ont subi un même traitement depuis la collecte. Les « Bretons » montrent une activité reproductrice plus précoce. En effet, ils s'accouplent trois semaines plus tôt que les « Charentais », et pondent cinq semaines avant ces derniers.

Si nous comparons les lots 2 à 2 en tenant compte des conditions d'expérience, nous notons que le taux d'accouplements est plus élevé chez les « Bretons » (tabl. 2). De plus, le nombre d'accouplements par individu est significativement supérieur (test t ; $P < 0,05$), si l'on excepte les lots C et I. Ces taux, par contre, sont comparables si nous raisonnons en nombre d'accouplements par individu s'étant accouplé. Un individu « Charentais » s'étant accouplé une fois a donc ensuite autant de « potentialités » que les « Bretons ».

Les nombres maxima d'accouplements observés sont de six chez les « Bretons » et cinq chez les « Charentais », mais le plus souvent de deux ou trois. Le nombre moyen de jours pouvant séparer deux accouplements observés chez un même individu, est proche de 15, sauf pour le lot I (19 jours). Quand il y a ponte, elle succède à cet acte 11 à 12 jours plus tard en moyenne (tabl. 4). Le taux de reproduction est très supérieur chez les « Bretons » ceux-ci ayant au minimum 75 p. 100 de pondereurs alors que le taux oscille entre 50 et 60 p. 100 chez les « Charentais » (tabl. 3). DAGUZAN (1981) donne une valeur de 71 p. 100 pour cette même « population », mais pour une durée de 14 semaines.

Il apparaît toutefois qu'un escargot « Charentais » ayant pondu a des possibilités égales à celles des « Bretons », car du fait que leurs coefficients de fécondité sont comparables, le calcul des taux de pontes ou de nombres d'œufs par individu ayant pondu ne laisse pas apparaître de différences significatives. Quelle que soit leur origine, les escargots ayant une ou deux pontes à leur actif, sont les plus nombreux de ceux qui ont pondu. Il reste que pour un même nombre d'individus en élevage (105), bien que les taux de reproduction soient différents, les « Bretons » et les « Charentais » présentent le même coefficient de fécondité (142 œufs par ponte).

Comment interpréter ces faits ; y a-t-il plus d'escargots stériles et, ou, immatures sexuels parmi les « Charentais » ?

De fait, la question reste sans réponse, car nous ne savons rien de la vie antérieure des animaux expérimentés (âge, conditions de vie, etc). Il semble qu'avant de tirer des conclusions favorables aux populations d'origine « Bretonne », une étude sur des jeunes de première génération, par exemple, soit nécessaire. La différence constatée serait très intéressante pour les héliculteurs si elle s'avère reproductible.

D. Variations hebdomadaires des taux d'accouplements et de pontes

Les taux d'accouplements et de reproduction ne restent pas constants durant l'observation (fig. 1 et 2). Il semble que grossièrement les graphes prennent l'allure de courbes en cloche. En juxtaposant les deux séries de graphes, nous nous aper-

cevons qu'il n'y a pas souvent correspondance entre les maxima d'accouplements et de pontes, mais plutôt un décalage d'une à deux semaines pour les pontes. Selon les auteurs, les données sont variables mais s'ils s'accordent pour un temps de « gestation » moyen de 10 jours (valeur personnelle de 11 à 12 jours pour les « Charentais et Bretons »). Cette durée expliquerait que le décalage soit, tantôt d'une semaine, tantôt de deux.

Il semble donc qu'il y ait à l'intérieur d'une enceinte, une sorte de rythme d'activité. Si celui-ci reste à déterminer, nous pouvons tout de même penser à son utilisation éventuelle. En effet, nous pouvons concevoir de ne laisser les pots de pontes dans l'enceinte que certains jours de la semaine, initiative qui permettrait à l'éleveur de programmer son travail.

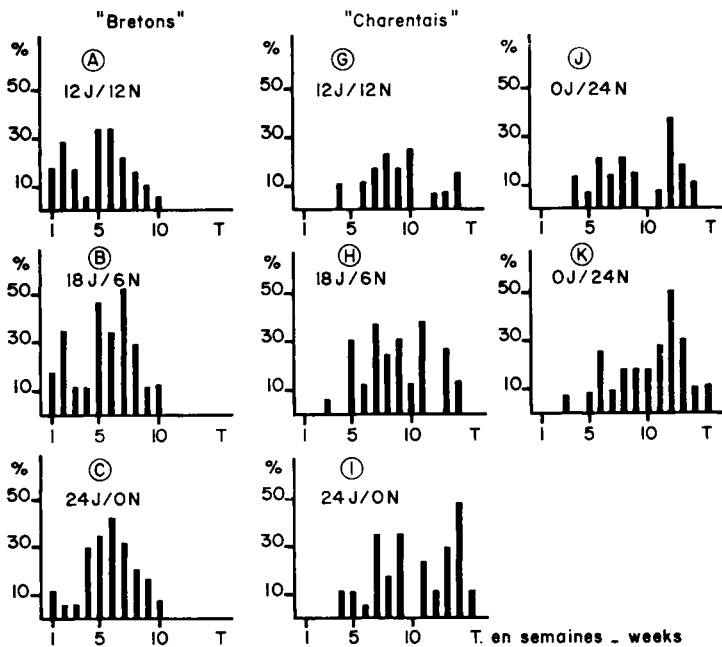


FIG. 1

Evolution du taux d'accouplement hebdomadaire (p. 100) de Helix aspersa Müller, en élevage, durant 13 semaines, en fonction de l'origine des individus et de la photopériode de l'élevage.

Evolution of the weekly mating rate (p. 100) of Helix aspersa Müller, in rearing, during 13 weeks, according to the origin of the snails and the rearing photoperiod.

E. Étude de la mortalité des reproducteurs

Les taux de mortalité des différents lots sont comparables et valables pour une durée de 13 semaines, car les « Bretons » plus précoces sont demeurés en expérience

plus longtemps. (fig. 3). Il ne semble pas qu'il y ait un rapport de cause à effet pour expliquer l'évolution des taux de mortalité suivant les lots, car si la mortalité des lots A, B et C (« Bretons ») est respectivement de 0, 11 et 40 p. 100, elle est de 26, 14 et 6 p. 100 pour les lots G, H et I (« Charentais »).

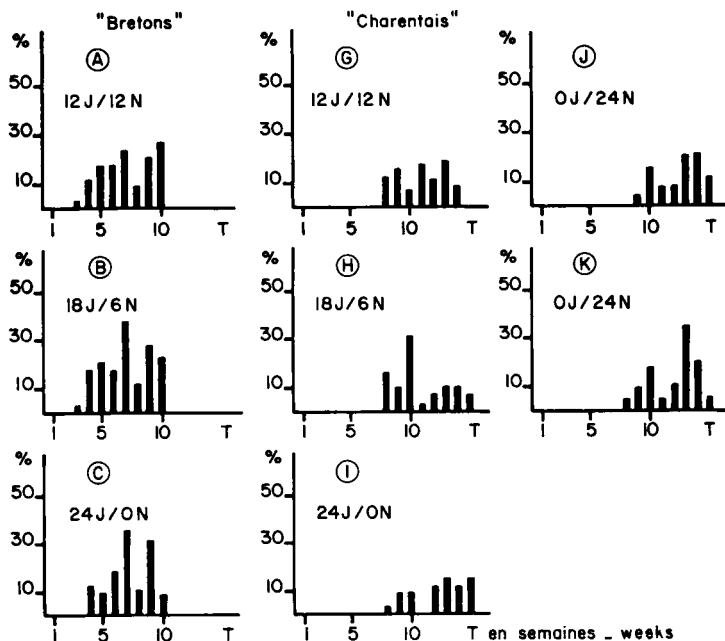


FIG. 2

Evolution du taux de reproduction (p. 100) de Helix aspersa Müller, en élevage, durant 13 semaines, en fonction de l'origine des individus et de la photopériode de l'élevage.

Evolution of the reproduction rate (p. 100) of Helix aspersa Müller, in rearing, during 13 weeks, according to the origin of the snails and the rearing photoperiod.

Quelle que soit l'origine des individus, on note toujours une mortalité d'environ 10 à 15 p. 100 pour les escargots de la photopériode 18 h j / 6 h n. Le taux de mortalité des escargots vivant en pénombre constante est également très élevé (36 p. 100). Ces taux, semble-t-il élevés, restent inférieurs à la moyenne de DAGUZAN (1981) proche de 40 p. 100 en 14 semaines ; mais pour cet auteur, les résultats obtenus sont ceux d'un élevage grandeur nature, réalisé au Centre Hélicicole du Magneraud et non d'expériences menées au laboratoire. Cette mortalité est sans doute due, pour une part à l'épuisement des escargots placés en reproduction intensive. Les différences incohérentes sont peut-être imputables à la présence d'Acariens, qui a été constatée mais en faibles quantités dans les lots C, J et K.

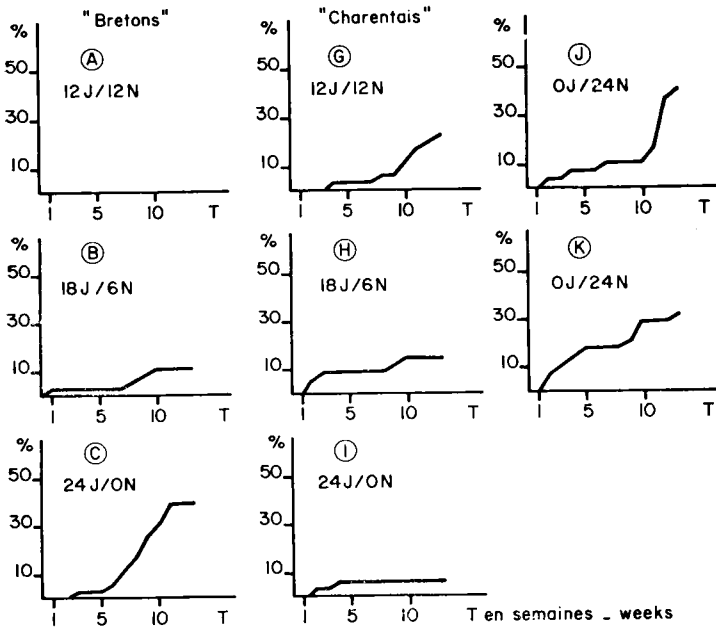


FIG. 3

Mortalité cumulée (p. 100) des escargots reproducteurs chez Helix aspersa Müller, en élevage, durant 13 semaines, en fonction de l'origine des individus et de la photopériode de l'élevage.

Cumulative mortality (p. 100) of breeding snails in Helix aspersa Müller, in rearing, during 13 weeks, according to the origin of the snails and the rearing photoperiod.

F. Etude particulière des œufs

La forme des œufs est variable ; ainsi s'ils sont le plus souvent sphériques, des formes ovoïdes et doubles sont également constatées (tabl 5). Le diamètre des œufs ronds est de $3,77 \pm 0,32$ mm ⁽¹⁾ ; ceux des œufs ovoïdes sont respectivement de $3,76 \pm 0,26$ mm et de $4,44 \pm 0,20$ mm. Ces mesures sont effectuées à l'aide d'un micromètre oculaire. Les œufs des différents lots ont la même taille, si ce n'est, pour l'anecdote, une ponte d'un escargot « Charentais » dont le diamètre moyen des œufs était de 1,20 mm. Les valeurs citées précédemment sont comparables sinon similaires à celles de CHARRIER (1980).

Les œufs ovoïdes sont rencontrés au plus dans 29,7 p. 100 des pontes étudiées et représentent au maximum 4,3 p. 100 des œufs observés (lot C) ce qui est loin des fréquences de 48 p. 100 de CHARRIER (1980). Les œufs doubles sont encore plus rares, moins de 0,3 p. 100 du total (présence seulement dans les lots J — K : 2,1 p. 100).

(1) Moyenne \pm écart-type.

Les œufs d'escargots ne se différencient pas seulement d'après leurs formes mais aussi selon leur couleur. Ainsi, certains sont roses, d'autres translucides alors qu'ils sont généralement d'un blanc opaque. C'est sans doute la couche coquillée qui fait défaut aux œufs translucides. Quand cette déficience est constatée, elle existe pour l'ensemble de la ponte. De tels cas ont été observés pour les lots G, J et K des « Charentais » : 2,6 p. 100, 5 p. 100 et 7,2 p. 100. Dans les trois cas, il s'agit des lots où la durée du jour était la plus courte (12 h ou moins). Cette constatation nous fait songer à une hypothèse selon laquelle la durée ou la nature de l'éclairage auraient une influence sur l'absorption et le métabolisme du calcium. Quant aux œufs roses, ils ont déjà fait l'objet d'une étude (MEYNADIER, AMARGIER & VEY, 1977). Cette coloration est le fait de la présence d'un champignon (*Fusarium sp.*) qui contrarie le développement de l'œuf. Ils représentent 2 p. 100 des œufs « Bretons » et 0,5 p. 100 des œufs « Charentais ». Les escargots des lots J, K et I n'ont pas pondu d'œufs roses.

V. Conclusion

Il est clair que, sans être déterminante, la photopériode à laquelle nous soumettons les escargots a une influence sur leur taux de reproduction ultérieur. Celle de 18 h jour / 6 h nuit, proche de la photopériode naturelle à l'époque de l'étude semble la plus satisfaisante. La luminosité ne joue sans doute pas le même rôle. Elle peut être déterminante quant à la maturation des gamètes, c'est-à-dire avant la phase de reproduction (HENDERSON & PELLUET, 1960).

Les différences dues, semble-t-il, à l'origine géographique des reproducteurs demandent à être confirmées.

Cette étude, loin d'être exhaustive, laisse poindre de nombreux doutes ou interrogations qui mériteraient que nous nous y attachions. En particulier, il serait intéressant d'effectuer des recherches sur la reproduction d'individus d'*Helix aspersa* vivant dans des régions très différentes (midi, est, nord) afin de voir s'il n'existe pas des « races écologiques » de l'escargot Petit-gris. De plus, il faudrait voir si les capacités reproductrices sont affectées de plus en plus au cours des diverses générations ou s'il existe au bout d'un certain temps une récupération normale de la reproduction.

Accepté pour publication en septembre 1982.

Summary

Variations in the reproductive capacities of « Petit-gris » snails (Helix aspersa Müller) according to their geographic origin. I. - Mating and egg laying

This study showed that reproduction of « Petit-gris » snails (*Helix aspersa* Müller) reared in heated houses with controlled hygrometry depended on the geographic origin of the breeding animals and on the photo-period used for rearing.

Snails collected in Brittany exhibited an earlier reproductive activity. Mating occurred 3 weeks earlier than in snails coming from Charentes and egg laying 5 weeks earlier.

Moreover, « Bretons » mated and layed more than did snails from Charentes, reproduction rates were 74 to 83 p. 100 for the former and 48 to 63 p. 100 for the latter, respectively. On the contrary, fertilization coefficients were similar (135 to 148 eggs per egg laying).

A photoperiod of 18 hours day and 6 hours night seemed to be beneficial to the breeding animals. However, the fertilization coefficient did not seem to depend on the length of the photoperiod. It was always very large (120 to 140 eggs per laying). Moreover, snails were found to breed normally in continuous lighting (1200 Lux) or in constant dark (1 Lux) contrary to the assertion of STEPHENS & STEPHENS (1966).

The egg form was variable. Most of them were spherical, but some ovoid or double eggs were observed. The colour was also variable : opaque white, translucent, rarely pink (presence of a fungus : *Fusarium* sp.).

This work suggest that there might exist « ecological breeds » of *Helix aspersa* snails.

Références bibliographiques

- ABELOOS M., 1943. Effets de la castration chez un mollusque (*Limax maximus*). *C.R. Acad. Sci.*, **216** D, 90-92.
- ANCEL P., 1903. Histogenèse et structure de la glande hermaphrodite d'*Helix pomatia*. *Arch. Biol.*, **19**, 389-652.
- BASINGER A.J., 1931. The european brown snail in California. *Report. Calif. Agric. exper. Sta. Bull.*, **515**, University of Californy, Printing office, Berkeley Californy, 20 p.
- BAYNE C.J., 1968. Histochemical studies on the egg capsules of eight Gastropod Molluscs. *Proc. Malacol. Soc. Lond.*, **38**, 199-212.
- BIERBAUER J., 1974. Regulation of gametogenesis in *Helix pomatia* in the period of natural awakening after hibernation. *Acta Biol. Acad. Sci.*, **25** (3), 147-150.
- BOUILLON J., 1956. Influence of temperature on the histological evolution of the ovotestis of *Cepaea nemoralis* L. *Nature*, **177** (1), 142-143.
- BRIDE J., GRIFFOND B., 1979. Influence d'extraits de gonades d'escargots *Helix aspersa* Müller en phase mâle dominante sur la gamétogenèse *in vitro* d'animaux juvéniles ou adultes. *C.R. Acad. Sci.*, **228** D, 843-846.
- BRIDE J., GRIFFOND B., 1981. Etude comparée de la gonade d'*Helix aspersa* témoins et tentaculectomisés. *Gen. Comp. Endocrinol.*, U.S.A., **45** (4), 527-532.
- BRISSON P., 1970. *Contribution à l'étude des corrélations entre les différentes régions de l'appareil génital, par castration, ablation, implantation, chez quelques mollusques gastéropodes pulmonés basommatophores, et principalement chez Bulinus truncatus* (Audouin). Thèse de Doctorat ès Sciences naturelles, Poitiers.
- CADART J., 1975. Les escargots. Editeur Lechevalier, Paris.
- CHARRIER M., 1980. *Contribution à la biologie et à l'écophysiologie de l'escargot Petit-gris, Helix aspersa Müller (Gastéropode pulmoné stylommatophore)*. Thèse Doctorat 3^e cycle, Rennes.
- DAGUZAN J., 1981. Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris : *Helix aspersa* Müller (Mollusque gastéropode pulmoné stylommatophore). I. - Reproduction et éclosion de jeunes, en bâtiment et en conditions thermohygro-métriques contrôlées. *Ann. Zootech.*, **30** (2), 249-272.
- DAGUZAN J., 1982. Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris : *Helix aspersa* Müller (Mollusque gastéropode pulmoné stylommatophore). II. - Evolution de la population juvénile de l'éclosion à l'âge de 12 semaines, en bâtiment et en conditions d'élevage contrôlées. *Ann. Zootech.*, **31** (2), 87-110.
- ENÉE J., BONNEFOY-CLAUDET R., GOMOT L., 1982. Effet de la photopériode artificielle sur la reproduction de l'escargot *Helix aspersa* Müller. *C.R. Acad. Sci.*, **294** D, 357-360.
- ENÉE J., GOMOT L., BRIDE M., 1977. Différenciation de la prostate de l'escargot *Helix aspersa* Müller. *C.R. Soc. Biol.*, **171**, 728-732.

- GOMOT L., 1973. Etude du fonctionnement de l'appareil génital de l'escargot *Helix aspersa* par la méthode des cultures d'organes. *Arch. anat. hist. embr. norm. et exp.*, **56**, 131-160.
- GOMOT L., COURTOT A.M., 1979. Etude en culture *in vitro* du contrôle endocrine de la glande à albumen chez l'escargot *Helix aspersa* Müller. *Malacologia*, **18**, 361-367.
- GOMOT L., ENÉE J., 1980. Biologie de la reproduction de l'escargot *Helix aspersa* Müll. : les phases de la croissance et la différenciation sexuelle. *Atti Accad. Fisiocrit. Siena*, **73**.
- GOMOT L., GUYARD A., 1964. Evolution en culture *in vitro* de la glande hermaphrodite de jeunes escargots de l'espèce *Helix aspersa* Müller. *C.R. Acad. Sci.*, **258 D**, 2902-2905.
- GOMOT L., GUYARD A., 1967. La culture organotypique appliquée à l'endocrinologie d'un mollusque gastéropode pulmoné, *Helix aspersa* Müller. Coll. on Invertebrate Tissue Culture, Tremezzo-Como, 9-10 septembre 1967.
- GOTTFRIEND H., DORFMAN R.I., FORCHIELLE E., WALL P.E., 1967. Aspects on the reproductive endocrinology of the giant land slug *Ariolimax californicus* (*Stylommatophora* : *Gastropoda*). *Gen. Comp. Endocrinol. U.S.A.*, **9**, 454.
- GUYARD A., 1970. Infrastructure des gonocytes au cours de la différenciation de l'ovotestis d'*Helix aspersa*. *Journ. Microsc.*, **11**, 64.
- GUYARD A., 1971. *Etude de la différenciation de l'ovotestis et des facteurs contrôlant l'orientation sexuelle des gonocytes de l'escargot Helix aspersa*. Thèse de Doct. ès Sci. nat., Besançon.
- HARRY H.W., 1965. Evidence of a gonadal hormone controlling the development of the accessory reproductive organs in *Taphius glabratus* Say (*Gastropoda Basommatophora*). *Trans. Am. Micr. Soc.*, **84**, 157.
- HENDERSON N.E., PELLUET D., 1960. The effect of visible light on the ovotestis of the slug *Deroceras reticulatum* (Müller). *Can. J. Zool.*, **38**, 173-178.
- HERZBERG F., HERZBERG A., 1962. Observations on reproduction in *Helix aspersa*. *Am. Midl. Nat.*, **68**, 297-306.
- HOLLANDE E., 1966. Présence de mucopolysaccharides neutres et acides coïncidant avec l'appareil de Golgi, dans les glandes multifides d'*Helix pomatia*. *C.R. Acad. Sci.*, **262 D**, 1788-1791.
- HOLLANDE E., 1968. Evolution des grains de sécrétion dans les cellules des glandes multifides d'*Helix pomatia*, maintenues en survie expérimentale. *C.R. Acad. Sci.*, **276 D**, 1054-1057.
- HYMAN L.H., 1967. *The Invertebrates : Mollusca I* (vol. VI). Mac Graw-Hill Book Cie, New York.
- JONG-BRINK (de) M., WIT (de) A., KRAAL G., BOER H.H., 1976. A light and electron microscope study on oogenesis in the freshwater Pulmonate snail *Biomphalaria glabrata*. *Cell. Tiss. Res.*, **171**, 195-219.
- LAVIOLETTE P., 1950. Rôle de la gonade dans la morphogenèse du tractus génital chez quelques mollusques *Limacidae* et *Arionidae*. *C.R. Acad. Sci.*, **231**, 1567-1569.
- LAVIOLETTE P., 1954. Rôle de la gonade dans le déterminisme humoral de la maturité glandulaire du tractus génital chez quelques gastéropodes *Arionidae* et *Limacidae*. *Bull. Biol.*, **88**, 310-331.
- LAZARIDOU-DIMITRIADOU M., 1978. *Contribution à l'écophysiologie d'un gastéropode pulmoné dunicole Euparypha pisana (Müller) du littoral armoricain*. Thèse Doct. 3^e cycle, Rennes.
- LIND H., 1968. Hibernating behaviour of *Helix pomatia* L. (*Gastropoda Pulmonata*). *Vidensk. Meddr. Dan. Naturh. Foren.*, **131**, 129-151.
- LIND H., 1973. The functional significance of the spermatophore and the fate of spermatozoa in the genital tract of *Helix pomatia* L. *J. Zool. Lond.*, **169**, 39-64.
- LUSIS D., 1966. Changes induced in the reproductive system of *Arion ater rufus* L. by varying environmental conditions. *Proc. Malacol. Soc. Lond.*, **37**, 19-26.
- MEISENHEIMER J., 1907. Biologie, morphologie und physiologie der Begattungsvorganges un der Eiablage von *Helix pomatia* L. *Zool. Jb. Abt.*, **1** (25), 465.

- MEYNADIER G., AMARGIER A., VEY A., 1977. Etude de la maladie des « pontes roses » du gastéropode *Helix aspersa*. *Haliotis*, **8**, 265-270.
- PELLUET D., LANE N.J., 1961. The relation between neurosecretion and cell differentiation in the ovotestis of slugs (*Gasteropoda, Pulmonata*). *Can. J. Zool.*, **39**, 789-805.
- POLLARD E., 1975. Aspect of the ecology of *Helix pomatia* L. *J. anim. Ecol.*, **44**, 305-329.
- ROSE M., HAMON M., 1939. Sur l'influence des hormones sexuelles de synthèse chez le mollusque gastéropode pulmoné *Milax gagates* Drap. *C.R. Aoc. Biol. Fr.*, **131**, 937-939.
- RUNHAM N.W., LARYEA A.A., 1968. Studies on the maturation of the reproductive system of *Agriolimax reticulatus* (*Pulmonata : Limacidae*). *Malacologia*, **7** (1), 93-108.
- SOKOLOVE P.G., MAC CRONE J., 1978. Reproductive maturation in the slug *Limax maximus* and the effects of artificial photoperiod. *J. comp. Physiol.*, **125**, 315-325.
- STEPHENS C.J., STEPHENS G.C., 1966. Photoperiodic stimulation of egg-laying in the land snail *Helix aspersa*. *Nature*, **212**, 1582.
- TOMPA A.S., WILBUR K.M., 1977. Calcium mobilisation during reproduction in the snail *Helix aspersa*. *Nature*, **270**, 53-54.
- VIANEY-LIAUD M., 1972. Etude du contrôle de la maturité des tractus génitaux et de la ponte par castration chirurgicale chez le Planorbe *Australorbis glabratus* Say (Pulmoné Basommatophore). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **97** (4), 675-690.
- WATTEZ C., DURCHON M., 1972. Influence des tentacules oculaires dans la différenciation génitale chez *Arion subfuscus* Draparnaud (Mollusque gastéropode pulmoné). *C.R. Acad. Sci.*, **274**, 2328-2331.
- WOLDA H., 1973. Changes in shell size in some experimental populations of the land snail *Cepaea nemoralis* L. *Argamon Israël J. Malacol.*, **3**, 63-71.