

CONTRIBUTION A L'ÉCOLOGIE DES LITTORINIDAE (MOLLUSQUES GASTÉROPODES PROSOBRANCHES).

I. *LITTORINA NERITOIDES* (L) ET *LITTORINA SAXATILIS* (OLIVI).

par

Jacques Daguzan

Laboratoire de Zoologie générale et d'Ecophysiologie, Université de Rennes (1).

Résumé

L'écologie comparée de *Littorina neritoides* et *Littorina saxatilis* permet de mettre en évidence un certain nombre de faits essentiels :

— chez *Littorina neritoides*, la période de reproduction s'étale de novembre à mai, tandis que *Littorina saxatilis* est capable de se reproduire toute l'année, avec deux maximums (février et septembre);

— l'égalité numérique des sexes est réalisée chez *Littorina saxatilis*, alors que chez *Littorina neritoides* le taux de masculinité est favorable aux femelles (S.R. ♂/♀ = 1 : 2);

— chez *Littorina saxatilis*, espèce ovovivipare, les jeunes vivent aux côtés des adultes, tandis que chez *Littorina neritoides*, espèce ovipare à capsules ovigères pélagiques, les jeunes s'installent à un niveau inférieur puis émigrent graduellement, sur une distance de quelques décimètres, vers les hauts niveaux où se trouvent les adultes ;

— quelle que soit l'espèce considérée, toutes présentent une structure de population de type polymodal, due à la succession de diverses cohortes.

Introduction

Sur le littoral armoricain, les Littorinidae sont représentés par plusieurs espèces : *Littorina neritoides* (Linné, 1763), *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792), *Littorina littorea* (Linné, 1767), *Littorina littoralis* (Linné, 1767) et *Littorina maria* Sacchi et Rastelli, 1966. De plus, certaines espèces telles que *Littorina saxatilis* et *Littorina littoralis* présentent diverses sous-espèces ou variétés.

Après avoir étudié la répartition des Mollusques intercotidaux et, en particulier, des Littorinidae de la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan) (Daguzan, 1967, 1975a), il nous a paru indispensable d'effectuer une étude plus approfondie de l'écologie de quatre espèces de Littorines : *Littorina neritoides*, *Littorina saxatilis*, *Littorina littorea* et *Littorina littoralis* dont les caractères distinctifs sont donnés

(1) Avenue du Général-Leclerc, 35031 Rennes-Cedex.

par Fretter et Graham (1962). Dans un premier temps, nous entreprendrons une étude détaillée des principales caractéristiques du biotope de chacune de ces espèces.

A. - CARACTÉRISTIQUES PRINCIPALES DES BIOTOPES DES LITTORINES ÉTUDIÉES

I. - Situation, profil et revêtement végétal

Pour cette étude écologique, un transect est effectué, en mode semi-battu, selon la direction Est-Ouest, depuis le pied des ruines du château de la Grique jusqu'à l'horizon supérieur du *Fucus serratus* (Fig. 1). Ce mode a été choisi volontairement car les conditions hydrodynamiques y sont moyennes et faune et flore possèdent à la fois des caractères de mode battu et de mode abrité.

Le profil, à pente générale moyenne, présente une forte dénivellation à la limite des étages supra-littoral et médio-littoral, d'une part, et au niveau de la mi-marée, d'autre part.

Les différentes ceintures de Lichens sont discontinues, mais bien visibles dans les hauts niveaux ; le revêtement algal, homogène, est particulièrement dense dans les horizons à *Fucus vesiculosus* et *Fucus serratus*. Des blocs isolés, des cailloux, galets et graviers se trouvent parmi le *Fucus spiralis* et le *Fucus serratus*. Dans les cuvettes creusées dans le rocher et contenant de l'eau de mer à marée basse, se trouvent certaines algues Chlorophycées *Enteromorpha* sp., *Codium dichotomum* et des Rhodophycées encroûtantes : *Corallina officinalis*, *Lithophyllum incrustans*.

2. - Répartition verticale des Littorines

Selon l'étude précédente, les diverses espèces de Littorines présentent une zonation très nette. Dans le transect étudié, nous trouvons de haut en bas du rocher : *Littorina neritoides*, *Littorina saxatilis*, *Littorina littorea* et *Littorina littoralis* (Fig. 1). L'espèce supra-littorale *Littorina neritoides* se trouve dans les fissures, les anfractuosités du rocher, depuis les Lichens noirs jusqu'au niveau du *Pelvetia canaliculata* (soit 4,75 m à 5 m au-dessus du zéro des cartes marines). *Littorina saxatilis* vit dans les failles, les cuvettes ou sur le rocher parmi *Pelvetia canaliculata* et *Fucus spiralis* (soit 4,10 m à 4,75 m). Le bigorneau comestible *Littorina littorea* se situe, soit sous les blocs et galets, soit sur le rocher parmi le *Fucus spiralis* (soit 3,50 m à 4,25 m). La dernière espèce, *Littorina littoralis*, est inféodée au *Fucus vesiculosus*, à *Ascophyllum nodosum* et au *Fucus serratus*, parmi lesquels elle s'abrite et trouve son biotope préférentiel (soit 2,15 m à 3,50 m).

Enfin, il faut noter qu'à la station 5, au niveau à *Fucus vesiculosus* (soit 2,85 m à 3,10 m) se trouve une population importante de *Littorina littorea*, formée essentiellement de jeunes individus.

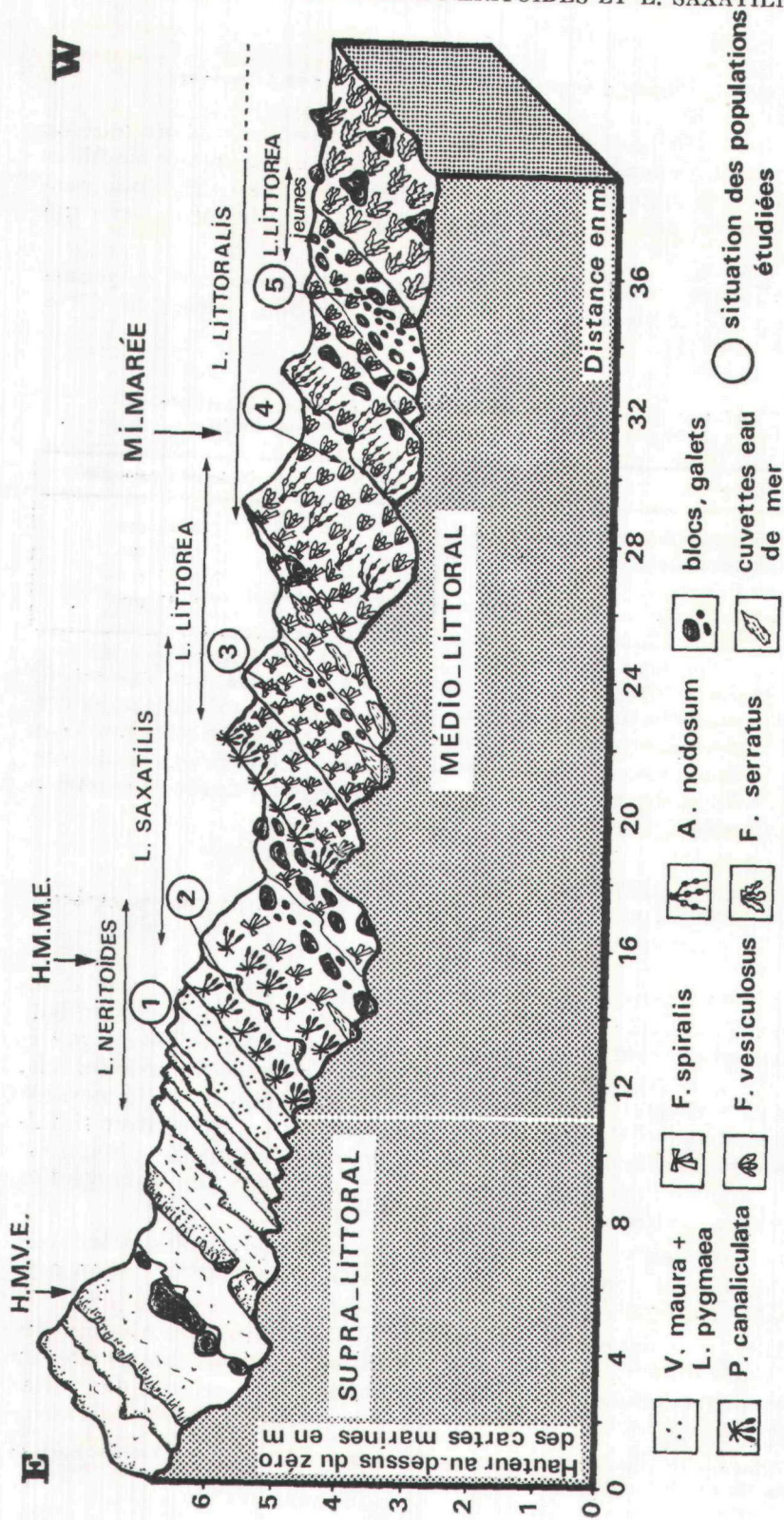


Fig. 1
Bloc diagramme du transect étudié pour l'écologie des Littorinidae (mode semi-battu).

3. - Durées d'émersion et d'immersion des Littorines

Les durées d'émersion et d'immersion dépendent avant tout du niveau cotidal. Cependant, elles peuvent être plus ou moins modifiées par le vent qui augmente la durée de l'une des phases en diminuant celle de l'autre, suivant qu'il souffle ou non dans le même sens que la marée.

Il est possible d'établir un tableau donnant les valeurs moyennes des durées d'émersion et d'immersion pour chaque espèce de Littorines (Tableau 1).

TABEAU 1
Durées moyennes de l'émersion et de l'immersion des Littorines pour une marée de coefficient 90 (mode semi-battu)

Espèces	Durée de l'émersion	Durée de l'immersion
<i>Littorina neritoides</i>	10 h 10 mn	2 h 15 mn
<i>Littorina saxatilis</i>	8 h 45 mn	3 h 45 mn
<i>Littorina littorea</i>	7 h 15 mn	5 h 15 mn
<i>Littorina littoralis</i>	5 h 15 mn	7 h 15 mn

Littorina neritoides n'est immergé qu'au cours des marées de vive eau qui surviennent deux fois par mois et durant un temps restreint. Quant aux trois autres espèces, elles sont recouvertes par l'eau de mer à chaque marée haute, quel que soit le coefficient de marée, mais présentent des variations importantes de leurs durées d'émersion et d'immersion.

4. - Température et humidité au niveau des habitats de chaque espèce de Littorines

Ces deux facteurs étant intimement liés, d'une part, et relativement faciles à mesurer, d'autre part, il a été possible d'étudier leur évolution au cours de la marée et au niveau de chaque biotope préférentiel des Littorines. Ces expériences ont été effectuées plusieurs fois, au cours des diverses saisons de l'année. La température a été mesurée grâce à des sondes thermiques (1) qui permettent d'enregistrer simultanément la température dans douze endroits différents. De plus, il est possible d'introduire ces sondes directement dans les microgrottes et failles du rocher.

Les diverses valeurs de l'humidité ont été obtenues grâce aux utilisations de plusieurs thermo-hygrographes enregistreurs, d'un psychromètre et d'un « humiditest » portable.

Ainsi, connaissant la température et l'humidité aux niveaux des habitats des différentes espèces de Littorines, il est possible de dresser un tableau récapitulatif (Tableau 2) montrant l'importance des varia-

(1) Sondes thermiques : type « télé-thermomètre YSI » de la Yellow Springs Instruments Co.

tions de ces deux paramètres abiotiques. Les plus grands écarts de température sont observés pour *Littorina neritoides*. En ce qui concerne l'humidité, les variations sont relativement importantes quelle que soit l'espèce considérée, sauf en hiver où elles deviennent alors très faibles.

TABLEAU 2

Importance des variations moyennes de température et d'humidité au niveau des habitats des diverses espèces de Littorines, en fonction de la saison (mode semi-battu, année 1972).

P : printemps ; E : été ; A : automne ; H : hiver.

Habitat de l'espèce :	Variations de température en °C				Variations d'humidité en pourcentage			
	P	E	A	H	P	E	A	H
<i>Littorina neritoides</i> .	2,1	14,5	8,0	5,3	25	29	11	12
<i>Littorina saxatilis</i> ..	1,5	9,0	8,0	1,7	20	48	28	8
<i>Littorina littorea</i> ..	2,0	9,8	1,6	1,3	20	26	26	14
<i>Littorina littoralis</i> .	1,8	6,6	3,2	2,0	26	29	8	10

Mis à part le cas de *Littorina neritoides*, espèce supra-littorale qui n'est totalement immergée que lors de marées de vive eau, les diverses Littorines, au cours de leur immersion, vivent dans le même milieu : l'eau de mer. Pendant l'exondation, les caractéristiques des habitats de chaque espèce vont se différencier, créant ainsi des micro-climats spécifiques. Du haut du rocher vers la mer, la température ambiante augmente ou diminue selon la saison, tandis que le taux d'humidité relative s'accroît uniquement. Cependant, au niveau de chaque habitat étudié, l'influence de ces facteurs climatiques ambiants est atténuée ou même masquée par la nature même du biotope (algal ou lithal), si bien qu'on ne peut pas affirmer qu'il existe réellement tel ou tel gradient thermique ou hygrométrique en ce qui concerne les biotopes des Littorines (Tableau 3).

TABLEAU 3

Valeurs moyennes de la température et de l'humidité maximales obtenues simultanément au niveau des habitats des diverses espèces de Littorines, selon les saisons et en mode semi-battu.

Habitat de l'espèce :	Automne		Hiver		Printemps		Été	
	H en pourcentage	T en °C	H en pourcentage	T en °C	H en pourcentage	T en °C	H en pourcentage	T en °C
<i>Littorina neritoides</i> .	89	23,0	88	13,6	75	11,5	71	34,1
<i>Littorina saxatilis</i> . .	72	21,1	92	9,8	80	11,0	52	24,0
<i>Littorina littorea</i>	74	16,0	86	9,2	80	12,0	74	24,0
<i>Littorina littoralis</i>	92	17,0	89	9,7	74	11,2	71	21,0

5. - Rôle « isolateur » des algues, des blocs et des galets

Les Littorines étudiées peuvent être réparties en trois catégories : les espèces lithales (*Littorina neritoides*, *Littorina saxatilis*), les algales

(*Littorina littoralis*) et les mixtes (*Littorina littorea*). Il a paru intéressant de rechercher le rôle que jouent les algues, les blocs et les galets vis-à-vis des espèces considérées. Pour cela, nous avons étudié à marée basse l'habitat du bigorneau comestible *Littorina littorea*, espèce mixte qui vit aussi bien sous les blocs et galets que parmi le *Fucus spiralis*. Afin d'évaluer l'importance de la nature du biotope algal ou lithal sur la température de l'habitat, des enregistrements de ce paramètre ont été effectués au-dessus et au-dessous des blocs et des galets, d'une part, et sous le *Fucus spiralis*, d'autre part (Fig. 2).

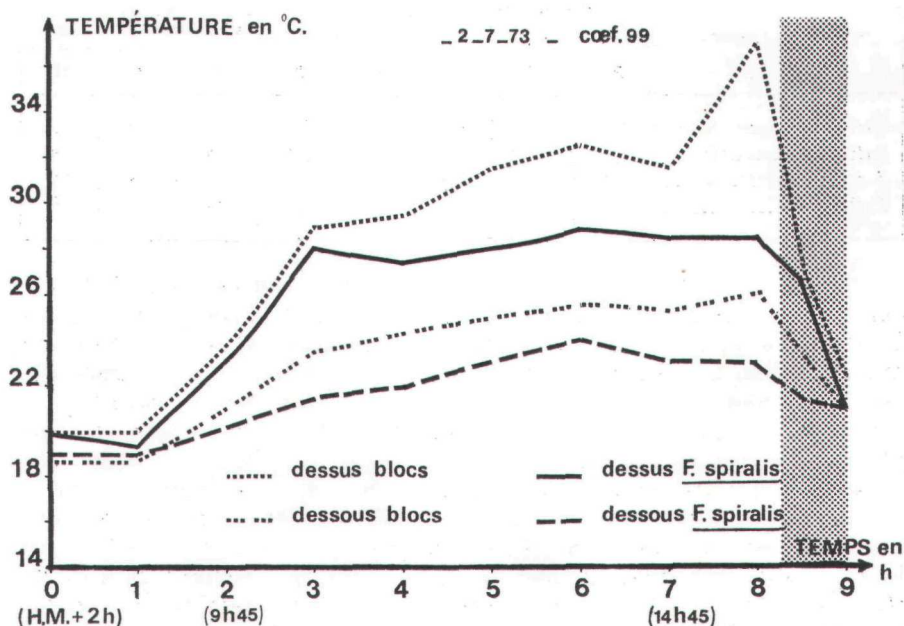


FIG. 2

Quelques valeurs de températures enregistrées au niveau de l'habitat de *Littorina littorea* (L.) (mode semi-battu — *Fucus spiralis*). (Les heures légales figurent entre parenthèses ; le grisé correspond à la phase d'immersion.)

Les milieux algal et lithal jouent un rôle de « tampon thermique » très important. Ils permettent, selon la saison, de maintenir une température bien inférieure à celle du milieu ambiant. Ainsi, en été, à marée basse, l'écart thermique entre la température enregistrée au-dessus du *Fucus spiralis* et celle du dessous est voisin de 5 °C, la différence thermique entre le dessus et le dessous des blocs et galets peut atteindre une valeur de 10,5 °C. De plus, algues et galets permettent de conserver un taux d'humidité supérieur à celui du milieu ambiant. Donc, nous pouvons affirmer qu'ils jouent le rôle de « tampon » ou « d'isolateur hygro-thermique », ce qui permet la survie des diverses espèces de Littorines lors de leur exondation. Edney (1957) a également étudié le rôle que jouent les galets pour l'écologie du Crustacé Isopode intertidal *Ligia oceanica* L.

B. - DONNÉES AUTO-ÉCOLOGIQUES, STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE POPULATIONS DE *LITTORINA NERITOIDES* (L.)

Il existe peu de travaux concernant l'écologie de *Littorina neritoides* ; sont connus ceux de Patane (1933, 1957), pour la France ; Lysaght (1941), pour l'Angleterre ; Kojima (1959, 1960), pour le Japon ; Lewis et Tambs-Lyche (1962), pour la Scandinavie ; Natale et Sacchi (1962), pour l'Italie et Palant et Fischelson (1968), pour Israël.

I. - Cycle biologique

Littorina neritoides a d'abord été longtemps considéré comme espèce vivipare (Tattersal, 1920). De nombreux chercheurs ont néanmoins montré que les femelles émettent des capsules ovigères qui mènent une vie pélagique (Caullery et Pelseneer, 1920 ; Colman, 1933 ; Linke, 1933 ; Lebour, 1935).

La période de reproduction se situe, quelle que soit la localité, toujours en hiver et au printemps. Ainsi, à Plymouth (Angleterre), elle s'étend de septembre à avril inclus et les mâles sont sexuellement mûrs environ deux mois avant les femelles (Lysaght, 1941).

Pour effectuer leur ponte, les femelles se déplacent vers le bas du rocher afin d'atteindre l'eau de mer (Kojima, 1959, 1960 ; Fretter et Graham, 1962). L'émission des capsules ovigères a lieu selon un rythme de 15 jours, correspondant aux marées syzygiales et qui semble endogène puisqu'il est conservé en conditions artificielles d'émersion continue (Lysaght, 1941).

La capsule ovigère a la forme d'un disque biconvexe mesurant en moyenne 0,18 mm de diamètre et 0,09 mm de hauteur. Elle ne renferme qu'un seul œuf entouré d'albumen et d'une coque, le tout baignant dans une sorte de gelée.

Les capsules ovigères sont libérées dans l'eau de mer et mènent une vie pélagique pendant une durée variable selon la température et la latitude (trois semaines en moyenne). A Plymouth, on les recueille dans le plancton, d'octobre à avril (Lebour, 1947). Les œufs donnent naissance à des larves véligères libres qui, après un temps relativement court, vont se fixer et se métamorphoser sur les rochers pour se transformer en de jeunes individus de 0,50 mm de hauteur de coquille environ. De plus, ces larves ne sont capables de s'installer que sur des rochers nus, dépourvus de Fucacées, au-dessous de la zone des Balanes (Lysaght, 1941).

Enfin, les jeunes individus de *Littorina neritoides* émigrent graduellement vers les niveaux plus hauts où se trouvent les adultes, mais cette migration n'a jamais été étudiée de façon approfondie. Ainsi, *Littorina neritoides*, après une vie larvaire planctonique, est affranchi totalement du milieu aquatique marin dont il ne dépend que périodiquement. Les adultes possèdent des adaptations morphologiques et physiologiques indispensables leur permettant de mener une

vie pratiquement terrestre. Si l'on considère la respiration, on note que la chambre palléale est très richement vascularisée, rappelant ainsi de très près les structures de « poumon » des vrais Prosobranches terrestres comme *Pomatias elegans* (Müll.). Enfin, *Littorina neritoides* est une espèce lichénophage, ce qui le distingue encore des autres Littorines qui sont, soit « algophages », soit « détritivores algophages ».

2. - Taux de masculinité

Chez les Littorinidae, Gastéropodes gonochoriques, les critères de distinction des sexes ne peuvent être appréciés à la naissance ; le taux de masculinité, facteur important de l'évolution des populations, ne peut donc être déterminé que pour les adultes. A Penvins, la population de *Littorina neritoides* étudiée présente un taux de masculinité (S.R.) largement en faveur des femelles, puisque S.R. ♂/♀ = 1 : 2. Ce rapport présente des variations mensuelles, mais qui restent toujours dans la même proportion (Tableau 4). L'égalité numérique des deux sexes n'est pas réalisée dans les 4/5 des espèces animales, le sexe femelle dominant plus ou moins. Ainsi, chez *Bythinia leachii* (Sheppard), Gastéropode Prosobranchie dulçaquicole, les femelles représentent 80 p. 100 de l'effectif adulte (Pelseneer, 1925).

Si l'on considère les variations du taux de masculinité en fonction de l'âge des individus (Fig. 3), on note que la proportion des sexes, chez les jeunes adultes, est voisine de 50 p. 100 de mâles et de 50 p. 100 de femelles et que le pourcentage de mâles décroît régulièrement avec l'âge. Selon nos résultats antérieurs, la vitesse de croissance étant la même dans les deux sexes, ce phénomène est certainement dû à une différence de longévité, la durée de vie des mâles étant inférieure de un an environ à celle des femelles. Déjà, un cas semblable a été observé chez *Lacuna pallidula* (Da Costa) par Pelseneer (1925) et par Gallien et de Larambergue (1938).

TABLEAU 4

Evolution du taux de masculinité chez *Littorina neritoides* (L.) (mode semi-battu - niveau inférieur des lichens), du 20 décembre 1971 au 10 janvier 1973.

Mois	Pourcentage ♂	Pourcentage ♀	Mois	Pourcentage ♂	Pourcentage ♀
Décembre 1971 ..	30,0	70,0	Juillet 1972	37,8	62,2
Janvier 1972	35,2	64,8	Août	35,1	64,9
Février	29,5	70,5	Septembre	27,8	72,2
Mars	30,2	69,8	Octobre	36,2	63,8
Avril	33,9	66,1	Novembre	35,7	64,3
Mai	29,8	70,2	Décembre	36,5	63,5
Juin	37,2	62,8	Janvier 1973	23,7	76,3

Moyenne pourcentage ♂ $\pm S_m = 32,8 \pm 1,0$ p. 100 (1)

(1) Dans ce cas :

$$S_m = \sqrt{\frac{90(1 - q_0)}{n}}$$

où n = effectif de la population et q₀ = nombre de mâles/effectif de la population.

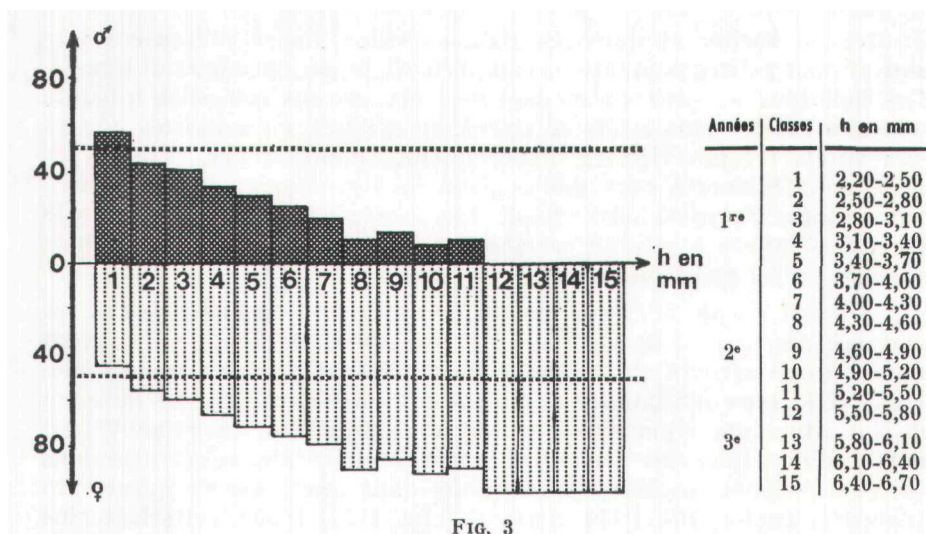


FIG. 3

Variations du taux de masculinité en fonction de l'âge chez *Littorina neritoides* (L.) (mode semi-battu — niveau inférieur des lichens).

Mâles et femelles en pourcentage.

3. - Cycle reproducteur

Au cours des nombreuses observations effectuées au stéréomicroscope, nous avons constaté que les individus de *Littorina neritoides* présentent une gonade et ses glandes annexes particulièrement développées et turgescents durant l'hiver et le printemps (de novembre à mai). Lysaght (1941) enregistre un phénomène similaire pour *Littorina neritoides* vivant sur les côtes de Plymouth (période de reproduction de septembre à avril) et note que les mâles sont sexuellement mûrs deux mois environ avant les femelles.

En ce qui concerne notre travail, n'ayant pas effectué de coupes histologiques au niveau de la gonade, il nous paraît imprudent d'affirmer que les mâles sont mûrs avant les femelles, bien que nos observations au stéréomicroscope le laissent envisager.

Comme Lysaght (1941) à Plymouth, nous n'avons pas remarqué, à Penvins, l'existence d'un véritable repos sexuel des individus de *Littorina neritoides* ; par contre, Palant et Fishelson (1968), en Israël, montrent que cette espèce présente une période de reproduction, s'étendant de fin novembre au début d'avril et un repos sexuel en été, avec un important phénomène de régression de l'appareil génital, ce qui semble indiquer une variation dans le cycle reproducteur en fonction de la latitude.

4. - Rythme d'activité et activité motrice

Au cours de leur exondation, plus ou moins importante (quelques heures à quelques jours selon la marée), les divers individus de *Littorina neritoides* se réfugient dans les failles, les interstices, les micro-

grottes du rocher et dans les Balanes vides. Ils se présentent très souvent par petites populations comprenant des sujets d'âges différents. Les individus les plus vieux, âgés de trois ans environ, sont inféodés⁽¹⁾ aux niveaux les plus hauts et vivent, en général, en solitaires. Quant aux sujets les plus jeunes, ils occupent, de préférence, d'abord les niveaux inférieurs à ceux des adultes, puis graduellement rejoignent leurs aînés. Favre (1950) signale l'existence de *Littorina neritoides* dans des flaques à salinité variable ; à Penvins, nous n'avons jamais observé un tel phénomène.

Durant les périodes des marées de morte eau ou lors de sa phase émergée des marées de vive eau, *Littorina neritoides* montre souvent une certaine activité qu'il nous a été possible d'observer, mais seulement si le taux d'humidité ambiante est important, proche de celui de la saturation. Quand les conditions ambiantes deviennent trop défavorables, *Littorina neritoides* ferme son opercule, se rétracte dans sa coquille imperméable et entre alors dans une sorte de quiescence (Lewis et Taylor, 1967) (1). Selon Patane (1933, 1957), cette Littorine est capable de vivre en inactivité jusqu'à cinq mois, en l'absence d'humidité. Dès que l'eau de mer atteint les différents individus, ces derniers ouvrent rapidement leur opercule, redeviennent actifs et se déplacent. De plus, si l'on prélève des sujets à marée basse et qu'on les plonge dans l'eau de mer, ils retrouvent immédiatement leur activité locomotrice.

A Penvins, quand les conditions hygrométriques sont favorables, *Littorina neritoides* est capable de se déplacer de quelques centimètres (10 à 20 cm). Natale et Sacchi (1962) ont également observé, sur la côte méditerranéenne, des déplacements de cette espèce, mais plus importants (de 20 cm à 1,50 m). En Israël, *Littorina neritoides* ne se déplace que dans des conditions d'humidité suffisantes et dans une mer relativement calme (Palant et Fishelson, 1968).

5. - Structure et évolution démographiques

Pour cette étude, durant deux années consécutives, des prélèvements ont été effectués sur une surface de 625 cm² (soit 25 cm X 25 cm) et au niveau du biotope préférentiel de *Littorina neritoides*. Ainsi, il a été possible de noter, parmi cette population correspondant à une moyenne de 100 individus pour 625 cm², les effectifs respectifs de mâles, femelles et jeunes (Fig. 4). Les formes juvéniles (h < 2,20 mm), âgées de moins de trois mois, se rencontrent surtout de septembre à janvier et de juin à juillet, ce qui confirme à la fois les résultats de Lebour (1935) montrant qu'à Plymouth le plancton renferme des capsules ovigères de *Littorina neritoides* d'octobre à avril et nos propres conclusions concernant la période de reproduction de cette espèce, qui s'étend de novembre à mai, à Penvins.

Le nombre de juvéniles reste toujours faible par rapport à l'effectif total de la population, cela étant probablement dû au fait que les individus âgés de moins de deux mois (h < 1,30 mm) sont

(1) Nomenclature adoptée par les auteurs anglais, signifiant un simple blocage fonctionnel immédiatement réversible au retour des conditions convenables.

inféodés à des niveaux plus inférieurs et qu'ils émigrent graduellement vers le biotope des adultes, d'une part, et que la durée de vie étant courte, les jeunes deviennent adultes très rapidement, d'autre part. Nous avons pu observer, à plusieurs reprises, en particulier en janvier et en avril, ces jeunes individus, situés à la base de la zone des Balanes (*Balanus balanoides* et *Chthamalus stellatus*) et abrités dans les petites lithoclastes et certaines Balanes vides. Etant dans l'impossibilité de faire un échantillonnage correct à ce niveau, il nous

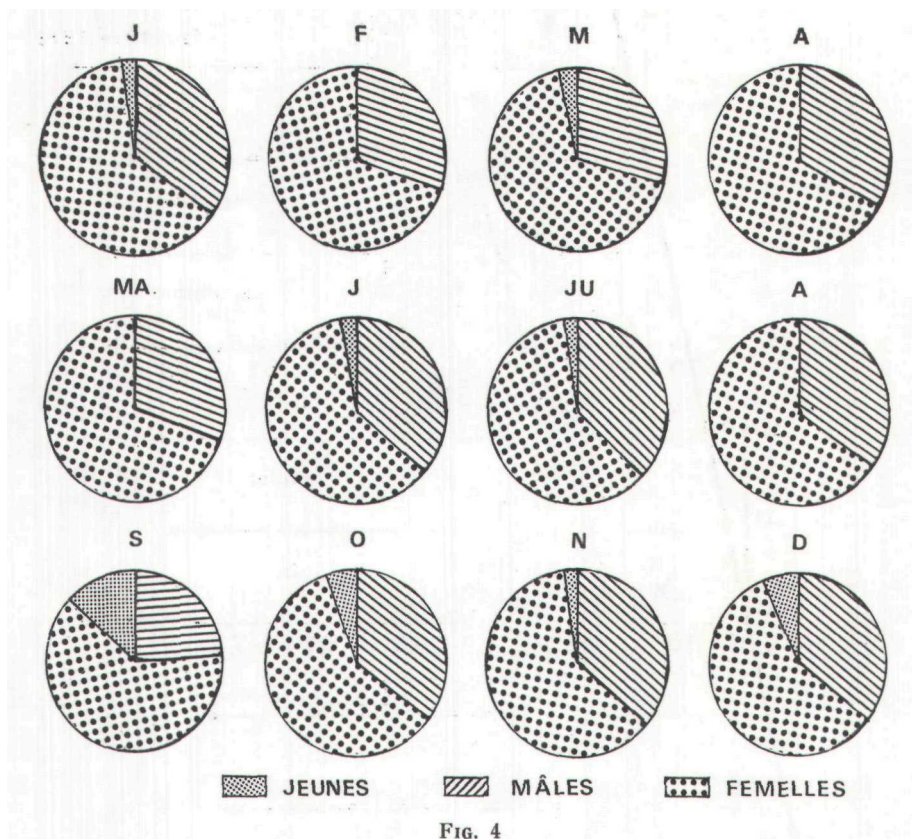


FIG. 4

Répartition entre individus immatures et individus différenciés sexuellement au sein de la population de *Littorina neritoides* (L.) au cours de la période du 31 janvier 1972 au 31 décembre 1972 (mode semi-battu — niveau inférieur des lichens).

a été impossible d'analyser cette population juvénile et de suivre sa migration vers les hauts niveaux.

La période de reproduction s'étalant sur plusieurs mois et l'apparition des jeunes au niveau du biotope des adultes s'effectuant par cohortes successives, on remarque que la population de *Littorina neritoides* présente, tout au long de l'année, une structure polymodale à allure générale assez homogène (Fig. 5) (1). Les plus jeunes

(1) L'intervalle de classe (i) a été déterminé selon la méthode de Goulden (1952) qui veut que sa valeur ne doit pas être plus grande que le quart de l'écart type de la distribution ($i = 0,60$ mm).

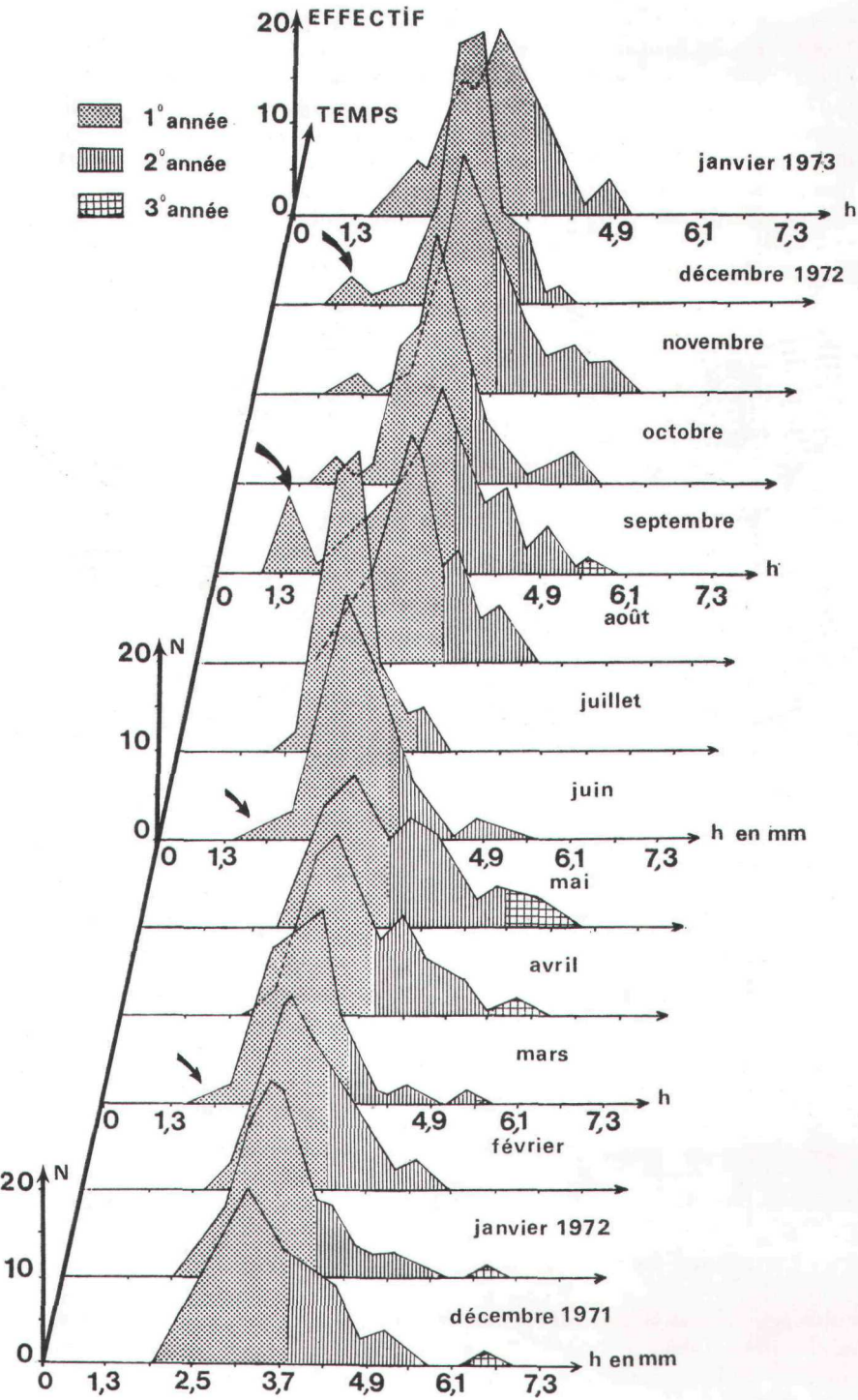


FIG. 5

Evolution de la population de *Littorina neritoides* (L.) au cours d'une année (mode semi-battu — niveau base des lichens).
Effectifs en pourcentage.

individus capturés ont en moyenne 1,30 millimètre de hauteur de coquille et sont âgés, selon nos résultats antérieurs, de 2 mois environ. Ces derniers se rencontrent surtout en mars, juin, septembre et décembre.

Si on analyse la structure de la population de *Littorina neritoides*, on remarque que le taux de mortalité est très important à la fin de la première année de vie (Tableau 5).

TABLEAU 5
Analyse de la population de *Littorina neritoides*
(niveau base des lichens — mode semi-battu),
au cours de la période du 20 décembre 1971 au 10 janvier 1973.

Age des individus	Importance en pourcentage
1 ^{re} année	84,3
2 ^e année	15,3
3 ^e année	0,4

Bien que les individus de cette espèce soient capables de vivre trois ans environ, selon notre étude de leur croissance (Daguzan, 1975 b et c), la quasi-totalité d'entre eux meurt à la fin de la deuxième année d'existence, les individus de trois ans étant alors uniquement des femelles.

De plus, la mortalité peut également être occasionnée, soit par la prédation, faible, due aux Oiseaux marins, tels les Goélants, soit par le parasitisme dû surtout à des Cercaires de Trématodes.

C. - DONNÉES AUTO-ÉCOLOGIQUES, STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE POPULATIONS DE *LITTORINA SAXATILIS* (Olivi)

Plusieurs travaux ont été consacrés à la reproduction de *Littorina saxatilis*, mais rares sont ceux qui se rapportent à son écologie. Citons surtout les recherches de Berry (1961), Gaillard (1965) et, enfin, celles de Fischer-Piette, Gaillard, James et col. (1961, 1963, 1964, 1966, 1971), relatives aux grandes variations de forme, d'ornementation et de couleur de la coquille de cette espèce.

I. - Cycle biologique

L'espèce médio-littorale *Littorina saxatilis* est vivipare et ne possède pas de larve véligère pélagique. En Angleterre, à Plymouth, la période de ponte s'étend sur toute l'année (Lebour, 1937) ; par contre, à Whitstable, la reproduction est moins active de juin à mi-août (Berry, 1956).

Les œufs, au nombre d'une centaine en moyenne, se trouvent dans une poche incubatrice correspondant à une dilatation distale de

l'utérus. Cette poche incubatrice est subdivisée en compartiments pouvant contenir chacun une vingtaine d'œufs dont l'émission est provoquée par l'accouplement ou, du moins, par la présence de sperme dans le réceptacle séminal (Berry, 1961). La ponte présente une périodicité de 4 à 6 jours, mais aucun rythme avec les marées ou semi-lunaire (Cousin, 1973). Les œufs fécondés se développent pour donner naissance à des embryons. Chaque œuf est entouré d'albumen et d'une membrane externe. L'albumen, source nutritive, est fluide seulement autour de l'embryon, ce qui permet à ce dernier de tourner sur lui-même.

A la fin du développement larvaire, quand l'albumen a disparu, la larve véligère rampe le long de la coque externe, perd son vélum et, grâce à sa radula, perce un trou par où elle s'échappe (Linke, 1933).

Les jeunes individus ainsi libérés ($h = 0,45$ mm) se déplacent dans la partie terminale de l'oviducte et s'échappent dans la cavité palléale par l'orifice de ponte de la femelle. Ils vivent alors à côté des adultes, parmi les rochers, se nourrissent de Diatomées et de débris algaux.

2. - Taux de masculinité

La population de *Littorina saxatilis* étudiée à Penvins montre un taux de masculinité S.R. ♂/♀ = 1:1 (Tableau 6). Si l'on considère les variations de ce rapport au cours des différents mois de l'année, on note que, d'octobre à février, les femelles ont une légère tendance à dominer tandis que, de mars à septembre, ce sont les mâles qui deviennent sensiblement prédominants. Ce phénomène peut être dû, soit à la résistance moins grande des mâles aux températures froides, soit à une mortalité plus importante des femelles au cours des périodes printanière et estivale. Berry (1961) enregistre des résultats légèrement différents pour une population de la côte Sud-Ouest de l'Angleterre. Il note que le taux de mâles de *Littorina saxatilis* diminue en juin, juillet et août et devient faible en février. Selon cet auteur, la mortalité serait due à l'infection par des Trématodes, aux basses températures et à la fragilité des mâles durant les mois d'été. Cette différence avec nos résultats est probablement due à la lati-

TABLEAU 6

Involution du taux de masculinité chez *Littorina saxatilis* (mode semi-battu — *Peluetia canaliculata*) du 15 octobre 1970 au 20 septembre 1971.

Mois	Pourcentage ♂	Pourcentage ♀	Mois	Pourcentage ♂	Pourcentage ♀
Octobre 1970	49,5	50,5	Avril 1971	54,1	45,9
Novembre	48,1	51,9	Mai	44,1	55,9
Décembre	48,1	51,9	Juin	55,4	44,6
Janvier 1971	46,6	53,4	Juillet	51,8	48,2
Février	44,9	55,1	Août	51,9	48,1
Mars	51,1	48,9	Septembre	52,5	47,5

Moyenne pourcentage ♂ $\pm S_m = 49,8 \pm 1,7$ p. 100

tude. Par contre, Pelseneer (1925) trouve que *Littorina saxatilis* présente un rapport des sexes en faveur des femelles : 62 p. 100 de femelles et 38 p. 100 de mâles. Cette différence avec nos résultats provient peut-être du faible effectif étudié par cet auteur, d'une part, et de la saison de la récolte, d'autre part.

La proportion des sexes varie sensiblement selon l'âge, mais reste toujours voisine de 50 p. 100 de mâles et 50 p. 100 de femelles. Le taux plus faible de mâles parmi les jeunes adultes ($4 \text{ mm} < h < 6 \text{ mm}$) peut s'expliquer par la différenciation sexuelle plus précoce chez les femelles. Selon nos résultats antérieurs, la longévité est la même dans les deux sexes et le taux de croissance est plus important chez la femelle, ce qui permet de comprendre que les individus âgés de 5 ans environ et ayant une hauteur de coquille $h > 17 \text{ mm}$ sont uniquement des femelles.

3. - Cycle reproducteur

A Penvins, *Littorina saxatilis* présente des femelles en gestation tout au long de l'année, ce qui confirme les résultats de Pelseneer (1925). De plus, quelle que soit la saison, il est possible d'observer

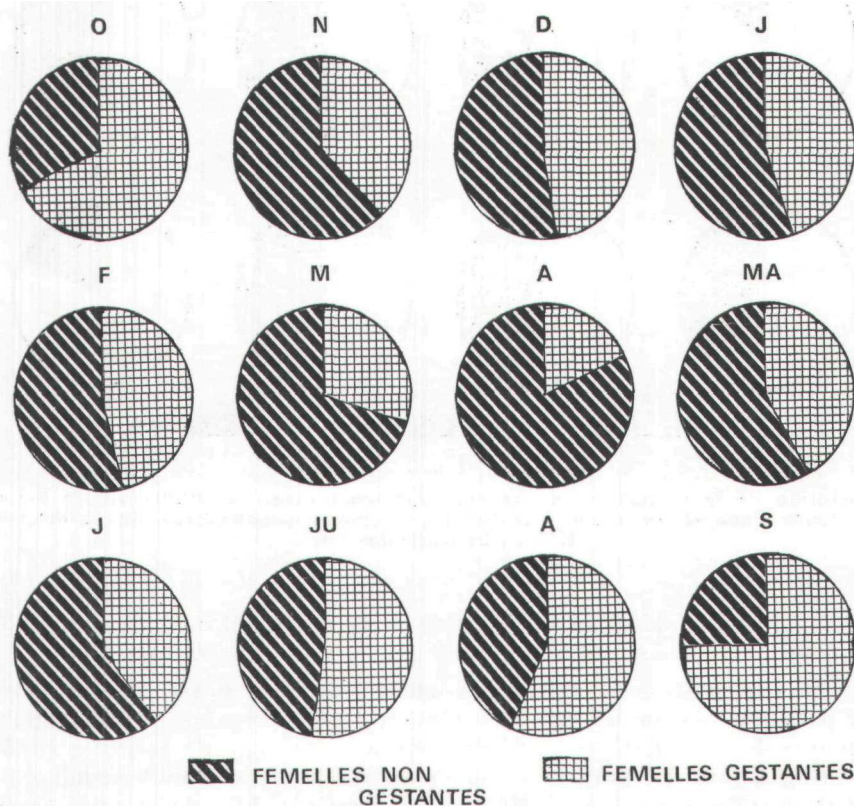


FIG. 6

Evolution de la maturité sexuelle chez *Littorina saxatilis* (Olivi) adulte femelle au cours d'une année (mode semi-battu — *Pelvetia canaliculata*), du 15 octobre 1970 au 20 septembre 1971.

des accouplements à marée basse quand les conditions hygrométriques et thermiques sont favorables.

En suivant, mois par mois, l'évolution de l'état sexuel des divers individus de la population (Fig. 6), on constate que le nombre de femelles en gestation, relativement stable de novembre à février (32 à 45 p. 100 de la population femelle), diminue en mars pour atteindre un minimum en avril (18 p. 100 des femelles), puis s'élève à nouveau pour passer par un maximum en septembre (75 p. 100 de l'effectif femelle) et, enfin, diminue en octobre pour se stabiliser en novembre.

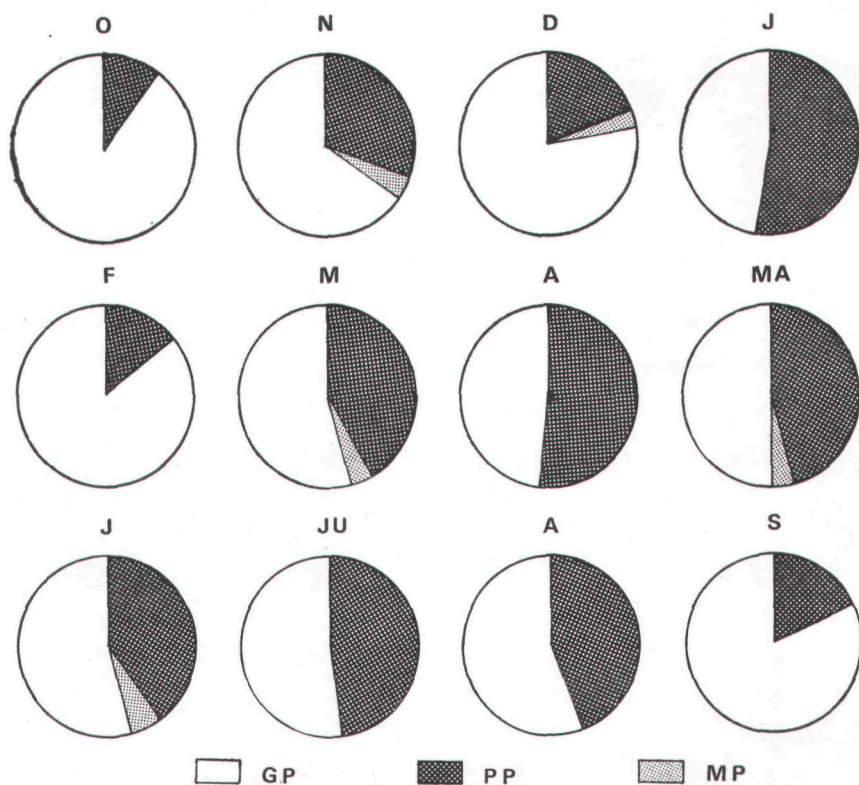


FIG. 7

Evolution de la maturité sexuelle chez *Littorina saxatilis* (Oliv.) adulte mâle, au cours d'une année (mode semi-battu — *Peluetia canaliculata*), du 15 octobre 1970 au 20 septembre 1971.

Ainsi, chez *Littorina saxatilis* femelle, le cycle reproducteur semble montrer un certain rythme annuel plus ou moins marqué.

Si l'on analyse la répartition, au cours d'une année, des femelles en gestation, selon les diverses classes d'âge, on note que certaines femelles le sont déjà dès qu'elles ont une hauteur de coquille supérieure à 5 mm. Le taux de femelles en gestation augmente graduellement avec l'âge. Certains individus seraient capables de se reproduire dès l'âge de 6 mois ($h = 5$ mm environ), la plupart vers 15 mois ($h = 11$ mm environ). Il y aurait ainsi un décalage dans le temps de la période de reproduction selon les divers individus, phénomène peut-

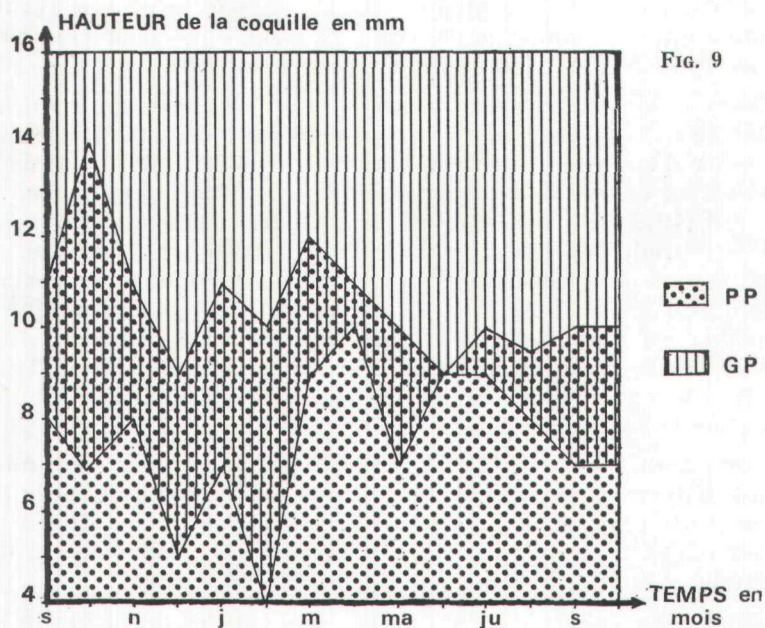
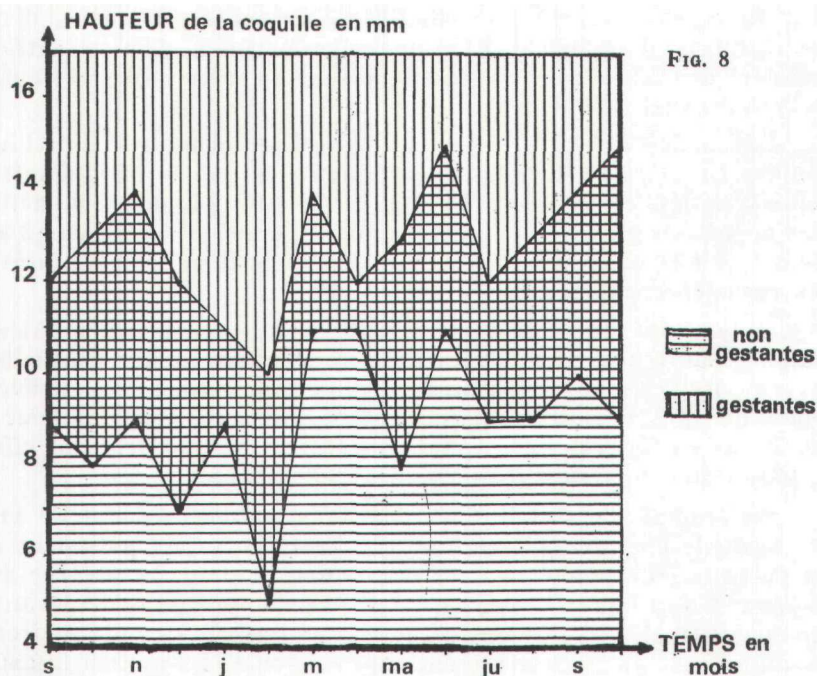


Fig. 8 et 9

Evolution de l'état sexuel chez *Littorina saxatilis* au cours de la période du 17 septembre 1970 au 21 octobre 1971 (mode semi-battu — *Pelvetia canaliculata*).

Fig. 8 : femelle ; Fig. 9 : mâle.

(Pour chaque sexe, le recouvrement entre les deux types d'états signifie que, dans cet intervalle de hauteur de coquille, on trouve, pour une taille donnée, les deux états sexuels.)

être dû essentiellement aux conditions du milieu. De plus, d'après ces résultats, il semble que l'accouplement peut s'effectuer entre des mâles et des femelles en gestation, plutôt qu'entre mâles et femelles en repos sexuel uniquement.

Les mâles de *Littorina saxatilis* comprennent des individus à pénis petit, réduit à une lamelle triangulaire (mâles PP), d'autres à pénis très développé (mâles GP), garni de protubérances mamelliformes appelées « glandes de la colle » dont le nombre varie entre 3 et 24 (James, 1963) et enfin, quelquefois, de sujets dont le pénis présente des caractères intermédiaires (mâles MP).

Si l'on suit l'évolution de l'ensemble de la population mâle au cours d'une année (Fig. 7), on note que, comme pour la femelle, le cycle reproducteur présente un certain rythme annuel, mais beaucoup moins marqué. Les mâles reproducteurs (mâles GP) sont surtout très nombreux en février et en septembre-octobre ; par contre, leur effectif le plus faible se rencontre en janvier et en avril.

En étudiant la distribution des mâles selon leur état de maturité sexuelle et leur âge, on note que certains sujets possèdent déjà un pénis très développé dès qu'ils ont une hauteur de coquille supérieure à 4 mm (âge : 6 mois environ). Le nombre de mâles ayant un gros pénis (mâles GP) augmente avec l'âge jusqu'à 15 mois environ où les mâles sont pratiquement tous reproducteurs. La maturité sexuelle des mâles se fait donc progressivement suivant les divers individus de la population et à un âge plus ou moins avancé. Selon nos résultats, les mâles intermédiaires (mâles MP) peuvent être considérés comme des individus dont le pénis est en phase évolutive.

Berry (1961) note, chez une population de *Littorina saxatilis* de Whitstable (Angleterre), une certaine régression des glandes génitales, du nombre d'embryons chez les femelles et de la taille du pénis chez les mâles, au cours des mois de juin, juillet et août. De même, selon Bergerard (1971), il existe, à Roscoff (Finistère) une grande variation du cycle reproducteur chez les diverses populations de *Littorina saxatilis*. Certaines montrent un grand nombre de femelles en gestation, tandis que d'autres, à la même époque, sont composées uniquement d'individus en repos sexuel. La maturité sexuelle varierait avec le mode et serait en rapport étroit avec les conditions du milieu. De plus, il existe une véritable période de repos sexuel avec chute du pénis chez le mâle (Bergerard, 1974).

Aussi bien Cousin (1971) à Luc-sur-Mer (Calvados) que nous, à Penvins, n'avons enregistré un tel phénomène. La population de *Littorina saxatilis* étudiée ne présente ni repos sexuel, ni chute du pénis chez les mâles (Fig. 8 et 9). Cette différence est probablement due à la latitude, à la température ou à la localité elle-même.

Enfin, l'évolution de la population des adultes de *Littorina saxatilis*, au cours de l'année, à Penvins, montre que les mâles et femelles présentent une parfaite concordance dans leur évolution sexuelle (Fig. 10). Ainsi, c'est en septembre, octobre et février que les mâles à gros pénis sont particulièrement abondants et que le nombre de femelles en gestation est le plus important ; de même au cours d'avril, on enregistre les plus petits effectifs de femelles en gestation et de mâles GP.

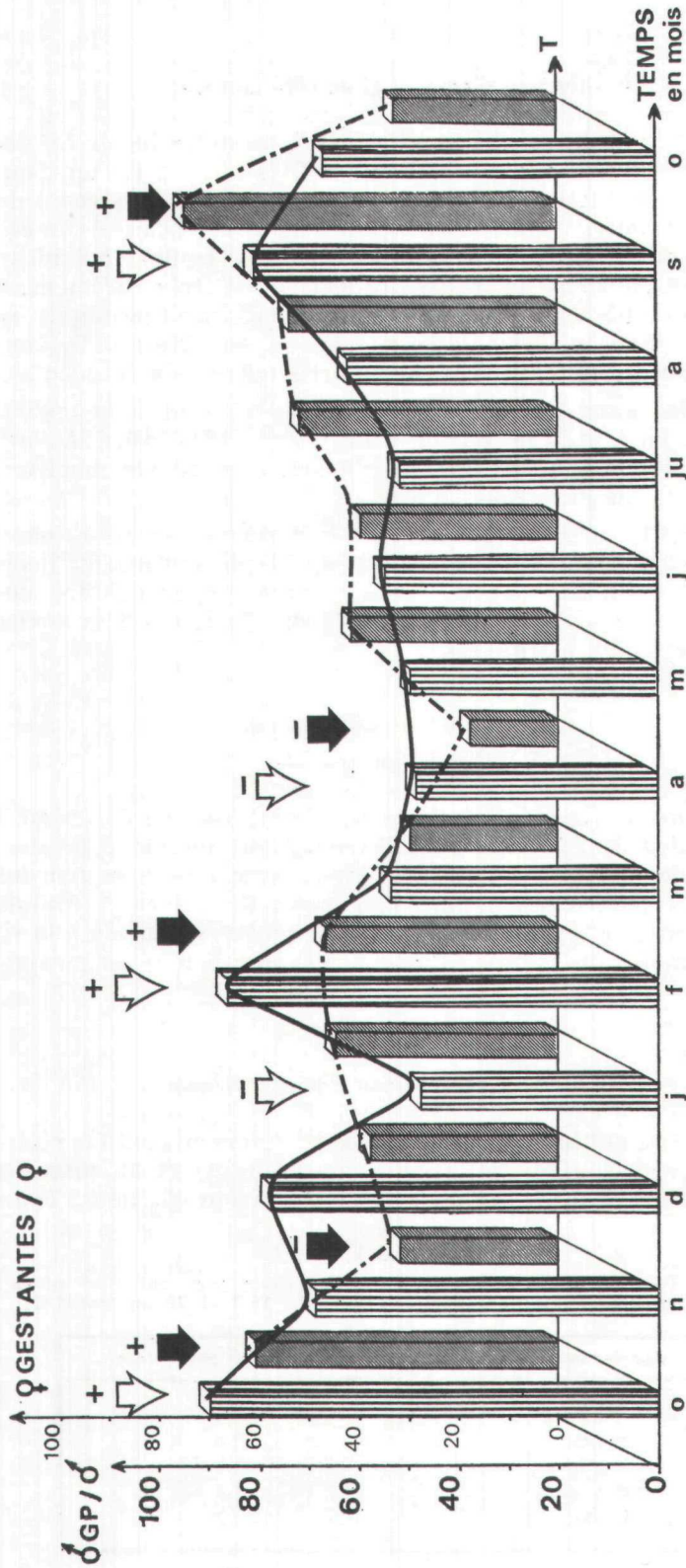


FIG. 10 Evolution sexuelle des individus adultes, au cours de l'année, chez *Littorina saxatilis* (mode semi-battu — *Pelvetia canaliculata*). En pourcentage.

4. - Rythme d'activité et activité motrice.

Au cours de leur exondation, en général, les individus de *Littorina saxatilis* ferment leur opercule et restent fixés sur les rochers, ou se réfugient dans des failles et interstices du rocher, ou séjournent dans des petites cuvettes intercotidales contenant de l'eau de mer et situées au niveau à *Pelvetia canaliculata*. Les jeunes individus se trouvent toujours dans les petites lithoclastes et, très rarement, sur les rochers eux-mêmes. Lorsque les conditions hygrothermiques sont favorables, surtout au début de leur émergence, les divers individus de *Littorina saxatilis* se déplacent, se nourrissent et s'accouplent.

Quand les animaux sont immergés, ils ouvrent leur opercule, étendent leur pied, mais restent inactifs (Berry, 1961). Ainsi, *Littorina saxatilis* montre une périodicité de vie active et de vie inactive en relation avec les marées (Bohn, 1904).

Berry (1961) affirme qu'à marée basse, quand les conditions du milieu sont favorables, cette espèce est capable de se déplacer jusqu'à une distance de 8 m environ. Nous n'avons pu enregistrer nous-même que de faibles déplacements, de l'ordre de 1,50 à 2 m environ, évalués grâce à des marquages.

5. - Distribution spatiale

Quelle que soit la phase de la marée, immersion ou émergence, les divers individus de *Littorina saxatilis* montrent un mode de distribution spatiale de type en agrégats. Ainsi, cette espèce se rencontre sous forme de petites populations composées de jeunes et d'adultes d'âges différents. Ce type de distribution est probablement dû à la viviparité de l'espèce qui favorise l'installation des jeunes au voisinage des adultes.

6. - Structure et évolution démographiques

Durant deux années consécutives, des prélèvements ont été réalisés sur une surface de 2.500 cm² (soit 50 cm X 50 cm) et au niveau du biotope préférentiel de *Littorina saxatilis*. La reproduction s'étalant

TABLEAU 7

Analyse de la population de *Littorina saxatilis* (mode semi-battu — niveau à *Pelvetia canaliculata* au cours de la période du 15-10-1970 au 20-9-1971.

Age des Individus	Importance en pourcentage
1 ^{re} année	26,5
2 ^e année	50,6
3 ^e année	21,2
4 ^e année	1,5
5 ^e année	0,2

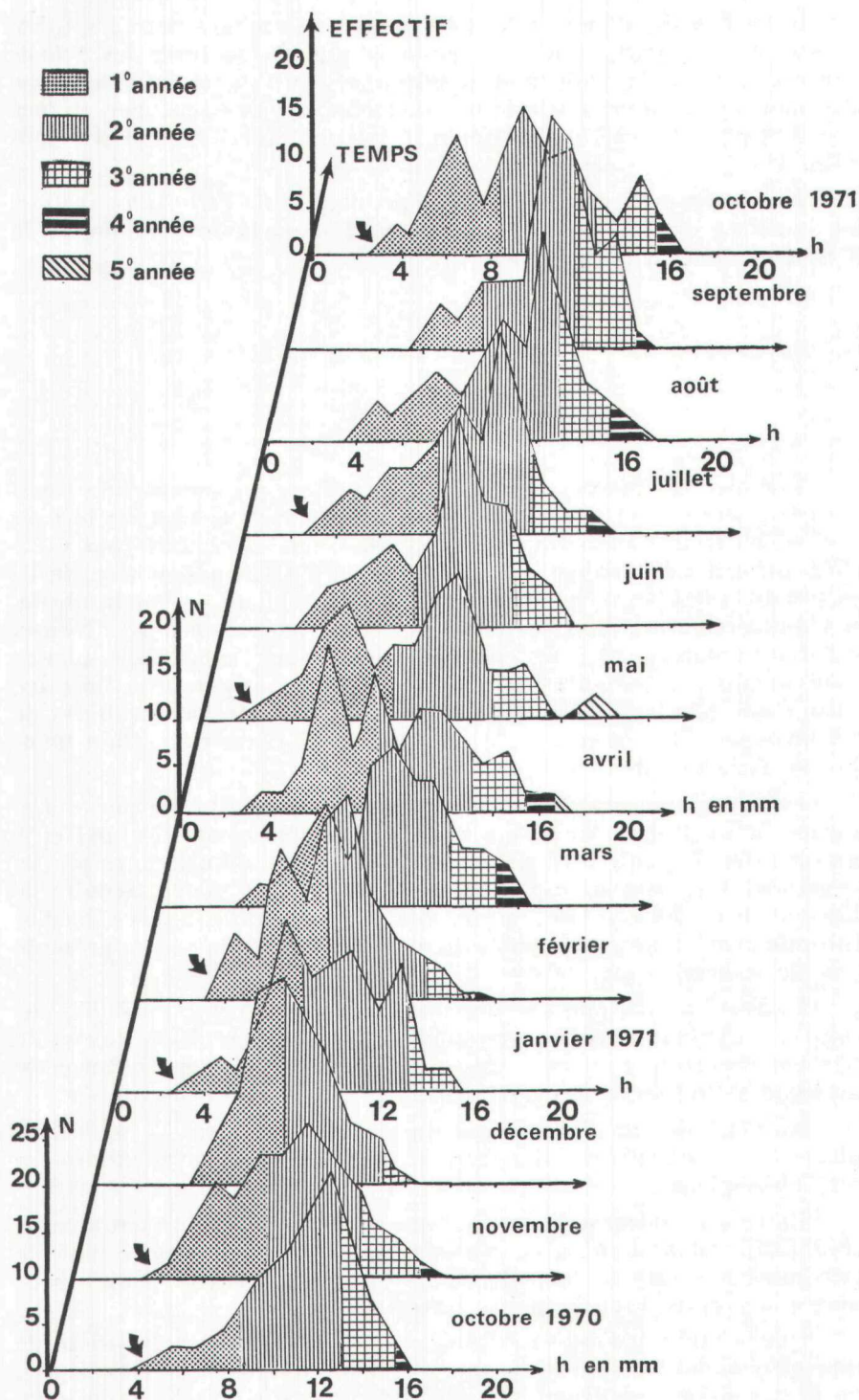


FIG. 11

Evolution de la population de *Littorina saxatilis* au cours d'une année (mode semi-battu — *Pelvetia canaliculata*).

Effectifs en pourcentage.

sur toute l'année, d'une part, et les jeunes se cachant dans les lithoclases, d'autre part, il n'a été possible que de capturer les jeunes individus, âgés de trois mois environ et dont la coquille dépasse 3,3 mm de hauteur. Ces formes juvéniles apparaissent par vagues successives, en octobre, novembre, janvier, février, mai et juin (Fig. 11).

En analysant la structure de la population de *Littorina saxatilis*, on constate que la mortalité est surtout importante à la fin de la troisième année de vie (Tableau 7).

CONCLUSION

Les diverses espèces de Littorines étudiées présentent une zonation très nette quel que soit le mode considéré. De haut en bas du rocher, on trouve successivement *Littorina neritoides*, *Littorina saxatilis*, *Littorina littorea* et *Littorina littoralis*. Cette répartition verticale n'est valable qu'en mode battu et semi-battu ; en mode abrité, il y a inversion des deux dernières espèces. La zonation des Littorines est due probablement à un ensemble de facteurs indissociables, mais dont les plus importants sont l'humidité et la température. De plus, cette étude relative à l'écologie comparée de *Littorina neritoides* et de *Littorina saxatilis* montre qu'il est possible de noter un certain nombre de faits essentiels.

En ce qui concerne le mode de reproduction, *Littorina neritoides*, espèce supra-littorale ovipare à capsules ovigères pélagiques, présente une période de ponte bien définie dans son cycle annuel et les jeunes effectuent une migration de quelques décimètres pour atteindre le biotope des adultes. Par contre, *Littorina saxatilis*, espèce médio-littorale ovovivipare, est capable de pondre toute l'année et ne présente pas de migration des jeunes.

L'égalité numérique des sexes existe chez *Littorina saxatilis*, par contre, *Littorina neritoides* présente un taux de masculinité favorable aux femelles (S.R. ♂/♀ 1 : 2) ce qui permet là, de rapprocher cette espèce des Prosobranches terrestres.

Au point de vue régime alimentaire, *Littorina saxatilis* est « algophage » ou « détritivore algophage », tandis que *Littorina neritoides* est lichénophage.

En ce qui concerne la respiration, elle est de type branchial mais chez *Littorina neritoides*, en plus, le plafond de la chambre palléale richement vascularisé rappelle de très près les structures du « poumon » des vrais Prosobranches terrestres.

Quelle que soit l'espèce considérée, la structure de population, de type polymodal, est due à la succession de diverses cohortes. Enfin, on peut conclure en disant que *Littorina saxatilis* doit être considéré comme espèce amphibiotique, tandis que *Littorina neritoides*, affranchi presque totalement du milieu aquatique marin dont il ne dépend que périodiquement, peut être admis comme espèce sub-terrestre.

Summary

The use of a transect permits to show the vertical zonation of armorican Littorinidae.

The comparative ecology of *Littorina neritoides* and *Littorina saxatilis* permits to show several essential facts:

—in *Littorina neritoides*, the reproductive period is extended from november to may, whereas *Littorina saxatilis* is able to reproduce all along the year, with two maximums (february and September);

—the numerical equality of sexes is realized in *Littorina saxatilis* whereas in *Littorina neritoides*, the sex-ratio is in favour of females (S.R. ♂/♀ = 1:2);

—in *Littorina saxatilis*, ovoviviparous species, the youngs live near adults, but in *Littorina neritoides*, oviparous species, the juvenil forms settle at an inferior level, moreover ascend gradually, on a distance of some decimeters, in direction to high levels where the adults live;

—in those Littorinidae species, the population structure is polymodal.

Resumen

La utilización de uno transecto permite de mostrar el reparto vertical de los Littorinidae armoricanos.

La Ecología comparada de *Littorina neritoides* y de *Littorina saxatilis* permite de mostrar varios hechos esenciales:

— en *Littorina neritoides*, el período de reproducción se extiende de noviembre a mayo, mientras que *Littorina saxatilis* es capaz de se reproducir durante todo el año, con dos máximums (febrero y septiembre);

— la igualdad de los sexos es realizada en *Littorina saxatilis*, mientras que en *Littorina neritoides*, la sex-ratio es muy favorable por las hembras (S.R. ♂/♀ = 1:2);

— en *Littorina saxatilis*, especie ovovivipara, los juvenes viven cerca los adultos; en cambio, en *Littorina neritoides*, especie ovipara, las formas juveniles se fijan a uno nivel inferior, y después suben progresivamente, sobre una distancia de algunos decímetros, en dirección de los altos niveles donde los adultos viven;

— en estas especies de Littorinidae, la estructura de población es polymodal.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BERGERARD, J., 1971. — Facteurs écologiques et cycle sexuel de *Littorina saxatilis* (Olivi) (Mollusques, Gastéropodes). *Cah. Biol. Mar.*, 12, pp. 187-193.
- BERGERARD, J., 1974. — Cycle sexuel saisonnier dans une population naturelle de *Littorina saxatilis* (Olivi) (Gastéropode, Prosobranchie). *Bull. Soc. zool. France*, 100, pp. 133-145.
- BERRY, A.J., 1956. — Some factors affecting the distribution of *Littorina saxatilis* (Olivi). Ph. D. Thesis, University of London.
- BERRY, A.J., 1961. — Some factors affecting the distribution of *Littorina saxatilis* (Olivi). *J. Anim. Ecol.*, 30, pp. 27-45.
- CAULLERY, M. et PBLSENEBR, p., 1920. — Sur la ponte et le développement du Vignot (*Littorina littorea*). *Bull. Se. France-Belgique*, 44, pp. 357-360.
- COLMAN, J., 1933. — The nature of the intertidal zonation of plants and animals. *J. Mar. Biol. Ass., U.K.*, 18, pp. 435-476.
- COUSIN, C, 1971. — Introduction à l'étude histologique et cytologique de l'organogénèse et du cycle de l'appareil génital chez deux Gastéropodes Prosobranchies gonochoriques *Littorina littorea* (L.) et *Littorina saxatilis* (Olivi); analyse des populations, gamétogénèse, reproduction, cycle. Thèse Doct., 3^e cycle, Caen.
- DAGUZAN, J., 1967. — Contribution à l'écologie des Mollusques intertidaux de la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan). Thèse Doct. 3^e cycle, Rennes.
- DAGUZAN, J., 1975 a. — Recherches sur les Littorinidae. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Rennes, 400 pp.

- DAGUZAN, J., 1975 b. — Analyse biométrique du dimorphisme sexuel chez quelques Littorinidae (Mollusques, Gastéropodes, Prosobranches). *Haliotis* (sous presse).
- DAGUZAN, J., 1975 c. — Contribution à la croissance et à la longévité de quelques Littorinidae (Mollusques, Gastéropodes, Prosobranches). *Arch. Zool. exp. gén.* (sous presse).
- EDNEY, E.B., 1957. — The water relations of terrestrial Arthropods. Cambridge Univ. Press.
- FABRE, E., 1950. — Présence de *Littorina neritoides* L. dans des flaques à salinité variable. *Bull. mus. Hist. nat. Marseille*, 10, p. 10.
- FISCHER-PIETTE, E. et GAILLARD, J.M., 1961. — Etudes sur les variations de *Littorina saxatilis*. III. Comparaison des points abrités, au long des côtes françaises et ibériques. *Bull. Soc. zool. France*, 86, pp. 163-172.
- FISCHER-PIETTE, E. et GAILLARD, J.M., 1966. — Sur les variations de *Littorina saxatilis*. VII. Des populations changent actuellement d'aspect. *Cah. Biol. Mar.*, 7, pp. 375-382.
- FISCHER-PIETTE, E. et GAILLARD, J.M., 1971. — La variabilité (morphologique et physiologique) de *Littorina saxatilis* (Olivi) ibérique et ses rapports avec l'écologie. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, A, pp. 70-89.
- FISCHER-PIETTE, E., GAILLARD, J.M. et JAMES, B.L., 1963. — Etudes sur les variations de *Littorina saxatilis*. V. Sur des cas de variabilité extrême. *Cah. Biol. Mar.*, 4, pp. 1-22.
- 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.
- FRETTER, v. et GRAHAM, A., 1962. — British Prosobranch Molluscs. Ray Society, London.
- GAILLARD, J.M., 1965. — Aspects qualitatifs et quantitatifs de la croissance de la coquille de quelques espèces de Mollusques Prosobranches en fonction de la latitude et des conditions écologiques. Thèse Doct., Paris.
- GALLIEN, L. et LARAMBERGUE, M. (de), 1938. — Biologie et sexualité de *Lacuna pallidula* (Da Costa). *Trau. Stat. zool. Wimereux*, 13, pp. 293-305.
- GOULDEN, C.H., 1952. — Methods of statistical analysis. John Wiley & Sons Inc., New York.
- KOJIMA, Y., 1959. — The relation between seasonal migration and spawning of a periwinkle: *Littorina brevicula* (Philippi). *Bull. Mar. Biol. St. Asamushi*, 9, pp. 183-186.
- KOJIMA, Y., 1960. — On the reproduction of periwinkles, Littorinidae, Gastropoda. *Bull. Mar. Biol. St. Asamushi*, 10, pp. 117-120.
- LEBOUR, M.V., 1935. — The breeding of *Littorina neritoides*. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 20, pp. 373-378.
- LEBOUR, M.V., 1947. — Notes on the inshore plankton of Plymouth. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 26, pp. 527-547.
- LEWIS, J.R. et TAMBS-LYCHE, H., 1962. — *Littorina neritoides* in Scandinavia. *Sarsia Norvège*, 7, pp. 7-10.
- LEWIS, T. et TAYLOR, L.R., 1967. — Introduction to experimental ecology. Academic Press, London.
- LINKE, o., 1933. — Morphologie und physiologie des Genitalapparates der Nordseelittorinen. *Wiss. Meeresunters.*, 19, pp. 1-60.
- LYSAGHT, A.M., 1941. — The biology and Trematodes parasites of the Gastropod *Littorina neritoides*. *J. marine Biol. Ass. U.K.*, 25, pp. 41-67.
- NATALE, T. et SACCHI, CF., 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. *Pubbl. St. zool. Napoli*, 32, pp. 133-144.
- PALANT, B. et FISHELSON, L., 1968. — *Littorina punctata* (Gmelin) and *Littorina neritoides* (L.) (Mollusca, Gastropoda) from Israël: ecology and annual cycle of genital system. *Israël J. Zool.*, 17, pp. 145-160.
- PATANE, L., 1933. — Sul comportamento di *Littorina neritoides* L. mantenuta in ambiente subaereo ed in altre condizioni sperimentali. *C.R. Accad. Lincei*, 17, pp. 961-967.
- PATANE, L., 1957. — Cinesi e tropismi, anidre e anacrobiosi in *Littorina neritoides* L. *Bull. Accad. ginesia*, 32, pp. 65-73.
- PELSENEER, P., 1925. — La proportion relative des sexes chez les Mollusques. *Acad. Roy. Belgique Cl. Sc. Mém. Coll.*, in 8°, 8.
- TATTERSALL, W.M., 1920. — Notes on the breeding habits and life history of the periwinkle. *Sec. Invest. Fish. Br. Ire.*, 1, pp. 1-11.