

ÉTUDE SUR LA CROISSANCE DE *LITTORINA SAXATILIS* (OLIVI) *RUDIS* (MATON)

par

Jean-Claude Moreteau

Station biologique de Roscoff et Laboratoire de Zoologie, Université Paris-Sud, Centre d'Orsay,
91 405 Orsay.

Résumé

La croissance et la longévité de *Littorina saxatilis rудis* sont étudiées par différentes méthodes sur une population bien localisée dont les mâles ont la particularité de présenter un cycle sexuel saisonnier déjà signalé par Bergerard en 1975. Les caractéristiques les plus importantes du biotope sont données. La courbe de croissance établie est en bon accord avec les données publiées antérieurement.

Les jeunes sont émis à la taille 0,5 mm et la coquille juvénile commence alors à se calcifier. Pour une taille de 1,4 mm environ, tous les jeunes ont une coquille calcifiée dont la forme ne variera plus avec le temps, sauf conditions particulières. A partir de 7,5 mm, l'espèce présente des phases de croissance alternant avec des phases de non-croissance, la fréquence des phases de non-croissance augmentant avec la taille. La maturité sexuelle, atteinte à la taille 10 mm environ, correspond approximativement à 1 an. La taille maximale de l'espèce, 18,5 mm environ, est atteinte à 5-6 ans. Le taux de mortalité annuel après la maturité est très important (85 p. 100) ; la probabilité de survie d'un animal, trois ans après sa maturité sexuelle (soit 4 ans d'âge réel) est de 0,3 p. 100 environ. Le cycle sexuel des mâles commence à l'âge de 18 mois pour se prolonger jusqu'à 4 ans. La longévité dans cette population ne permet probablement pas l'expression d'une phase de régression (phase de sénescence décrite par Inagaki en 1972 pour les tailles supérieures à 17 mm). L'existence d'un cycle sexuel des individus âgés peut être considérée comme une phase de transition entre la maturité et la sénescence ; son incidence sur le renouvellement de la population est probablement très peu importante étant donné le très faible nombre relatif d'animaux concernés.

Introduction

On rencontre à Roscoff de nombreuses espèces de Littorines ; *Littorina saxatilis* est remarquable par son polymorphisme. L'étude taxonomique de cette espèce a été faite par différents auteurs (Deyglun, 1955 ; Fretter et Graham, 1952 ; James, 1968 ; Fischer-Piette et Gaillard, 1971 ; Heller, 1975). Ces auteurs s'accordent à scinder l'espèce en plusieurs autres. La sous-espèce (ou espèce) *rudis* est, actuellement, bien admise. La définition de cette espèce n'empêche en rien une importante variation intra-spécifique. A Roscoff, *Littorina saxatilis rудis* présente une certaine homogénéité de forme pour peu que l'on s'adresse à une population assez bien définie. C'est sur l'une de ces populations que Bergerard en 1975 a mis en évidence un cycle sexuel annuel chez les grands individus. Ce cycle sexuel n'a

été trouvé, pour le moment, que dans la région de Roscoff. Il était dès lors intéressant d'étudier plus en détail l'écophysiologie de l'espèce de manière à pouvoir dégager les rapports existant entre l'âge de l'animal et son état sexuel. Ce travail a pour but d'établir une courbe de croissance et une durée de vie de l'espèce dans la population considérée.

Lieu de récolte

De nombreuses études montrent que le niveau de localisation de l'espèce par rapport à la marée varie peu suivant les stations. Différents auteurs s'accordent pour situer cette espèce au-dessus du niveau moyen de la marée, jusqu'à la limite des hautes-mers de vives-eaux (Colman, 1933 ; Gowanloch et Hayes, 1936 ; Evans, 1964 ; Cousin, 1971 ; Daguzan, 1975). Cette zone peut être plus étalée vers le haut si la station est de mode battu (James, 1964). La zone préférentielle est la ceinture à *Pelvetia canaliculata* (Bakker, 1959 ; James, 1964 ; Daguzan, 1975) bien que l'espèce puisse descendre jusqu'à la limite des *Fucus spiralis*.

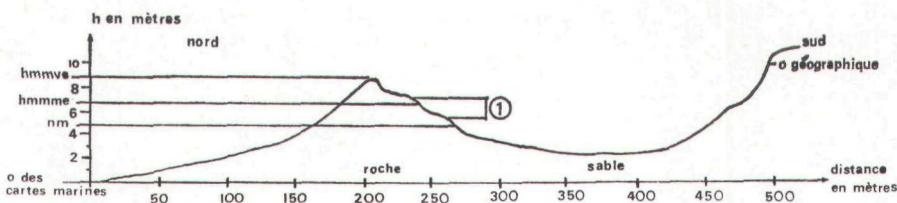


FIG. 1
Profil topographique de la Pointe de Portzcarreou

La station d'étude choisie représente les caractéristiques moyennes du biotope préférentiel de l'espèce. Elle est située sur la côte Nord de l'Île de Batz, sur l'estran rocheux de la Pointe de Portzcarreou (Fig. 1). Les caractéristiques en sont :

mode semi-battu (4 à 5 selon l'échelle de Ballantine, employée par James en 1964) ;

niveau inférieur de la ceinture à *Pelvetia* (ce qui correspond à une zone située à 6,5 m au-dessus du 0 des cartes marines, soit encore 20 p. 100 d'immersion par an).

Bien que la côte Nord de l'Île de Batz corresponde à un mode battu, la présence d'un vaste platier rocheux autour de la Pointe de Portzcarreou permet l'existence d'une crique où, selon l'exposition, on passe du mode battu (face Nord) au mode semi-battu (face Sud) et même abrité (fond de crique).

La localisation de l'espèce montre qu'elle est quasiment toujours atteinte par le flot. Lors des mortes-eaux ($C = 45$), elle n'est recouverte que durant une période brève ; il faut que le coefficient descende au-dessous de 35 (soit 2 p. 100 des marées seulement) pour que l'espèce émerge. Par contre, lors des vives-eaux ($C = 95$), c'est durant 40 p. 100 de la durée de la marée que l'espèce est immergée.

ÉCOPHYSIOLOGIE DE L'ESPÈCE

Relation entre la morphologie de la coquille et l'agitation

Mis à part le cas des animaux de fissure pour lesquels la taille est limitée par les dimensions de la fissure et qui ont une coquille d'une fragilité extrême, on constate que la taille maximale diminue avec l'agitation. En 1971, Inagaki a trouvé, dans une station très abritée, des individus de plus de 2 cm de hauteur totale, alors que la station étudiée, du moins pour ce qui est de la zone semi-battue, ne présente que très rarement des animaux de plus de 1,8 cm de hauteur totale. Par contre, dans la zone abritée, on peut trouver des animaux d'une taille supérieure à 1,9 cm, ce qui confirme la relation entre agitation et taille maximale.

Certains auteurs (Berner, 1942 ; North, 1954 ; Daguzan, 1967 ; James, 1968) ont constaté un épaisissement de la coquille corrélatif à l'importance de l'agitation. Pour la station considérée, ce phénomène n'a pas été étudié.

Effets de la lumière sur la zonation

Evans, en 1965, montre que la répartition verticale des animaux varie selon qu'ils sont à l'obscurité ou non, le maximum de répartition verticale étant atteint à l'obscurité. Le phénomène se vérifie très aisément en aquarium. Underwood, en 1972, précise que la direction de la lumière a plus d'influence, dans la répartition des animaux, que la géotactisme négatif. Sur le terrain, j'ai pu constater que les animaux ont une répartition spatiale plus étalée par temps couvert (lumière diffuse) que par temps clair (lumière directe).

Effets de la température

Pour la station considérée, la température moyenne annuelle pour l'eau de mer est de 12°C avec une variation de $\pm 4^{\circ}\text{C}$ au cours de l'année. Celle de l'air est de 11,5°C (données provenant de la Station météorologique de la Marine Nationale de l'Île de Batz et des relevés hydrologiques effectués par l'I.S.T.P.M. à Roscoff). On peut se demander si la température de l'eau a une réelle influence sur l'animal. *Littorina s. rufa* vit près de 80 p. 100 du temps en émersion sur des rochers de couleur sombre. Cet aspect des rochers est dû à leur coloration propre et aux *Verrucaria* qui les tapissent. Les blocs peuvent être très fortement chauffés par le soleil, même en hiver. J'ai pu relever sur un rocher 30°C au mois de février ! A cette époque de l'année, la température de l'eau étant de 8°C, l'animal subit, lors du flot, un important choc thermique. De même, certains animaux séjournent, à marée basse, dans des flaques dont la température peut atteindre

25°C en été. Cela montre que l'espèce est bien adaptée aux variations brutales de température puisque la population vivant dans ces conditions est très abondante.

Cette adaptation ne se fait pourtant que sous certaines conditions : soit dans un milieu à hygrométrie importante (Kensler, 1967), soit par fermeture de l'opercule et placage de l'animal à la paroi, ménageant ainsi une chambre à forte hygrométrie entre la paroi et l'opercule. J'ai pu constater l'importance de la position de l'animal dans sa résistance à la dessication en soumettant des animaux à 40°C en position naturelle (péristome tourné vers le support) ou en position artificielle (péristome tourné vers le haut). Dans le premier cas, les animaux survivent 1 à 2 heures et, dans l'autre cas, ils meurent en 10 minutes. Evans, en 1948, a déterminé la température létale de l'espèce soit 45°C, mais les mouvements cessent dès 35°C. Enfin, en aquarium, il semble que le préférendum thermique se situe entre 9 et 14°C. Les données thermiques de la station sont donc bien en accord avec ces valeurs. Néanmoins, les variations brutales de température jouent un rôle au moins aussi important que la température moyenne à laquelle est soumis l'animal.

Alimentation

Littorina s. rudis vit principalement dans la ceinture à *Pelvetia canaliculata* (Deyglun, 1955 ; Bakker, 1959 ; James, 1964). Cela ne signifie pourtant pas que l'alimentation principale de l'espèce soit cette algue. *Pelvetia* n'occupe pas toute la surface des rochers et ne se trouve pas sous les blocs, là où l'on rencontre aussi de grandes concentrations de *L. s. rudis*. Une différence de distribution spatiale laisse à penser que les petits individus râpent la surface des rochers et se nourrissent principalement des algues microscopiques qui y adhèrent alors que les gros individus, plus mobiles, se rencontrent sur les algues (*Pelvetia* et laisses de haute mer). Les frondes de laminaires rejetées à la côte, en décomposition, abritent très souvent de gros individus. Les traces laissées par ces animaux sur les frondes ne laissent aucun doute sur la nature de leur alimentation. En fait, on peut considérer que toutes les algues ou fragments d'algues présents dans la zone où vit *L. s. rudis* font partie, à une époque ou à une autre, de son alimentation.

L'activité alimentaire est probablement plus importante lors de l'immersion (Newell et coll., 1971), bien que l'activité alimentaire des gros individus, par leur situation sur les algues, ne semble pas en dépendre.

LES MÉTHODES D'ÉTUDE DE LA CROISSANCE

Pour pouvoir étudier la croissance de *L. s. rudis*, il fallait tout d'abord trouver un paramètre qui soit représentatif de celle-ci. J'ai donc été amené à faire une étude allométrique de l'animal.

Relations d'allométrie

Diverses mensurations sont utilisées dans la littérature pour décrire la taille de l'espèce : mensurations linéaires (Colman, 1932; Daguzan, 1975; Heller, 1975), mensuration angulaire (Moore, 1937) ou mensurations pondérales (Inagaki, 1972 ; Grahame, 1973). Pour cette étude, je me suis basé sur les mensurations linéaires données par Colman en 1932, soit la hauteur, mesurée selon l'axe columellaire, et la largeur (Fig. 2).

C'est le poids total (animal frais + coquille) qui est utilisé en tant que mesure pondérale, bien que le poids des parties molles de l'animal ait été étudié également.

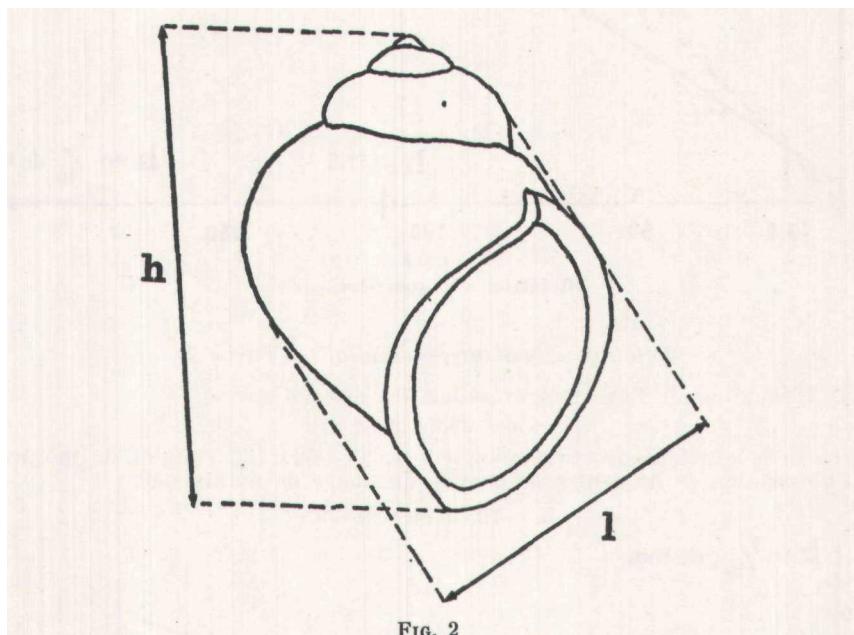


FIG. 2
Mesures linéaires de la coquille de *Littorina s. rudis*

Les mesures linéaires sont faites au pied à coulisse au 1/10 mm et exprimées dans cette unité, soit h pour la hauteur et l pour la largeur. Le poids est déterminé, après séchage rapide, à la balance de précision et exprimé en centigrammes.

Les relations biométriques sont étudiées selon la technique de l'axe majeur réduit préconisée par Mayrat (1964).

Relation «hauteur-largeur» (Courbe 1)

L'équation de l'axe majeur réduit est donnée par :

$$l = 0,655 \cdot h + 4,606$$

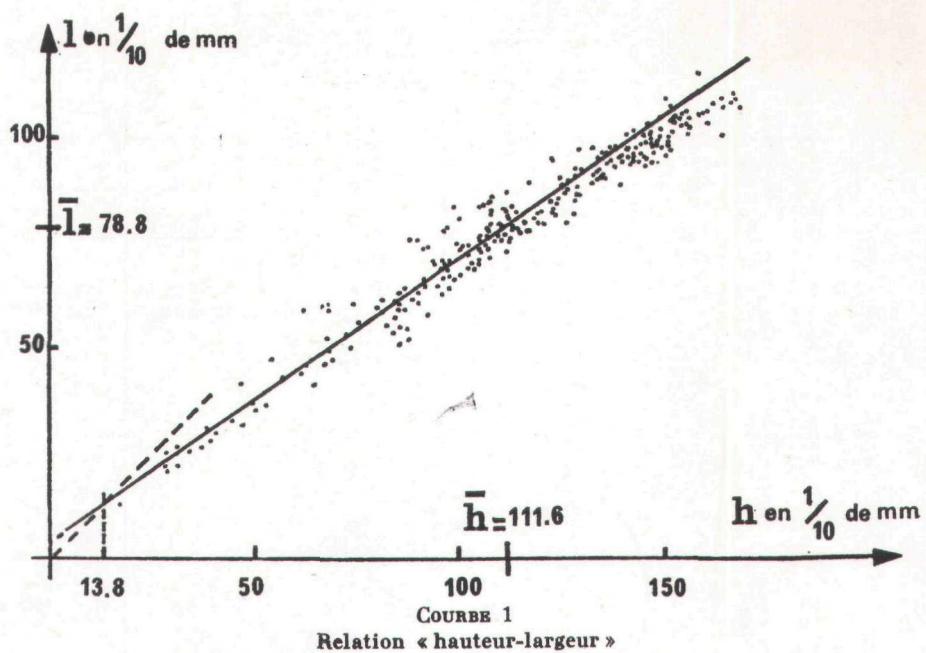
avec un coefficient de corrélation $r = 0,983$ pour 256 couples de données. Les coordonnées du centre de gravité du nuage de points sont :

$$\bar{l} = 78,8 \text{ et } \bar{h} = 116,6$$

On constate qu'il y a changement de forme pour la taille :

$$h = l = 13,8$$

Ce changement de forme correspond à une étape précise de la croissance de l'animal comme il sera vu plus loin.



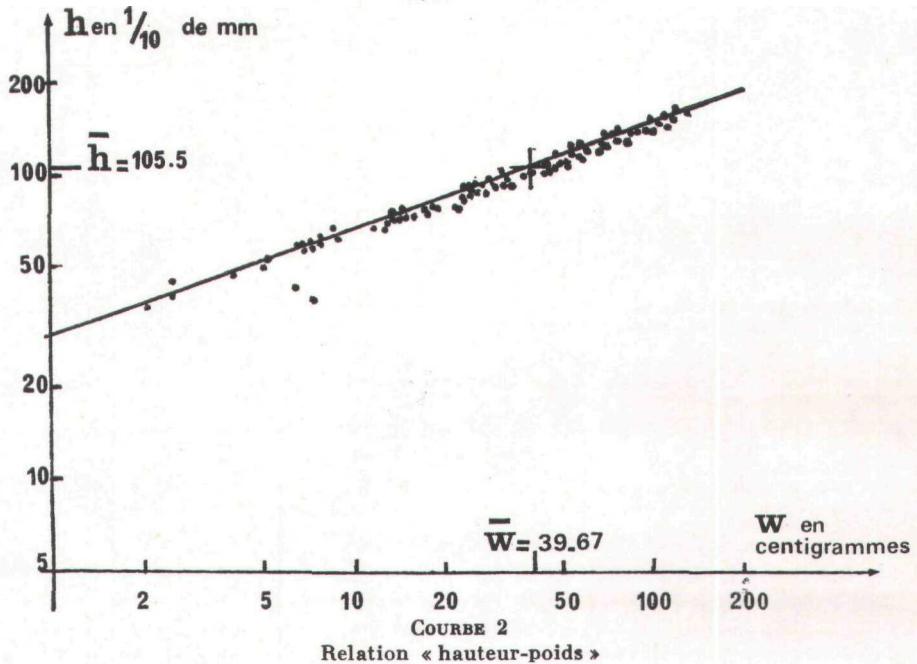
Relation « hauteur-poids total » (Courbe 2)

L'équation de l'axe majeur réduit est donnée par :

$$h = 29,8 \cdot w^{0,343}$$

avec un coefficient de corrélation $r = 0,993$ pour 186 couples de mesures.
 Les coordonnées du centre de gravité du nuage de points sont :

$$\bar{h} = 105,5 \text{ et } \bar{w} = 39,7$$



La notion générale $h \propto \sqrt{w}$ est vérifiée ici avec une probabilité d'erreur inférieure à 1 p. 100. En outre, la coquille représente, approximativement, 80 p. 100 du poids total de l'animal.

Je n'ai pas constaté de différences entre mâles et femelles dans les deux relations allométriques, bien que d'autres auteurs les aient signalées pour des mensurations différentes (Grahame, 1973; Daguzan, 1975).

De ces relations biométriques il ressort que la hauteur est une bonne estimée de la forme ou du poids de l'animal. La facilité et la rapidité avec laquelle ce paramètre peut être obtenu le désignent tout naturellement comme mensuration à utiliser pour décrire la croissance.

Méthodes d'étude de la croissance

Le très grand nombre d'animaux présents dans la station étudiée a permis l'utilisation de différentes méthodes pour étudier la croissance. Ces méthodes sont, soit directes, soit indirectes.

Méthodes indirectes

Ce sont les méthodes qui ne donnent pas directement une estimation de la croissance de l'animal mais qui permettent d'éclaircir telle ou telle phase de la vie de l'animal. Elles découlent d'observations faites dans la station considérée et ne pourraient être, en aucun cas, étendues à une étude générale de la croissance de l'espèce. Néanmoins, la répétitivité et l'homogénéité des résultats obtenus laissent supposer qu'ils sont de bons indicateurs quant à la croissance de l'animal.

1. Etude de la calcification.

Parmi les plus petits individus de l'espèce que l'on trouve dans la nature — soit des animaux d'une hauteur inférieure à 2 mm — on note deux aspects de la coquille :

animaux présentant encore une coquille juvénile ;
animaux présentant déjà une coquille calcifiée.

Il existe, bien entendu, le cas intermédiaire :

animaux à coquille en cours de calcification.

La fréquence, pour chaque taille décimillimétrique, de chacune de ces catégories permet de situer les tailles limites de ces différentes étapes. On peut ainsi situer la taille où commence — en moyenne — la croissance de la coquille sous sa forme sub-adulte.

2. Etude de l'induration du péristome.

On constate couramment que plus la taille d'un individu est grande, plus le bord du péristome est épais. Cette observation est toute relative ; en effet, deux animaux de taille identique pris dans des stations où l'agitation des eaux diffère, n'ont pas une induration du péristome comparable. Cette liaison entre l'épaisseur de la coquille et l'agitation de l'eau a déjà été montrée par Berner en 1942 sur divers Gastéropodes.

Il se peut que l'épaisseur du péristome soit un bon indice de la croissance : c'est ce que j'ai voulu étudier. Une estimation physique sous forme d'indice de dureté du péristome (par analogie avec les indices de dureté des métaux) a l'inconvénient d'être d'un emploi peu pratique, j'ai préféré tester la résistance du péristome à la cassure :

péristome fragile (cassant) = aigu ;
péristome dur (non cassant) = mousse.

Les cas intermédiaires ou douteux sont rangés dans une catégorie supplémentaire. La fréquence, taille à taille, apporte des informations quant aux modifications de la croissance de la coquille.

Méthodes directes

Haskin, en 1954, a fait une revue des méthodes qui permettent de déterminer l'âge d'un mollusque ; il en préconise trois. Une de ces

méthodes est inutilisable pour *L. s. rufus* : celle qui est relative aux lignes de croissance sur la coquille. J'ai donc utilisé, puisque c'était possible, les deux autres méthodes.

1. Etude de la distribution des tailles d'un échantillon.

Cette méthode nécessite une grande abondance d'animaux. La taille de la population choisie, dans la station étudiée, laisse à penser que des prélèvements importants et répétés ne modifient pas sensiblement la composition globale de la population. Il n'est pas possible, dans le biotope considéré, de mettre commodément en pratique la collecte par unité de surface. J'ai préféré perdre l'information de densité et récolter tous les animaux trouvés durant un certain temps (collecte par ramassage et grattage). D'une certaine façon, cela revient à récolter un échantillon de la population selon un effort de collecte constant dans le temps. Les animaux ramassés sont ensuite mesurés au pied à coulisse et l'on étudie la courbe de distribution des tailles. Cette distribution des tailles d'un échantillon n'a jamais été unimodale. J'ai donc été amené à utiliser différentes techniques de décomposition plurimodale.

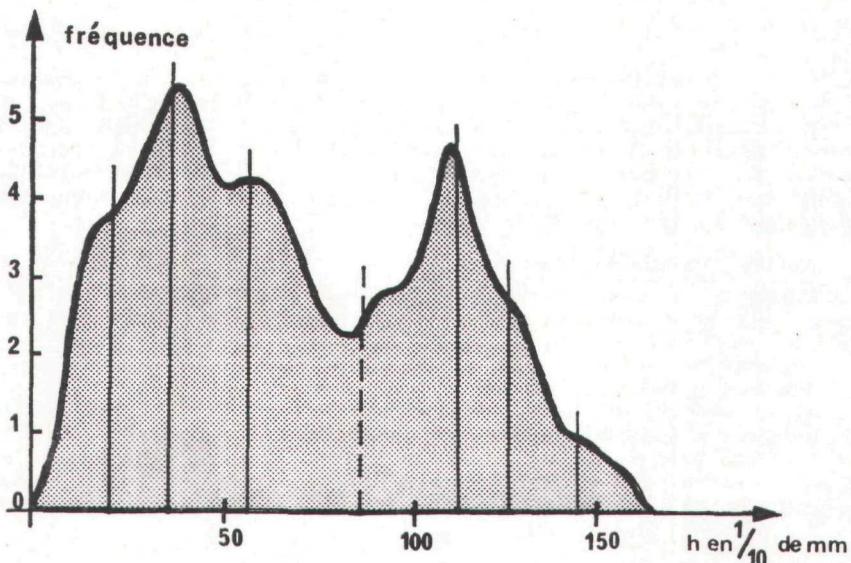


FIG. 3
Distribution des fréquences de taille pour un prélèvement (8 mars 1974).
Fréquences en pourcentage.

Exemple : prélèvement du 8 mars 1974 ; nombre d'animaux récoltés : 1 088 (Fig. 3).

L'assimilation de la distribution à une normale donne une probabilité du χ^2 inférieure à 10^{-6} (!) pour un nombre de degrés de liberté de 30. La décomposition en deux modes donne un χ^2 de 51,44 pour 27 degrés de liberté, soit une probabilité de $2,7 \cdot 10^{-3}$.

La décomposition plurimodale peut se faire selon deux techniques. La première passe par une transformation probit (Harding, 1949 ; Cassie, 1954 ; 1963 ; Harris, 1968) ; facile à mettre en œuvre, elle présente l'inconvénient de laisser une grande part de subjectivité dans la détermination des différents modes composants (détermination graphique des points d'infexion).

La deuxième technique fait intervenir une transformation logarithmique (Bhattacharya, 1967) ; plus difficile d'application que la première méthode, elle est aussi plus précise. Pour tous les échantillons prélevés,

les deux techniques ont été utilisées, mais les résultats les meilleurs semblent être ceux obtenus par la méthode de Rhattacharya.

Cette technique, accompagnée d'un test de conformité — un test de χ^2 mis au point par Fischer et préconisé par Cassie en 1963 pour ce type d'études — permet de déterminer chaque mode et de relever la taille moyenne du mode, l'écart-type, et une estimation relative de l'effectif total de l'échantillon.

On peut ainsi suivre, dans le temps, l'évolution de la taille moyenne de chaque mode et en déduire la croissance globale de la population considérée.

2. Etude par marquage et recapture.

Littorina s. rufa est assez sédentaire (Berry, 1961 ; Lang, 1973). Il est possible d'utiliser la technique du marquage des animaux avec une probabilité relativement importante de recapture.

Deux méthodes sont utilisées :

l'animal est peint « in toto » puis relâché dans la nature. Un mois plus tard, en général, il est possible de mesurer la partie de coquille néo-formée, parce que non peinte ;

un groupe d'animaux dont les tailles sont réparties selon une normale est repéré par une marque de couleur. Un mois plus tard, pourvu que le pourcentage de recapture soit suffisamment important, il suffit de mesurer les animaux et de comparer la taille moyenne à la taille moyenne initiale.

Ces méthodes ont été utilisées à la fois dans la nature et en aquarium. Préalablement, j'ai testé l'inocuité de la couleur et de la peinture sur la croissance ou la mortalité.

LES DÉBUTS DE LA CROISSANCE

La viviparité de *L. s. rufa* facilite grandement l'étude des débuts de la croissance. Il n'existe pas de solution de continuité entre les plus grands embryons trouvés dans la poche incubatrice des femelles en gestation et les plus petits animaux libres dans la nature, tant pour la taille que pour l'aspect.

L'observation des plus petits animaux trouvés dans la nature montre qu'il existe des différences notables dans la morphologie selon la taille des individus. L'étude de ces différences par la méthode déjà décrite permet de préciser le déroulement, en fonction de la taille, du passage de la coquille juvénile à la coquille calcifiée de forme sub-adulte (Courbe 3).

Les points remarquables de ces courbes sont :

$h \leq 4$: 100 p. 100 d'animaux à coquille juvénile ;

$8 \leq h \leq 11$ de 50 p. 100 d'animaux à coquille juvénile à 50 p. 100 d'animaux à coquille calcifiée.

Ce serait donc la période où la calcification de la coquille intervient pour la majorité des jeunes.

$h \geq 16$ 100 p. 100 d'animaux à coquille calcifiée.

Ce serait donc la taille à partir de laquelle tous les animaux ayant une coquille calcifiée, donc de forme sub-adulte, ont une croissance identique.

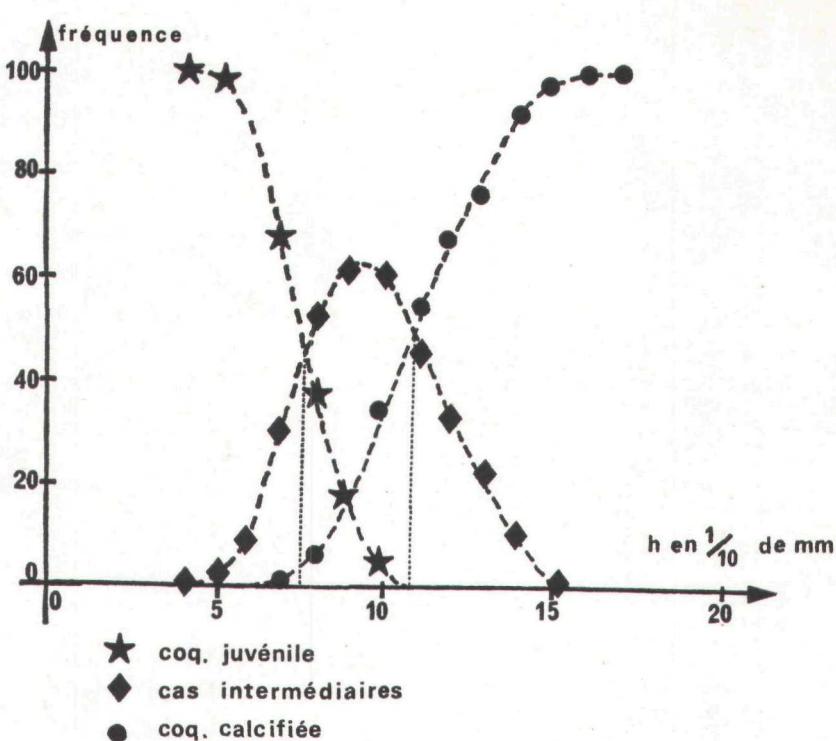
Il est à remarquer que la taille où tous les animaux sont calcifiés (soit $h \simeq 16$) est proche de la taille où, au cours de la croissance, la hauteur de la coquille devient plus grande que la largeur. Il se trouve donc que pour les coquilles non calcifiées : $h < 1$ et après calcification : $h > 1$.

On peut ainsi résumer les débuts de la vie libre de l'espèce :

les animaux sont émis à $h \simeq 5$ avec une coquille juvénile :

en 15 jours ou 3 semaines (d'après des données obtenues en aquarium) les animaux atteignent la taille $h = 20$ et possèdent tous une coquille calcifiée, la majorité des animaux (80 p. 100) étant calcifiés pour $h = 14$.

Il serait illusoire de vouloir traiter avec les mêmes méthodes d'étude de la croissance les animaux d'une taille $h < 14$ et les animaux d'une taille $h > 14$, la forme et les mensurations de la coquille ayant changé pour cette taille.



CURVE 3
Distribution de la fréquence des états de calcification de la coquille en fonction de la taille. Fréquences en pourcentage.

LES PARAMÈTRES DE LA CROISSANCE

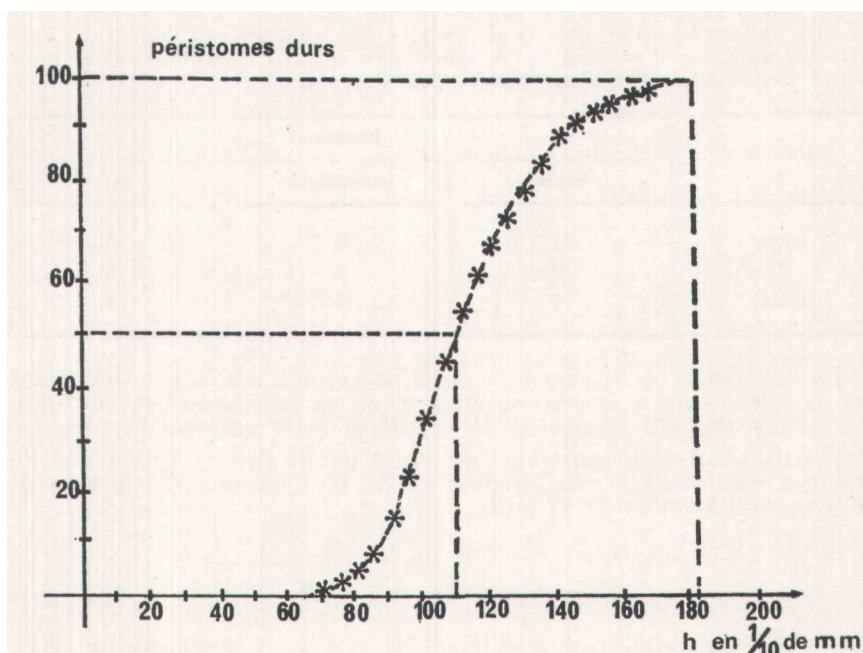
L'induration du péristome

Cette étude, portant sur près de 4 000 animaux, a d'abord été menée prélèvement par prélèvement ce qui permet de mettre en évidence une variation saisonnière. Sur neuf prélèvements répartis pendant toute l'année, je n'ai pas noté de différence ; les prélèvements ont donc été regroupés. De la même façon, pour une partie des animaux, le sexe et l'état sexuel ont été relevés pour permettre de mettre en évidence une éventuelle variation de la dureté du péristome due au sexe. Le tableau suivant montre qu'il n'en est rien.

La courbe globale obtenue est une sigmoïde débutant à 70, ayant son point d'inflexion 50 p. 100 à 112 et qui, par extrapolation, atteint 100 p. 100 à 182 (Courbe 4).

Les extrémités de la courbe ne posent pas de problème d'interprétation. En deçà de 70, tous les animaux sont en croissance et il n'y a pas, ou extrêmement rarement, d'animaux d'une taille supérieure à 182, ce qui serait donc la taille maximale de l'espèce pour la station étudiée. La courbe

| | ♀ immature | ♂ immature | ♀ gestante | ♀ mûre non gest. | ♂ mûr | ♀ régressée | ♂ régressé |
|--|---------------|---------------|---------------|---------------------|----------|----------------|---------------|
| Taille moyenne de l'échantillon | 90,6 | 95,9 | 108,1 | 130,1 | 122,5 | 138,0 | 141,0 |
| Fréq. des péristomes mousses | 14 | 22 | 40 | 76 | 64 | 82 | 90 |
| Fréq. théorique des péristomes mousses pour la taille considérée | 11 | 20 | 43 | 78 | 68 | 86 | 92 |
| Effectif de l'échantillon | 78 | 62 | 78 | 109 | 116 | 53 | 72 |
| Fréquences en pourcentage | | | | | | | |



COURBE 4
Distribution de la fréquence des péristomes mousses en fonction de la taille.
Nombre de péristomes en pourcentage.

elle-même est plus délicate à interpréter et deux hypothèses sont à envisager :

cette courbe correspond à la fréquence des animaux qui ne sont plus en croissance. Ce qui revient à dire qu'à la taille 112, par exemple, 50 p. 100 des animaux ont stoppé leur croissance ou ont une croissance qui n'est plus du même type qu'à durant la phase précédente ;

cette courbe traduit la fréquence des phases de croissance par rapport aux phases de non-croissance de l'animal.

La première hypothèse conduit à ne pouvoir donner à un animal qu'un âge minimal ou à supposer un changement de forme des animaux avec une fréquence de plus en plus importante. Cela ne semble pas être le cas puisque je n'ai jamais trouvé de telles variations.

Plusieurs faits semblent indiquer que c'est la seconde hypothèse qui est à retenir. Lors des études de la croissance par marquage et recapture j'ai pu constater que :

1° un même animal peut présenter des phases de croissance et des phases de non-croissance ;

2° plus la taille est grande, plus la fréquence des animaux en phase de non-croissance augmente.

Si h est la taille et c la fréquence des animaux en phase de non-croissance, on a la relation linéaire :

$$c = 0,0094.h - 0,6008$$

avec un coefficient de corrélation $r = 0,857$ pour 115 couples de données.

Cela montre que :

$$\text{pour } c = 0 \quad h \approx 64$$

$$e = 0,5 \quad h = 117$$

$$c = 1 \quad h = 170.$$

Ces valeurs limites sont très semblables à celles obtenues par la courbe d'induration du péristome ;

3° il y a relation entre l'induration du péristome et la fréquence des animaux qui présentent une croissance. Cette relation ne porte que sur un faible nombre d'animaux : 50, mais elle est suffisamment nette pour n'avoir pas besoin de commentaires plus poussés.

| croissance | Péristome | | |
|------------|-----------|---------------|-----|
| | fragile | intermédiaire | dur |
| avec | 21 | 0 | 0 |
| ? | 0 | 6 | 0 |
| sans | 4 | 1 | 18 |

La case où le péristome est fragile alors qu'il n'y a pas croissance tient au fait que des animaux qui ne sont pas en croissance peuvent néanmoins reconstituer un fragment de péristome brisé accidentellement.

Ces trois faits, liés entre eux, montrent que la courbe d'induration du péristome est l'image de la diminution de la fréquence des phases de croissance en fonction de la taille.

L'équation de von Bertalanffy

L'équation de von Bertalanffy a déjà servi à décrire la croissance chez les Mollusques (Lévéque, 1971 ; Poore, 1972) et Daguzan en 1975, l'utilise chez les Littorinides. Cette équation n'est qu'un modèle mathématique que l'on estime être un bon descripteur de la croissance. Elle s'écrit :

$$h_t = h_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}]$$

où : h_t est la taille au temps t ; t_0 est le temps initial théorique (et hypothétique) où $h = 0$; h_{∞} est la taille maximale spécifique.

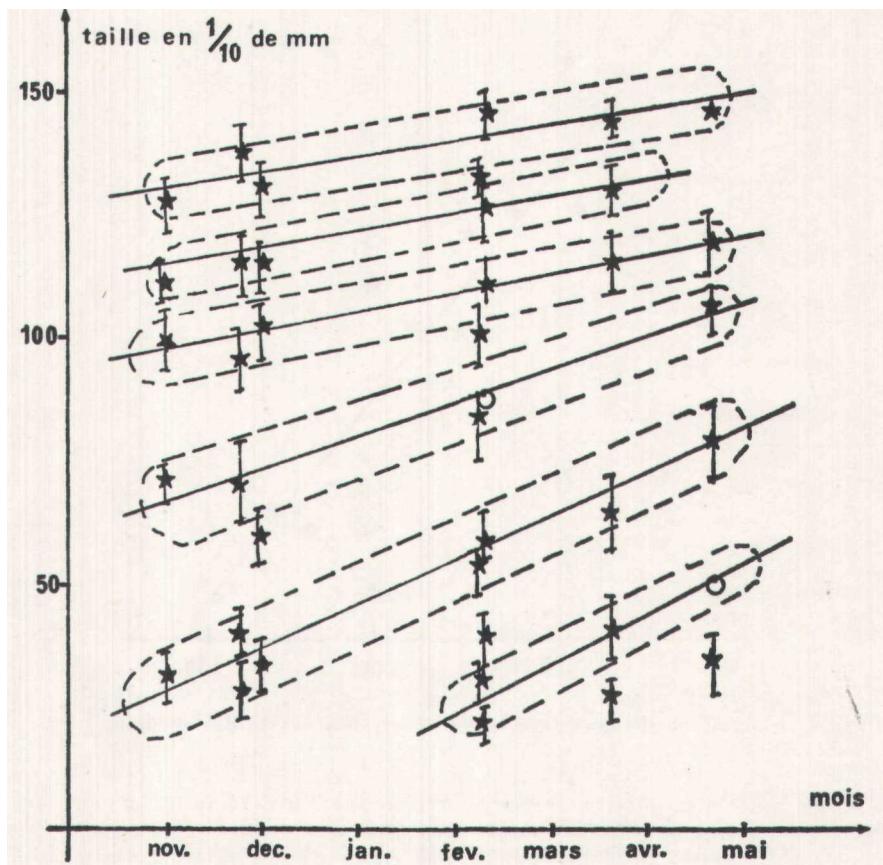
Il faut calculer ces trois derniers paramètres pour connaître l'âge d'un animal d'une taille donnée, c'est-à-dire calculer t pour h_t donné en utilisant la formule réverse.

Calcul des paramètres k et h_{∞}

Les méthodes utilisées sont des méthodes statistiques, appliquées au calcul des paramètres, elles ne permettent d'obtenir que la valeur la plus probable de ceux-ci. De plus, aucune de ces méthodes n'est rigoureuse ; l'imprécision de la détermination de k et h_{∞} augmente avec la faiblesse des effectifs et l'approximation de la méthode employée. J'ai donc utilisé diverses méthodes de manière à déterminer avec le plus de vraisemblance possible la valeur des paramètres.

1. Résultats de l'évolution des tailles modales.

Pour tout échantillon de la population prélevé à une date donnée, on pratique la décomposition modale par les deux méthodes précédemment indiquées. L'assimilation de chaque distribution à une somme de normales (en général 6 modes) donne toujours un x^2 de conformité dont la probabilité a , compte tenu du nombre de degrés de liberté, est toujours supérieure à 0,5, alors que l'on refuse l'assimilation pour $a < 0,05$.



les modes incertains sont notés O

COURBE 5

Evolution de la taille moyenne des modes en fonction du temps

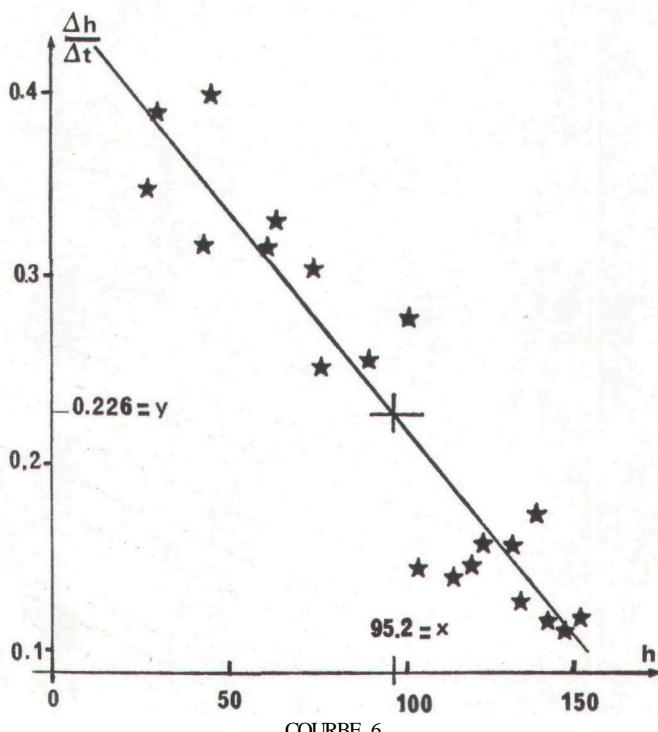
Sur un graphique (Courbe 5), les tailles moyennes des différents modes sont portées pour une date donnée. On relie le plus logiquement possible ces tailles entre elles, au besoin en traçant une droite passant par l'axe d'alignement des points. Les segments de droite ainsi obtenus permettent de calculer l'évolution théorique de la taille en fonction de la taille d'origine et du temps.

2. Diagramme de Lockwood.

Lockwood, en 1974, utilise une méthode mise au point par Gulland et Holt et qui permet de trouver k et h^∞ de l'équation de von Bertalanffy. On porte sur un graphique :

$$\Delta h / \Delta t = (h_2 - h_1) / (t_2 - t_1) \text{ en fonction de } h = (h_2 + h_1) / 2$$

La pente de la droite de régression donne directement $-k$. La valeur h_{∞} est trouvée pour le point d'intersection de la droite avec l'axe des x (axe où sont portées les valeurs de h) soit $h_{\infty} = -a/b$, où b est la pente et a l'ordonnée à l'origine. Cette méthode présente deux avantages, elle est simple à mettre en œuvre et permet d'utiliser des mesures prises à des intervalles de temps variables (Courbe 6).



COURBE 8

Diagramme de Lockwood pour l'évolution des tailles modales

Les résultats obtenus, à partir des données calculées grâce aux segments de droite de l'évolution modale sont :

soient les paramètres de l'équation de von Bertalanffy

3. Résultats de l'évolution de la taille d'un groupe d'animaux.

L'étude de l'évolution de la taille d'un groupe d'animaux dans la nature, par la technique du marquage, a été pratiquée en diverses saisons. Cela permet de s'affranchir de variations saisonnières de la croissance, fait noté par Moore, en 1937, chez *Littorina littorea*. Je n'ai pu, par cette méthode, constater de différences importantes dans la croissance selon la saison ; cela ne signifie pourtant pas qu'il n'y en ait pas.

La technique utilisée n'est relative qu'à la taille moyenne d'un groupe d'animaux et non à la taille de chaque animal. L'augmentation de la taille moyenne tient compte d'animaux qui n'ont pas eu de croissance. Les résultats obtenus sont exploités à l'aide de la technique de Lockwood, dans la mesure où le même groupe de marquage est suivi pendant un certain laps de temps.

Les résultats obtenus sont :

$$-k = -0.062 \quad h_\infty = 170.$$

Ces résultats sont en concordance avec ceux trouvés pour l'évolution

modale. La différence qui existe au niveau de h_∞ n'est qu'une répercussion de la légère différence entre les pentes qui se retrouve dans le calcul bien que, statistiquement (test de comparaison des pentes), elle ne soit pas significative. Il faut aussi noter que les résultats obtenus grâce à l'évolution modale le sont sur près de 6 000 animaux répartis en 40 modes, alors que ceux obtenus par le marquage ne le sont que sur 250 individus. Il existe donc une différence de précision, due aux effectifs, qui peut se compenser par la meilleure définition de la deuxième technique utilisée.

4. Résultats du marquage à l'unité.

Dans la mesure où un animal est suivi sur plusieurs prélèvements, il est possible d'étudier sa croissance. Plusieurs animaux dont les tailles initiales sont judicieusement choisies permettent d'avoir une illustration globale de la croissance de l'espèce. De même que précédemment, la technique est utilisée à diverses périodes de l'année. Les données obtenues sont utilisées grâce à la technique décrite par Walford en 1946.

Sur un graphique est porté $h_{(t+1)}$ en fonction de h_t .

La droite obtenue a une pente inférieure à l'unité et reflète le ralentissement de la croissance. L'intersection de la droite obtenue avec la droite de pente 1 et d'origine $y = x = 0$, donne la taille pour laquelle la croissance est nulle, soit :

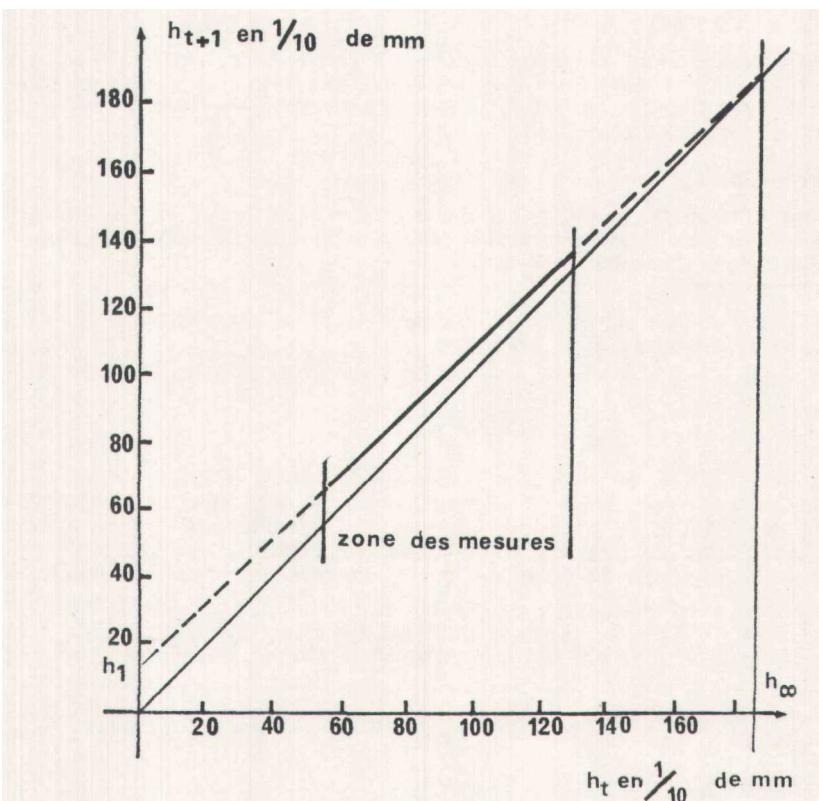
$$h_\infty = a/1 - b \text{ où } a \text{ est l'ordonnée à l'origine} = h_1 \text{ et } b \text{ la pente.}$$

Le résultat obtenu sur 50 couples de données est :

$$h_{(t+1)} = 0,931 \cdot h_t + 12,74$$

avec un coefficient de corrélation $r = 0,991$.

L'intervalle de variation des tailles initiales utilisées va de 54 à 131 dixièmes de millimètre (Courbe 7).



COURBE 7

Diagramme de Walford pour l'étude de la croissance par marquage des animaux à l'unité

ce qui donne

$$-k = -0,072$$

$$h_{00} = h_1/1 - b$$

$h_{\infty} = 184,6$

La signification de l'ordonnée à l'origine n'est que théorique car elle est très généralement située en dehors de l'intervalle de variation du paramètre employé. Elle correspond pourtant à la taille théorique à partir de laquelle le modèle employé peut être valide. Sa valeur est à rapprocher des tailles déjà obtenues pour le début de la croissance de la coquille calcifiée soit $h \approx 11$ et $h \approx 14$. De cette correspondance, on peut tirer deux enseignements. Tout d'abord, les faits tendent à montrer que c'est entre les tailles $h = 11$ et $h = 14$ que se situe une des phases critiques de la croissance de l'animal. De plus, le fait de retrouver une valeur théorique — celle de h_1 — si proche des valeurs obtenues par l'observation biologique, postule en faveur de la justesse des hypothèses émises quant à la croissance postérieure à cette zone critique. Pour plus de commodités pour la suite des calculs, cette zone sera résumée par la taille $h = 12$.

L'utilisation du diagramme de Walford nécessite des animaux qui présentent une croissance sur plusieurs prélèvements successifs. Ce n'est pas le cas pour tous les animaux. Sur deux périodes successives, certains animaux présentent une croissance durant la première période et non plus durant la seconde et vice-versa. L'existence de tels faits confirme la présence de phases de croissance et de phases de non-croissance chez un animal. Ces individus, éliminés du calcul du diagramme de Walford, peuvent être utilisés grâce à la méthode de Lockwood.

On obtient comme résultat :

$$-k = -0,061$$

$$h_{\infty} = 185,4$$

Ces animaux sont dispersés autour de la droite calculée, ce qui est le reflet de l'hétérogénéité de l'échantillon. Néanmoins, il y a corrélation hautement significative ($r = 0,612$ pour 32 degrés de liberté) entre la taille et la décroissance.

5. Valeurs probables de k et h_{00} .

Compte tenu de la précision des techniques utilisées et des valeurs trouvées pour ces deux paramètres, on peut donner avec un maximum de probabilité les valeurs de k et h_{∞} :

$$-k = -0,067$$

$$h_{\infty} = 184$$

valeurs qui n'ont de signification que pour la population étudiée dans les conditions écologiques déjà précisées.

Calcul de t_0

Le calcul de t_0 ne peut s'effectuer directement et l'on est amené à tracer une courbe provisoire en prenant comme base t_0 généralement défini à l'aide de la taille de première capture. En suivant Lack (1968), il m'a semblé préférable de prendre comme base provisoire t_0 correspondant à $h = 12$, taille probable du début de la croissance selon le modèle employé.

Le report sur cette courbe provisoire de la plus petite taille de l'animal libre permet de fixer le décalage qu'il est nécessaire de faire subir à la courbe provisoire pour obtenir la courbe réelle dont t_0 représente l'origine vraie.

En reportant la taille d'émission des jeunes : $h = 5$, conforme à mes observations et aux résultats de Cousin (1971) et Daguzan (1975), on obtient :

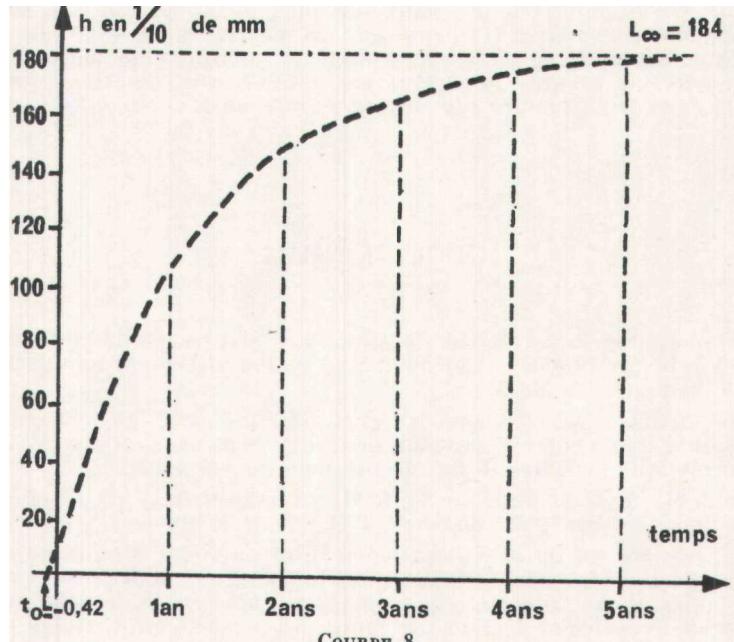
$$t_o = -0,42.$$

Le modèle de von Bertalanffy appliqué à *Littorina s. rudis*.

A l'aide des différentes valeurs trouvées, on peut établir l'équation de croissance pour l'espèce.

$$h_t = 184 [1 - e^{-0,067(t + 0,42)}]$$

où la taille est exprimée en 1/10 mm et le temps en mois.



COURBE 8
Courbe de croissance (selon l'équation de von Bertalanffy)
pour *Littorina s. rudis*.

Cette équation ne diffère pas fondamentalement de celle trouvée par Daguzan en 1975 pour la même espèce, dans le Sud de la Bretagne (Pointe de Penvins, Morbihan) où :

$$h_{\infty} = 186 ; k = 0,05 \text{ et } t_0 = 0,40.$$

La courbe 8, bien que théorique, permet de dresser la table de correspondance entre la taille et l'âge. Il est bien évident que cette relation entre la taille et l'âge n'est valable que dans les conditions écologiques déjà énoncées. Le niveau de la marée où peut se localiser l'espèce influe sur la vitesse de croissance par exemple (Berry, 1961 ; Gaillard, 1965). Il en est de même pour l'influence de l'agitation.

| Age | Taille |
|--------------|--------|
| 3 mois | 38 |
| 6 mois | 64 |
| 9 mois | 86 |
| 1 an | 104 |
| 1 an 6 mois | 130 |
| 2 ans | 148 |
| 2 ans 6 mois | 160 |
| 3 ans | 168 |
| 4 ans | 177 |
| 5 ans | 181 |

Il ne faut considérer cette courbe de croissance que comme une courbe moyenne globale correspondant à une population déterminée dans les conditions moyennes de vie de l'espèce.

Critique des méthodes employées

Malgré quelques divergences entre les résultats obtenus par les différentes méthodes, on constate un accord global relativement satisfaisant qui permet, par exemple, de fixer entre 12 et 16 mois l'âge des animaux de $h = 105$, correspondant à une taille où plus de 50 p. 100 des individus sont sexuellement mûrs. D'autre part, on peut estimer avec une bonne approximation la durée de vie potentielle à environ cinq ans, estimation qui présente un progrès important par rapport aux diverses évaluations trouvées dans la littérature (de deux à quinze ans).

LONGÉVITÉ RÉELLE

L'exploitation de la courbe de croissance établie montre que, sur près de 6.000 animaux récoltés, seulement 0,06 p. 100 atteignent en fait la taille $h = 180$ et donc l'âge de 5 ans.

Une méthode plus élaborée (Ricker, 1959), basée sur le même principe, permet de calculer le taux de mortalité annuelle de l'espèce en utilisant l'évolution de l'effectif de chaque cohorte ou mode.

On porte le logarithme de l'effectif en pourcentage de chaque mode en fonction de l'âge, soit : $\log n_i = f(t_i)$ pour le mode i .

La première partie de la courbe ne peut apporter d'informations car elle est trop soumise à variations : principalement le sous-recrutement des petites tailles. Passé un certain âge, on obtient une droite de pente négative qui permet de calculer le taux de mortalité. Les effectifs portés sont les effectifs modaux obtenus par la méthode de Bhattacharya ; l'âge est donné par l'application de l'équation de von Bertalanffy aux tailles modales. La courbe ne peut être tracée que par les tailles $h \geq 112$, soit un âge $t \geq 13$ mois et demi.

L'équation de la droite tracée est :

$$\log(n_i) = -0,0702 \cdot t + 2,3511$$

avec un coefficient de corrélation $r = 0,794$ pour 17 couples de données.

A partir de cette droite, on calcule :

$$\begin{aligned} i &= \text{taux instantané de mortalité, } = \log n_t - \log n_{t+1} \text{ pour } t = 12 \text{ mois,} \\ &= 1,941 \end{aligned}$$

puis $\hat{s} = \text{taux de survie annuel, } = e^{-i} = 0,144$

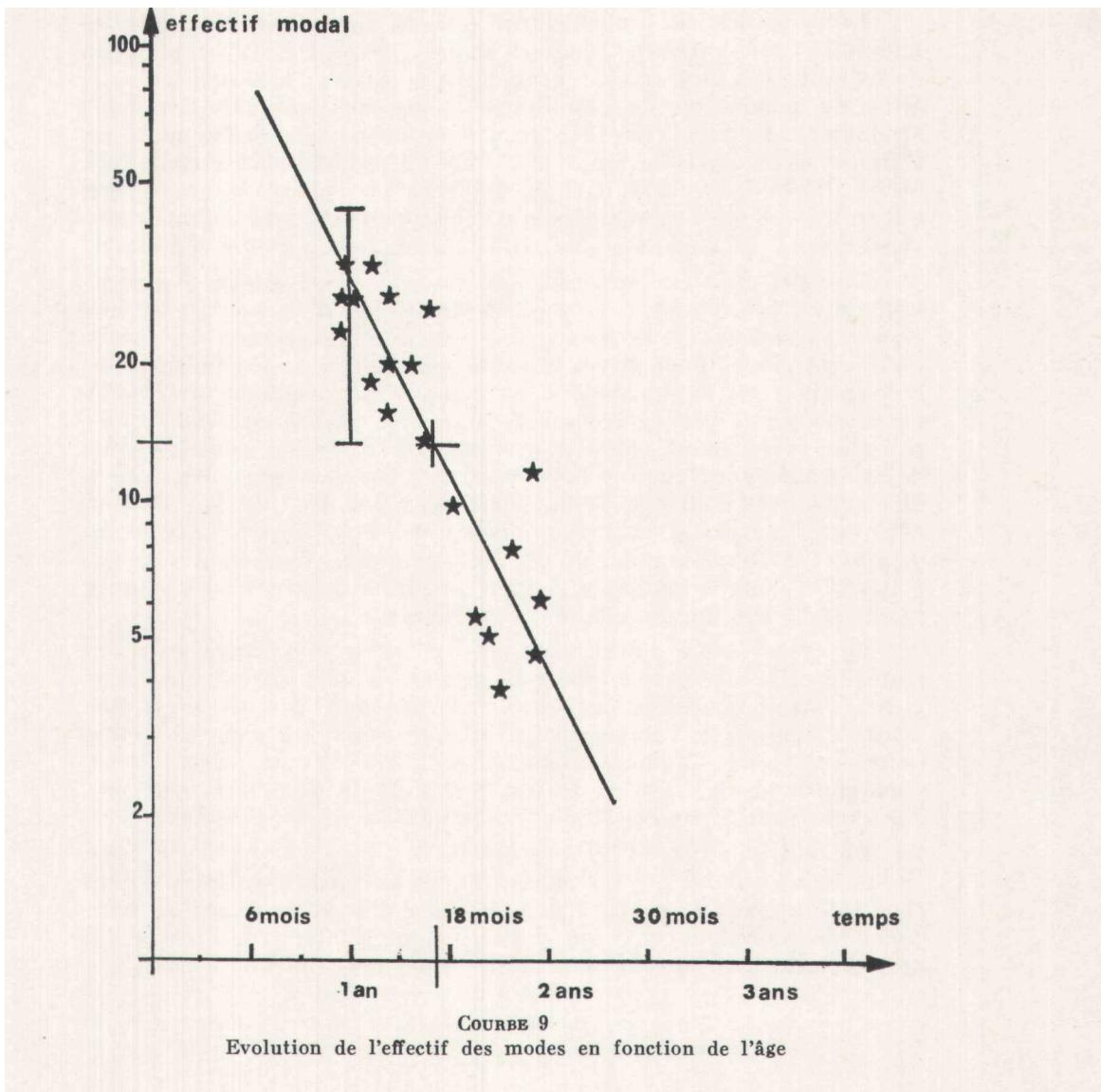
et enfin $a = \text{taux de mortalité annuel, } = 1 - \hat{s} = 0,856$ (Courbe 9).

Autrement dit, à partir de la taille $h = 112$, le taux de mortalité annuel est de 85 p. 100 environ. Ce taux élevé explique le très faible nombre d'animaux de grande taille, puis pour 100 animaux de taille $h = 112$, il n'y en a que 2 ou 3 qui survivent deux ans plus tard, donc qui atteignent une taille $h \approx 170$. En reliant cela à la courbe de croissance de l'espèce, on constate que, si la durée de vie théorique d'un animal est d'environ cinq à six ans, la probabilité d'atteindre cet âge n'est que de 0,05 p. 100. Cette valeur est à rapprocher de 0,06 p. 100 qui représente la fréquence des animaux pour lesquels $h \geq 180$.

L'espèce n'a donc, en réalité, qu'une durée de vie de trois ans environ dans le biotope considéré. Les animaux de grande taille sont des exceptions. Peut-être faut-il voir là également l'explication des observations diverses faites sur la fin de la vie de l'animal : présence ou absence de cycle sexuel, présence ou absence de phénomène de sénescence.

Reste le problème d'une longévité différente selon les sexes. Pelseneer

(1926) note un surcroît de femelles pour les grandes tailles, Daguzan (1975) s'accorde avec cet auteur. Pour la population étudiée, je n'ai pas retrouvé ce phénomène. On observe plutôt une diminution, faible il est vrai, de la fréquence des femelles lorsque la taille augmente.



CONCLUSION ET DISCUSSION

L'étude d'une population particulière de *Littorina s. rudis* a permis d'établir les caractéristiques moyennes de la croissance. La maturité sexuelle est atteinte en un peu plus d'un an pour une taille de 10,5 mm. La taille maximale obtenue par le calcul est de 18,4 mm, correspondant à une durée de vie théoriquement infinie. En fait, la

durée de vie maximale réelle est de 5 à 6 ans. D'autre part, le taux de mortalité annuel, au-delà de la première année, est supérieur à 85 p. 100, ce qui explique une très faible représentation, dans la nature, des animaux de très grande taille.

Le cycle sexuel, probablement présent chez les deux sexes, se manifeste très nettement chez les mâles (Bergerard, 1975) à partir de la taille 13 - 14 mm, soit à un âge de 18 mois à 2 ans.

Sur une population de conditions écologiques approximativement semblables, Daguzan en 1975 trouve la même croissance mais ne retrouve pas le cycle sexuel annuel. Sur une population de mode très abrité, Inagaki, en 1972, met en évidence une phase de sénescence qui se traduit par une régression sexuelle, pour les mâles d'une taille supérieure à 17 mm avec une taille maximale supérieure à 21 mm.

On peut admettre que, dans des conditions écologiques assez peu différentes, la croissance de l'espèce varie peu (bon accord de mes résultats avec ceux de Daguzan). Par contre, une variation des conditions écologiques peut être suffisante pour modifier sensiblement la reproduction ou la longévité de l'espèce. Ces variations pourraient aussi allonger la première phase de maturité, empêchant ainsi l'apparition du cycle sexuel ; c'est ce que l'on peut supposer pour la population étudiée par Daguzan. Cependant, la fréquence variable au cours de l'année des mâles à pénis développé, signalée par cet auteur, pourrait s'interpréter comme un début de cycle sexuel. Lorsque la longévité est plus grande, la dernière phase de régression peut se poursuivre dans le temps et donner la phase de sénescence décrite par Inagaki sur une population exceptionnelle.

Le cycle sexuel serait donc une phase intermédiaire entre la maturité et la sénescence, phase de transition déjà signalée par Inagaki. Il serait profitable de pouvoir vérifier cette hypothèse en étudiant l'évolution de l'état sexuel d'animaux soumis à d'autres conditions écologiques. Malheureusement, ce genre d'étude nécessite des populations abondantes, ce qui est fort difficile à trouver pour peu que l'on s'écarte des conditions optimales de vie de l'espèce.

De toute manière, l'étude présente de la croissance et du taux de mortalité, montre que les phases de non-maturité constatées en été chez les animaux âgés n'ont que très peu d'importance sur le taux global de reproduction de la population et n'interviendraient donc pratiquement pas dans la dynamique des populations.

Summary

The growth and the length of life of *Littorina saxatilis rudis* are studied with different methods on a well localized population. In this population the males show a seasonal sexual cycle. The most important ecological features of the ground are given. The growth curve obtained is in good agreement with the data previously published.

The young are 0.5 mm sized when released. Immediately after, the youthful shell begins to calcify. When about 1.4 mm sized all the youngs have a calcified shell, the shape of which will not vary any more, except for peculiar cases. From 7.5 mm height, the winkle shows an alternation of growth and non-growth phases, the frequency of the latter increases with the size. The one year old winkle is 10 mm sized and is mature. The ultimate height of the species, about 18.5 mm, is 5-6 years. After maturity, their annual mortality rate is very high (85 percent) : only 0.3 percent (approximatively) survive 3 years more. The

seasonal sexual cycle of the males lasts from 18 months to 4 years old. In this population, the short length of life prevents probably the expression of the sexual regression phase (senescence phase).

The seasonal sexual cycle of oldest winkle is probably a transition between maturity and senescence. Its bearing on the dynamics of the population should be low, considering relative number of these winkles.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BARKER, K., 1959. — Feeding habits and zonation in some intertidal snails. *Arch. Neerl. Zool.*, 13 (2), pp. 230-257.
- BATTACHARYA, C.G., 1967. — A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics*, 23, pp. 115-135.
- BERGERARD, J., 1975. — Cycle sexuel saisonnier dans une population naturelle de *Littorina saxatilis* (Olivier) (Gastéropodes, Prosobranches). *Bull. Soc. tool. France*, 100 (2), pp. 133-145.
- BERNER, L., 1942. — La croissance de la coquille chez les Gastéropodes. *Ball. Inst. océanogr. Monaco*, 816, 17 pp.
- BERRY, A.J., 1961. — Some factors affecting the distribution of *Littorina saxatilis* (Olivier). *J. Anim. Ecol.*, 30, pp. 27-45.
- CASSIS, R.M., 1954. — Use of probability paper in the analysis of size frequency distributions. *Aust. J. mar. Freshw. Res.*, 5, pp. 513-522.
- CASSIE, R.M., 1963. — Tests of significance for probability paper analysis. *N.Z.J. Sci.*, 6, pp. 474-482.
- COLMAN, J., 1932. — A statistical test of the species concept in *Littorina*. *Biol. Bull., Woods Hole*, 62, pp. 223-243.
- COLMAN, J., 1933. — The nature of intertidal zonation of plants and animals. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 18, pp. 435-476.
- COUSIN, c, 1971. — Introduction à l'étude histologique et cytologique de l'organogenèse et du cycle de l'appareil génital chez deux Gastéropodes Prosobranches gonochoriques : *Littorina littorea* et *L. saxatilis*. Thèse 3^e cycle, Caen.
- DAGUZAN, J., 1967. — Contribution à l'écologie des mollusques intertidaux de la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan). Thèse 3^e cycle, Rennes.
- DAGUZAN, J., 1975. — Recherches sur les Littorinides. Thèse Doct. ès Se, Rennes.
- DEYGLUN, C., 1955. — Biologie comparée de deux sous-espèces de *Littorina saxatilis* (Olivier). D.E.S. non publié, Paris.
- EVANS, F., 1965. — The effect of light zonation on the four periwinkles: *L. littorea* (L.); *L. obtusata* (L.); *L. saxatilis* (Olivier) and *Melarapha neritoides* (L.) in an experimental tidal tank. *Neth. J. Sea Res.*, 2 (4), pp. 556-565.
- EVANS, R.G., 1948. — The lethal temperatures of some common British littoral molluscs. *J. Anim. Ecol.*, 17 (2), pp. 165-173.
- EVANS, R.G., 1957. — The intertidal ecology of some localities on the Atlantic coast of France. *J. Ecol.*, 45 (1), pp. 245-271.
- FISCHER-PIETTE, E. et GAILLARD, J.M., 1971. — La variabilité (morphologique et physiologique) des *Littorina saxatilis* (Olivier) ibériques et ses rapports avec l'écologie. *Mém. Mus. nat. Hist. nat. (N.S., A, Zoologie)*, 70, pp. 1-89.
- FISCHER-PIETTE, E., GAILLARD, J.M. et JAMES, B.L., 1964. — Etude sur les variations de *Littorina saxatilis*. VI. Quelques cas qui posent de difficiles problèmes. *Cah. Biol. Mar.*, 5, pp. 125-171.
- FRETTER, V. et GRAHAM, A., 1962. — British Prosobranch Molluscs. Their functional anatomy and ecology. Ray Society, London.
- GAILLARD, J.M., 1965. — Aspects qualitatifs et quantitatifs de la croissance de la coquille de quelques espèces de Mollusques Prosobranches en fonction de la latitude et des conditions écologiques. Thèse Doct. ès Se, Paris.
- GOWANLOCH, J.N. et HAYES, F.R., 1927. — Contributions to the study of Marine Gastropods. I: The physical factors, behaviour and intertidal life of *Littorina*. *Cont. Can. Biol. Fish.*, 3 (4), pp. 133-166.
- GRAHAMS, J., 1973. — Breeding energetic of *Littorina littorea* (L.), Gastropod, Prosobranchiata. *J. Anim. Ecol.*, 42 (2), pp. 391-403.
- HARDING, J.P., 1949. — The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 2, pp. 141-153.

- HARRIS, D., 1968. — A method of separating two surimposed normal distributions using arithmetic probability paper. *J. Anim. Ecol.*, 37 (2), pp. 315-319.
- HASKIN, H.H., 1954. — Age determination in Molluscs. *Trans. N.Y. Acad. Sei.*, 16 (6), pp. 300-304.
- HELLER, J., 1975. — The taxonomy of some British *Littorina* species, with notes on their reproduction (Mollusca, Prosobranchiata). *Zool. J. Linn. Soc.*, 56, pp. 131-151.
- INAGAKI, H., 1972. — Sénescence dans la croissance chez le mâle de *Littorina saxatilis* var. *rudis* (Olivi) (Mollusque Gastéropode) ; mise en évidence par la régression sexuelle et la diminution de l'intensité respiratoire. *C.R. Acad. Sei. Paris*, 274, pp. 1828-1831.
- JAMES, B.L., 1968. — The characters and distribution of subspecies and varieties of *Littorina saxatilis* (Olivi, 1972) in Britain. *Cah. Biol. Mar.*, 9, pp. 143-165.
- KENSLER, C.B., 1967. — Desiccation resistance of intertidal crevice species as a factor in their zonation. *J. Anim. Ecol.*, 36 (2), pp. 391-406.
- LACK, D., 1948. — The significance of the litter-size. *J. Anim. Ecol.*, 17 (1), pp. 45-50.
- LAND, C., 1973. — Contribution à l'étude des Trématodes parasites d'un mollusque gastéropode marin : *Littorina saxatilis* (Olivi) dans la région de Roscoff (Finistère). Thèse 3^e cycle, Paris Sud, Orsay.
- LÉVÈQUE, c., 1971. — Equation de von Bertalanffy et croissance des Mollusques benthiques du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., Hydrobiol.*, 5, pp. 263-283.
- LOCKWOOD, S.J., 1974. — The use of the von Bertalanffy growth equation to describe the seasonal growth of fish. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 35, pp. 175-179.
- MAYRAT, A., 1964. — Croissance et développement chez les Crustacés. Leur étude biométrique (avec quelques remarques sur les insectes). Mem. IFAN n° 77, Réunion de spécialistes C.S.A. sur les Crustacés, Zanzibar.
- MOORE, H.B., 1937. — The biology of *Littorina littorea*. Part. I. Growth of the shell and tissues, spawning, length of life and mortality. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 21, pp. 721-742.
- NEWELL, R.C., PYB, V.I. et AHSANULLAH, M., 1971. — Factors affecting the feeding rate of the winkle *Littorina littorea*. *Mar. Biol.*, 9 (2), pp. 138-144.
- NORTH, W.J., 1954. — Size distribution, erosive activities and gross metabolic efficiency of the marine intertidal snails *Littorina planaxis* and *Littorina scutulata*. *Biol. Bull.*, 106, pp. 185-197.
- PELSENER, p., 1926. — La proportion relative des sexes chez les animaux et particulièrement chez les Mollusques. *Mém. Acad. Roy. Belgique, Cl. Sci.*, 8, pp. 1-258.
- POORS, G.C.B., 1972. — Ecology of New-Zealand abalones, *Haliotis* sp. (Mollusca: Gastropoda). Part. 3: Growth. *N.Z. J. mar. freshw. Res.*, 6, pp. 534-559.
- RICKER, W.E., 1959. — Handbook of computation for biological statistics of fish population. *Fish. Res. Bd. Can.*, 119.
- UNDERWOOD, A.J., 1972. — Tide-model analysis of the zonation of intertidal prosobranchs. I: Four species of *Littorina*. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 9 (3), pp. 239-255.
- WALFORD, L., 1946. — A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull. Woods Hole*, 90, pp. 141-147.