

FACTEURS ÉCOLOGIQUES ET CYCLE SEXUEL DE *LITTORINA SAXATILIS* (OLIVI) (MOLLUSQUES, GASTÉROPODES).

par

Joseph Bergerard

Station biologique de Roscoff

Résumé

A l'opposé d'autres espèces de Littorines qui présentent au cours de l'année une longue période de repos sexuel, marquée par la régression des glandes génitales, des glandes annexes et du pénis chez le mâle, *Littorina saxatilis* est réputée se reproduire toute l'année. On a pu montrer que certaines populations subissent cependant une régression importante de l'activité sexuelle en été et mettre ce phénomène en rapport avec les facteurs écologiques locaux. Ce fait doit avoir une répercussion sur les densités des populations.

Littorina saxatilis, qui habite très communément la frange littorale de nos côtes, est une espèce vivipare ne possédant pas de larve pélagique. Le fait supplémentaire qu'elle semble ne pas se déplacer beaucoup au cours de sa vie a favorisé l'existence de multiples variétés ou sous-espèces (James, 1968; Fischer-Piette, Gaillard et James, 1964). Certaines de ces variétés constituent localement de véritables espèces, telle dans les environs de Roscoff, *Littorina nigrolineata*, redevenue ovipare, et qui occupe une zone de marée immédiatement inférieure à la variété *rudis*, au moins sur les côtes moyennement ou fortement abritées (Deyglun, 1955). On peut, d'autre part, mettre en évidence, à l'intérieur de chacune des grandes variétés, une variation des différents caractères de la coquille (proportions, couleur, épaisseur) et des parties molles, en particulier de la pigmentation des tentacules et du nombre de glandes péniales chez le mâle, en fonction du degré d'exposition de la côte à l'action des vagues (James, 1968a).

D'autre part, les Littorinidae sont connus pour présenter souvent un cycle annuel de maturation sexuelle, marqué par la régression en été des glandes génitales, des glandes annexes de l'appareil femelle et du pénis chez le mâle (Linke, 1933 ; Gallien et de Larambergue, 1938). Le comportement de *Littorina saxatilis*, à cet égard, semble complexe et mal connu. En effet, Pelseneer (1934) déclare que l'on trouve des femelles gestantes à toute époque de l'année. Cependant, James (1968b) fixe deux maximums de sortie des jeunes de la poche incubatrice des femelles, en janvier-février et juillet-août, pour la sous-

espèce *tenebrosa*. D'autre part, Berry (1961) a montré, pour une population du Sud-Ouest de l'Angleterre, une régression marquée des glandes génitales, ainsi que du nombre des embryons en développement chez les femelles et de la taille du pénis chez les mâles, en juin, juillet et août. De plus, les femelles manifestent une régression moins marquée de l'ovaire en février.

Des examens de populations appartenant à la variété *rudis* et vivant sur la côte Nord de la Bretagne, au voisinage de la Station Biologique de Roscoff, nous ont montré en été 1969 que, si certaines populations étaient bien en phase de repos sexuel, il n'en était pas de même pour d'autres populations. Nous avons donc tenté parallèlement de suivre le cycle sexuel de quelques populations au cours de l'année et, d'autre part, de déceler, au cours de l'été 1970, les facteurs écologiques qui permettraient d'expliquer une telle diversité.

Techniques

Les animaux collectés dans diverses stations sont mesurés au pied à coulisse à la précision du 10^e de mm pour trois dimensions : hauteur de la coquille (c), hauteur du dernier tour de spire (a) et largeur de la coquille (b), critères déjà adoptés par Colman (1932). Ils sont ensuite sortis de la coquille et examinés à la loupe binoculaire ; parfois certains éléments sont observés au microscope : présence de spermatozoïdes dans la vésicule séminale, taille approximative des ovocytes dans l'ovaire, nature des parasites rencontrés.

Pour la femelle, on peut ainsi classer en différentes catégories de maturité : l'ovaire, suivant le développement de l'organe et la taille des ovocytes ; les glandes annexes (glande de l'albumine et glande de la coquille) suivant leur état de développement et de réplétion ; enfin, l'on note la présence ou l'absence d'embryons en développement dans la poche incubatrice, leur état d'évolution et leur nombre approximatif.

Pour les mâles, on peut de même exprimer le degré de maturité à partir de l'observation du testicule (taille, aspect), de la vésicule séminale, suivant qu'elle contient ou non des spermatozoïdes, de la prostate et, enfin, du pénis dont la taille et l'état de développement des glandes péniales varie beaucoup.

La considération de ces différents éléments permet une appréciation très fine de l'état de maturité sexuelle dans les deux sexes. Notons que le travail n'a porté jusqu'ici que sur des animaux adultes. Les individus parasités par des larves de Trématodes, particulièrement abondants dans certaines populations, ont été systématiquement écartés de la présentation des résultats puisque ces larves entraînent très généralement une castration parasitaire extrêmement sévère. Nous ne retiendrons, pour l'exposé de ces résultats, que des catégories assez larges qui permettent d'exprimer convenablement les variations observées. On a ainsi retenu, pour les femelles trois catégories :

1) *femelles gestantes*. Il existe généralement dans la poche incubatrice, un grand nombre d'embryons à tous les états d'évolution. Les glandes annexes (glande de l'albumine et glande coquillière)

sont actives, quoique de volume plutôt réduit. L'ovaire, bien développé, contient habituellement de gros ovocytes ;

2) *femelles mûres, mais non gestantes*. La poche incubatrice ne contient pas d'embryons. Les glandes annexes sont hypertrophiées et blanchâtres. L'ovaire présente des ovocytes de taille maximum ;

3) *femelles immatures*. Il n'y a pas d'embryons dans la poche incubatrice et l'ovaire, comme les glandes annexes, présente les états de réduction, ou de non fonctionnement, les plus divers.

Pour les mâles, on retiendra seulement deux catégories bien tranchées :

1) *mâles mûrs*. Le pénis est bien développé, avec des glandes péniales saillantes et très visibles. La prostate, de couleur rosâtre, est de grande taille, la vésicule séminale blanche et gonflée de sperme. Le testicule forme un organe massif, de couleur généralement assez claire, tranchant sur le fond brunâtre de la glande digestive ;

2) *mâles immatures*. Le pénis est de très petite taille, en forme de lame triangulaire, sans glandes péniales visibles. La prostate, de taille réduite, présente une couleur rougeâtre. La vésicule séminale, très réduite, apparaît brunâtre ; elle est vide de spermatozoïdes. Enfin, le testicule se présente en minces filets, généralement de couleur rouge vif, intercalés dans la glande digestive. Dans la plupart des populations étudiées, il existe, pour les mâles, quelques individus présentant des caractères intermédiaires entre ces deux catégories ; dans un but de simplification nous ne les considérerons pas pour l'instant.

Résultats

Les résultats sont présentés sous forme de tableaux indiquant les pourcentages d'individus de chaque catégorie rencontrés dans la population étudiée. Chaque échantillon correspond habituellement à l'examen d'une centaine d'animaux ou davantage.

Le tableau 1 montre que pendant l'été (juillet-août) on peut trouver des populations à des états de maturité très divers, depuis une très grande majorité d'animaux mûrs, aussi bien mâles que femelles, jusqu'à pratiquement aucun. Il est d'ailleurs à noter qu'il existe, en général, une correspondance assez étroite entre la proportion des mâles mûrs et celle des femelles gestantes. Signalons également que l'on ne saurait considérer les animaux immatures comme des jeunes n'ayant jamais encore atteint la maturité sexuelle. En effet, les tailles moyennes des coquilles ne sont en aucun cas significativement différentes entre les diverses catégories de maturité d'une même population, bien que la taille atteinte puisse varier beaucoup d'une population à l'autre.

Il était désormais tentant d'essayer de traduire en termes écologiques cette variation d'état de maturité. Il faut, en effet, noter que si l'on rencontre *L. saxatilis* sur les portions de côte protégées, ou relativement protégées, de l'action des vagues, on peut également les trouver, parfois en grande abondance, sur les côtes battues. On peut, en fait, distinguer trois habitats principaux. Sur les côtes exposées

à l'action des vagues, avec une pente moyenne relativement rapide, les Littorines se trouvent généralement au-dessus du niveau moyen de haute mer de vive eau et, uniquement, par paquets denses dans les fissures étroites et profondes du rocher. Il s'agit d'individus de petite taille à coquille mince. Au contraire, sur les côtes exposées aux vagues, mais de pente relativement faible, où des entassements de

TABLEAU 1
Maturité sexuelle de différentes populations de *Littorina saxatilis* en juillet-août (pourcentages).

Populations	Mâles		Femelles		
	Mûrs	Immatures	Gestantes	Mûres non gestantes	Immatures
Beglem (juillet 1970)	0	100	4,0	28,0	68,0
Terenez (août 1969)	0	87,5	4,7	23,8	71,4
Ile Grande (août 1970)	8,3	83,3	20,6	48,2	31,0
Locquemeau (juillet 1969)	10,5	73,6	38,4	12,8	43,5
Brignogan (août 1970)	15,1	84,8	22,2	27,7	50,0
Aber Roscoff (juillet 1969)	65,0	32,5	80,0	8,8	11,1
Bloscon (août 1969)	69,5	17,3	77,3	6,8	15,9
Sillon de Talbert (août 1970)	80,0	13,3	100	0	0
Locquirec (août 1970)	100	0	88,0	8,0	4,0

blocs de rochers brisent régulièrement la force des vagues, on trouve parmi ces blocs, peu ou pas garnis d'algues brunes, des populations très abondantes dont les individus sont de grande taille et à coquille plus épaisse. Une grande partie de ces populations habite la zone située entre les moyennes hautes mer de vive eau et de morte eau.

Sur les côtes protégées, la frange supralittorale se réduit beaucoup, puisque les embruns y sont relativement peu importants et *L. saxatilis* s'y trouve assez étroitement localisée, la zone inférieure étant généralement occupée par *L. nigrolineata*. Les populations y sont également abondantes, les individus de grande taille et à coquille relativement épaisse.

Dans le but de mettre en évidence le rôle des facteurs écologiques on a effectué des prélevements sur une douzaine de populations réparties autour de l'île de Batz. Cette île, allongée d'Est en Ouest, séparée de la côte principale par un chenal d'un km environ de large, présente une côte Sud et Est de type relativement protégé, une

côte Nord exposée, le plus souvent en pente douce à large étendue de gros blocs de rochers et une côte Ouest très battue, à pente forte. Le tableau 2 regroupe les résultats obtenus sur les différentes populations suivant le type de côte.

Les populations de fissures des côtes très battues sont, en été, pratiquement totalement immatures (côte Ouest). On pourrait d'ailleurs y ajouter, par exemple, les populations de Locquemeau ou du Beglem (tableau 1), situées dans des conditions analogues.

TABLEAU 2
Maturité de *Littorina saxatilis* suivant l'exposition. Ile de Batz (août 1970)
(pourcentages).

Populations	Mâles		Femelles	
	Mûrs	Immatures	Gestantes	Mûres non gestantes
Côte Ouest	12,1	78,7	9,9	15,1
Côte Sud	8,0	88,7	28,1	25,0
Côte Est	4,3	78,2	11,7	64,7
Côte Nord	69,5	15,2	54,8	6,4
				38,7

Les populations de côte Sud ou Est relativement protégées sont également peu mûres. Il faut cependant noter que les résultats tels qu'ils sont indiqués regroupent, par exemple pour la côte Sud, quatre populations différentes présentant entre elles des variations assez sensibles ; celles prélevées sur des portions de côtes tournées vers l'Est ou l'Ouest étant assez nettement moins mûres que celles prélevées sur des parties orientées vers le Sud. Il se pourrait donc que l'orientation géographique de la portion de côte joue un rôle subsidiaire dans la détermination de l'état de maturité en été.

Enfin, les populations de la côte Nord sont en grande majorité mûres en été et ne doivent donc pas subir de régression d'activité sexuelle importante à cette période de l'année. Il faut noter que les populations de Locquirec et du Sillon de Talbert (Tableau 1) se trouvent dans des situations à peu près analogues.

D'autres relevés ont été effectués sur la côte même, au voisinage de la Station Biologique ; ils montrent des populations en régression croissante de maturité sexuelle entre des points très protégés et moyennement protégés, analogues à celles de la côte Sud de l'île de Batz et intéressent essentiellement des animaux de la frange supralittorale.

Nous avons, d'autre part, essayé de dégager un cycle de maturité en faisant des prélèvements échelonnés au cours de l'année. Malheureusement, ces prélèvements n'ont pu être faits mensuellement comme il aurait été souhaitable et ils ont porté, en 1969-1970, sur des populations dont la régression sexuelle estivale est relativement peu importante. Le Tableau 3 donne cependant les résultats obtenus pour une de ces populations. S'ils font ressortir une augmentation très

nette de la maturité sexuelle des mâles au cours de l'hiver, les résultats obtenus pour les femelles paraissent plus complexes. En effet, pour cette population, le taux de femelles gestantes, encore très important en été, s'abaisse fortement en hiver, alors que, parallèlement, s'accroît la catégorie des femelles mûres non gestantes.

TABLEAU 3

Evolution de la maturité de *Littorina saxatilis* au cours de l'année. Aber de Roscoff (pourcentages).

Populations	Mâles		Femelles		
	Mûrs	Immatures	Gestantes	Mûrs non gestantes	Immatures
juillet 1969	65,0	32,5	80,0	8,8	11,1
août 1969	44,9	36,7	65,1	6,9	27,9
janvier 1970	93,3	1,9	34,8	55,8	9,3
avril 1970	77,6	14,4	41,8	32,5	25,5
juillet 1970	66,6	33,3	81,8	9,1	9,1

Discussion et conclusions

L'influence des conditions écologiques induisant le repos sexuel d'été semble pouvoir se dégager de la façon suivante. Les populations de côtes très exposées qui se trouvent dans les fissures de la zone des embruns doivent subir, du fait de l'exposition prolongée aux conditions atmosphériques, une forte élévation de température, en été. Il en est probablement de même des populations de côtes protégées, surtout en exposition Sud ; on les trouve, en effet, principalement dans l'étroite frange supralittorale et très peu au-dessous. Au contraire, sur les côtes battues, à large platier rocheux exposé au Nord, une très grande partie, au moins, de la population se trouve immergée à chaque haute mer, ou, tout au moins, ne subit pas de phase d'émergence très prolongée. La température moyenne, à laquelle elle est soumise en été, doit donc se trouver considérablement abaissée. Si cette hypothèse se trouvait vérifiée, à la fois par des prélèvements plus localisés et par des expériences en élevage au laboratoire, nous pourrions ainsi aborder le problème du déterminisme physiologique de la maturité sexuelle. Notons toutefois qu'il n'est pas impossible que des conditions de nutrition, liées à la prolifération des algues microscopiques dont se nourrissent ces Littorines, puissent également intervenir.

D'autre part, le faible taux de femelles gestantes en hiver, alors qu'elles sont en très grande majorité sexuellement mûres, n'est peut-être qu'un paradoxe apparent. Berry (1961) a en effet montré que, chez *L. saxatilis*, l'émission des œufs dans la poche incubatrice est provoquée par l'accouplement ou, du moins, par la présence de sperme dans le réceptacle séminal, sperme qui n'y subsisterait que relativement peu de temps après l'accouplement. Il se pourrait donc

que les températures trop basses, tout en permettant la maturité sexuelle, réduisent l'activité générale des animaux et freinent ainsi considérablement les accouplements.

Il est, en tout cas, certain que, suivant le lieu où elles sont installées, les différentes populations de *Littorina saxatilis* possèdent un cycle de reproduction sensiblement différent et que ce fait peut constituer une part importante de l'explication des variations très considérables constatées dans l'abondance de ces populations.

Summary

Unlike other species of *Littorina* that presents during the year a long period of sexual rest, illustrated by the regression of genital glands, accessory glands, and penis of the male, *Littorina saxatilis* is known to have reproduction the whole year. It is demonstrated that many populations have an important regression of sexual activity in summer, and that this fact is correlated with the local ecological factors. This must have a repercussion on the densities of populations.

Zusammenfassung

Im Gegenteil andere *Littorina* Gattungen, die während des Jahrs eine lange Geschlechtespause, von einem Rückgang der Geschlechtsdrüsen, der einverleibten Drüsen und des Pänis beim Männchen, charakterisiert ist. *Littorina saxatilis* ist berühmt, um den ganzen Jahr sich hervorzubringen. Man hat zeigen können, dass dennoch einigen Bevölkerungen eine wichtige Rückgang des Geschlechtstätigkeit im Sommer erleiden, und dass diese Phänomen mit den ökologischen örtlichen factoren gebunden ist. Dieser Phänomen soll an die Dichtigkeit der Bevölkerungen zurückprallen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BERRY, A.J., 1961. — Some factors affecting the distribution of *Littorina saxatilis* (Olivier). *J. animal Ecol.*, 30, pp. 127-145.
- COLMAN, J., 1932. — A statistical analysis of the species concept in *Littorina*. *Biol. Bull. mar. Biol. Lab. Woods Hole*, 62, pp. 223-243.
- DEYGLUN, C., 1955. — Biologie comparée de deux sous-espèces de *Littorina saxatilis* (Olivier). D.E.S. Fac. Sc. Paris.
- FISCHER-PIETTE, E., GAILLARD, J.M. et JAMES, B.L., 1964. — Etudes sur les variations de *Littorina saxatilis*. VI. Quelques cas qui posent de difficiles problèmes. *Cah. Biol. Mar.*, 5, pp. 125-171.
- GALLIEN, L. et LARAMBERGUE, M. DE, 1938. — Biologie et sexualité de *Lacuna pallidula* da Costa (Littorinidae). *Trav. St. Zool. Wimereux*, 13, pp. 293-306.
- JAMES, B.L., 1968a. — The characters and distribution of the subspecies and varieties of *Littorina saxatilis* (Olivier, 1792) in Britain. *Cah. Biol. Mar.*, 9, pp. 143-165.
- JAMES, B.L., 1968b. — The occurrence of *Parvatrema homoeotecnum*, James 1964 (Trematoda, Gymnophallidae) in a population of *Littorina saxatilis tenebrosa* (Mont.). *J. Nat. Hist.*, 2, pp. 21-37.
- LINKE, O., 1933. — Morphologie und Physiologie des Genitalapparates der Nordsee-littorinen. *Wiss. Meeres. Abt. Helgoland*, 19 (5), pp. 3-52.
- PELSENEER, P., 1934. — Recherches sur l'Embryologie des Gastéropodes. *Mém. Acad. Roy. Belgique*, 2^e série, 111.