

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES RAPPORTS
ENTRE VARIABILITÉ ET ÉCOLOGIE
CHEZ UN PROSOBRANCHE INTERTIDAL
LITTORINA OBTUSATA (L.).

V. — RECHERCHES DANS LE PLYMOUTH SOUND
(ANGLETERRE S.-W.).

par

C.F. Sacchi

Stazione Zoologica di Napoli.

Résumé

Le comportement de *Littorina obtusata* et de ses formes — chromatiques et de taille — ne diffère pas sensiblement, à Plymouth, dans la nature comme au laboratoire, de celui de l'espèce en Bretagne et en Galice. La taille des adultes normaux est pourtant un peu plus grande à Plymouth qu'à Roscoff ; certaines catégories chromatiques y sont plus rares et le nanisme est plus commun, car le Plymouth Sound est plus battu par les vagues. Le rapport des sexes est légèrement en faveur des femelles chez les normaux et un peu en faveur des mâles chez les nains. Ces derniers ont, par rapport aux normaux, une résistance réduite à la sécheresse, probablement à cause de leur localisation naturelle dans les zones les plus battues (1).

Le Plymouth Sound, baie profonde interposée entre la Cornouailles et le Devon, bien que géographiquement voisin de la région de Roscoff (qui se trouve en face, sur la côte sud de la Manche) en diffère par l'orientation — il est ouvert vers le sud — par l'ampleur des marées — limitées à 4 mètres environ — et, surtout, par le fait que ses côtes sont formées par une alternance de roches d'âge paléozoïque mais de nature chimique diverse. On y trouve en effet des calcaires dévonien à côté de roches volcaniques et de schistes et d'ardoises de type varié.

Dans le cadre de mes recherches, le Plymouth Sound offre donc à la fois la possibilité de contrôler le comportement de *Littorina obtusata*, déjà étudié en Bretagne (Sacchi, 1961-a ; 1961-b ; 1963) et dans la Ria de Vigo (Galice, Espagne du N.-W.) (Sacchi, 1964) et,

(1) Le présent travail a été réalisé grâce à une subvention accordée par le Conseil National des Recherches italien.

Je remercie vivement le Directeur et le personnel du Marine Biological Laboratory de Plymouth pour l'accueil amical qu'ils m'ont réservé.

en même temps, d'étudier pour la première fois, dans une zone limitée, l'influence éventuelle des différences lithologiques sur la distribution de l'espèce et de ses formes, chromatiques et de taille.

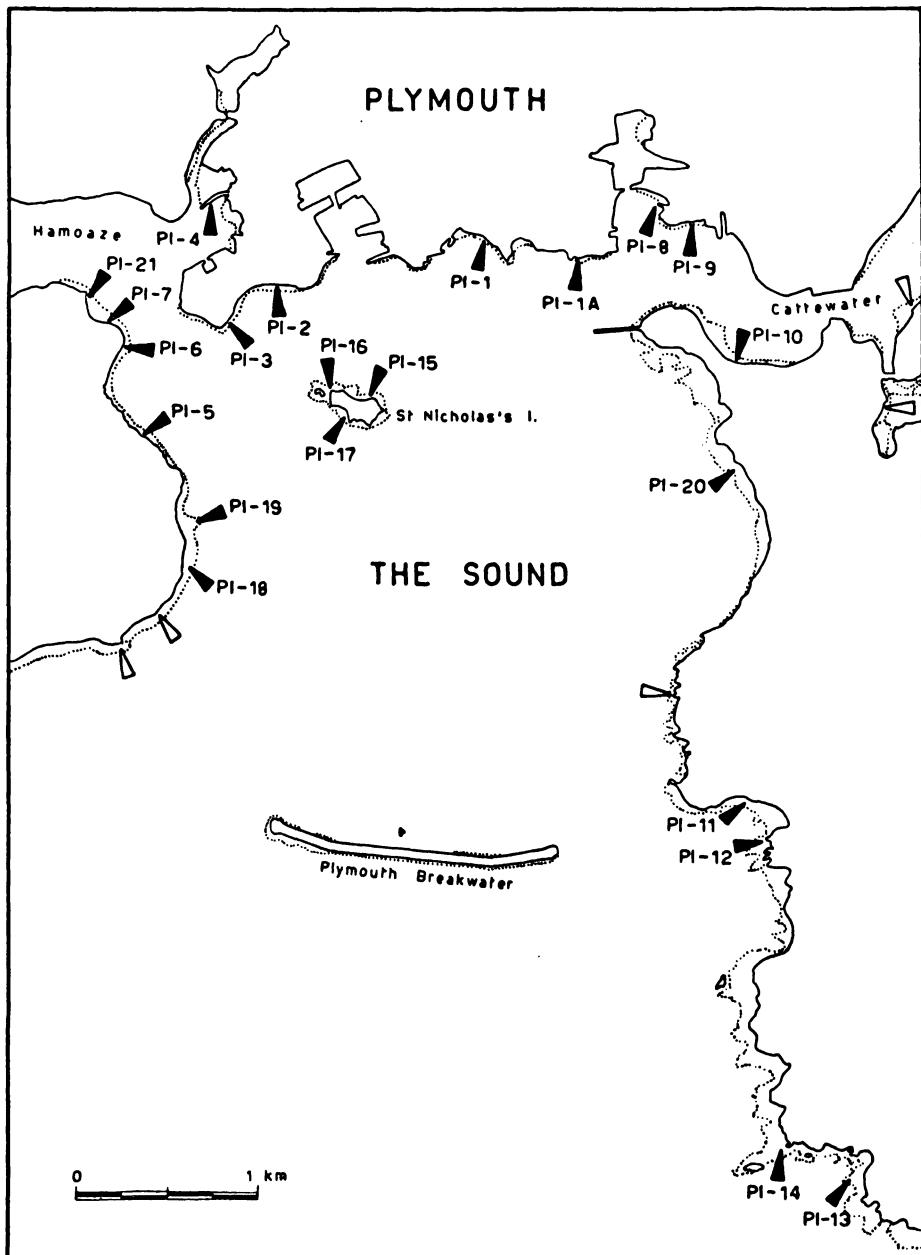


FIG. 1

Carte des stations étudiées dans le Plymouth Sound en août-septembre 1965. Les flèches creuses indiquent des stations où, malgré la présence de *Fucus vesiculosus*, *L. obtusata* ne vit pas ou est fort rare (endroits trop battus ou d'un caractère trop estuarial).

MATÉRIEL, TECHNIQUES ET MÉTHODES.

Mes recherches dans le Plymouth Sound ont eu lieu en août et septembre 1965, donc à la même saison que celles que j'avais accomplies ailleurs. La méthode de récolte est la même et les techniques de classification du polychromatisme et de mesure des tailles ont été également exposées dans mes travaux précédents. Il en est de même pour la méthode d'étude du rapport des sexes, la distribution du nanisme en relation avec le milieu et les différences de comportement des principales classes chromatiques au laboratoire.

DENSITÉ DES PEUPLEMENTS.

En raison de son exposition plus directe à la houle et de ses côtes bien souvent moins abritées, ainsi que de l'ampleur moindre de la zone intertidale, le Plymouth Sound présente une zonation biotique de marée généralement moins régulière et moins continue que dans la région de Roscoff. C'est ainsi que *Fucus vesiculosus* y est plus clairsemé, souvent moins touffu, souvent même sous la

TABLEAU I
Caractéristiques des relevés

| N° | Date | Station | h | BM | or. | li. | t. | N.T. | n. j. |
|--------|------|---------------------|-------|-------|-----|-----|----|-------|-------|
| Pl-1 | 11/8 | West Hoe | 10.50 | 12.23 | S | c | p | 304 | 112 |
| Pl-1/A | 8/9 | Corinthian Club | 10.40 | 11.18 | S | c | p | 535 | 210 |
| Pl-2 | 12/8 | E King Point | 9.50 | 12.45 | S | c | s | 526 | 168 |
| Pl-3 | " | W King Point | 11.00 | " | E | c | s | 323 | 160 |
| Pl-4 | " | Admiral's Hard | 14.00 | " | N | d | s | 550 | 256 |
| Pl-5 | 13/8 | Ravensness Point | 11.50 | 13.01 | NNE | vo | n | 627 | 285 |
| Pl-6 | " | Wilderness Pt. | 13.00 | " | SE | d | n | 840 | 316 |
| Pl-7 | " | Cremyll (Sud) | 14.40 | " | NE | sl | s | 420 | 158 |
| Pl-8 | 17/8 | Coaxside (Ouest) | 14.00 | 14.38 | W | c | s | 348 | 102 |
| Pl-9 | " | Victoria Pier | 15.10 | " | S | d | s | 475 | 37 |
| Pl-10 | 21/8 | Clovelly Bay | 16.10 | 18.48 | E | sl | v | 687 | 109 |
| Pl-11 | 25/8 | Bovisand Bay | 10.10 | 11.29 | SW | sl | nw | 630 | 272 |
| Pl-12 | " | Bovis. Cottage | 11.30 | " | W | sl | nw | 724 | 313 |
| Pl-13 | 26/8 | Heybrook Bay | 11.20 | 12.24 | NW | sl | pw | 700 | 339 |
| Pl-14 | " | Renney Point | 12.40 | " | W | sl | vw | 958 | 191 |
| Pl-15 | 27/8 | I.St.Nicolas (Nord) | 11.00 | 13.13 | NNW | vo | n | 870 | 440 |
| Pl-16 | " | — (Ouest) | 12.10 | " | NW | d | s | 477 | 173 |
| Pl-17 | " | — (Sud) | 13.30 | " | S | vo | s | 722 | 283 |
| Pl-18 | 30/8 | Redding Point | 14.10 | 15.19 | NE | sl | vw | 593 | 217 |
| Pl-19 | " | « The Bridge » | 15.30 | " | E | sl | s | 875 | 322 |
| Pl-20 | 1/9 | Jennycliff | 15.20 | 16.29 | W | vo | vw | 1.006 | 355 |
| Pl-21 | 2/9 | Cremyll Ferry | 15.50 | 17.07 | ENE | d | nw | 930 | 428 |

N° = numéro du relevé ; h = heure du début du travail ; BM = heure de la basse-mer la plus proche ; or. = orientation prédominante de la station ; li. = lithologie prédominante (c = calcaires dévoniens ; d = substratums divers, mélange de calcaires et roches siliceuses ; sl = ardoises et schistes divers, pauvres en calcaire ; vo = roches volcaniques dans le Dévonien) ; t. = conditions météorologiques (n = nuageux ; p = pluvieux ; s = ensoleillé ; v = variable ; w = vent fort) ; N.T. = nombre total d'individus recueillis ; n.j. = nombre de jeunes individus dans ce total.

forme *evesiculosus erectus*, écomorphose peu convenable pour abriter des Littorines. La densité des peuplements de *L. obtusata* est pourtant à peu près du même ordre que sur les côtes bretonnes, en face de Plymouth. Cette densité est donc remarquablement inférieure à celle de Vigo, confirmant le fait qu'à une taille générale réduite correspond un plus grand nombre de Littorines par unité de surface de substratum couvert de *Fucus*, compensation écologique limitant les écarts quantitatifs de la biomasse (tableau I).

MICRO-DISTRIBUTION DES FORMES CHROMATIQUES.

Sur les 14.120 individus considérés dans cette série de 22 relevés (tableau I ; Fig. 1) des trois principales catégories chromatiques, *citrina* constitue 17,8 p. 100 ; *olivacea*, 23,1 p. 100 ; *reticulata*, 56,9 p. 100. Chez les jeunes seuls, pourtant, sur un total de 5.253, ces chiffres deviennent respectivement 20,2 ; 20,4 ; 55,5. Chez les adultes seuls, au nombre de 8.867, ils sont de 16,4 ; 24,8 ; 57,7.

Autrement dit, les jeunes forment 42,1 p. 100 du total des *citrina* étudiées ; 32,8 p. 100 des *olivacea* ; 36,3 des *reticulata*. Comme toujours, sont donc classées comme *citrina*, à l'état juvénile, des Littorines qui seront à l'état adulte des *olivacea*, à cause du développement encore insuffisant de la couche brun-violacé de l'ostracum. Des confusions plus rares peuvent aussi être enregistrées entre de jeunes *olivacea* et de jeunes *reticulata* ou entre de jeunes *citrina* et de jeunes *reticulata* orangées, lorsque le réticule n'est pas encore bien évident. D'autre part, des jeunes à bandes peuvent devenir, à l'état adulte, des individus unicolores ou réticulés. Sur le total des individus à bandes, les jeunes de Plymouth constituent, en effet, environ 76 p. 100 (total = 62, dont 47 jeunes).

C'est donc, comme d'habitude, sur les adultes seuls que sont établis les résultats statistiques du tableau II et de la Fig. 2.

Chez les adultes, le phénomène de prédominance d'*olivacea* en milieu très abrité et de *reticulata* en milieu très exposé aux vagues, est particulièrement net dans le Sound, dont les côtes W. et E. sont en général très battues, ainsi qu'une grande partie de la côte septentrionale, tandis qu'au N.-W. et au N.-E. se détachent de la baie deux appendices, le Hamoaze et le Cattewater, qui correspondent aux embouchures de deux rivières, forment les ports naturels de Plymouth et offrent des milieux bien abrités aux Littorines (Fig. 1 et 2).

De petites oscillations locales, apparemment irrégulières, peuvent parfois être mises en évidence, notamment pour l'échantillon de *Pl-2*, où (tableau I) les *reticulata* sont en excès par rapport à ce qu'on pourrait légitimement attendre dans une station assez abritée.

Ces variations mineures pourraient être rapprochées de petits « effets du fondateur » ou des « area effects », comme à Roscoff et dans la Ria de Vigo. Mais ils ne représentent que des épisodes locaux secondaires, exceptions à une règle écologique qui s'affirme comme vraiment générale.

La plus haute fréquence des *reticulata* à Plymouth (5.120 adultes *reticulata* contre 2.197 *olivacea* et 1.456 *citrina*) est précisément en

relation avec le grand nombre de stations battues que nous avons étudiées dans le Sound.

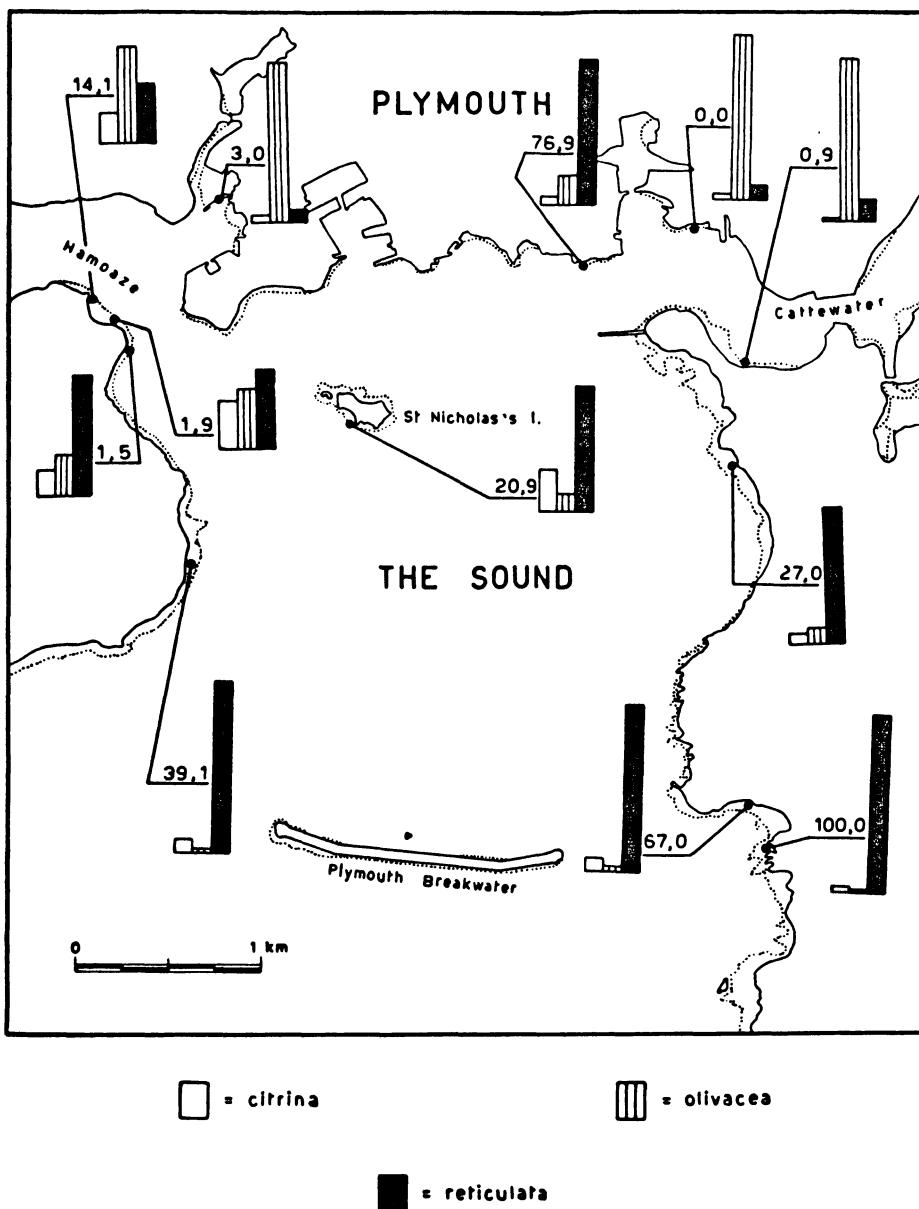


FIG. 2

Fréquences (pourcentages) des adultes des trois principales classes chromatiques (histogrammes) et des nains (chiffres) en quelques stations du Plymouth Sound.

Les formes plus rares forment 2,1 p. 100 du total, 3,9 p. 100 des jeunes et seulement 1,1 p. 100 des adultes, ce qui est surtout le résultat, à Plymouth comme ailleurs, comme je l'ai dit, de la suppres-

sion des bandes chez plusieurs adultes. Il faut pourtant souligner qu'à Plymouth, les catégories *albescens*, *aurantia* et *fusca* sont nettement moins communes qu'en Bretagne et que dans la Ria de Vigo. Je n'ai trouvé aucune *rubens* dans le Sound, au cours de mes recherches.

Le phénotype *rhabdota* paraît également manquer et je n'ai récolté qu'un seul individu *torquata* (Sacchi, 1963). La variabilité chromatique et ornementale des *reticulata* est au contraire à Plymouth aussi riche qu'ailleurs, avec les termes de passage aux dessins de type *ziczac* et *magnei* (Sacchi, 1961-a). Les *reticulata* orangées forment, dans le Sound comme ailleurs, 2 à 3 p. 100 du total de cette classe,

TABLEAU II

Fréquences (pourcentages) des principales formes chromatiques et des individus adultes nains sur le nombre total d'adultes recueillis dans chaque station.

| N° | N. T. adultes | citrina | olivacea | reticulata | nains |
|------------------|---------------|---------|----------|------------|-------|
| <i>Pl-1</i> | 192 | 4,7 | 1,6 | 91,7 | 98,9 |
| <i>Pl-1/A</i> | 325 | 2,5 | 16,3 | 79,7 | 76,9 |
| <i>Pl-2</i> | 358 | 15,6 | 12,8 | 69,8 | 0,5 |
| <i>Pl-3</i> | 163 | 31,3 | 5,5 | 57,7 | 31,3 |
| (<i>Pl-4</i>) | 294 | 4,4 | 88,1 | 7,1 | 3,0 |
| <i>Pl-5</i> | 342 | 50,0 | 6,7 | 40,9 | 23,7 |
| <i>Pl-6</i> | 524 | 13,4 | 20,2 | 65,5 | 1,5 |
| (<i>Pl-7</i>) | 262 | 26,7 | 30,9 | 42,0 | 1,9 |
| (<i>Pl-8</i>) | 246 | 4,5 | 78,0 | 17,5 | 1,2 |
| (<i>Pl-9</i>) | 438 | 1,4 | 89,7 | 8,9 | 0,0 |
| (<i>Pl-10</i>) | 578 | 0,7 | 88,9 | 10,2 | 0,9 |
| <i>Pl-11</i> | 358 | 7,5 | 1,4 | 90,8 | 67,0 |
| <i>Pl-12</i> | 411 | 1,9 | 0,2 | 97,8 | 100,0 |
| <i>Pl-13</i> | 361 | 8,6 | 0,3 | 91,1 | 89,4 |
| <i>Pl-14</i> | 767 | 42,4 | 3,3 | 53,3 | 11,5 |
| <i>Pl-15</i> | 430 | 34,6 | 9,5 | 52,8 | 74,4 |
| <i>Pl-16</i> | 304 | 15,5 | 22,0 | 62,2 | 10,8 |
| <i>Pl-17</i> | 439 | 21,6 | 9,6 | 67,6 | 20,9 |
| <i>Pl-18</i> | 376 | 7,2 | 0,5 | 92,0 | 39,1 |
| <i>Pl-19</i> | 546 | 15,2 | 4,4 | 79,3 | 32,2 |
| <i>Pl-20</i> | 651 | 17,2 | 8,1 | 72,5 | 27,0 |
| (<i>Pl-21</i>) | 502 | 16,5 | 51,2 | 31,3 | 14,1 |

Les numéros des relevés entre parenthèses correspondent aux stations les plus calmes et abritées ; les numéros en italiques indiquent, au contraire, les stations les plus battues par les vagues.

tandis que le reste est formé d'individus brun-violacé (90 p. 100 environ) ou brun-verdâtre. Les individus à fond et réticule d'une nuance nettement *olivacea* représentent 5 p. 100 environ des *reticulata* du Sound.

Chez les formes à bandes, 60 p. 100 à peu près sont constituées par des phénotypes à fond *olivacea* et à deux bandes vert foncé (dessin *inversicolor*) ; 20 p. 100 par des *inversicolor* à fond *citrina* et bandes orangées ou rougeâtres. Les *inversicolor-reticulata* (bandes brunes sur fond réticulé, plus ou moins brun-verdâtre) sont aussi rares à Plymouth qu'à Roscoff.

La liaison nanisme-couleur est très marquée dans le Sound. Pour 2.716 adultes nains, on a 400 *citrina* (14,7 p. 100) ; 127 *olivacea* (4,7

p. 100) ; 2.151 *reticulata* (79,2 p. 100). Les catégories mineures ne représentent, avec 38 individus, que 1,4 p. 100. Si l'on considère le pourcentage de nains par rapport au nombre total d'adultes de chaque catégorie chromatique, on trouve que *citrina* comprend 27,5 p. 100 de nains ; *reticulata* 42,0 p. 100 ; *olivacea* 5,8 p. 100 seulement. Le tableau II montre d'ailleurs directement que les stations les plus riches en nains ont également les plus faibles fréquences d'*olivacea* (voir aussi Fig. 2).

Quant à *citrina*, sa fréquence relativement élevée à la surface des *Fucus* est un fait général même à Plymouth, bien que ce phénotype y soit moins commun, dans l'ensemble, qu'à Roscoff. Mais l'état des *Fucus* du Sound n'est souvent pas comparable à celui de la côte bretonne et une étude quantitative comme celle que j'ai réalisée à Roscoff (Sacchi, 1961-a) n'y est pas possible. Des expériences de laboratoire (voir ci-dessous) confirment, pour Plymouth, la plus haute tolérance de la lumière directe par *citrina*.

VARIATIONS DE TAILLE.

Le tableau II donne le pourcentage des « nains » parmi les adultes de chaque station. La définition de « nain » a été donnée précédemment (Sacchi, 1961-b). Pour Plymouth j'ai considéré comme « nains » les adultes chez lesquels la valeur du paramètre « a » de Colman (1932), qui correspond à peu près au grand diamètre de la coquille, est inférieure à 13,5 mm (Fig. 3).

La plupart des adultes « nains » habitent les stations fortement battues par les vagues, comme en Bretagne et dans la Ria de Vigo (tableau II). On peut atteindre 100 p. 100 de nains dans des endroits très battus (échantillon de *Pl-12*). Des stations très abritées peuvent au contraire (comme *Pl-9*) n'avoir aucun nain.

Il existe toutefois, à Plymouth comme ailleurs, un nanisme apparemment sans signification écologique, avec de rares individus nains au milieu de populations dont les adultes ont des tailles normales et vivent dans des milieux bien abrités. Ce nanisme est peut-être en relation avec des facteurs pathologiques individuels, ou avec la tendance de l'espèce à un dimorphisme sexuel de taille (voir ci-dessous). Mais d'autres cas de nanisme sont évidemment liés à des conditions mésologiques peu favorables : c'est ainsi qu'avant de s'éteindre définitivement dans un milieu trop estuarial, *Littorina obtusata* vit sur la côte sud de la partie interne du Cattewater avec des populations réduites en effectif et formées presqu'uniquement de nains.

Des stations à caractères intermédiaires, qui offrent des niches très battues voisinant avec des micro-milieux plus abrités, ont des populations adultes formées en partie par des nains, en partie par des individus normaux (Fig. 3, échantillon de Redding Point, stat. *Pl-18*). Le polygone de fréquence relatif à ces échantillons est nettement bimodal comme dans la Ria de Vigo, malgré la grande différence, en valeur absolue, entre les Littorines de la Manche et celles de la Galice. En effet, les adultes « normaux » de la Ria de Vigo sont à

peine plus grands que les « nains » de Roscoff ou de Plymouth ; quant aux « nains » de Vigo, ils sont vraiment minuscules (Sacchi, 1964).

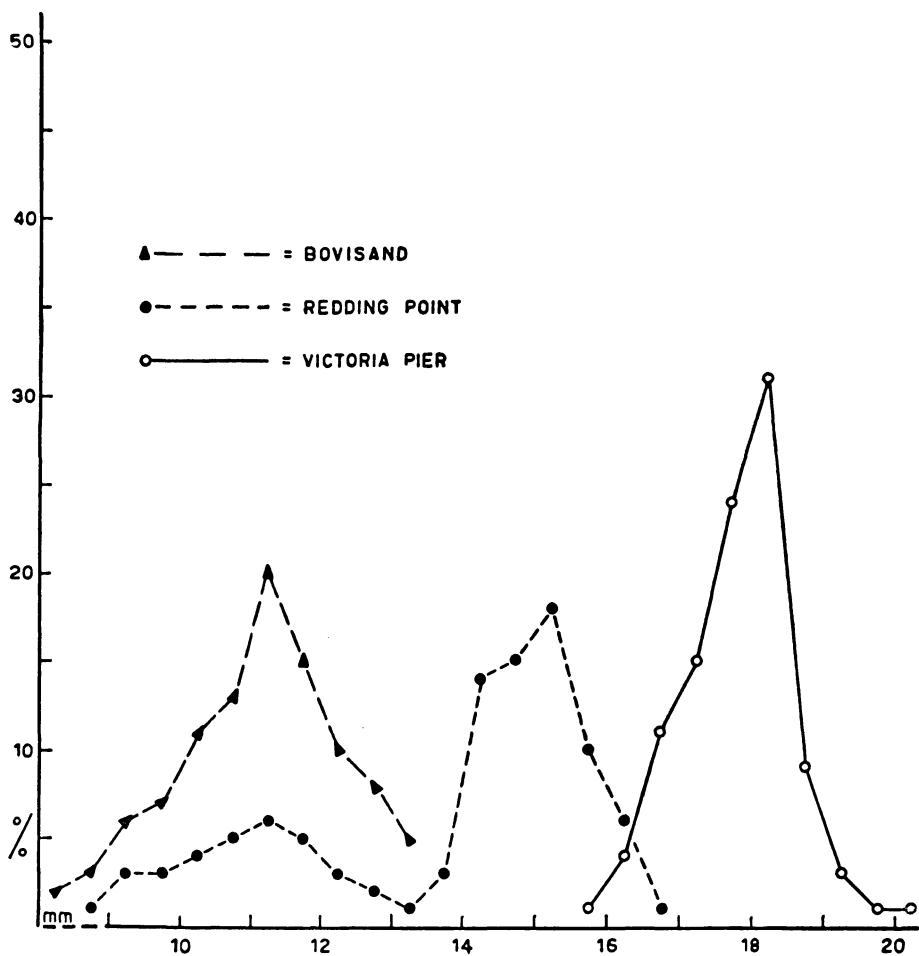


FIG. 3

Polygone des fréquences (pourcentages) construit pour le paramètre « *a* » de Colman (grand diamètre de la coquille) pour trois échantillons adultes de *L. obtusata* du Plymouth Sound. Classes d'un demi-millimètre d'intervalle. L'échantillon de population de Bovisand Cottage (St. Pl-12) se compose entièrement de nains ; celui de Victoria Pier (St. Pl-9) se compose de « géants ». L'échantillon de Redding Point (St. Pl-18) représente une population « mixte » de normaux et de nains, habitant un milieu constitué par de petits rochers isolés, offrant un bon abri, au milieu d'un champ de blocs très battus.

La structure de l'échantillon de Pl-18 est également celle des populations qui habitent d'autres stations où les micromilieux abrités l'emportent sur les niches très exposées ; c'est le cas de la population de la station Pl-20 (tableaux II et III). La situation inverse se présente pour la station Pl-1/A (et pour Pl-11 et Pl-13) où les nains sont plus fréquents que les normaux, car il s'y trouve plus de micromilieux battus que de niches abritées.

Ces stations « mixtes » ont seules des dispersions (écart-types) assez importantes des mesures autour de leurs moyennes (tableau III). Chez les autres populations plus ou moins « pures », les écart-types ont, comme d'habitude, des valeurs modestes.

D'une manière générale, l'on peut remarquer que la taille des Littorines adultes « normales » du Plymouth Sound est plus grande que celle des Littorines de Roscoff où aucune des populations que j'ai examinées ne se compose de « géants » comparables aux échantillons des stations *Pl-8*, *Pl-9* et *Pl-10* (Fig. 3).

TABLEAU III

Variation de la taille de *L. obtusata* de quelques stations : moyennes en millimètres et écart types (déviations standards) relatives. Pour chaque station, le nombre des individus adultes mesurés est de 100. Les paramètres employés sont les paramètres de Colman (1932).

| Echantillon (N° relevé) | P A R A M È T R E S | | |
|---|---------------------|--------------|--------------|
| | a | b | c |
| <i>Pl-1/A</i> | 11,82 ± 2,67 | 9,17 ± 2,09 | 10,93 ± 2,63 |
| <i>Pl-6</i> | 16,37 ± 0,61 | 12,65 ± 0,37 | 15,41 ± 0,77 |
| <i>Pl-9</i> | 17,87 ± 0,77 | 13,32 ± 0,30 | 16,75 ± 0,76 |
| <i>Pl-12</i> | 11,14 ± 1,20 | 8,99 ± 1,13 | 10,50 ± 1,15 |
| <i>Pl-18</i> | 13,17 ± 1,45 | 11,04 ± 1,67 | 12,96 ± 2,02 |
| <i>Pl-20</i> | 14,06 ± 1,64 | 11,07 ± 1,48 | 13,20 ± 1,91 |
| <i>Catégories chromatiques</i> (mélange d'adultes normaux des stations de <i>Pl-2</i> à <i>Pl-8</i>) | | | |
| <i>citrina</i> | 16,47 ± 0,68 | 12,71 ± 0,58 | 15,62 ± 0,40 |
| <i>olivacea</i> | 16,48 ± 0,67 | 12,72 ± 0,83 | 15,60 ± 0,83 |
| <i>reticulata</i> | 16,47 ± 0,87 | 12,73 ± 0,73 | 15,62 ± 0,95 |

Comme station « moyenne » du Plymouth Sound, aussi bien en mésologie que pour la taille de ses Littorines, on peut prendre *Pl-6* : ses moyennes sont, à leur tour, supérieures aux moyennes d'une station « typique » de Roscoff (Sacchi, 1961-b). Il en est de même pour les individus mesurés parmi les adultes des trois catégories chromatiques principales, résultat d'un mélange au hasard réalisé entre les adultes normaux de quelques stations voisines du Marine Biological Laboratory de Plymouth et qui représentent ainsi des « moyennes » de conditions écologiques assez variées. Le tableau III montre qu'entre ces catégories, il n'existe pas de différence de taille appréciable, car le calcul du « t » de Student montre que les faibles différences mises en évidence entre *citrina*, *olivacea* et *reticulata* ne sont significatives pour aucun des trois paramètres adoptés. Ces moyennes dépassent nettement les moyennes du matériel de Roscoff, choisi de la même manière.

RAPPORT DES SEXES.

Il est voisin de 1 : 1 à Plymouth comme ailleurs, mais avec un léger déplacement en faveur des femelles, un peu plus sensible qu'à Vigo (Sacchi, 1964). Le tableau IV ne donne que les résultats par

classe de couleur, mais l'examen du matériel disséqué, station par station, montre, comme ailleurs, que des effectifs plus faibles peuvent donner des écarts fortuits plus sensibles du rapport 1 : 1.

Il est intéressant de remarquer qu'ici encore, comme à Vigo, le rapport des sexes est plus nettement en faveur des femelles chez les adultes normaux que chez les nains, où l'on trouve même un petit excès de mâles. Ce résultat vient appuyer l'hypothèse qu'il existe, chez *L. obtusata*, une faible tendance vers le dimorphisme de taille des deux sexes, un peu analogue à ce que Gallien et de Larambergue (1938) ont pu démontrer chez *Lacuna pallidula*. Des données plus nombreuses seront pourtant nécessaires, surtout obtenues en d'autres saisons, pour confirmer définitivement cette hypothèse.

Chez les nains de Plymouth, comme chez les nains des côtes bretonnes et de la Ria de Vigo, la forme du pénis est différente de

TABLEAU IV
Rapport des sexes.

| Classe | Mâles | Femelles | TOTAL | mâles |
|----------------------|-------|----------|-------|-------|
| a) Adultes normaux : | | | | |
| <i>citrina</i> | 546 | 638 | 1.184 | 46,1 |
| <i>olivacea</i> | 795 | 803 | 1.598 | 49,7 |
| <i>reticulata</i> | 1.163 | 1.297 | 2.460 | 47,3 |
| TOTAL | 2.504 | 2.738 | 5.242 | 47,8 |
| b) Adultes nains : | | | | |
| <i>citrina</i> | 208 | 181 | 389 | 53,5 |
| <i>olivacea</i> | 72 | 67 | 139 | 51,8 |
| <i>reticulata</i> | 1.168 | 1.138 | 2.306 | 50,7 |
| TOTAL | 1.448 | 1.386 | 2.834 | 51,1 |
| c) Total : | | | | |
| <i>citrina</i> | 754 | 819 | 1.573 | 47,9 |
| <i>olivacea</i> | 867 | 870 | 1.737 | 49,9 |
| <i>reticulata</i> | 2.331 | 2.435 | 4.766 | 48,9 |
| <i>aurantia</i> | 28 | 26 | 54 | 51,8 |
| T O T A L | 3.980 | 4.150 | 8.130 | 48,9 |

celle des adultes normaux, avec un développement relativement beaucoup plus marqué de la région terminale par rapport aux parties proximale et moyenne-glandulaire (Sacchi, 1966).

Le rapport des sexes ne varie pratiquement pas d'une catégorie chromatique à l'autre (tableau IV), fait déjà mis en évidence pour Roscoff et pour Vigo.

COMPORTEMENT A LA LUMIÈRE.

Par les mêmes techniques expérimentales et par les mêmes méthodes d'évaluation des déplacements, j'ai testé à Plymouth les réactions de déplacement à la lumière et à l'obscurité des trois principales catégories de couleurs, comme à Roscoff (Sacchi, 1963).

L'interprétation des résultats (Fig. 4) se prête aux mêmes restrictions, car les Littorines qui sont retombées ou sont revenues spontanément sur la ligne de départ ne sont pas considérées comme s'étant déplacées dans le bassin. Malgré ces difficultés, les résultats de la figure 4 confirment les données de Roscoff. Ils sont tirés, pour *citrina*, de 16 expériences à la lumière et de 16 à l'obscurité (pour un total respectivement de 505 et de 482 individus) ; pour *olivacea*, de 12 expé-

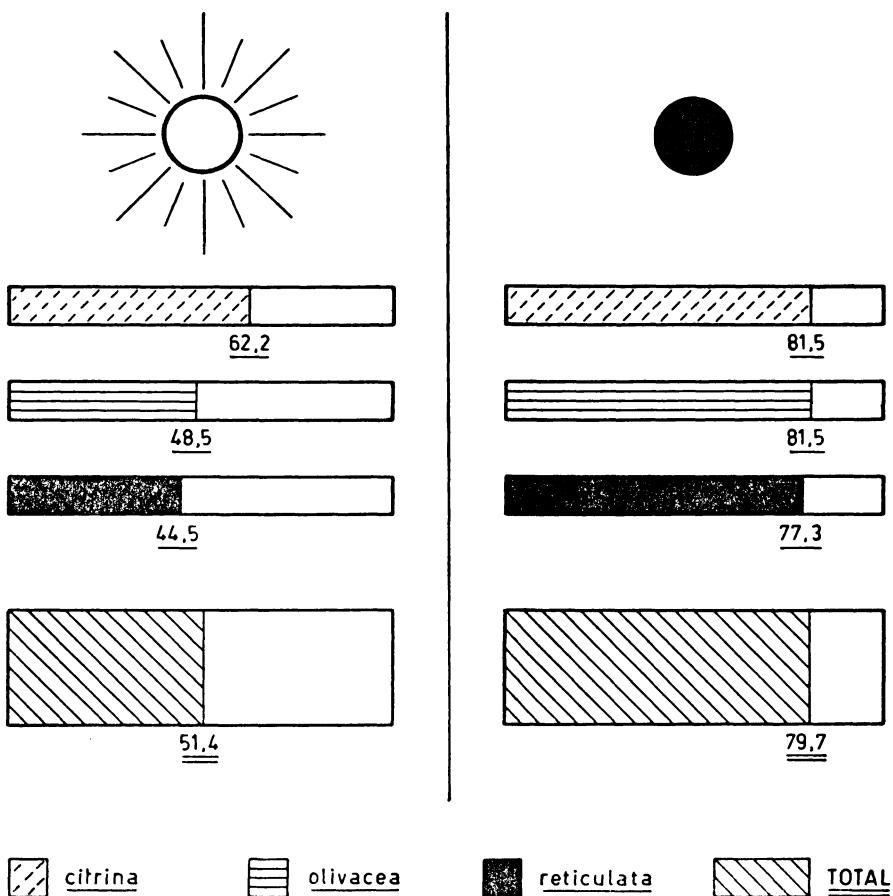


FIG. 4

Pourcentages moyens des déplacements d'adultes normaux au laboratoire, chez les trois principales classes chromatiques et chez l'ensemble des individus testés, en pleine lumière (à gauche) et dans l'obscurité (à droite).

riences à la lumière et de 12 à l'obscurité (pour 355 et 287 individus) ; pour *reticulata*, de 16 expériences à la lumière et de 16 également à l'obscurité (pour 627 et 564 individus respectivement). Cela donne un total de 1.487 Littorines testées à la lumière et de 1.333 testées à l'obscurité. Le plus haut pourcentage des déplacements enregistrés à Plymouth, tant à la lumière qu'à l'obscurité, est surtout dû à la méthode plus complète et plus soignée d'évaluation des déplacements, même limités ; il est pourtant intéressant de remarquer que les pour-

centages de Plymouth et de Roscoff (Sacchi, 1963) présentent des différences relatives peu marquées et que ces différences jouent toujours dans le même sens.

La plus grande mobilité des *citrina* en pleine lumière directe, par rapport à *olivacea* et à *reticulata*, se trouve donc confirmée, ce qui peut expliquer pourquoi *citrina* demeure plus longtemps à la surface des algues à basse-mer, pendant la journée (au cours de la nuit, la mobilité de toute l'espèce à basse-mer est plus forte, même dans la nature, et des Littorines appartenant à toutes les catégories chromatiques peuvent se trouver à la surface des algues).

Il est intéressant de remarquer que *reticulata* s'affirme comme la moins mobile des trois catégories testées, aussi bien la nuit que le jour. Dans l'obscurité, toutefois, le comportement des Littorines au laboratoire montre que les avantages de *citrina* sont annulés, puisque *Littorina obtusata* suit le rythme nycthéméral d'activité à sommet nocturne que manifestent tant d'autres espèces de la faune de marée.

Il se peut que *reticulata* soit particulièrement sensible à la lumière du fait que la totalité des individus employés dans ces expériences (afin de permettre, comme à Roscoff, de les distinguer immédiatement et même de loin des *olivacea*) avaient un test très foncé et noirâtre et un corps noir ébène, tandis que la totalité des *olivacea* étaient à test vert-olive et à corps blanchâtre. Mais ces remarques ne sont pas valables pour le comportement nocturne des *reticulata* qui, si elles se montrent bien plus mobiles à l'obscurité qu'à la lumière, comme les autres catégories testées, ont des pourcentages de déplacement plus faibles que celles-ci. En somme, *reticulata* semble s'adapter moins bien à la vie en bassin fermé. Puisque ce milieu artificiel a plus d'analogies avec des milieux calmes de marée, son comportement pourrait permettre un essai d'explication de la préférence de *reticulata* pour des stations plus battues, à eau plus turbulente et plus continuellement renouvelée.

RÉSISTANCE A L'ÉMERSION.

Les mêmes techniques qu'à Roscoff (Sacchi, 1963) ont été suivies aussi pour une série d'expériences sur la tolérance des Littorines à l'émersion en milieu sec (humidité relative de l'air de la pièce entre 60 et 70 p. 100, comme par temps serein sur la grève). La survie a été évaluée définitivement 12 heures après la réintroduction des animaux dans l'eau, bien que le retour à la vie active soit réalisé, d'ordinaire, presque totalement dans des limites allant de quelques minutes seulement à une heure après la réimmersion. Ces expériences, pour les adultes normaux, ont donné les résultats suivants : après 72 heures en milieu sec, le taux de mortalité oscille entre 0 et 5 p. 100 ; après des périodes variant entre 100 et 120 heures, le taux de mortalité atteint 12 à 20 p. 100 ; mais, après 140 heures d'émersion, il dépasse 70 p. 100.

Un seuil paraît exister entre 130 et 140 heures, malgré les différences qu'il est possible, à Plymouth comme à Roscoff, d'établir

entre échantillons venant de stations diversement orientées et abritées, donc soumis à l'origine à des durées diverses de périodes d'émersion dans la nature. Il est néanmoins évident que, si 4 à 5 jours d'émersion représentent des valeurs parfois atteintes en zone intertidale (fonds bas, stations bien abritées, etc.), des émersions plus prolongées ont peu de chances de se réaliser, au moins dans des stations encore suffisamment « marines » par leurs caractères, pour que *L. obtusata* y vive.

Aucune différence dans la résistance à la dessication n'a pu être démontrée à Plymouth entre des adultes normaux des catégories chromatiques testées (*citrina*, *olivacea*, *reticulata*, un petit nombre d'*aurantia* et quelques *versicolor* vertes).

Quant aux nains, leur résistance est bien moins prolongée. 72 heures de traitement suffisent à provoquer au moins 15 p. 100 de mortalité ; 84 heures portent ce taux à plus de 21 p. 100 ; 96 heures provoquent la mort de 75 p. 100 des individus. Des contrôles effectués en même temps sur des adultes normaux des mêmes stations que les nains testés n'ont pourtant pas donné pour ceux-ci des résultats différents de ceux que nous venons d'exposer pour le reste des normaux.

Il semble bien probable que les différences entre « normaux » et « nains » doivent surtout se rapporter à la localisation micro-écologique différente des deux catégories, les nains habitant surtout des milieux très battus (qui restent donc plus longtemps humides et qui sont plus complètement arrosés d'embruns par basse-mer) ou, lorsque l'on a affaire à des populations « mixtes », les niches les plus battues de chaque station. Ils sont donc normalement moins longtemps exposés, dans la nature, à vivre en milieu vraiment sec.

RELATION ENTRE LA VARIABILITÉ ET LA NATURE LITHOLOGIQUE DU SUBSTRATUM.

Les tableaux I, II, III montrent qu'il n'existe aucune relation évidente chez *L. obtusata* entre la nature lithologique du substrat rocheux (calcaire ou siliceux) et la distribution des catégories chromatiques ou de taille. L'espèce semble être, à ce point de vue, uniquement influencée par l'exposition aux vagues et par les caractéristiques physiques du milieu dérivant de cette exposition.

Pourtant, nous avions mis en évidence chez *L. neritooides* (L.) de la baie de Naples, des variations de densité des peuplements et de taille qui paraissent dues, au moins indirectement, aux différences lithologiques entre calcaires, basaltes et tufs volcaniques. Il est toutefois naturel que le comportement de *L. obtusata* ne suive pas les mêmes règles (Natale et Sacchi, 1962).

En effet, *L. neritooides* occupe surtout l'étage supralittoral et mène, à l'état adulte, une vie « subterrestre ». *L. obtusata* est, au contraire, une espèce de l'étage de mi-marée, presque monophage (sur *Fucus vesiculosus*) à l'état adulte, et localisée encore plus bas (sur *Fucus serratus*) à l'état juvénile.

Que cette espèce dépende surtout de la mer pour ses besoins en calcaire, comme la plupart des Mollusques littoraux, est bien démontré par l'épaisseur de son test, même en région franchement siliceuse (Bretagne, Galice) où ses coquilles représentent alors une fraction non négligeable des débris calcaires d'origine marine utilisés précisément pour les amendements de terres locales trop pauvres en calcium. Quant aux autres différences, d'ordre plutôt mécanique, qu'entraînent les variations lithologiques du substrat, *L. obtusata*, à l'opposé de *L. neritoides*, qui adhère directement aux rochers, n'établit avec ceux-ci que des relations très indirectes, par l'intermédiaire des *Fucus* qui lui servent à la fois de pabulum et d'abri.

Riassunto.

L'Autore conferma pel Plymouth Sound il comportamento di *Littorina obtusata* già studiato, in natura ed in laboratorio, nella regione di Roscoff e nella Ria di Vigo (Galizia). In particolare, la microdistribuzione delle principali categorie cromatiche e di mole segue le stesse regole ecologiche. La specie raggiunge tuttavia a Plymouth moli maggiori che a Roscoff, e perciò molto maggiori che a Vigo; alcune categorie cromatiche minori sono assai più rare; il nanismo è più diffuso, in relazione alla minor protezione contro il moto ondoso delle coste di Plymouth. Il rapporto sessi à un po' in favore delle femmine negli adulti normali; lievemente in favore dei maschi negli adulti nani. La resistenza in ambiente secco è nettamente minore nei nani, probabilmente in relazione all'habitat caratteristico di questi (stazioni molto battute dalle onde).

Zusammenfassung

Das Verhalten von *Littorina obtusata* und seiner Farb- und Grössenvarietäten ist nicht sehr verschieden, sowohl in der Natur, als auch im Laboratorium, zwischen Plymouth einerseits und der Bretagne und Galizien andererseits. Die normalen Adulttiere sind etwas grösser in Plymouth als in Roscoff; bestimmte Färbungstypen sind dort seltener und die Zwergformen sind häufiger, weil der Plymouth Sound stärkerem Wellenschlag ausgesetzt ist. Bei den Normaltieren sind die Weibchen etwas häufiger, bei den Zwergformen die Männchen. Die Zwergformen haben eine geringere Widerstandskraft gegen die Trockenheit, wahrscheinlich weil sie normalerweise in der Wellenschlagzone leben.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- COLMAN, J.-J., 1932. — A statistical analysis of the species concept in *Littorina*. *Biol. Bull.*, 62, pp. 223-243.
- GALLIEN, L. et DE LARAMBERGUE, M., 1938. — Biologie et sexualité de *Lacuna pallidula* (Da Costa). *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, 13, pp. 293-305.
- NATALE, T. et SACCHI, C.F., 1962. — Sur les relations entre le chimisme du substratum, la densité des peuplements et la taille chez *Littorina neritoides* (L.) de la baie de Naples. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 32, suppl., pp. 133-144.
- SACCHI, C.F., 1961 a. — Contribution à l'étude des rapports écologie-polychromatisme chez un Prosobranche littoral, *Littorina obtusata*. *Cah. Biol. Mar.*, 2, pp. 271-290.
- SACCHI, C.F., 1961 b. — Relazioni ecologia-policromatismo nel Prosobranco intertidale *L. obtusata* (L.). II. - Ricerche biometriche. *Boll. di Zool.*, 28, pp. 517-528.
- SACCHI, C.F., 1963. — Contribution... III. - Données expérimentales et diverses. *Cah. Biol. Mar.*, 4, pp. 299-313.
- SACCHI, C.F., 1964. — Relazioni tra ecologia e policromatismo... IV. - Studio sulla Ria di Vigo. *Arch. Zool. It.*, 49, pp. 93-156.
- SACCHI, C.F., 1966. — Sur le dimorphisme du pénis chez *Littorina obtusata* (L.). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 262 (D), pp. 2370-2372.