

BIOLOGIE DE *LITTORINA NIGROLINEATA* (GRAY)

CROISSANCE ET MORTALITÉ

par

Jean-Claude Moreteau

Laboratoire d'Ecophysiologie marine, Université de Paris-Sud, 91405 Orsay
et Station biologique, 29211 Roscoff

Résumé

Les principales caractéristiques écologiques d'une population de *Littorina nigrolineata* (Gray) sont décrites (répartition selon le mode, répartition verticale, déplacements). La croissance est étudiée par différentes méthodes. La taille des juvéniles au sortir de la ponte est la même que celle observée pour *Littorina saxatilis rufus*. La viabilité de la croissance après la maturité sexuelle est importante. Cela est relié à une répartition verticale différente après et avant la maturité. La croissance et la durée de vie des deux espèces, en différents modes sont comparées. Les différences observées sont plutôt dues au mode qu'à une différence spécifique. Les caractéristiques de la croissance, en mode semi-abrité, sont : taille de maturité, $130 \cdot 10^{-1}$ mm, taille maximale, $190 \cdot 10^{-1}$ mm et taux annuel de mortalité, 0,721 après la maturité.

Introduction

Depuis de nombreuses années, *Littorina nigrolineata* n'était considérée que comme une variété au sein du complexe *L. saxatilis*. L'étude faite à Roscoff par Deyglun (1955) reprise et complétée par Sacchi (1975), les travaux de Heller (1975), de Raffaelli (1979) et de Caugant (1979) montrent très nettement que *L. nigrolineata* doit être considérée comme une espèce à part entière. L'ornementation homogène de la coquille, le caractère ovipare, la zonation de la répartition permettent de l'isoler même si d'autres caractères tels que ceux de la radula ou des glandes péniales (Deyglun 1955, Sacchi 1975) se chevauchent et que le caractère d'oviparité peut donner lieu à des interprétations diverses (Hannaford-Ellis 1978). Il faut ajouter que les études portant sur les isoenzymes confirment l'isolement de *L. nigrolineata* même si leur spectre de répartition est largement fonction des conditions d'exposition de la population considérée (Caugant 1979).

De fait, toutes ces restrictions n'empêchent pas la forme typique de *L. nigrolineata* d'être facilement identifiable sur le terrain.

1. RÉPARTITION SELON LE MODE

Pour permettre des comparaisons entre *L. nigrolineata* et d'autres espèces de Littorinides, la station choisie est la même que celle décrite pour *L. saxatilis rufus* (Moreteau 1976) : l'estran rocheux de

la Pointe de Portzcarreou au Nord de l'Île de Batz (Finistère Nord). Cette station présente un relief et une orientation aux vents dominants tels que l'on peut y rencontrer à peu de distance l'un de l'autre un mode battu et un mode abrité avec les cas intermédiaires. Les modes sont déterminés à l'aide de l'échelle mise au point par Ballantine (1961).

La répartition constatée de l'espèce est la suivante

Mode battu (3)	:	rare à très rare
Mode semi-battu (4)	:	présente
Mode moyennement abrité (5)	:	abondante
Mode abrité (6)	:	

Comparativement à ce que l'on observe dans la même station pour *L. saxatilis rufus*, l'espèce n'est jamais très abondante. D'autre part, les termes d'abondance n'ont très certainement pas la même valeur numérique selon l'espèce. Les densités maximales des deux espèces diffèrent. On observe rarement des densités supérieures à 20 individus/dm² pour *L. nigrolineata*.

Dans une récente mise au point taxonomique des Littorinides, Heller (1975) signale l'existence de *L. nigrolineata* du mode très battu (2) au mode très abrité (7). Par ailleurs, cet auteur considère comme appartenant à l'espèce certains échantillons de sous-espèces et variétés de *L. saxatilis* décrites par James en 1968. Ces variétés ont une répartition qui s'étale du mode extrêmement abrité (8) aux crevasses du mode extrêmement battu (1). En considérant que l'espèce sous sa forme typique est celle décrite par Deyglun (1955) puis Sacchi (1975), je ne l'ai pas trouvée hors des modes précédemment cités même en d'autres stations, la présence de l'espèce dans des modes plus extrêmes entraînant vraisemblablement des modifications morphologiques qui expliqueraient les variétés décrites.

2. RÉPARTITION VERTICALE

Dans son travail fait à Roscoff en 1955, Deyglun situe *L. nigrolineata* principalement dans le haut de la ceinture à *Fucus spiralis* soit de 6 à 6,5 mètres au-dessus du 0 des cartes marines. Dans la station étudiée, *L. nigrolineata* se rencontre entre 4,5 et 6,5 mètres mais avec un effectif variable selon le niveau.

Sa disparition vers le haut est quasi-certaine pour 7 mètres. À 6,5 mètres on la trouve principalement sous les blocs rocheux et dans des lieux où l'humidité doit rester importante même lors des basses mers de vives eaux. Cette hygrophilie est déjà notée par Sacchi (1975). Dans la zone basse, elle cohabite avec *L. obtusata*. A l'Île de Batz, sa zone préférentielle se situe au niveau inférieur de la ceinture à *Fucus spiralis* et descend jusqu'aux *Fucus vesiculosus* selon les conditions locales. Heller (1975) observe l'espèce entre le

Hauteur en mètres au-dessus du 0 des cartes marines	Abondance de l'espèce	Immersion annuelle (pourcentage)
9	HMMVE	
8	HMM	8
7	HMMME	Rare à présente
6		Présente à commune
5	NM	Abondante
4		Présente
3	BMMME	

niveaux de marée

HMMVE : haute mer moyenne de vive eau. HMM : haute mer moyenne.

HMMME : haute mer moyenne de morte eau. NM : niveau moyen.

BMMME : basse mer moyenne de morte eau.

niveau moyen des marées et le niveau moyen des hautes mers de mortes eaux. Appliqué à l'Île de Batz, cela correspond à 5,3 et 6,9 mètres. La zone observée descend un peu plus bas (de 6,5 à 4,5 mètres) soit, d'après la courbe d'immersion annuelle, de 58 à 32 p. 100 d'immersion annuelle. Cette distribution verticale est susceptible de varier selon le mode considéré.

D'autre part, on constate un recouvrement de la zone à *L. saxatilis* et de la zone à *L. nigrolineata*.

Niveau	<i>L. sax. rufus</i> (pourcentage)	<i>L. nigro.</i> (pourcentage)	Effectif total
6,5 m	98	2	268
5,5 m	41	59	250
4,5 m	11	89	194

Comme l'avait déjà constaté Deyglun, la répartition verticale des animaux selon la taille n'est pas homogène. On rencontre un nombre important de grands individus dans les bas niveaux. En fait, une étude sur les niveaux 4,5 et 5,5 mètres montre plutôt que les gros individus ont une répartition verticale plus étendue que les petits. Ces derniers restent assez inféodés aux lieux où règne une humidité importante. Selon le moment de la marée et les conditions météorologiques, les grands individus sont répartis sur toute la zone (temps couvert et humide) ou localisés dans les bas niveaux.

3. DÉPLACEMENTS DE *LITTORINA NIGROLINEATA*

La station étudiée est constituée d'amas de blocs rocheux ; toute mesure réellement objective de la densité de l'espèce est donc très difficile. Pour pouvoir utiliser la technique de la « durée de capture », il importait de vérifier l'importance éventuelle des déplacements de *L. nigrolineata*.

En mode moyennant abrité et pour un niveau de 5,6 à 6 mètres, sur 344 animaux marqués, 187 ont été retrouvés 40 jours plus tard, soit 54,4 p. 100. Les animaux se répartissaient comme suit :

à 0,5 m du point de lâcher	:	24,6 p. 100
entre 0,5 et 2 mètres	:	36,9 p. 100
entre 2 et 4 mètres	:	38,5 p. 100

Dans une station de même configuration topographique et pour *L. saxatilis rufus*, Lang (1973) trouve des valeurs comparables. *L. nigrolineata* tout comme *L. saxatilis rufus* n'a donc que des déplacements localisés dans une zone assez restreinte. Ce phénomène est favorisé par la morphologie du substrat. Le régime alimentaire essentiellement microphage de *L. nigrolineata* (Sacchi *et al.*, 1977) ne lui impose pas de beaucoup se déplacer. Les déplacements de l'espèce sont donc beaucoup plus verticaux que longitudinaux.

4. CROISSANCE

Des observations portant sur trois années m'ont permis d'étudier la croissance de l'espèce depuis la ponte jusqu'aux stades adultes à l'aide de diverses méthodes.

A. La ponte

L. nigrolineata est ovipare. A partir d'élevages en aquarium, j'ai pu observer les pontes et les premiers stades de développement. Des pontes ont été obtenues lors de deux périodes : deuxième quinzaine de mai et début d'octobre. Toutefois, des pontes sont signalées jusqu'au début de juillet et au début de novembre (Caugant, communication personnelle).

La ponte est constituée d'une masse gélatineuse collée à la base des *Fucus* ou contre les rochers de telle manière que l'humidité reste très importante. Son aspect est à peu près identique à celle de *L. obtusata*, mais la présence de la tache brillante due au rein des larves de cette espèce permet aisément de différencier les pontes ayant un développement assez avancé. La forme de la ponte chez *L. nigro-*

lineata est assez variable. Une étude faite sur une vingtaine de pontes montre qu'elles sont soit réniformes soit approximativement circulaires. La longueur est de 1 cm en moyenne, la largeur de 0,5 cm et l'épaisseur de 0,3 cm. Le nombre d'œufs ou d'embryons observés varie de 100 à 150.

Les pontes présentent différents stades dans le développement des individus. Les stades les plus évolués (jeunes prêts à éclore) sont situés à la périphérie alors que les stades larvaires sont situés au centre. Je n'ai pas observé de pontes présentant tous les stades de développement à un moment donné. Les pontes sont soit composées en majorité d'œufs ou de larves, soit composées d'embryons et de jeunes prêts à éclore. Les stades observés ne diffèrent pas de ceux observés pour *L. saxatilis* (Fretter et Graham 1962).

J'ai pu mesurer les jeunes les plus évolués dans une ponte et la taille à l'éclosion. Ces tailles ne diffèrent pas entre elles :

$$\begin{array}{ll} \text{jeunes prêts à éclore} & : \bar{h} = 4,76 \pm 0,31 \\ \text{jeunes éclos} & : \bar{h} = 4,85 \pm 0,44 \end{array}$$

La taille à l'éclosion est donc voisine de 4,8/10 mm, ce qui ne diffère pas de la taille au même stade (5/10) observée pour *L. saxatilis rufa*.

La durée moyenne de développement d'une ponte, en aquarium à même température que le milieu naturel, environ 12 °C, est de 30 à 40 jours. Une ponte de fin juin a pourtant eu un développement très rapide en 15 jours. Lors de l'éclosion, les jeunes, coquillés, restent dans les zones humides à l'abri de la lumière et présentent un géotactisme négatif.

Pour quelques cas, la croissance juvénile a pu être suivie. Un animal éclos à 4,8/10 mm atteint une taille de 20/10 mm en 4 semaines environ.

A part le développement des œufs qui se fait dans une poche incubatrice chez *L. saxatilis rufa* et dans une ponte chez *L. nigrolineata*, il ne semble pas qu'il y ait des différences fondamentales entre les deux espèces : même taille des jeunes à l'éclosion et mêmes stades de développement.

La différence essentielle entre les deux types de développement porte sur l'existence de la capsule. Il en résulte que, chez l'espèce ovipare, la partie des glandes annexes constituant la glande de la capsule est développée alors qu'elle ne l'est pas chez les formes vivipares.

B. Les premiers stades libres du développement

Les premiers stades posent un problème, car il est difficile de différencier les jeunes des deux espèces pour des hauteurs de coquille inférieures à 20/10 mm, la présence dans la même zone des deux espèces permettant un mélange des jeunes. A partir de jeunes collectés dans la zone typique de *L. nigrolineata* (environ 5 mètres), une étude morphologique a été pratiquée. La calcification de la coquille est le cas très général pour toutes les tailles supérieures à 15/10 mm.

L'aspect des jeunes n'est pas homogène tant au plan de la couleur qu'au plan de l'ornementation de la coquille. J'ai donc été amené à considérer différentes catégories pour ces deux critères :

- ornementation de la coquille : non striée ou striée ;
- coloration de la coquille : marron, linéée ou claire.

Une étude sur 170 jeunes montre la répartition suivante :

Ornementation	Coloration			Total
	Marron	Linéée	Claire	
non striée	52	4	4	60
striée	42	22	46	110
TOTAL	94	26	50	170

L'hypothèse d'une distribution au hasard de l'effectif entre les différentes catégories ne peut être retenue puisque l'on obtient un χ^2 d'homogénéité de 37,3 pour 2 ddl soit une probabilité $\alpha < 10^{-8}$.

Les tailles moyennes des diverses catégories sont :

- marron non striée : 13
- marron striée : 15,6 en 1/10 mm
- linéée striée : 17,9
- claire striée : 18,4

La coloration marron ne s'observe, chez *L. saxatilis rudis*, que pour les jeunes juste éclos (Moreteau 1976) et pour des tailles inférieures à 10/10 mm. Les deux catégories marron représentent donc les premiers stades de la vie libre de *L. nigrolineata*. Lors de l'étude sur *L. saxatilis rudis* et avec des jeunes pris dans la zone typique de cette espèce où *L. nigrolineata* est absente, tous les individus d'une taille supérieure à 15/10 mm ont une coquille claire et faiblement ornementée. La catégorie linéée striée est donc relative à *L. nigrolineata*. La catégorie claire striée, où tous les animaux sont calcifiés, est probablement composée de jeunes appartenant aux deux espèces pour les raisons exposées ci-dessus.

En conclusion, on peut penser que l'ornementation de la coquille est un caractère acquis précocement ($h < 15/10$ mm) alors que les lignes sombres apparaissent plus tardivement ($h > 18/10$ mm) et d'une façon variable selon les individus. La calcification étant complète pour les coquilles striées, on peut fixer la calcification de 50 p. 100 des coquilles entre les tailles 13 et 15/10 mm soit environ 14/10 mm.

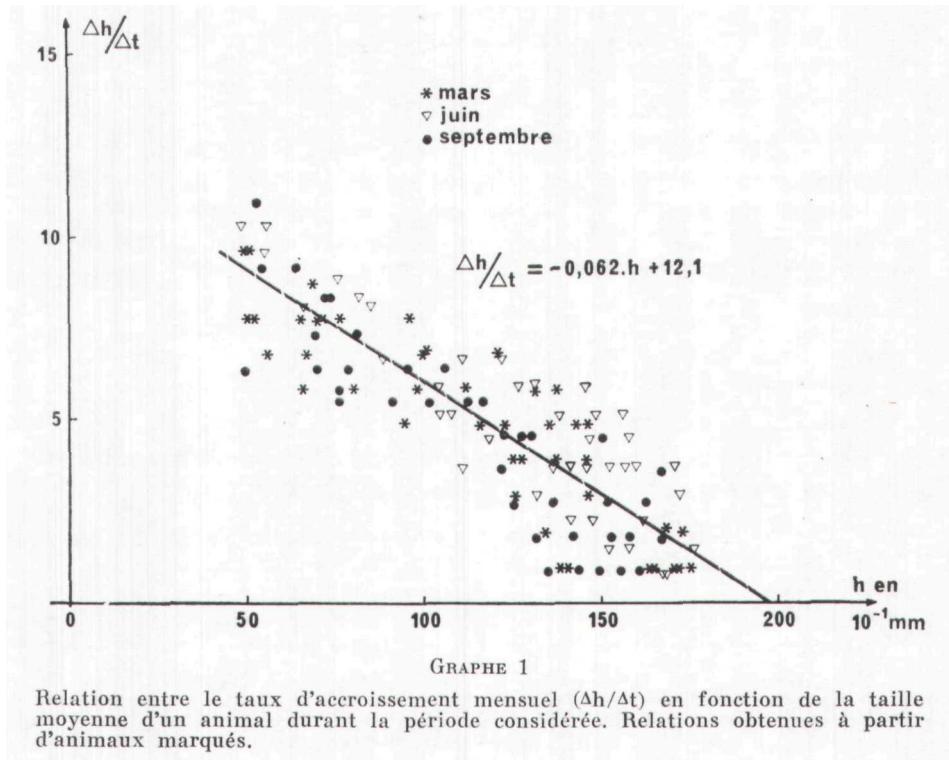
C. Étude de la croissance par marquage

La croissance de *L. nigrolineata* n'a été étudiée que par la technique de marquage et recapture. Les méthodes d'étude de l'évolution modale utilisées pour *L. saxatilis rudis* (Moreteau 1976) sont trop

coûteuses en animaux surtout dans le cas d'une espèce jamais très abondante.

Les expériences ont eu lieu dans la nature durant trois périodes de 1 mois à 1 mois et demi : en mars (1), en juin (2) et en septembre (3).

L'accroissement de taille est porté en fonction de la taille moyenne sur le graphe 1 selon la technique de Lockwood (1974) reprise de Gulland et Holt (1959).



Une première constatation s'impose, c'est la grande variabilité des accroissements observés pour des tailles supérieures à 130/10 mm. Les calculs des droites de régression pour les trois périodes sont regroupés dans le tableau suivant :

Période du	n	\bar{x}	\bar{y}	a	b	s_a	r	h_{∞}
21/02 au 24/03	44	111,5	5,02	-0,059	11,69	0,0049	0,881	196,1
10/05 au 20/07	40	126,8	4,81	-0,063	12,79	0,0056	0,877	203,1
7/09 au 10/10	36	117,9	4,35	-0,070	12,63	0,0056	0,906	179,8

Les équations de droite de régression sont de la forme : $y = ax + b$ avec x : taille moyenne d'un animal pour la période étudiée

$$x = [h_{(t+1)} + h_{(t)}]/2$$

y : taux d'accroissement en mois = $\Delta h / \Delta t$

$$y = [h_{(t+1)} - h_{(t)}] / [(t+1) - (t)]$$

s_a : erreur standard à la pente

r : coefficient de régression linéaire

h : taille maximale spécifique = $-b/a$.

La comparaison entre les trois périodes à l'aide du test de Reeve (1940) utilisé pour comparer les pentes, ne montre pas de différences significatives.

$a_1 - a_2$: $t = 0,49$ pour 80 ddl

$a_1 - a_3$: $t = 1,46$ pour 76 ddl

$a_2 - a_3$: $t = 0,92$ pour 72 ddl.

Il est néanmoins intéressant de constater la variation des pentes selon la saison. Cette variation entraînerait un taux de croissance moindre en hiver qu'en été si elle avait une justification statistique. Ce fait pourrait être lié à la température de l'eau de mer à Roscoff au cours des mêmes périodes :

mars : $9^\circ 21$

juin : $13^\circ 31$

septembre : $14^\circ 99$

(I.S.T.P.M., 1976)

Quoiqu'il en soit, cette hypothèse n'étant pas démontrée, on peut réunir les trois séries et calculer l'équation générale :

$$y = -0,062 x + 12,10$$

avec pour coordonnées du point moyen

$$\bar{x} = 118,5 \text{ et } \bar{y} = 4,75 ; s_a = 0,0032 \text{ et } r = 0,873$$

Le calcul de la taille maximale spécifique donne : $h_\infty = 195,1$.

Par ailleurs, le regroupement des trois périodes masque probablement une autre réalité. L'observation de la disposition des points correspondant aux tailles $h > 130$ montre que le nuage diffère selon qu'il s'agit de mesures faites en septembre ou en juin. Dans le cas du mois de septembre, si l'on n'étudie que les individus dont la taille est supérieure à 130, on ne peut plus mettre en évidence de corrélation entre la taille moyenne et l'accroissement de taille par unité de temps. La croissance pour ces grandes tailles est donc très variable, ce que confirment des observations faites en aquarium. Une tentative d'explication est donnée ci-après.

D. L'induration du péristome

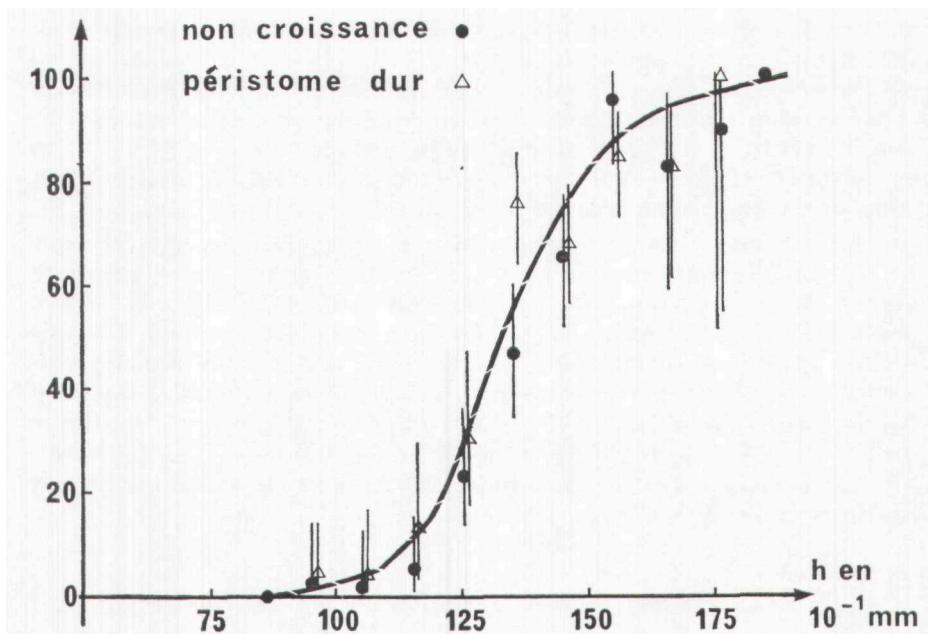
La mesure de l'induration du péristome est pratiquée selon la méthode déjà utilisée (Moreteau 1976). Pour *L. nigrolineata*, j'ai, de plus, noté les pourcentages d'animaux en croissance pour une taille donnée. On constate une bonne coïncidence entre les deux mesures.

Comme cela avait été fait pour *L. saxatilis rudis*, j'ai relevé les états sexuels des animaux. La fréquence observée de péristomes durs

pour chaque état sexuel ne diffère pas de celle prévisible compte tenu de la taille.

On constate à nouveau une grande variabilité des fréquences de péristomes durs, ou de non croissance, pour les grandes tailles. La taille pour laquelle la totalité des individus ne sont plus en croissance ou ont le péristome dur ne peut être obtenue que par extrapolation, soit :

$$h_{\max} \approx 190$$



GRAPHE 2

Relation entre la taille et la fréquence des animaux en « non croissance » et relation entre la taille et la fréquence des péristomes durs (en pourcentage).

Il a été observé, comme pour *L. saxatilis radis*, des cas où des individus ont eu une période de croissance après une période de non croissance. Il semblerait donc que les deux courbes (induration du péristome et fréquence des non croissance) indiquent non pas un arrêt définitif de la croissance — même si cela reste possible pour certains individus — mais des phases alternatives de croissance et de non croissance. L'hypothèse suivante est donc émise. Chez *L. nigrolineata*, comme chez *L. saxatilis rudis*, à partir d'une certaine taille, les animaux présentent une alternance de phases de croissance et de phases de non croissance. La durée relative des phases de croissance diminue avec le temps pour être nulle à la taille maximale. Comme on observe toujours ce type de courbe pour les péristomes et quelle que soit la saison à laquelle l'observation est pratiquée, il ne semble pas qu'il faille relier cette alternance à une croissance saisonnière mais plutôt au mode de vie des individus ou à des variations très localisées dans leur habitat.

E. Variabilité de la croissance pour les grandes tailles

Les différentes approches de la croissance (marquage — fréquence de « non croissance » — induration du péristome) montrent une variabilité de celle-ci pour $h > 130$. Ce fait peut trouver une explication à l'aide des travaux de Toulmond (1967). Cet auteur a étudié les consommations d'oxygène de diverses espèces de Littorines en conditions aériennes et aquatiques. Pour *L. nigrolineata*, on remarque que le rapport $\dot{V}O_2$ air/ $\dot{V}O_2$ eau ($\dot{V}O_2$ étant en $\mu\text{l. min}^{-1}$) varie deux fois plus vite que le poids sec. Autrement dit, plus un animal est grand plus son métabolisme variera avec l'alternance des phases d'immersion et d'émergence. Comme il a déjà été vu que les gros animaux avaient une répartition verticale plus étendue que celle observée pour les petits, on peut ainsi expliquer la grande variabilité du métabolisme, donc de la croissance, des gros individus.

En prenant comme exemple le cas du niveau 5,5 mètres, soit 44 p. 100 d'immersion annuelle, on constate qu'un changement de niveau de ± 1 m dans la situation d'un animal de taille $h = 150$ provoque une variation de 20 p. 100 du métabolisme annuel. Un animal de taille $h = 50$ qui n'a, pour le même niveau, que des déplacements de $\pm 0,5$ mètre verra son métabolisme annuel varier de 6 p. 100. Par ailleurs, si la variation du rapport $\dot{V}O_2$ air/ $\dot{V}O_2$ eau est continue, il n'en est pas de même pour la mobilité des animaux. Les tailles où $h > 135$ correspondent à un changement dans la vie des animaux qui concourt à expliquer cette limite.

F. La croissance selon le modèle de von Bertalanffy

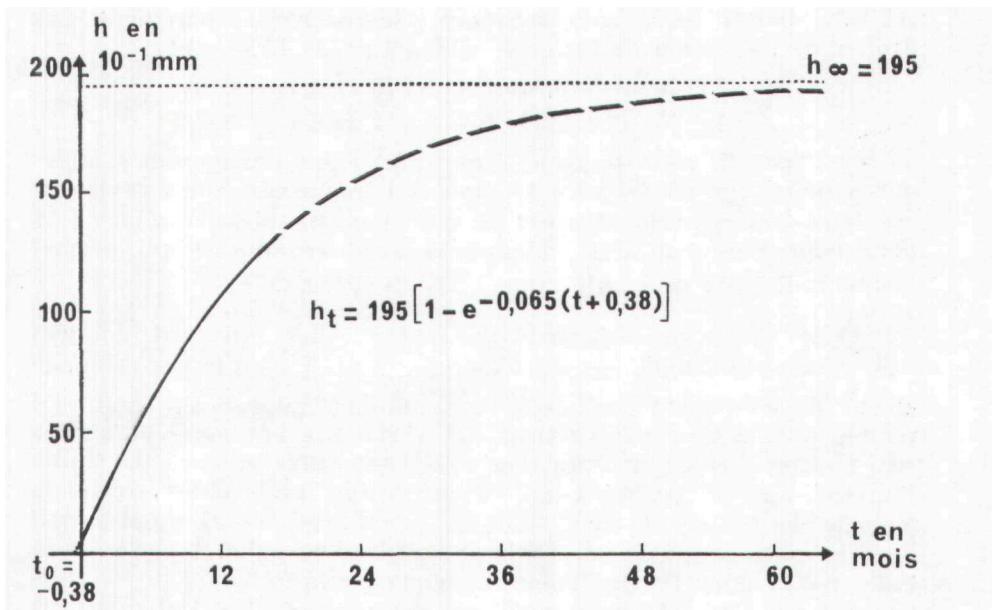
Compte tenu des résultats obtenus par la méthode de Lockwood, de la courbe d'induration du péristome et des observations de « plus grande taille » trouvée dans la nature, on peut calculer les paramètres du modèle de von Bertalanffy retenu comme descripteur de la croissance (Lévêque 1971 ; Daguzan 1976 a et b ; Moreteau 1976) avec :
 $h_\infty = 195$ et $k = 0,065$

Cette taille ne doit être considérée que comme une indication et non pas comme une réalité biologique (Knight 1968), cela étant d'autant plus vrai que, dans le cas de *L. nigrolineata*, la croissance est très variable pour les grandes tailles.

Le calcul de t_0 peut se faire directement à partir de la taille d'émission des jeunes. Celle-ci, obtenue par mesure des plus grands jeunes dans la ponte et des plus petits individus récoltés libres dans la nature, est de 4,8/10 mm. Cette taille correspond bien aux 5/10 mm trouvés pour les autres espèces de Littorinides (Cousin 1971, 1975 ; Daguzan 1976 a, b et c ; Moreteau 1976). Par application directe dans l'équation de von Bertalanffy de $h_t = 4,8$ pour $t = 0$, on trouve : $t_0 = -0,38$ (graphe 3).

On aura donc comme descripteur de la croissance de *L. nigrolineata*, l'équation suivante :

$$h_t = 195 [1 - e^{-0,065(t + 0,38)}]$$



Modèle de von Bertalanffy pour *Littorina nigrolineata*.

Cette croissance peut se comparer avec celle d'autres Littorinides.

Espèces	k	h	t _o	Auteurs	Lieux	Mode
<i>L. nigrolineata</i>	0,065	195	— 0,38		I. de Batz	5
<i>L. saxatilis</i>	0,050	186	— 0,40	Daguzan 1976 a et b	Penvins*	4
<i>L. saxatilis rудis</i>	0,070	178	— 0,40	Moretean 1978	I. de Batz	S
<i>L. saxatilis rудis</i>	0,067	186	— 0,42	Moreteau 1970	I. de Batz	4
<i>L. saxatilis rудis</i>	0,053	197	— 0,40	Moretean 1978	I. de Batz	6
<i>L. obtusata</i>	0,040	187	— 1,00	Daguzan 1976, a, b, c	Penvins	(4)7

* Penvins est une localité du Morbihan (Bretagne Sud).

On constate ainsi que les courbes de croissance des deux premières espèces ne diffèrent pas fondamentalement. Les variations observées sont beaucoup plutôt dues à des facteurs écologiques (agitation des eaux) qu'à des différences entre espèces. Il est néanmoins important de préciser que la courbe obtenue pour *L. nigrolineata* est susceptible de présenter des variations importantes dans les grandes tailles.

5. MORTALITÉ

La mortalité est obtenue par l'étude de l'évolution des effectifs en fonction de l'âge selon une méthode due à Ricker (1959). L'étude

est faite tout d'abord en considérant chaque sexe séparément. Les droites de régression de l'effectif en fonction de l'âge sont :

$$\text{♀} : \log N = -0,043 t + 2,240 \text{ avec } r = 0,995$$

$$\text{♂} : \log N = -0,049 t + 2,464 \text{ avec } r = 0,992$$

où N est l'effectif pour un âge t en mois. Ces équations ne sont valables que pour un âge supérieur à 18 mois. La comparaison des pentes de ces deux droites ne montre pas de différence significative : t = 1,44 pour 6ddl. On peut ainsi calculer la droite commune qui permet d'obtenir le taux de survie annuel : $\hat{s} = 0,279$.

Cette valeur est intermédiaire entre celles qui sont données pour *L. saxatilis rufus* en mode semi-battu (4) $\hat{s} = 0,113$ et en mode abrité (6) $\hat{s} = 0,396$ (Moreteau 1978). Comme pour la croissance, il semble que la mortalité subisse des variations beaucoup plus liées aux facteurs écologiques qu'à la différence entre espèces. La taille 135, soit l'âge de 18 mois, est ici encore une taille charnière où la biologie de l'espèce semble subir des modifications. Il s'agit aussi, à quelques mois près, de la taille de maturité sexuelle. A partir de la taille 135 et pour 100 individus atteignant cette taille, 28 p. 100 survivent 1 an, 8 p. 100 survivent 2 ans et seulement 2 p. 100 survivent 3 ans. La durée de vie probable de l'espèce est donc de 4 à 4 ans et demi. Sur cette durée, les conditions du milieu interviennent d'une façon sensible durant les 3 années de maturité sexuelle.

6. CONCLUSIONS

La croissance et la mortalité chez *L. nigrolineata* ne présentent pas de différences fondamentales avec celles observées pour *L. saxatilis rufus*. Les différences constatées sont dues principalement aux différences de conditions écologiques. Cette constatation rejoint celle que fait Caugant en 1979 en étudiant certaines isoenzymes chez les deux espèces dans différentes conditions écologiques.

L'aspect des jeunes et le déroulement de leur calcification paraissent semblables dans les deux espèces. L'existence de phases de croissance alternant avec des phases de repos, observée chez *L. saxatilis rufus* se retrouve chez *L. nigrolineata*. La croissance selon le modèle de von Bertalanffy est à rapprocher de celle de *L. saxatilis rufus* à mode équivalent. Il en est de même pour le taux de mortalité qui est calculé à partir de la maturité sexuelle. Une variation saisonnière de la croissance n'est pas impossible bien qu'elle n'ait pu être mise en évidence. L'analogie qui existe entre les deux espèces permet de penser que, si cette variation saisonnière de la croissance se trouvait démontrée, il faudrait aussi l'envisager chez *L. saxatilis rufus*.

L'espèce n'est présente sous sa forme typique que dans des modes d'agitation moyenne. Trop ou trop peu d'agitation des eaux entraînent vraisemblablement des modifications morphologiques qui expliquent la multiplicité des variétés décrites.

Les différences qui existent entre les deux espèces sont tout d'abord morphologiques. Les deux espèces sont bien différenciables de prime abord. La seconde différence est due au mode de reproduction quoique l'oviparité puisse aussi être un mode de reproduction chez *L. saxatilis rufa* à certaines périodes ou dans certaines conditions (Caugant 1979). Il est donc très logique que les deux espèces n'aient été séparées que depuis peu de temps. Ces similitudes ne remettent pas en cause le statut d'espèce de *L. nigrolineata*.

Summary

The most important ecological features of a *Littorina nigrolineata* (Gray) population are described (repartition according to exposure, vertical distribution, displacement). Growth is studied by different ways. When released, the young have the same size than *Littorina saxatilis rufa*. Growth's variability after sexual maturity is important. This phenomenon is connected with the vertical repartition which differs before and after maturity. Growth and life-span of two species in different exposure conditions are compared. The exposure differences are shown to be rather more important than a specific difference. Growth's characteristics, in semi-sheltered shore are : maturity height 130.10^{-1} mm, ultimate height 190.10^{-1} mm and yearly mortality rate 0.721, after maturity.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BALLANTINE, W.J., 1961. — A biologically-defined exposure scale for the comparative description of rocky shores. *Field Studies*, 1 (3), pp. 1-19.
- CAUGANT, D., 1979. — Variabilité enzymatique chez quelques espèces du genre *Littorina*. Thèse de 3^e cycle. Université de Paris-Sud.
- COUSIN, C., 1971. — Introduction à l'étude histologique et cytologique de l'organogénèse et du cycle de l'appareil génital chez deux Gastéropodes Prosobranches gonochoriques : *Littorina littorea* et *L. saxatilis*. Thèse de 3^e cycle. Université de Caen.
- DAGUZAN, J., 1976 a. — Contribution à l'étude de la croissance et de la longévité de quelques Littorinidae (Mollusques Gastéropodes Prosobranches). *Arch. Zool. exp. gén.*, 117, pp. 57-80.
- DAGUZAN, J., 1976 b. — Contribution à l'écologie des Littorinidae (Mollusques Gastéropodes Prosobranches). I. *Littorina neritoides* (L.) et *L. saxatilis* (Olivi). *Cah. Biol. Mar.*, 17, pp. 213-236.
- DAGUZAN, J., 1976 c. — Contribution à l'écologie des Littorinidae (Mollusques Gastéropodes Prosobranches). II. *Littorina littorea* CL. et *L. littoralis* (L.). *Cah. Biol. Mar.*, 17, pp. 275-293.
- DEYGLUN, C., 1955. — Biologie comparée de deux sous-espèces de *Littorina saxatilis* (Olivi). D.E.S. non publié. Paris.
- FRETTIER, V. et GRAHAM, A., 1962. — British Prosobranch Molluscs. Ray Society ed.
- GULLAND, J.A. et HOLT, S.J., 1959. — Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 25, pp. 47-49.
- GUYOMARCH-COUSIN, C., 1975. — Etude de la croissance d'un Gastéropode Prosobranche : *Littorina littorea* L. *Cah. Biol. Mar.*, 16, pp. 483-494.
- HANNAFORD-ELLIIS, C.J., 1978. — *Littorina arcana* sp. nov. A new species of winkle (Gastropoda Prosobranchia : Littorinidae). *J. Conch.*, 29, p. 304.
- HELLER, J., 1975. — The taxonomy of some British *Littorina* species, with note3 on their reproduction (Mollusca Prosobranchia). *Zool. J. Linn. Soc.*, 56, pp. 131-151.
- IST.P.M., Laboratoire de Roscoff, 1976. — Température et salinité de l'eau de mer au large de Roscoff au cours des années 1959 à 1970. *Trav. Stat. Biol. Roscoff (N.S.)*, 23, pp. 31-39.
- JAMES, B.L., 1968. — The characters and distribution of the subspecies and varieties of *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792) in Britain. *Cah. Biol. Mar.*, 9, pp. 143-165.

- KNIGHT, W., 1968. — Asymptotic growth : An example of Nonsense disguised as mathematics. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 25, pp. 1303-1308.
- LANG, C., 1973. — Contribution à l'étude de Trématodes parasites d'un mollusque gastéropode marin : *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792) dans la région de Roscoff (Finistère). Thèse de 3^e cycle. Université Paris-Sud.
- LÉVÈQUE, CH., 1971. — Equation de von Bertalanffy et croissance des mollusques benthiques du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. *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.
- MORETEAU, J.C., 1976. — Etude sur la croissance de *Littorina saxatilis* (Olivi) *rudis* (Maton). *Cah. Biol. Mar.*, 17, pp. 463-484.
- MOHETEAU, J.C., 1978. — Les effets de l'agitation des eaux sur les états sexuels de *Littorina saxatilis* (Olivi) *radia* (Maton). *Haliotis*, 7, pp. 56-58.
- RAFFAELLI, D.G., 1979. — The taxonomy of the *Littorina saxatilis* species-complex, with particular reference to the systematic status of *Littorina patula* Jeffreys. *Zool. J. Linn. Soc.*, 65, pp. 219-232.
- REEVE, E.C.R., 1940. — Relative growth in the snout of Anteaters. A study in the application of quantitative methods to systematics. *Proc. Zool. Soc. London*, 110, pp. 48-81.
- RICKER, W.E., 1959. — Handbook of computation for biological statistics of fish populations. *Fish. Res. Bd. Canada*, 119.
- SACCHI, C.F., 1975. — *Littorina nigrolineata* (Gray), (Gastropoda, Prosobranchia). *Cah. Biol. Mar.*, 16, pp. 111-120.
- SACCHI, C.F., TESTARD, P. et VOLTOLINA, D., 1977. — Recherches sur le spectre trophique comparé de *L. saxatilis* (Olivi) et de *L. nigrolineata* (Gray) (Gastropoda, Prosobranchia) sur la grève de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 18, pp. 499-505.
- TOULMOND, A., 1967. — Etude de la consommation d'oxygène en fonction du poids, dans l'air et dans l'eau, chez quatre espèces du genre *Littorina* (Gasteropoda, Prosobranchiata). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 264, pp. 636-638.