

**ÉTUDE DE LA CROISSANCE
D'UN GASTÉROPODE PROSOBRANCHE GONOCHORIQUE
Littorina littorea L.**

par

Catherine Guyomarc'h-Cousin
Laboratoire de Biologie marine, Luc-sur-Mer.
Laboratoire de Zoologie, Caen.

Résumé

Chaque mois, pendant une année, nous avons récolté les *Littorina littorea* de 11 stations différentes en un point de la côte normande française. Répartis suivant la longueur de leur coquille, les individus prélevés nous ont permis de connaître la structure de la population, les générations successives, ainsi que la croissance moyenne annuelle de *L. littorea*.

Introduction

Littorina littorea présente un cycle sexuel bien défini avec une période de reproduction s'étendant, pour notre population, de janvier à juin (Cousin, 1971). Des générations annuelles successives apparaissent donc en été sur l'estran. Je me suis efforcée de délimiter la station-type et, par une étude biométrique du peuplement, de déterminer le cycle de vie et la croissance mensuelle des individus, données préliminaires indispensables à tous travaux ultérieurs sur cette espèce.

ÉTUDE DES STATIONS DE PRÉLÈVEMENT: LA ROQUE-MIGNON

I) Le rocher de la Roque-Mignon

La Roque-Mignon fait partie des Rochers du Calvados. Elle est située à l'Est de la commune de Luc-sur-Mer, face à la brèche du Corps de Garde (Fig. 1). Formée par un rocher au Nord-Ouest et une plate-forme à l'Est, son faciès est essentiellement rocheux. Elle est

entourée, sauf au Sud, par une zone de blocs et de galets provenant en grande partie de son érosion. A l'Ouest, un épi construit en 1968, relient le sable amené par le flot.

Le rocher est constitué par un « banc de roc » correspondant à la pierre blanche de Langrune avec, à sa base, une caillasse très marneuse offrant une faible résistance à l'action érosive de la mer. Cet ensemble, bradfordien, présente une stratification horizontale.

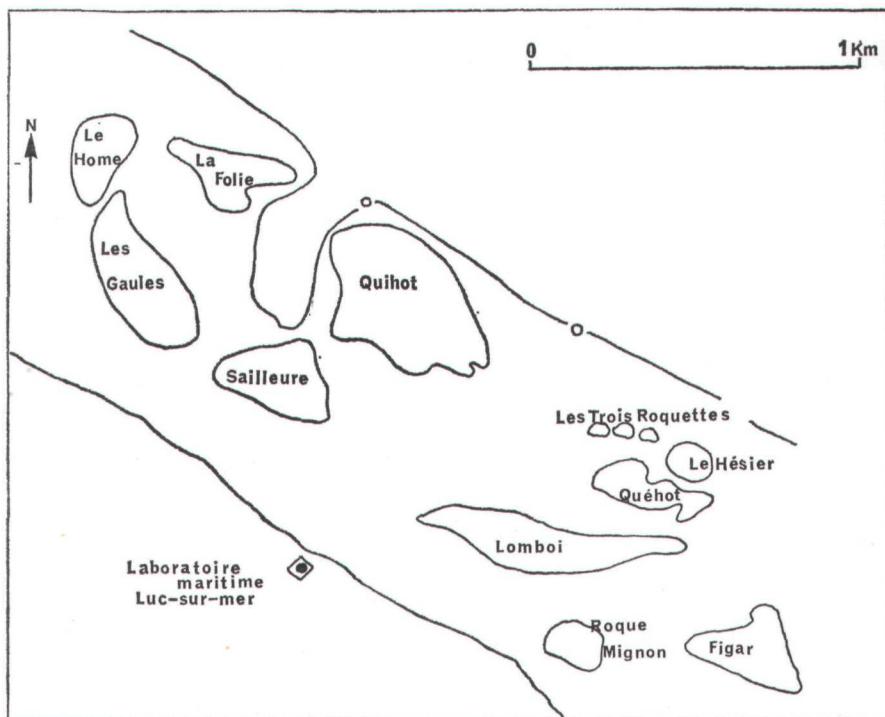


FIG. 1
Les rochers du Calvados.

2) Facteurs écologiques

Marées

La Roque-Mignon appartient à la zone médio-littorale. Elle découvre dans sa totalité deux fois par jour, aux vives-eaux comme aux mortes-eaux. Le temps d'émersion est en moyenne de 4 h 1/2 par marée.

Son niveau hypsométrique est de 4,30 m par rapport au zéro des cartes marines, les plus hautes mers de vives-eaux atteignant environ 7 m. La dénivellation entre le sommet et la base du rocher est de 1,20 m. On peut donc considérer que l'ensemble du rocher se trouve au niveau moyen des marées.

Mode

La Roque-Mignon a un mode abrité.

Températures

Pour l'eau de mer au large, les mois les plus froids sont janvier, février, mars, où les températures sont inférieures à 8 °C. De plus, à ces époques, la température moyenne de l'air est inférieure à celle de l'eau au large (Fig. 2). Donc, pendant le temps d'émergence, la faune et la flore sont soumises à des températures très rigoureuses.

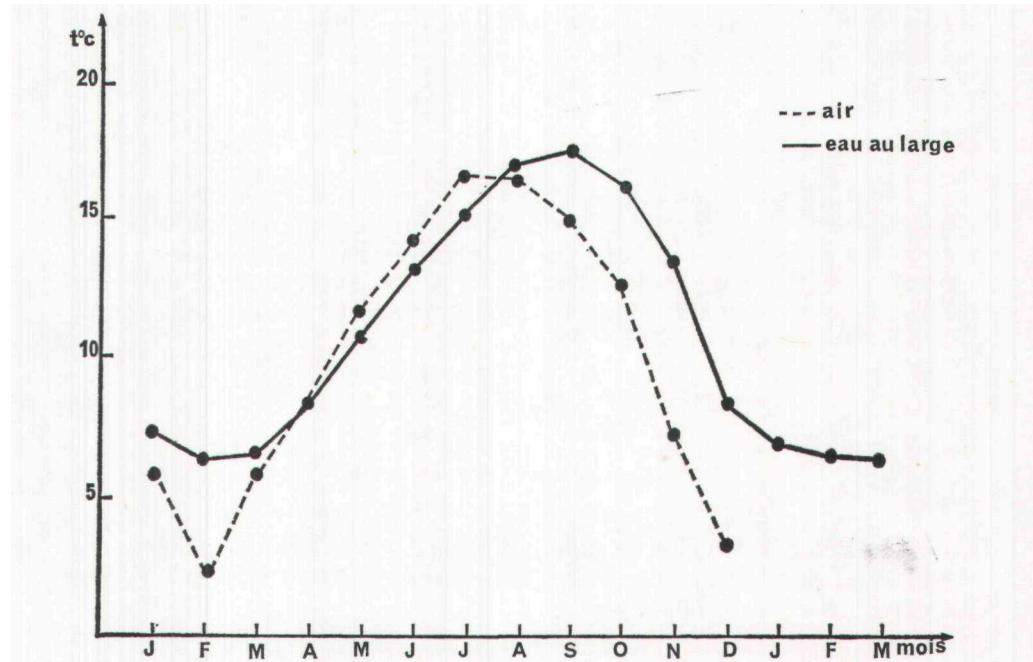


FIG. 2
Relevé des températures moyennes mensuelles. Janvier 1969 à février 1970.

Au printemps, le réchauffement de l'air et de l'eau s'amorce pour atteindre un maximum en juillet, pour l'air, et en septembre, pour l'eau au large.

Enfin l'automne voit la chute des températures ; elle est plus rapide pour l'air que pour l'eau.

Lumière

La Roque-Mignon est émergée 9 heures sur 24 et lors de son immersion, la hauteur d'eau atteint au maximum 3 mètres. Elle reçoit donc une luminosité dont l'intensité varie avec le cycle des

marées et les mois de l'année. La turbidité de l'eau, toujours très forte dans la zone littorale, diminue considérablement la lumière reçue lors de l'immersion des biotopes.

Salinités

Etant située à 7,5 km à l'Ouest de l'embouchure de l'Orne et à 8 km à l'Est de celle de la Seulles, les apports d'eau douce y sont faibles. Sur la plate-forme à l'Est, on note la présence d'une petite source. Dans les petites mares où se trouvent de très nombreuses *Littorina littorea*, les écoulements d'eau de ruissellement par temps de pluie provoquent de grandes variations de salinité : après une journée pluvieuse dans sa quasi-totalité, une différence de 11,9 p. 1.000 entre l'eau de mer au large et l'eau des petites mares a été observée. *L. littorea* semble donc euryhaline.

Flore

L. littorea, herbivore « brouteur », trouve sa nourriture dans *Enteromorpha compressa* Grev., espèce dominante en quantité au cours de l'année. Les cuvettes sont tapissées par *Ulva lactuca* L. Au printemps et en été s'établissent une petite ceinture de *Fucus serratus* L. réduite aux endroits les plus exposés et, surtout, une grande bande de *Fucus vesiculosus* L.

3) Les stations de prélèvement

A la Roque-Mignon, la population de *Littorina littorea* s'étend au Sud et au Sud-Est du rocher. Sa diminution est liée à l'Ouest à l'ensablement, à l'Est au mode plus battu.

Les prélèvements ont été effectués sur onze stations réparties suivant une radiale Nord-Nord-Est, Sud-Sud-Ouest et comprenant plusieurs milieux écologiques.

La station 1 représentait la limite inférieure de répartition pour 1970. Les stations 2, 3, 4, 6, 7 et 8 sont établies sur la zone des blocs soit à 3,10 m par rapport au zéro des cartes marines. Ces amas de rochers disséminés sur le sable délimitent de petites mares qui sont très favorables à l'établissement de *L. littorea*. À marée basse, on les trouve sous les pierres plates car elles recherchent la meilleure protection contre la dessication et les températures extrêmes (Newell, 1958). Enfin, les balanes dont les rochers sont couverts, offrent aux jeunes Littorines, par leur surface irrégulière, un abri contre les vagues.

La station 5 se trouve sur le rocher au pied d'une microfalaise de 30 cm et à un niveau de 80 cm supérieur aux autres, soit à 3,90 m par rapport au zéro des cartes marines (Fig. 3).

Les stations 9, 10 et 11 sont dans une zone de blocs recouverts

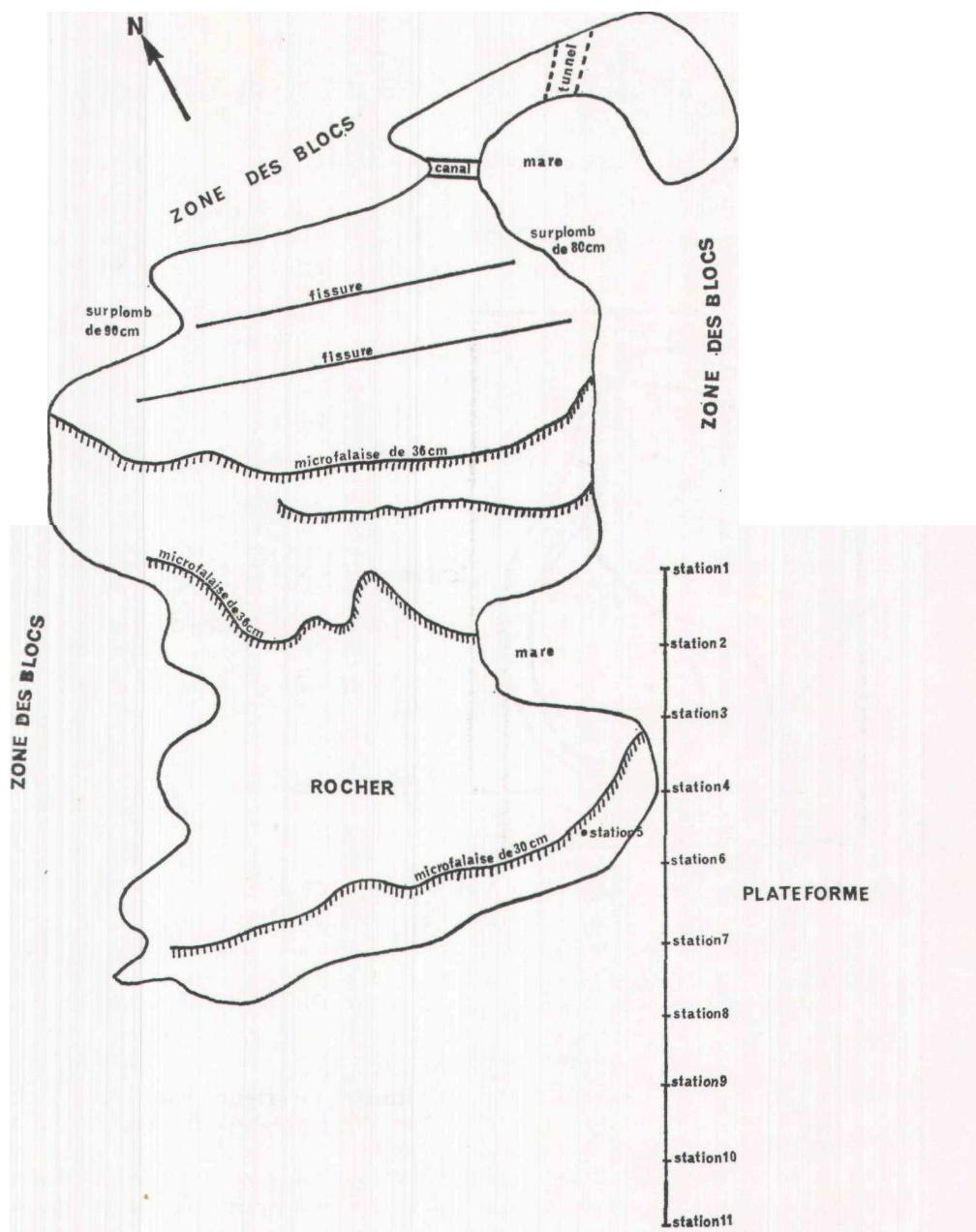


FIG. 3
La Roque-Mignon ; emplacement des stations de prélèvement.

par du sable. Une jeune moulière s'y est installée depuis 1967 et les moules, petites car de haut niveau, retiennent le sable dans leur byssus. A partir de ces stations, en progressant vers la falaise, la population de *Littorina littorea* est peu à peu remplacée par *Littorina saxatilis*.

ÉTUDE DE LA CROISSANCE DE *LITTORINA LITTOREA*

I) Méthodes d'étude

A chaque station, toutes les *L. littorea* situées dans un carré de 25 cm de côté sont recueillies. Pour chaque individu, la longueur de la coquille est mesurée de l'apex au bord antérieur de la coquille (Fig. 4).

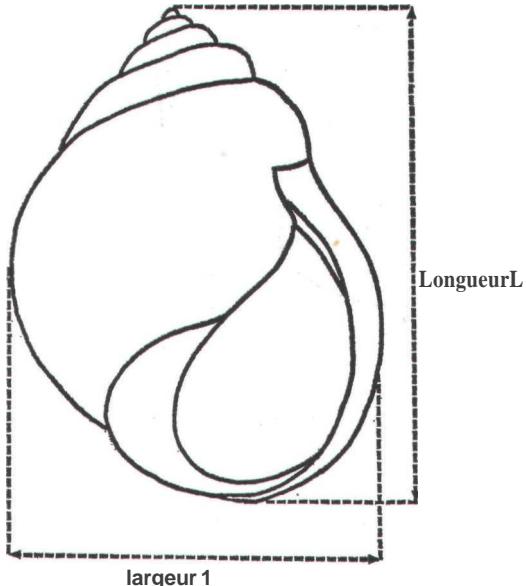


FIG. 4
Mesure de la coquille
de *Littorina littorea*.

La croissance relative de la largeur par rapport à la longueur donne une droite dont l'indice de régression est de 0,75 ; nous pouvons donc baser notre étude sur la mesure d'un seul paramètre, la connaissance d'une dimension donnant l'autre.

Les animaux de chaque prélèvement, soit environ 300 à 400, sont répartis suivant des classes millimétriques. Ce travail a été poursuivi de façon régulière de janvier **1970** à février **1971**.

2) Résultats

Nous observons une structure polymodale de la population pour chaque mois (Fig. 5). Nous avons deux modes, l'amplitude du premier étant supérieure à celle du second. On remarque, pendant toute l'année, la progression de ces deux pics : il existe donc une relation entre la longueur de la coquille et l'âge de l'animal.

La figure 5, relatant les courbes de fréquence relative des tailles de janvier 1970 à février 1971, ainsi que le tableau 1, regroupant les résultats des calculs statistiques, montrent qu'il existe plusieurs générations.

Les calculs statistiques suivants ont été effectués :

moyenne : \bar{x}

variance : s^2

écart-type : σ

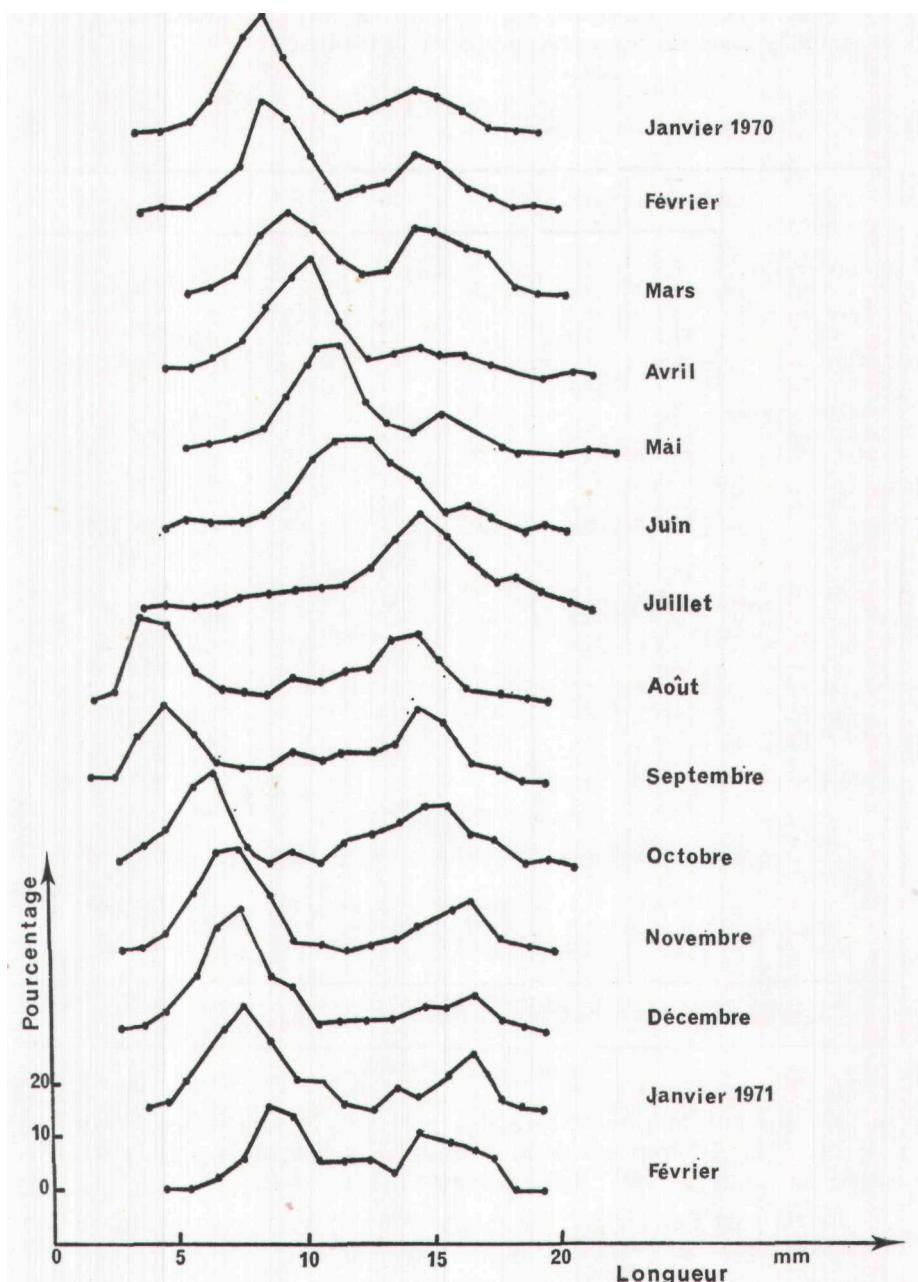


FIG. 5

Courbes de fréquences relatives des longueurs de la coquille de *Littorina littorea*.

erreur standard à la moyenne : Sm
 différence des moyennes de deux mois successifs : d
 erreur standard de cette différence : Sd

$$\text{rapport } t = \frac{d}{Sd}$$

Pour chaque mois sont représentés la moyenne des deux pics et les calculs statistiques correspondants (Tableau 1).

TABLEAU 1
Calculs statistiques

1970	\bar{X} mm	σ^2	σ	Sm	d	Sd	t
Janvier	8,5 14,6	1,6 2,2	1,3 1,5				
Février	8,8 14,7	1,4 2,5	1,2 1,7	0,1 0,1	0,3 0,1	0,1 0,2	3,0 S. 0,6
Mars	9,6 15,5	1,8 2,1	1,3 1,5	0,1 0,1	0,8 0,8	0,1 0,2	7,2 S. 5,0 S.
Avril	9,5 15,3	2,4 2,9	1,5 1,7	0,1 0,1	0,1 0,2	0,1 0,2	0,8 0
Mai	10,8 16,1	2,9 1,6	1,7 1,3	0,1 0,2	1,3 0,8	0,1 0,2	10,0 H.S. 3,3 S.
Juin	11,5 16,7	4,6 0,7	2,1 0,8	0,1 0,1	0,7 0,6	0,1 0,2	5,0 S. 3,0 S.
Juillet	13,4 18,7	6,7 0,7	2,6 0,8	0,1 0,1	1,9 2,0	0,2 0,2	11,1 H.S. 11,7 H.S.
Août	4,5 13,3	1,6 4,5	1,3 2,1	0,1 0,2	0	0,3	0
Septembre ..	4,9 13,5	1,6 5,3	1,3 2,3	0,1 0,1	0,4 0,2	0,2 0,2	2,5 S. 0,8
Octobre	6,0 14,5	1,7 3,3	1,3 1,8	0,1 0,2	1,1 1,0	0,2 0,2	6,1 S. 4,0 S.
Novembre	7,0 15,7	1,7 2,0	1,3 1,4	0,1 0,1	1,0 1,2	0,2 0,2	5,8 S. 5,0 S.
Décembre	7,3 15,5	2,4 2,1	1,6 1,5	0,1 0,2	0,3 0	0,1 0,2	2,1 S. 0
1971							
Janvier	7,6 15,6	2,4 1,8	1,5 1,3	0,2 0,2	0,3 0,1	0,2 0,3	1,6 0,3
Février	8,8 14,9	1,8 3,3	1,3 1,9	0,1 0,2	1,2 0	0,7 0	1,7 0

S. : significatif ; H.S. : hautement significatif.

En suivant la progression des pics sur la figure 5, nous avons déterminé la différence des moyennes de deux mois successifs (d). Ainsi, soit pour janvier : 8,5 - février : 8,8, d = 0,3.

Le rapport t supérieur à 2 montre une différence significative (S.) entre deux pics successifs. Il y a eu croissance.

Pour t supérieur à 8, la différence est hautement significative (H.S.). La croissance est importante.

Les *Littorina littorea*, nées au printemps 1968, se retrouvent au deuxième mode de janvier 1970 à juillet 1970.

Celles qui sont nées au printemps 1969 forment le premier pic du graphique de ces mêmes mois, janvier 1970-juillet 1970, et le second pic d'août 1970 à février 1971.

La génération de 1970, née au printemps, apparaît en août 1970.

Un aperçu de la croissance d'une *Littorina littorea* pendant les deux premières années est donné par la juxtaposition des croissances de ces différentes générations. Ces résultats sont exprimés graphiquement sur la figure 6.

L'étude des résultats précédents nous a montré que les plus jeunes individus mesurent 2 à 3 mm. Leur récolte est rendue plus difficile

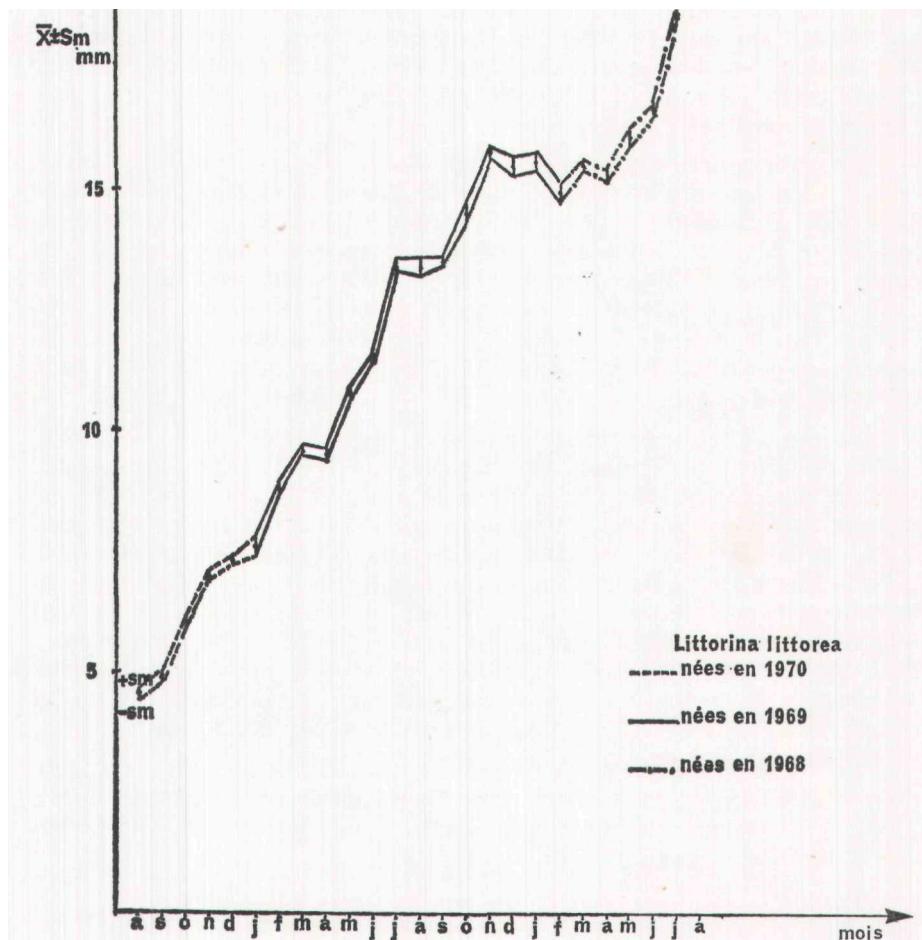


FIG. 6
Croissance des différentes générations de *Littorina littorea*.

par leur taille même et par leur distribution. En effet, les petits sont cachés dans les anfractuosités offertes par les populations de balanes ou même dans les murailles vides de ces animaux après leur mort. Le terme de nurserie a même été employé par certains auteurs bien qu'il n'y ait pas de rôle actif de la part des parents.

L'appareil génital, chez *L. littorea*, présente un cycle annuel d'activité composé de différentes phases (évolutive, reproductrice, involu-

tive) dont le contrôle par voie endocrine a été démontré (Streiff et Le Breton, 1970). Ce cycle se retrouve chez d'autres populations. Pour Williams (1964), travaillant sur *L. littorea* d'Aberystwyth (Pays de Galles), la ponte est à son maximum en mars. La vie planctonique dure de 4 à 5 semaines ou plus si les conditions sont défavorables. Les larves quittent le plancton à 0,25-0,55 mm et tombent sur le fond où elles peuvent se déplacer (Smith et Newell, 1955 ; Thorson, 1946).

De même, les plus jeunes ont été récoltées à Aberystwyth en juillet. La croissance jusqu'à 3 mm serait très rapide, de l'ordre de 1 à 2 mm par mois. Pour Hayes (1927), les jeunes *L. littorea* pourraient doubler de longueur en deux mois. Daguzan (1967), à la pointe de Penvins (Morbihan), a récolté des formes juvéniles au stade de 3 mm, par vagues successives, de décembre à mai.

La croissance continue pendant les mois d'été et d'automne (Fig. 6). Le taux de croissance varie de 0,4 à 1,1 mm par mois. Puis un ralentissement de la croissance intervient aux mois de décembre, janvier et février ; les températures hivernales semblent en être la cause principale. Elles provoquent une sorte d'engourdissement des *L. littorea* qui ne partent plus en quête de nourriture. Pour Williams (1964), Smith et Newell (1955), *Littorina littorea* cesse toute activité au-dessous de 8°C. Pour Newell (1958), la basse intensité lumineuse interviendrait aussi.

La croissance reprend au printemps (au mois de mars, les *L. littorea* atteignent 9-10 mm). Elle se continue jusqu'à l'hiver suivant avec un léger ralentissement en plein été, au mois d'août. Cela peut être dû aux fortes insolations entraînant une dessication importante des biotopes. Durant cette seconde année, le taux de croissance oscille entre 0,7 et 1,2 mm par mois. A l'entrée du second hiver, les *L. littorea* présentent une coquille de plus de 12 mm et sont en pleine maturité sexuelle. Durant ce deuxième ralentissement hivernal de croissance, l'activité sexuelle est à son maximum et peut influencer le taux de croissance (Yonge, 1949). Au printemps suivant, la reproduction décroît et la croissance reprend. Elle est de l'ordre de 0,6 à 0,8 mm.

La correspondance de l'âge avec la taille de la coquille de *L. littorea* à la Roque-Mignon serait donc en moyenne : 1 an = 9-10 mm ; 2 ans = 15-16 mm ; 3 ans = plus de 16 mm. Donc, le taux de croissance diminue avec l'âge.

Pour Williams (1964) en Pays de Galles, la croissance semble un peu moins rapide, car il a obtenu : 1 an = 8-9 mm ; 2 ans = 13-14 mm ; 3 ans = 15,5-16,5 mm ; 4 ans > 17,5 mm.

Les résultats obtenus à Luc-sur-Mer sont très proches de ceux de Smith et Newell (1955). Pour les individus âgés, nous n'avons pas trouvé à la Roque-Mignon de spécimen de plus de 22 mm et deux ou trois individus de 20 mm par prélèvement alors que *L. littorea* peut atteindre 31 mm (Jeffreys 1965). Sur la figure 5 on note en juillet la disparition du deuxième pic de juin les représentant. Cela est certainement dû à la récolte intensive pratiquée par les estivants pendant les mois d'été ou à des conditions écologiques propres à la Roque-Mignon, influençant la zonation de *L. littorea*. En effet, dans les diffé-

rents prélèvements effectués, on peut noter que la première génération est bien représentée à tous les niveaux avec un maximum aux stations élevées 8, 9 et 10. La deuxième génération est également répartie dans toutes les stations. Enfin, les animaux de plus de 17 mm sont réunis dans les stations les plus basses 1, 2, 3, qui correspondent au mode le plus abrité.

Quand les formes juvéniles apparaissent à la Roque-Mignon, elles sont éparses sur la zone des blocs à partir de la station 3 jusqu'à la station 11 sans préférence marquée.

Il semble donc qu'une zonation verticale s'établisse à partir de la première année. Smith et Newell (1955) à Whistable (Angleterre), ont montré une migration continentale des jeunes, atteignant les plus hauts niveaux au bout d'un an. Cette répartition resterait ensuite stable. Cette disposition ne se retrouve pas dans sa totalité à la Roque-Mignon. De même Williams (1964), à Aberystwyth, a noté la présence de jeunes de 3 mm sur tout l'estran.

Daguzan (1967), à Penvins (Morbihan), a établi une zonation des biotopes préférentiels de *L. littorea* selon le mode et selon la taille des individus. A partir d'un lieu de dispersion — une moulière au niveau moyen des marées — les jeunes émigrent vers les biotopes des adultes en mode battu, semi-battu ou abrité. De plus, l'auteur a mis en évidence le sens du retour ou « homing » chez *L. littorea* qui, déplacée, revient à son gîte (1966).

Pour les plus âgées, le cas de la Roque-Mignon semble être en contradiction avec cette théorie, car on ne les trouve qu'aux niveaux les plus bas. Il semble donc que, pendant les deux premières années, la zonation de *L. littorea* soit liée au niveau cotidal puis que les formes âgées s'installent dans les modes les plus abrités.

CONCLUSIONS

De l'étude de la population de *Littorina littorea* à la Roque-Mignon il découle que :

- la population présente une structure polymodale ;
- les différentes générations, nées au printemps, apparaissent en été et disparaissent lors de leur troisième année ;
- la croissance présente un ralentissement hivernal ;
- le taux de croissance diminue avec l'âge ;
- la correspondance âge/longueur de la coquille est de : 1 an = 9-10 mm ; 2 ans = 15-16 mm ; 3 ans = plus de 16 mm ;
- pendant les deux premières années, la zonation de *L. littorea* est liée au niveau cotidal ; les formes âgées semblent préférer les modes les plus abrités ;
- l'érosion de la Roque-Mignon, supprimant l'abri favorable aux formes âgées, et la récolte touristique conduiront à une population de *Littorina littorea* formée d'individus jeunes.

Summary

Study of the growth of a gonochoric Gasteropoda Prosobranchia: *Littorina littorea*.

Eleven stations distributed along a radial of the beach were selected on the french norman coast. All the *Littorina littorea* of these quadrats were collected every months during one year. Classified according to the length of the shell, the samples of periwinkles show us the structure and the evolution of the population, the successive generations and their annual mean growth.

Resumen

Cada mes hemos cosechado todos los *Littorina littorea* de once estaciones de la costa normanda francesa. Distribuidos según el longitud de la concha, los bigarras de la muestra han enseñadonos la estructura de la población, las distintas generaciones y el anual crecimiento medio de *Littorina littorea*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- COUSIN, c, 1971. — Introduction à l'étude histologique et cytologique de l'organogenèse et du cycle de l'appareil génital chez deux Gastéropodes Prosobranches gonochoriques : *Littorina littorea* et *Littorina saxatilis*. Thèse 3^e cycle, Caen.
- DAGUZAN, J., 1966. — Le retour au gîte ou « homing » chez *L. littorea* adulte. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 263, pp. 830-831.
- DAGUZAN, J., 1967. — Contribution à l'écologie des Mollusques intertidaux de la pointe rocheuse de Penvins. Thèse 3^e cycle, Rennes.
- HAYES, F.R., 1927. — The effects of the environmental factors on the development and growth of *L. littorea*. *Trans. Nova. Scot. Inst. Sci.*, 17, pp. 6-13.
- JEFFREYS, J.G., 1865. — British Conchologie. III. Marin shells.
- NEWELL, G.E., 1958. — The behaviour of *L. littorea* under natural conditions and its relation to position on the shore. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 37, pp. 229-239.
- SMITH, J.E. and NEWELL, G.E., 1955. — The dynamics of the zonation of the common periwinkle *L. littorea* on a stony beach. *J. Anim. Ecol.*, 24, pp. 35-36.
- STREIFF, W. et LE BRETON, J., 1970. — Etude comparée en culture *in vitro* des facteurs responsables de la morphogenèse et de la régression du tractus génital mâle externe chez deux Mollusques Gastéropodes Prosobranches : *Crepidula fornicate* et *Littorina littorea*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 270, pp. 632-634.
- THORSON, G., 1946. — Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrate, with special reference to the planktonic larvae in the sound. *Medd. Komm. Havundersog.*, 4, pp. 1-523.
- WILLIAMS, E.E., 1964. — The growth and distribution of *L. littorea* on a rocky shore in Wales. *J. Anim. Ecol.*, 33, pp. 413-432.
- YONGE, CM., 1949. — The Sea shore. London.