

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES RAPPORTS
ÉCOLOGIE/POLYCHROMATISME
CHEZ UN PROSOBRANCHE INTERCOTIDAL,
LITTORINA OBTUSATA (L.)

III. — DONNÉES EXPÉRIMENTALES ET DIVERSES.

par

C.F. Sacchi

Stazione Zoologica di Napoli.

Résumé

Quelques expériences simples, effectuées pour évaluer les différences de comportement des phénotypes chromatiques les plus communs de *Littorina obtusata* (L.) ont permis de constater que :

a) *Citrina* est relativement plus active que *olivacea* et beaucoup plus active que *reticulata* à la pleine lumière du jour. De nuit, l'espèce est, dans son ensemble, plus active que de jour, sans qu'il y ait de grandes différences entre les trois classes chromatiques (tableau I).

b) Dans son ensemble, l'espèce supporte bien l'exposition à des températures de l'eau allant jusqu'à 35° C ; elle succombe à 40°.

c) L'émersion en milieu sec est moins bien tolérée par *reticulata*, mais avec des différences sensibles de tolérance selon le lieu de provenance du matériel utilisé (tableau II). La relation directe entre nanisme, fréquence des *reticulata* et turbulence du milieu (exposition aux forts mouvements des vagues) établie pour Roscoff se confirme pour d'autres stations du Nord-Ouest de la Bretagne (tableau III, fig. 1). Quelques hypothèses sont avancées pour l'interprétation de ce phénomène. Aussi bien pour les formes naines que pour les adultes normaux, la proportion des deux sexes est sensiblement égale à 1/1, si l'on procède à un échantillonnage suffisamment représentatif.

Un nouveau phénotype d'ornementation (*torquata* n.f.) avec une unique bande irrégulière, rouge bordeaux, est ensuite décrit.

Une note parue dans cette revue (Sacchi, 1961-a), proposait des hypothèses sur la signification adaptative des principaux phénotypes chromatiques étudiés chez des populations de *Littorina obtusata* (L.) des environs de Roscoff. Un nouveau séjour à la Station Biologique (juillet-août 1962) nous a permis d'étendre nos recherches et de réaliser des expériences de laboratoire destinées à confirmer les résultats des essais expérimentaux effectués en 1960 sur le comportement différent de ces phénotypes vis-à-vis de quelques facteurs du milieu. Enfin, nous avons déterminé le taux de masculinité chez plusieurs échantillons de populations naturelles, pour déceler si des

fréquences exceptionnelles d'un sexe pouvaient rendre compte de ce comportement différentiel entre les classes chromatiques les plus nombreuses et typiques (1).

I. — COMPORTEMENT VIS-A-VIS DE LA LUMIÈRE, DE LA TEMPÉRATURE, DE LA SÉCHERESSE.

a) Problème posé.

La fréquence relativement plus élevée des phénotypes à teinte « chaude » et notamment de *citrina*, à la surface des algues — comportement plus voyant par temps clair et par orientation S ou W — conduit à tester le comportement de *citrina* elle-même, d'*olivacea* et de *reticulata* vis-à-vis des trois facteurs principaux qui provoquent de fortes différences entre la surface et l'intérieur des masses de *Fucus* habitées par l'espèce. A un rayonnement solaire plein et souvent direct en surface, s'oppose, en effet, la demi-obscurité, ou l'obscurité presque totale à l'intérieur de la masse. Entre surface et cœur des *Fucus vesiculosus*, il n'est pas rare, en été et en exposition directe au soleil, d'enregistrer des différences de température de 10° C et même plus. La surface des Algues peut sécher presque complètement, donnant parfois un aspect « mort » aux Fucacées, par périodes assez prolongées de basse-mer et par temps sec, tandis que l'intérieur de la masse, soit par l'opacité des thalles bruns, soit par la forte hygroscopie intrinsèque du matériel, demeure très longtemps détrempée et permet bien souvent, sur les rochers, la persistance de nombreuses petites flaques, à la base des plantes.

b) Matériel et méthode.

Pour assurer le maximum d'homogénéité aux expériences, le matériel, récolté dans la zone comprise entre le laboratoire Lacaze-Duthiers et l'île Verte et gardé quelques jours en aquarium, nourri avec des *Fucus vesiculosus* bien frais, afin de lui éviter tout choc trop brutal, était soigneusement trié. Seules, des Littorines adultes de taille normale, de nuances bien établies, communes et aisément reconnaissables à première vue, étaient retenues : pour *citrina*, la nuance jaune-citron (en évitant les individus jaune-chrome à jaune doré) ; pour *olivacea*, les individus vert-bouteille (en renonçant aux plus foncés et aux nuances vert-brun et vert-jaunâtre), à corps clair, blanc-rosé comme le corps des *citrina*. Chez *reticulata*, le choix fut limité aux individus à corps ardoise et à coquille présentant le réticule presque noir sur un fond brun-violacé. Les phénotypes à corps blanchâtre, ainsi que les individus à test châtain-orangé et réticule marron clair furent écartés. Toutefois, un échantillon de cette dernière caté-

(1) Ces recherches ont été réalisées à l'aide d'une bourse de voyage de l'O.E.C.E.

gorie, relativement moins rare à l'île de Batz, a été examiné à propos du rapport des sexes (tableau IV-1), pour lequel les lots nains ont été également étudiés.

c) Comportement à la lumière (tableau I).

Les animaux, divisés par groupes chromatiques, étaient placés sur le fond d'un bassin transparent en matière plastique, long de 70 cm et contenant 10 cm d'eau (le tiers environ de sa profondeur), avec, au bout opposé du bassin, des *Fucus vesiculosus* toujours frais (1). Les animaux étaient remis au point de départ après l'évaluation du nombre d'individus déplacés. Cette évaluation avait lieu deux fois dans la journée : à 20 h 30 (grosso modo, au coucher du soleil, quand le laboratoire était dans une demi-obscurité) et à 8 h 30. Cet écart de 12 heures entre les deux opérations correspond à une nécessité de standardisation du travail, mais, en réalité, en plein été, la deuxième détermination, pour coïncider avec le début du plein jour dans le

TABLEAU I

Mobilité des principales catégories chromatiques pendant le jour et pendant la nuit.

Phénotypes	Nombre employé	Jour	Déplac.	p. 100	Nuit	Déplac.	p. 100	Total	déplac. p. 100
<i>Citrina</i> ...	2 329	1 167	540	46,3	1 162	777	66,9	1 317	56,5
<i>Olivacea</i> ..	2 361	1 179	406	34,4	1 182	841	71,1	1 247	52,8
<i>Reticulata</i> .	2 610	1 110	324	29,2	1 100	671	61,0	995	45,0
TOTAL ..	6 900	3 456	1 270	(36,7)	3 444	2 289	(66,5)	3 559	(51,6)

laboratoire, aurait dû avoir lieu deux heures avant. Puisque, toutefois, nous avons établi que la plupart des déplacements se font dans les trois ou quatre premières heures de l'opération et que, par ailleurs, les déplacements nocturnes intéressent pratiquement la totalité des individus employés, sans écarts remarquables pour les trois classes de couleurs, cette différence est sans importance.

Trois types de déplacement étaient considérés : 1) la remontée le long des parois du bassin ; 2) la marche vers les *Fucus* ; 3) la pénétration des individus d'un groupe dans les autres groupes chromatiques. Puisque chaque lot d'animaux était employé pendant deux ou trois jours consécutifs (donc pour 2-3 expériences diurnes et autant d'expériences nocturnes), il a été possible de changer les positions respectives des trois groupes chromatiques, pour éviter le jeu de phénomènes de position dans l'évaluation finale des résultats. En effet, le groupe placé entre les deux autres, le long de la base

(1) Nous avons utilisé de petits individus de *Fucus* ancrés naturellement sur des cailloux et non de simples morceaux de thalles. L'emploi à côté de *F. vesiculosus* (L.), de quelques *F. spiralis* (L.), nous a permis de confirmer les résultats de Van Dongen (1956) sur la préférence de l'espèce (sans distinction apparente entre les classes chromatiques) pour *F. vesiculosus*. Toutefois, l'emploi de *F. ceranoides* (L.) a démontré que cette espèce est presque aussi appréciée que *F. vesiculosus*, dont elle partage la localisation verticale dans des milieux d'estuaire, où *L. obtusata* se raréfie ou disparaît (Hamel).

de départ, dispose de moins de surface pour grimper le long des parois : une partie de la face la plus petite du parallépipède, au lieu d'un dièdre. D'autre part, nous avons constaté que cette situation moyenne favorise la dispersion du groupe qui s'y trouve parmi les autres.

Les données du tableau I résument les résultats de 25 expériences nocturnes et de 25 diurnes. Il est facile de voir que l'espèce préfère la demi-obscurité ou l'obscurité nocturne presque totale pour ses déplacements : si nous avons pris également en considération des mouvements mineurs, tels que les tendances bien connues à s'agglomérer, à grimper les uns sur les autres — mouvements éphémères, donc difficiles à apprécier d'une manière sûre, car l'équilibre de ces grappes est des plus instables — nous aurions obtenu, pour les déplacements nocturnes, un total de près de 90 p. 100. Nous n'aurions augmenté que de peu, au contraire, le total des déplacements diurnes. Il est évident que, pendant les heures d'insolation, les *citrina* sont moins inhibées dans leur activité, par la lumière. Non seulement le nombre d'individus déplacés est bien supérieur dans cette classe, mais des évaluations partielles, conduites toutes les demi-heures, nous ont permis de constater que les *citrina* se déplacent les premières, dès le début de l'expérience.

Si, pendant le jour, on couvre le bassin par un drap noir, l'avantage des jaunes s'estompe. Si, au contraire, au cours des premières heures de la nuit, une lampe est directement braquée sur les animaux en train de se déplacer, ils s'immobilisent aussitôt.

Le comportement des différentes catégories chromatiques est le même, quelles que soient l'origine des échantillons, l'orientation et l'épaisseur de la couche d'Algues dans la station où le stock a été récolté. Cela nous a permis de traiter les résultats des expériences comme un phénomène homogène dans le tableau I. Ces résultats s'accordent bien avec des faits mis en évidence dans la nature, tels que la fréquence plus élevée en surface de la masse d'Algues de l'espèce par temps couvert, à la tombée de la nuit ou en orientation N. et N.-E. (Sacchi, 1961-a). Ils peuvent aussi contribuer à résoudre la contradiction apparente entre les conclusions de Barkman (1955) qui trouve, comme nous, une photophilie (ou, plutôt, une photorésistance) plus marquée chez *citrina* que chez *olivacea*, tout en soulignant une préférence générale pour la lumière faible et les conclusions de Van Dongen (1955). Ce dernier auteur trouve que ses animaux sont plus actifs à la lumière qu'à l'obscurité, mais il n'emploie que des *citrina* et des *olivacea*, les deux catégories que nos expériences ont montré être les moins photophobes.

Pour ses intéressantes expériences, réalisées à Den Helder, Janssen n'a employé malheureusement que des *citrina* dans des conditions de lumière diffuse. Il nous dit, néanmoins, qu'une lumière directe de près de 60 w. dérangeait les mouvements verticaux de son matériel : ce qui concorde (voir plus haut) avec nos résultats d'arrêt presque instantané des mouvements nocturnes, obtenus par une lampe de 75 w., à une distance moyenne de 70 cm de la zone de départ des Littorines.

Pour les *reticulata*, qui montrent une mobilité si réduite à la lumière du jour, encore une fois en accord avec les données d'obser-

vation sur le terrain, il faut indiquer que nous n'avons employé que des animaux à corps ardoise ou noirâtre, chez lesquels une plus forte sensibilité à la lumière directe soulignerait des analogies avec le comportement de quelques escargots terrestres (*Cepaea*, p. ex.). Nous avons, enfin, constaté que la perturbation apportée par des manipulations répétées (fait souligné par Van Dongen et qui nous a empêché d'utiliser les mêmes lots pour des expériences de plus de trois jours), paraît s'aggraver chez les *reticulata* qui semblent, au total, plus délicates que les deux autres classes utilisées (voir aussi le paragraphe e).

Aucune différence de comportement n'a été constatée entre la plupart des expériences conduites en eau lentement circulante et les quelques expériences réalisées, par comparaison, en eau immobile et changée deux fois par jour, après le recensement des animaux déplacés et avant leur réinstallation sur la ligne du départ.

d) Résistance à la température de l'eau.

Des groupes d'effectifs égaux d'individus appartenant à *citrina*, *olivacea* et *reticulata* (35 par groupe chromatique dans les deux premières expériences ; 55 par groupe dans les autres) furent soumis à cinq traitements thermiques : 40 minutes à $20 \pm 0,5^\circ \text{C}$; 40 minutes à $25 \pm 0,5^\circ \text{C}$; 20 et 40 minutes à $35 \pm 0,5^\circ \text{C}$; 30 minutes à $40 \pm 0,5^\circ \text{C}$. Ces températures étaient obtenues en eau non courante (la circulation était rétablie dès la fin du traitement, pour assurer un rafraîchissement graduel mais rapide) dont la température oscillait, au début des expériences, autour de 17°C , à l'aide d'un réchaud électrique à fonctionnement thermostatique et à agitateur incorporé. L'appareil que nous avons utilisé à Roscoff est un Thermomix Braun. Les Littorines n'étaient placées dans l'eau qu'après l'obtention de la température voulue ; le choc thermique initial était donc bien plus fort que le choc final, les animaux n'étant pas sortis du bassin après le rétablissement de la circulation. Les quatre premiers traitements furent parfaitement tolérés par les Littorines. Les animaux, pendant le traitement, demeuraient presque immobiles, après avoir sorti de la coquille, la tête et le cou ; les tentacules s'agitaient en suivant l'agitation artificielle de l'eau provoquée par l'appareil thermostatique. A la fin de chaque expérience, après une phase d'immobilité encore presque totale, pendant 30 à 60 minutes, ils reprenaient leur activité normale. Tenus en observation pendant trois jours, ils ne révélaient aucune mortalité particulière par rapport à des lots témoins.

80 heures après la mise en observation, soit des animaux traités, soit des témoins, cette mortalité est toujours inférieure à 5 p. 100 (données moyennes = 2 à 3 p. 100).

Il en a été tout autrement de l'expérience conduite à 40°C qui se révéla létale.

Les Littorines demeuraient entr'ouvertes pendant toute la durée du traitement, comme des individus soumis à une anesthésie par des agents chimiques (p. ex. par l'alcool éthylique à très faible concentration). Elles ne quittèrent pas cette position après la fin du traitement et le rétablissement de la température normale (17°C) de l'eau.

48 heures après, seul, un individu d'*olivacea* était parvenu à se déplacer sensiblement et même, à se hisser sur les parois du bassin, pour en retomber une demi-heure après. 60 heures après le traitement, chacune des trois classes ne montrait que 10 p. 100 de survivants. Après 72 heures, aucune des Littorines ne donnait plus signe de vie. En même temps que les Littorines, mais bien plus rapidement, mouraient les *Fucus vesiculosus*, qui, bien que plus graduellement portés à la température expérimentale, ont toujours été soumis aux mêmes traitements thermiques que leurs hôtes animaux habituels. Dès le début du traitement à 40° C, les *Fucus* libéraient leurs pigments dans l'eau et, à la fin de l'expérience, leurs thalles avaient l'aspect d'algues « bouillies ». Ils avaient, eux aussi, parfaitement toléré la température de 35° C — ainsi que des températures inférieures. Un traitement à 40° C tue donc aussi bien les Littorines que le substrat vivant qu'elles habitent à l'état adulte et dont elles se nourrissent.

Il faut remarquer qu'en plein été et en exposition méridionale, même à Roscoff, des températures voisines de 35° C sont parfois atteintes par la surface des masses de *Fucus vesiculosus* ainsi que par des surfaces rocheuses granitiques, découvertes à basse-mer, où il est également possible de rencontrer quelques Littorines immobilisées, quoique bien plus rarement que sur les Algues. Nous avons même pu obtenir une reprise complète et immédiate d'activité en plaçant dans l'eau à 17-18° C des Littorines adultes appartenant aux principales classes chromatiques, après les avoir tenues pendant deux heures sur un rocher nu dont la surface atteignait 32° C au minimum (33 à 34° au maximum) pendant toute cette période. Nous avons donc considéré que des températures de 35 à 36° C entrent encore dans l'intervalle de tolérance de l'espèce *Littorina obtusata*, pour des périodes assez prolongées et que *F. vesiculosus* est également capable de les endurer.

Le seuil physiologique, aussi bien pour l'animal que pour l'Algue, se situe évidemment entre 36 et 40° C. Cette dernière température se révèle d'ailleurs presque toujours léthale, non seulement pour des espèces nord-atlantiques, mais aussi pour la plupart des formes benthiques, mobiles et fixées, de la Méditerranée occidentale. Il est bien rare d'y rencontrer, dans des flaques de marée ou des micromilieus analogues, atteignant l'été des températures de l'ordre de 40°, une macroflore encore vivante et une macrofaune composée par d'autres espèces que des larves à respiration aérienne et surtout, des imagos d'Insectes (Coléoptères, spécialement) dont les rapports avec le milieu aquatique sont évidemment moins intimes que ceux des animaux dont la physiologie dépend entièrement de l'eau ambiante.

Il sera intéressant de rechercher — ce que nous nous proposons de faire dans un avenir immédiat — si, la température se révélant de plus en plus comme le facteur mésologique d'intérêt fondamental dans la limitation des aires de distribution, *L. obtusata* peut atteindre des seuils de tolérance plus proches de 40° C vers la frontière méridionale de son aire de dispersion européenne (N.-W. ibérique) et si, dans cette zone extrême où sa variabilité polychromatique paraît se réduire sensiblement, des différences de comportement surviennent entre les catégories qui, à Roscoff, n'ont jusqu'à présent montré aucune tolérance thermique différentielle.

e) Tolérance à l'émersion en milieu sec (tableau II).

Les Littorines étaient placées par petits groupes dans des capsules de verre, entourées de couches de papier-filtre en quantité suffisante pour absorber l'humidité émise par les animaux et disposé de manière à faciliter le plus possible l'élimination des produits gazeux du catabolisme, qui continuent à se former, ainsi d'ailleurs que de petites quantités de matières fécales, pendant la période d'inaction et d'ina-nition. Les capsules étaient placées à l'air, maintenues pendant le traitement, à des températures assez stables : $19 \pm 2^\circ$ C. Après 72 heures, les Littorines étaient replacées dans l'eau de mer courante, toujours à $17 \pm 1^\circ$ C. Cette période de sécheresse est inférieure aux maxima donnés pour l'espèce dans la littérature (Barkman : 6 jours), mais elle est supérieure aux périodes maximales normalement réalisées dans toutes les stations d'où venait le matériel utilisé. En effet, jusque dans les stations 31 et 5, qui se trouvent le long de l'Aber de Roscoff (Sacchi, 1961-a), il est assez rare que, même en morte-

TABLEAU II
Tolérance à l'émersion en milieu sec.

Station	Nombre employé				Nombre de décès après						Nombre de décès			
					12 heures		36 heures		60 heures		Total		Pourcentage	
	c	o	r	T	c	o	r	c	o	r	c	o	r	T
31	50	50	50	150	8	8	8	2	1	2	11	10	11	32
5	55	55	55	165	3	3	7	2	1	3	7	4	14	25
30	55	55	55	165	19	20	22	14	14	14	36	36	38	110
2	57	57	57	171	5	17	19	1	5	13	9	26	33	68
16	55	55	55	165	13	9	13	8	6	12	31	17	36	84
Total	272	272	272	816	48	57	69	27	27	44	94	93	132	319

eau, les masses de *Fucus vesiculosus* où le peuplement de *L. obtusata* est le plus typique, subissent des émer-sions de plus de 24 heures consécutives. D'autres expériences d'émersion en milieu sec pendant 24 et 36 heures devront être réalisées par la suite, pour rester dans des limites écophysiologiques plus réalistes.

Le tableau II confirme les résultats précédemment obtenus sur des stocks moins importants : *reticulata* paraît bien souvent douée d'une résistance à la sécheresse moindre que celle de *citrina* et *olivacea*. Les données du tableau II montrent également que le matériel venant de stations plus calmes et abritées, entourées par des bas-fonds découverts plus complètement à basse-mer, où la couche d'Algues est moins épaisse et, par conséquent, plus « sèche » à basse-mer (stations de l'Aber : 5 et 31) montrent une tolérance totale à la sécheresse nettement plus marquée que celui qui habite des stations à masse végétale touffue, plus battues par les vagues et moins isolées de la mer à marée basse (stat. 30 : île Ledanet ; stat. 16 : île Verte). La station 2 (un rocher devant le laboratoire qui, par basse mer de morte-eau, n'émerge qu'en partie) occupe une situation presque moyenne.

D'autres séries d'expériences, réalisées en d'autres secteurs de

l'aire géographique de l'espèce, seront nécessaires pour confirmer ces résultats ; en particulier, il est possible que l'inanition joue un rôle aussi grand que l'aridité du milieu dans la décimation des Littorines. Les deux causes sont d'ailleurs interdépendantes, *L. obtusata* ne pouvant pas plus se nourrir en milieu sec dans la nature qu'au laboratoire. Mais, il nous paraît fort possible d'identifier aussi, chez *Littorina obtusata* (comme chez d'autres espèces habitant ces milieux littoraux et intercotidaux qui sont, il importe de le répéter, des mosaïques réelles de micromilieus différents), des « races écologiques » adaptées à des ampleurs de variation diverses des composantes mésologiques ; des « races », sinon au sens génétique du mot, tout au moins au sens de groupes physiologiques directement modelés par le milieu lui-même, dès que les jeunes individus, quittant la zone bien plus détrempée des *Fucus serratus*, se soumettent aux conditions plus rudes et variées de la zone de mi-marée.

II. — RELATIONS ENTRE TAILLE, COULEURS ET EXPOSITION AUX VAGUES (fig. 1, tableau III).

Nous avons déjà souligné (Sacchi, 1961-a) les relations précises trouvées à Roscoff entre le nanisme de *Littorina obtusata* (Sacchi, 1961-b), la fréquence de *reticulata* et *olivacea* et l'exposition aux vagues de pleine-mer des stations où vit l'espèce. Les endroits les plus exposés ont des populations composées, en majorité, de nains ; le nanisme est un phénomène rare chez *olivacea*, mais fréquent dans d'autres catégories chromatiques, *reticulata* surtout. Dans les stations les plus abritées où les « nains » sont occasionnels et rares, *olivacea* est plus abondante que *reticulata*, tandis qu'elle se raréfie de plus en plus dans les stations battues. Ces faits ont été confirmés d'ailleurs, dans le Nord-Finistère pendant l'été 1962. Les cas les plus typiques sont représentés à la Pointe de Primel-Trégastel, fort battue, opposée à la plage-abri, bien protégée, du village (tableau III, *P. Pr.* et *Pr. pl.*) et par les stations prospectées dans la moitié occidentale de l'île de Batz (tableau III, stations B-1 à B-5 ; fig. 1). La moitié orientale de cette île, bien plus protégée de la houle atlantique et des tempêtes d'Ouest, est surtout entourée par des plages de sable. Les stations les plus abritées de nos relevés, qui ont été réalisés par les techniques précédemment décrites (Sacchi, 1961-a) pour les mêmes surfaces et en temps standard, sont celle du pont sur l'Aber Wrac'h, le long de la route départementale entre Plouguerneau et Lannilis ; celle de la Pointe du Binde, au fond de la rade de Brest, au sud-ouest de Daoulas ; et celle de Morgat-Nord (près des grottes, au bout de la grande plage sablonneuse). Ces stations, indiquées sur le tableau par les abréviations respectives de *A.Wr.*, *P.Bind.*, *Morg.N.*, montrent une prédominance bien marquée d'*olivacea* et de très basses fréquences de *reticulata*.

De nouveaux relevés dans quelques-unes des stations les plus intéressantes de Roscoff, déjà prospectées en 1960 (stations 16, 27, 28, 31) montrent que les phénomènes cités y persistent d'une manière

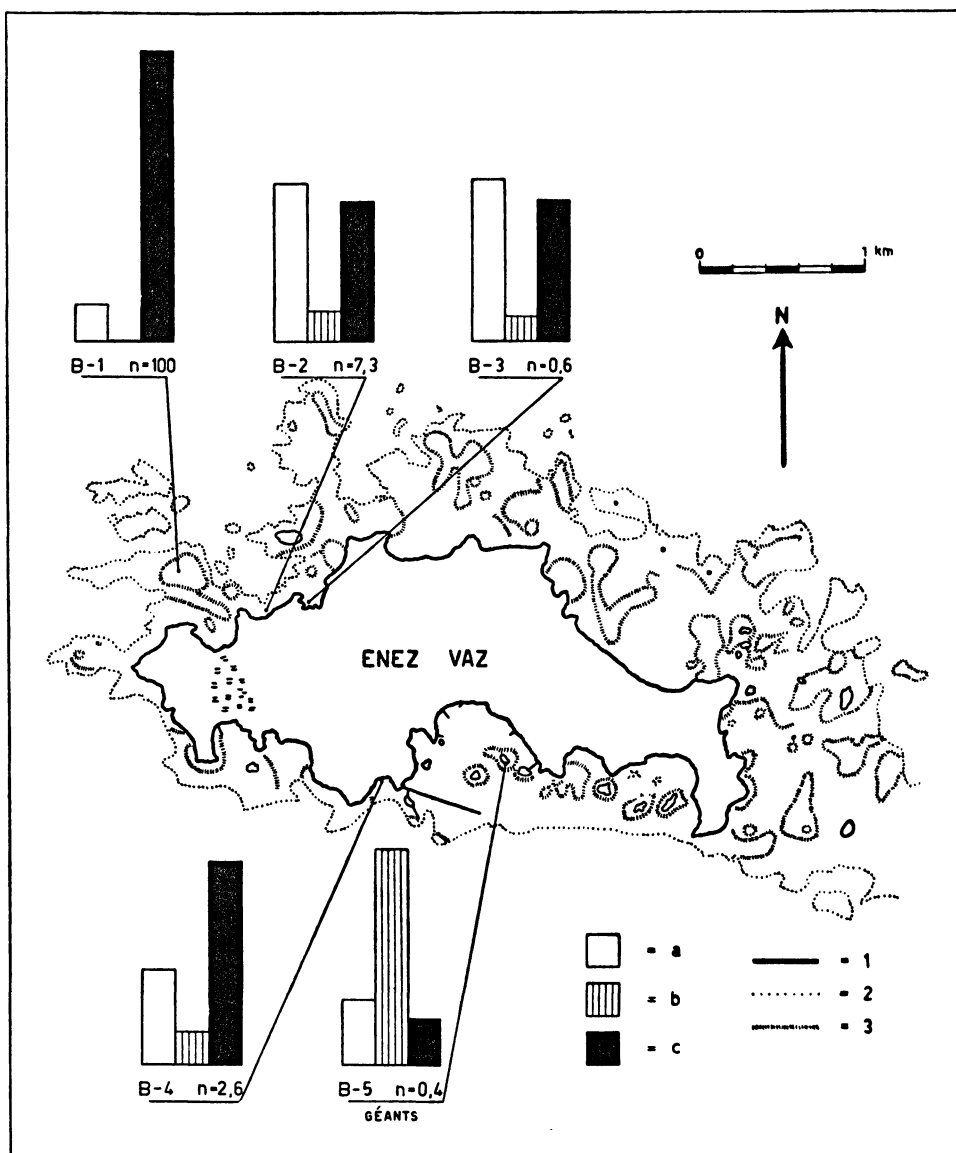


FIG. 1

Fréquences de quelques phénotypes chromatiques de *Littorina obtusata* (L.) dans cinq stations de l'île de Batz, au N.-W. de Roscoff (août 1962).

Station B-1 : Castell Guen ; B-2 : Porz an Roch ; B-3 : Porz ar Gouver ; B-4 : Porz Layen ; B-5 : Porz Kernoc (port commercial de l'île).
 1 = ligne de côte par pleine mer de vive eau ; 2 = limite des basses mers de vive eau ; 3 = principales masses rocheuses émergentes à mi-marée.
 a = fréquence (p. 100) de *citrina* + *albescens* + *aurantia* ; b = fréquence d'*olivacea* ; c = fréquence de *reticulata* + *fusca* ; n = fréquence (p. 100) des nains par rapport au total des adultes.

précise, quoique les oscillations de fréquence puissent parfois atteindre des valeurs sensibles. Ces oscillations doivent être imputées, non seulement au brassage par la mer, des animaux vivant dans ces

stations et à l'échantillonnage même, mais aussi aux transformations que l'action humaine apporte aux biocénoses intercotidales, par la pêche à pied sec, par le travail des estivants et surtout, par la récolte du goémon qui peut très sérieusement affecter la biomasse végétale. Nous donnons encore les résultats obtenus à Saint-Pabu, petit village non loin de l'embouchure de l'Aber Benoît, le long du parc à huîtres, où le milieu est assez protégé, mais où, ni les Fucacées, ni les Littorines, ne disposant que de pierres isolées au milieu du sable, ne paraissent parvenir à un développement optimal de leurs peuplements. Quant à Morgat-Sud (S.E. du port, à une centaine de mètres de celui-ci), le milieu, surtout représenté par de gros cailloux et des rochers schisteux fort labourés par les vagues, est bien moins abrité que Morgat-Nord, mais il n'est pas non plus parmi les lieux les plus exposés de nos récoltes.

TABLEAU III

Fréquence (p. 100) des principales formes chromatiques et des adultes nains dans quelques populations du Nord-Ouest Finistère : juillet-août 1962.

Station Orient.	16 S	27 NW	28 NE	31 (E)	P. Pr. NE	Pr. pl. W	A. Wr. (SW)	P. Bind. (N)
TOTAL	675	871	382	1 132	243	554	364	775
<i>Citrina</i>	30,4	17,6	33,0	11,6	39,9	29,4	18,1	8,5
<i>Olivacea</i>	22,5	12,1	2,4	54,9	4,1	38,5	75,3	85,4
<i>Reticulata</i>	44,0	63,7	60,5	31,4	48,1	24,2	3,8	4,0
Autres	3,1	6,6	4,1	2,1	7,9	7,9	2,8	2,1
Tot. ad.	621	583	234	926	107	429	40	657
Nains (p. 100) ...	0,8	50,4	99,5	0,4	95,3	1,2	5,0	—

Station Orient.	Morg. N (SE)	Morg. S N	St. Pabu E	B-1 N	B-2 NE	B-3 N	B-4 S	B-5 (N)
TOTAL	626	749	290	426	597	870	1 085	593
<i>Citrina</i>	11,2	34,7	42,8	9,6	44,7	46,7	25,9	18,7
<i>Olivacea</i>	82,7	46,9	49,3	0,2	9,2	7,6	9,5	65,9
<i>Reticulata</i>	4,5	13,8	6,2	82,9	41,9	42,4	61,1	14,0
Autres	1,6	4,6	1,7	7,3	4,2	3,3	3,5	1,4
Tot. ad.	254	324	55	333	496	691	839	443
Nains (p. 100) ...	17,7	51,5	9,1	100	7,3	0,6	2,6	0,4

Somme toute, l'existence de relations entre nanisme et couleur d'une part, nanisme et turbulence locale d'autre part, paraît bien établie, du moins en Bretagne et la liaison couleurs-taille semble confirmer qu'il s'agit là des résultats d'une action sélective à un niveau génétique. Ces faits s'inscrivent néanmoins sur des phénomènes locaux qu'on ne saurait sous-évaluer : des clines de taille, en quelque sorte comparables aux morphoclines étudiés par Knudsen (1949) pour la prééminence de la spire, à allure latitudinale ; ou encore, des fréquences locales particulièrement élevées pour certains phénotypes (*citrina* à l'île de Batz, par exemple) et des effets locaux de la « règle des tailles » : en milieu plus franchement saumâtre, l'espèce ne paraît pas atteindre les grandes tailles des stations abritées de la côte directement bordée par la mer, sans se rapprocher, bien entendu, du nanisme véritable.

La généralité du phénomène étant établie, il est toutefois fort difficile d'en proposer une interprétation sélective et adaptative. En réalité, nous ne savons pas encore grand'chose sur les différenciations mésologiques qu'entraîne une différence de turbulence. Il ne s'agit sûrement pas d'une simple variation dans l'intensité et dans la fréquence de l'action mécanique des vagues, ni des différences de couverture végétale que cette action provoque (une végétation plus discontinue, plus rigide, moins touffue, favorise des individus de petite taille dans la recherche d'un abri, par rapport à des individus de taille normale). Une zone battue est plus uniformément oxygénée, moins soumise à des rythmes nycthémeraux marqués que celle qui est habitée par de grandes masses d'Algues en milieu calme. Son eau est plus fréquemment renouvelée, moins directement influencée par des pollutions terrigènes et, la situation topographique même des pointes et des rochers isolés ne le permettant pas, moins assujettie également aux apports d'eau douce arrivant de la côte sous forme de ruisselets, d'égouts, etc.

Si, d'un côté, il est très vraisemblable qu'*olivacea* soit directement écartée des endroits les plus exposés aux vagues, par son incapacité à donner des nains, il est bien possible que *reticulata* soit moins adaptable aux conditions plus « rudérales » des milieux fort abrités ; sur des côtes plus ouvertes, au contraire, elle l'emporterait sur *olivacea*, même si la mécanique des vagues n'est pas telle que ses résultantes, directes et indirectes, obligent l'espèce au nanisme, puisque celle-ci n'y trouverait pas les conditions ambiantes que sa « rudérophilie » lui impose. Quelques expériences de laboratoire (résistance à la dessalure, consommation d'oxygène) conduites par la méthode comparative sur les différentes classes chromatiques pourront sûrement contribuer à résoudre le problème de la « rudérophilie » qui, d'ailleurs, doit être posé également en raison du comportement plus « délicat » que nous avons eu l'occasion de souligner chez *reticulata*, soit vis-à-vis de la sécheresse, soit pour une inertie générale plus marquée de cette catégorie phénotypique. Mais il serait exagéré d'envisager à présent une solution complète du problème de la turbulence et de sa signification sélective globale.

Dans le tableau III, les orientations relatives aux stations les plus exposées sont en italique ; celles des stations les plus abritées sont placées entre parenthèses.

La figure 1 a été construite en donnant, pour les classes *a*, la fréquence de *citrina*+*aurantia*+*albescens* ; pour les classes *c*, en ajoutant aux fréquences de *reticulata* celles des rares *fusca*. Les valeurs respectives de ces sommes, qui permettent d'avoir une vision plus complète de la structure des échantillons étudiés — seules, les rares formes à bandes ne figurant pas dans ces diagrammes — sont les suivantes : *B-1* : *a* = 11,5 ; *c* = 88,3. *B-2* : 48,1 et 42,7. *B-3* : 49,3 et 43,0. *B-4* : 28,7 et 61,8. *B-5* : 20,0 et 14,1.

III. — RAPPORT DES SEXES (Tableau IV).

Le mâle de *Littorina obtusata* se reconnaît facilement à son gros pénis qui fait saillie, plié en genou, derrière le cou à droite et qui est blanc-rosé chez *citrina* et chez les *olivacea* à corps clair, tacheté de noir-ardoise, sur sa face supérieure-externe, chez la plupart des *reticulata* à corps noirâtre, ainsi que chez les *fusca* et les *olivacea* à corps foncé. La femelle, lorsqu'elle est en période d'activité sexuelle comme dans notre matériel d'été à Roscoff, montre un canal vaginal blanc et turgescant. Aucun caractère sexuel secondaire ne permet d'éviter la dissection pour reconnaître les deux sexes. Si l'on choisit, aussi bien chez les individus de taille normale que chez les nains, des Littorines à coquille bien développée et à marge péristomatique obtuse, c'est-à-dire à test de forme « adulte », l'incidence d'individus qui n'ont pas atteint la maturité sexuelle se réduit pratiquement à zéro.

Le tableau IV, 1 donne, sous le titre de « mélange de Roscoff », les résultats du matériel constitué par les animaux utilisés pour les expériences de motilité diurne et nocturne, récolté dans une dizaine de stations entre le laboratoire et l'île Verte. Nous n'avons pas dépassé le nombre de 500 individus par catégorie chromatique, car la méthode de l'échantillonnage progressif nous a toujours donné des rapports voisins de 1/1. Le tableau IV montre que, bien que la réduction des effectifs examinés puisse porter à des oscillations du taux de masculinité sur une échelle locale, l'espèce dans son ensemble, ainsi que ses catégories chromatiques considérées indépendamment, présentent toujours des valeurs proches de 1/1. Une influence sensible de la composition par sexe des lots utilisés dans les expériences sur le comportement de classes chromatiques, peut donc être exclue.

IV. — DESCRIPTION D'UN NOUVEAU PHÉNOTYPE : TORQUATA n.f. (fig. 2).

De très rares *citrina* de Roscoff présentent un type de dessin qui n'avait pas été signalé jusqu'à présent par les auteurs intéressés à la variabilité de *Littorina obtusata*.

Il s'agit d'une bande presque périombilicale rouge bordeaux, irrégulière, tachetée de petites zones plus foncées, ayant l'aspect d'un collier ou d'un chapelet dont les « grains » deviennent de plus en plus larges suivant l'accroissement de la coquille. Nous proposons, pour décrire l'aspect particulier de ce dessin, le nom de *torquata* nova forma (fig. 2). La bande de *torquata* occupe une autre situation et montre un aspect complètement différent de la bande basale de la combinaison *inversicolor* qui peut, parfois, demeurer seule, par effacement de la bande apicale. Chez *citrina*, le dessin *inversicolor* offre, en effet, des bandes continues, plus larges mais moins marquées, colorées en rouge brique, orangé ou cinabre, jamais en bordeaux.

TABLEAU IV
Rapport des sexes.

Stations et phénotypes	Mâles	Femelles	Total	Pourcentage des mâles
1. — Échantillons de taille normale.				
ROSCOFF : mélange phén. principaux :				
<i>citrina</i>	246	254	500	49,2
<i>olivacea</i>	241	259	500	48,8
<i>reticulata</i>	262	238	500	52,4
TOTAL	749	751	1 500	49,9
<i>fusca</i> (mélange)	14	16	30	46,7
<i>aurantia</i> (mélange)	29	31	60	48,3
STATION 26 (Ile Verte, côte SW) :				
<i>citrina</i>	92	69	161	57,1
<i>olivacea</i>	65	64	129	50,4
<i>reticulata</i>	93	97	190	48,9
TOTAL	250	230	480	52,0
ILE DE BATZ :				
<i>reticulata</i> « orangées »	32	38	70	45,7
2. — Échantillons nains.				
ROSCOFF - mélange :				
<i>citrina</i>	6	14	20	30,0
<i>reticulata</i>	15	27	42	35,7
TOTAL	21	41	62	33,9
STATION 27 (Rocher Roléa) :				
<i>citrina</i>	20	13	33	60,6
<i>olivacea</i>	1	2	3	33,3
<i>reticulata</i>	72	82	154	46,8
TOTAL	93	97	190	48,9
STATION 28 (Le Loup) :				
<i>citrina</i>	35	30	65	53,8
<i>reticulata</i>	67	63	130	51,5
TOTAL	102	93	195	52,3
ILE DE BATZ - STATION B-1 (Castell Guen) :				
<i>citrina</i>	15	21	36	41,7
<i>reticulata</i>	153	121	274	55,8
TOTAL	168	142	310	54,2
POINTE PRIMEL :				
<i>citrina</i>	12	12	24	50,0
<i>olivacea</i>	—	2	2	—
<i>reticulata</i>	26	35	61	42,6
TOTAL	38	49	87	43,7
MORGAT :				
<i>citrina</i>	56	66	122	45,9
<i>olivacea</i>	13	5	18	72,2
<i>reticulata</i>	29	31	60	48,3
TOTAL	98	102	200	49,0

De plus, *inversicolor* se réalise aussi sur fond *aurantia*, *olivacea* et même, *reticulata*, tandis que nous n'avons trouvé *torquata* que chez *citrina* et fort rarement (1 p. 1000 à Roscoff). Le « collier » peut d'ailleurs subir des variations considérables en épaisseur et en longueur et n'intéresser que les tours adultes de la coquille. Il rappelle un peu les stries, minces et brun-clair, du dessin linéolé, mais il s'agit ici d'une bandelette moins régulière, plus rouge et toujours isolée et, somme toute, plus marquée. Avec cet ensemble de caractères, il nous semble difficile de proposer pour *torquata*, comme nous l'avions fait pour les phénotypes linéolés (Sacchi, 1961-a) l'hypothèse d'une dérivation indirecte du dessin *reticulata* par suppression

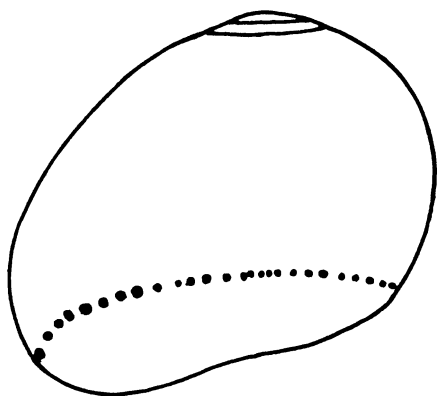


FIG. 2

Littorina obtusata (L.) : phénotype *torquata* n.f. (Roscoff, juillet 1962).

Fond *citrina* jaune citron. Bande « en collier » rouge bordeaux.



de l'activité des chromatophores du bord palléal donnant la « trame » du réticule, les chromatophores de la « chaîne » étant seuls fonctionnels. Le phénotype *torquata* paraît représenter un schéma d'ornementation vraiment nouveau pour l'espèce.

ERRATUM. — Dans notre première note sur le polychromatisme de *L. obtusata* (Sacchi, 1961-a), nous avons attribué par erreur, à Dautzenberg et Fischer (1915), l'emploi du nom *lineolata* pour les phénotypes linéolés (dessin brun-clair à rougeâtre sur fond *citrina*) ; en réalité, le nom proposé par ces auteurs est *rhabdota*. Quant à leur phénotype *tessellata*, nous pensons qu'il s'agit de l'une des nombreuses variations du dessin réticulé, par suppression partielle d'activité de quelques groupes de chromatophores palléaux, du type proposé par nous (bien que son aspect soit différent), pour notre forme *magnei*.

Riassunto

Alcune semplici esperienze compiute per valutare il comportamento differenziale dei più comuni fenotipi di *Littorina obtusata* (L.) hanno permesso di notare che :

- a) *Citrina* è relativamente più attiva di *olivacea*, e, soprattutto, di *reticulata*,

alla luce piena del giorno, senza grandi differenze tra le tre classi cromatiche (tab. I).

b) La specie, nel suo complesso, tollera bene esposizioni a temperature dell'acqua ambiente fino a 35° C; soccombe a 40° C.

c) L'emersione in ambiente secco è peggio tollerata da *reticulata*, ma vi sono differenze sensibili di tolleranza a seconda delle stazioni di provenienza del materiale usato (tab. II).

La relazione tra nanismo, frequenza di *reticulata* e turbolenza ambientale (esposizione a forte moto ondoso) stabilita come una proporzione diretta per Roscoff, è confermabile in altre stazioni della Bretagna nord-occidentale (tab. III, fig. 1). Si prospetta qualche ipotesi per interpretare il fenomeno. Tanto nei nani che negli adulti normali, infine, il rapporto sessi è sensibilmente uguale ad 1:1, ove sia possibile procedere a campionamento sufficientemente casuale.

Un nuovo fenotipo ornamentale (*torquata* f.n.) con unica banda irregolare rossovinosa su fondo *citrina* è poi descritta, rara, per Roscoff.

Zusammenfassung

Einige einfache Experimente, die ausgeführt wurden, um Unterschiede im Verhalten der häufigsten chromatischen Phänotypen von *Littorina obtusata* (L.) zu erfassen, haben gestattet festzustellen, dass:

a) *Citrina* verhältnismässig aktiver ist als *olivacea* und viel aktiver als *reticulata* im vollen Tageslicht. Im Ganzen genommen ist die Art während der Nacht aktiver als am Tage, ohne grosse Unterschiede zwischen den drei chromatischen Klassen (Tab. I).

b) Die gesamte Art erträgt Wassertemperaturen bis zu 35° C gut; sie geht zugrunde bei 40° C.

c) Das trockene Milieu wird weniger gut ertragen von *reticulata*, aber es gibt deutliche Toleranzunterschiede je nach dem Herkunftsort des verwendeten Materials (Tab. II).

Die Beziehung zwischen Zwergwuchs, Frequenz von *reticulata* und Turbulenz der Umwelt (Einwirkung starker Wellenbewegung), die für Roscoff als direktes Verhältnis aufgezeigt wurde, ist auch für andere Fundstellen des Nord-Westens der Bretagne nachweisbar (Tab. III, Fig. 1).

Es werden einige Hypothesen zur Interpretation dieser Erscheinung ins Auge gefasst. Sowohl bei den Zwergformen, als auch bei normalen Adulttieren ist das Verhältnis der beiden Geschlechter ziemlich genau gleich 1:1, wenn es möglich ist, eine genügend zufallsmässige Auswahl zu treffen.

Hierauf wird ein in Bezug auf das Muster neuer Phänotypus (*torquata* f.n.) mit einem einzigen, unregelmässigen, weinroten Streifen auf dem *citrina* Hintergrund, der in Roscoff selten ist, beschrieben.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BARKMAN, J.J., 1956. — On the distribution and ecology of *Littorina obtusata* (L.) and its subspecific units. *Arch. Neerl. Zool.* II, pp. 22-86.
- DAUTZENBERG, P. et FISCHER, H., 1915. — Etude sur *Littorina obtusata* et ses variations. *Journ. Conchyl.*, 62, pp. 87-128.
- HAMEL, G., 1931-1939. — Phéophycées de France. *Paris*.
- JANNSEN, C.R., 1960. — The influence of temperature on geotaxis and phototaxis in *Littorina obtusata* (L.). *Arch. Neerl. Zool.* 13, pp. 500-510.
- KNUDSEN, J., 1949. — Geographical variation of *Littorina obtusata* (L.) in the North-Atlantic. *Vidensk. Medd. Dansk Naturhist. Foren.* III, pp. 247-255.
- SACCHI, C.F., 1961-a. — Contribution à l'étude des rapports écologie-polychromatisme chez un Prosobranchie intercotidal, *Littorina obtusata* (L.) à Roscoff. *Cah. Biol. Mar.* 2, pp. 271-290.
- SACCHI, C.F., 1961-b. — Relazioni ecologia-polichromatismo nel Prosobranchio intercotidale *Littorina obtusata* (L.) a Roscoff. II. - Ricerche biometriche. *Boll. di Zool.* 28, pp. 517-528.
- VAN DONGEN, A., 1956. — The preference of *Littorina obtusata* for *Fucaceae*. *Arch. Neerl. Zool.*, 11, pp. 373-386.