

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

II. - *LITTORINA LITTOREA* (L.) ET *LITTORINA LITTORALIS* (L.).

par

Jacques Daguzan

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

Résumé

Cette étude écologique montre que, dans la station étudiée (Pointe rocheuse de Penvins, Morbihan), *Littorina littorea*, espèce ovipare à capsules ovigères pélagiques, présente une période de ponte bien définie et que ses jeunes effectuent une migration importante pour rejoindre les adultes. Par contre, *Littorina littoralis*, espèce ovipare à ponte fixée sur les Fucacées, est capable de pondre toute l'année et ne présente pas de migration des jeunes. Enfin, l'égalité numérique des sexes est réalisée chez ces deux espèces et, seul, *Littorina littorea* montre un véritable repos sexuel avec régression de la gonade et chute du pénis chez le mâle.

Introduction

Après avoir défini les caractéristiques principales des biotopes des Littorinidae de la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan) et étudié l'écologie de *Littorina neritoides* (L.) et *Littorina saxatilis* (Olivi) (Daguzan, 1967, 1975 a, 1976), nous nous sommes proposés d'aborder dans un second temps, chez les deux autres espèces, *Littorina littorea* (L.) et *Littorina littoralis* (L.), plusieurs problèmes de leur auto-écologie et de leur dynamique de populations.

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

Parmi les travaux relatifs à l'écologie du bigorneau comestible *Littorina littorea*, nous avons retenu ceux de Tattersall (1920), Moore (1937, 1940), Smith et Newell (1955), Newell (1958), Williams (1964), Cousin (1971) et Underwood (1972, 1973).

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

I. - Cycle biologique.

Comme *Littorina neritoides*, *Littorina littorea* est une espèce ovipare présentant des capsules ovigères planctoniques. La période d'activité sexuelle débute en hiver et la ponte s'effectue en général au printemps (Pelseneer, 1926 ; Linke, 1933 ; Smith et Newell, 1955 ; Cousin, 1971). Une ou deux heures après l'unique copulation, la femelle libère des capsules gélatineuses renfermant chacune en moyenne de 1 à 5 œufs et qui mèneront par la suite une vie planctonique (Tattersall, 1920). Ces capsules sont pondus à marée haute généralement la nuit et sont entraînées vers le large par les courants, surtout par le jusant. Ce processus s'effectue de façon intermittente durant plusieurs mois, par émission de 500 capsules environ à chaque ponte (Fretter et Graham, 1962). Ainsi, une femelle peut pondre jusqu'à 5 000 capsules ovigères au cours d'une année.

Littorina littorea est donc capable de pondre toute l'année et la période d'émission maximale des capsules varie selon la latitude et même la localité. De plus, la ponte serait en relation avec le cycle lunaire (surtout avec la nouvelle lune NL) et les grandes marées d'équinoxe de printemps (Thorson, 1946).

L'éclosion des capsules ovigères a lieu 5 à 6 jours après la ponte (Tattersall, 1920), la pression osmotique augmentant à l'intérieur de la capsule et provoquant la rupture de la paroi (Linke, 1933) ; ce phénomène donne alors naissance à des larves véligères qui mènent une vie planctonique de durée variable, de 4 à 5 semaines (Linke, 1933 ; Smith et Newell, 1955) à 6-7 semaines (Williams, 1964). Cette vie planctonique peut être plus longue si les conditions du milieu sont défavorables (Thorson, 1946). Les larves véligères se métamorphosent en formes juvéniles (coquille de 0,25 mm environ de hauteur) puis tombent au fond de la mer et sont capables de se déplacer (Smith et Newell, 1955). Cependant, ces jeunes individus peuvent encore mener une vie pélagique pendant quelque temps, jusqu'à ce que leur coquille ait atteint au maximum 0,50 mm de hauteur (Thorson, 1946). A Plymouth, tout au cours de l'année, le plancton renferme de nombreuses larves véligères libres et des formes juvéniles ayant une coquille haute de 0,25 à 0,50 mm, mais avec un maximum d'abondance au printemps (Lebour, 1947). Selon Smith et Newell (1955), les jeunes individus de *Littorina littorea* restent au-dessous du niveau des basses-mers jusqu'à ce que leur taille soit assez importante (hauteur de la coquille $h > 2,5$ mm), afin de pouvoir affronter les courants et l'assaut des vagues, puis grimpent d'une façon continue sur les rochers pour émigrer vers les niveaux supérieurs où vivent les adultes.

2. - Taux de masculinité.

La population de *Littorina littorea* de Penvins présente un taux de masculinité S.R. ♂/♀ = 1:1 mettant en évidence l'égalité numérique des sexes (Tableau 1). Ce rapport montre des variations selon les divers mois de l'année, fluctuations dues probablement à la mortalité affectant plus les représentants d'un sexe que ceux de l'autre.

TABLEAU 1

Moyenne pourcentage $\delta \pm Sm = 49,9 \pm 2,0$
 Evolution du taux de masculinité chez *Littorina littorea* (L.) (mode semi-battu - *Fucus spiralis*), du 17 septembre 1970 au 21 octobre 1971.

Mois		Pourcen- tage δ	Pourcen- tage φ	Mois		Pourcen- tage δ	Pourcen- tage φ
Septembre	1970	48,6	51,4	Avril	1971	44,2	55,8
Octobre		49,0	51,4	Mai		59,0	41,0
Novembre		49,0	51,0	Juin		53,8	46,2
Décembre		52,6	47,4	Juillet		37,5	62,5
Janvier	1971	55,0	45,0	Août		49,2	50,8
Février		50,0	50,0	Septembre		65,6	34,4
Mars		47,4	52,6	Octobre		38,7	61,3

Moyenne pourcentage $\delta \pm Sm = 49,9 \pm 2,0$

Si l'on considère les variations du taux de masculinité en fonction de l'âge des individus, on note que quelle que soit la classe d'âge des sujets, l'égalité numérique des sexes est pratiquement respectée avec, toutefois, une légère dominance des femelles pour les individus les plus vieux, phénomène dû à leur longévité plus grande.

3. - Cycle reproducteur.

Chez *Littorina littorea*, il existe un cycle annuel qui se manifeste par des variations des états de la gonade et du tractus génital. Selon Pelseneer (1926), le pénis est bien développé chez les mâles ayant une coquille haute d'au moins 13 mm, tandis que les ovules sont déjà nettement reconnaissables dans la glande génitale des femelles dont la taille n'est que de 8 mm. Chez cette espèce, la maturité sexuelle est atteinte à l'âge de un an pour Tattersall (1920), 18 mois ($h = 11,5$ - 12 mm) pour Williams (1964) et 18 mois ($h = 12$ mm) pour Cousin (1971). A Penvins, comme nous l'avons démontré antérieurement Daguzan, 1975 a, b, 1976), les femelles se différencient et sont sexuellement mûres avant les mâles ; *Littorina littorea* est sexuellement mûr pour une hauteur de coquille $h > 11,4$ mm chez le mâle (âge : 18 mois) et pour $h > 10,6$ mm chez la femelle (âge : 16 mois), cette maturité sexuelle s'effectuant lors du second hiver de l'existence des individus. La période de reproduction s'étale d'octobre à avril avec un maximum en janvier, février et avril.

Frappés par le synchronisme étroit qui existe entre les états de la gonade et le développement du tractus génital au cours du cycle sexuel, de nombreux auteurs ont fait état de liens humoraux directs entre ces deux organes. Ainsi, Linke (1933, 1934) note, chez *Littorina littorea*, d'importants phénomènes de régression de l'appareil reproducteur en raison du repos sexuel et émet l'hypothèse d'un contrôle endocrine de la gonade sur le tractus génital et, en particulier, sur le pénis. De plus, cet auteur observe la disparition du pénis chez tous les mâles soumis au jeûne pendant 5 à 6 semaines. De même, Grahame

(1969) observe, en mai-juin, des mâles dont le pénis détaché se retrouve au fond des récipients d'élevage ou à l'intérieur de la cavité pâlléale. Le Breton (1970) montre que, chez cette espèce gonochorique, le cycle du tractus génital est normalement synchrone de celui de la gonade. Après la période de reproduction, le pénis ne régresse pas mais tombe, par nécrose, de la région d'insertion sur la partie latérale du cou, puis repousse en mettant près de six mois pour atteindre sa taille maximale. De plus, le jeûne, selon cet auteur, n'entraîne pas la disparition du pénis, ni sa réédification. Enfin, après de nombreuses recherches endocrinologiques, il est démontré que l'évolution du pénis, au cours du cycle annuel, est en fait indépendante, bien que synchrone, des divers états de la gonade ; le pénis s'édifie chez le mâle, grâce à l'action d'une substance de nature hormonale libérée

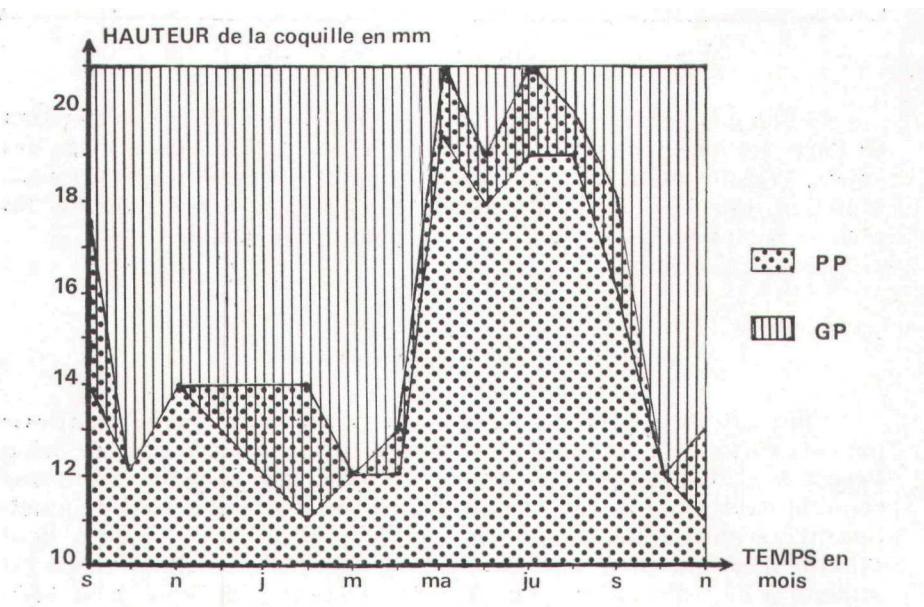


FIG. 1

Evolution du pénis chez *Littorina littorea* (L.) mâle, au cours de la période du 19 septembre 1970 au 18 novembre 1971 (mode semi-battu - *Fucus spiralis*). 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.

au niveau du tentacule oculaire droit et des ganglions pédieux et véhiculée par l'hémolymphe (Streiff et Le Breton, 1970 ; Le Gall et Streiff, 1974). De même, la chute du pénis serait provoquée par l'intervention d'un agent dédifférenciateur émis par le système nerveux central comme c'est le cas chez *Calyptaea sinensis* (L.) (Streiff, 1966) et *Crepidula fornicata* (L.) (Lubet et Streiff, 1969 ; Silberzahn, Streiff, Le Breton et Lubet, 1969).

A Penvins, chez la population d'adultes sexuellement mûrs de *Littorina littorea*, on distingue trois étapes successives dans le cycle annuel :

— une phase évolutive, de fin août à fin septembre, aboutissant à la

restauration de la gonade (mâle : jaune-gris verdâtre ; femelle : rose-violacé) ;

— une phase de reproduction d'octobre à avril, caractérisée par une gonade active ;

— une phase involutive de mai à juillet inclus, marquée par la régression de la gonade et la chute du pénis chez le mâle.

Cousin (1971) a déjà observé le même phénomène pour une popu-

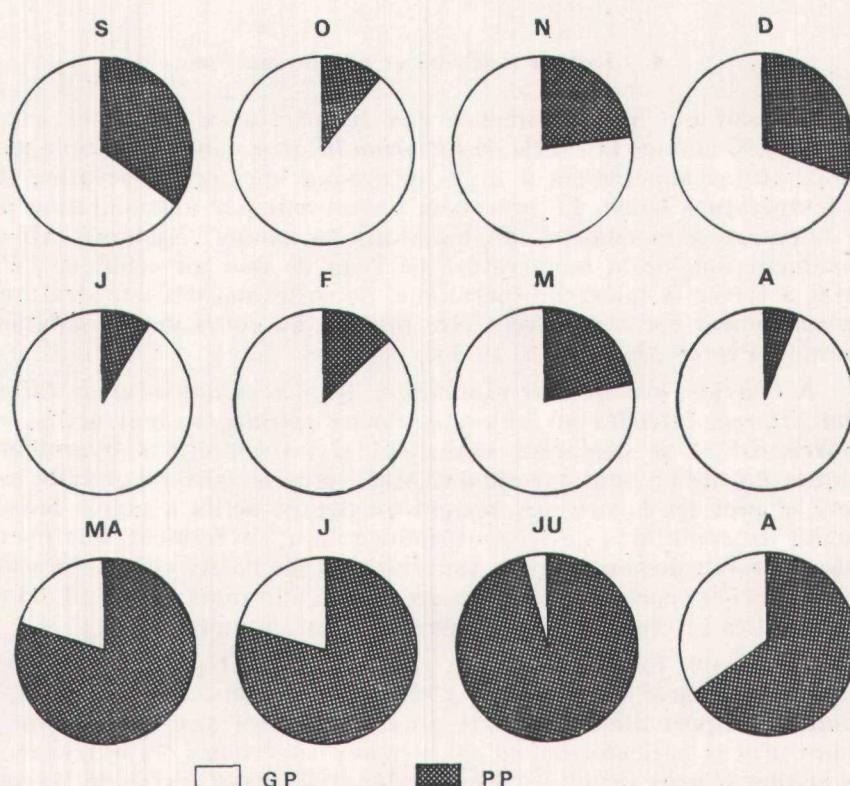


FIG. 2

Evolution de la maturité sexuelle chez *Littorina littorea* (L.) adulte mâle, au cours d'une année (mode semi-battu - *Fucus spiralis*), du 17 septembre 1970 au 9 août 1971.

Pour le mois de mai, ♂ PP comprend à la fois les mâles à petit pénis (♂ PP) et ceux qui ont perdu leur pénis.

lation de Luc-sur-Mer (Calvados). Si l'on considère uniquement l'évolution de l'effectif des mâles au cours de l'année (Fig. 1 et 2), on constate qu'il existe un repos sexuel de mai à août. Le pénis tombe à partir de la mi-avril jusqu'à la mi-mai, puis repousse dans le mois qui suit. Il nous a été possible de trouver le pénis détaché dans la cavité palléale de quelques-uns de nos sujets.

Il est bien évident que certains individus à maturité, en nombre très restreint, présentent un pénis réduit de type mâle PP, en période

d'activité sexuelle, ce phénomène étant dû probablement au parasitisme qui freine ou même bloque la croissance du pénis, comme l'a montré Le Breton (1970).

Enfin, certains facteurs abiotiques du milieu tels le mode, le courant, etc. peuvent avoir une action sur le cycle sexuel. Ainsi Fish (1972) constate que les individus de *Littorina littorea* vivant dans les estuaires ont une maturité sexuelle plus précoce, sans doute à cause de la richesse du milieu.

4. - Rythme d'activité et activité motrice.

On sait que l'accoutumance aux températures comprises entre 5 °C et 6 °C allonge la survie de *Littorina littorea*, tandis que celle aux températures supérieures à 21 °C, provoque une légère élévation de la température létale. Le processus s'accomplice par augmentation de la tolérance à la chaleur des individus les moins résistants. Ainsi, l'augmentation de la température de l'eau de mer au début de l'été suffit à éléver la tolérance thermique, de sorte que des températures anormalement élevées peuvent être tolérées au cours de l'exondation (Newell, Pye et Ahsanullah, 1971).

A Penvins, lors de leur exondation, les divers individus de *Littorina littorea*, inféodés au niveau à *Fucus spiralis*, restent actifs, se nourrissent et se déplacent seulement si les conditions hydrothermiques du milieu sont favorables. Ainsi, plus le taux d'humidité est élevé et plus les bigorneaux restent longtemps actifs à marée basse. Quand les conditions deviennent défavorables, ils ferment leur opercule et se retranchent le plus souvent sous les galets et les blocs ou sur les rochers cachés par les Fucacées ou, enfin mais rarement, dans des cuvettes intercotidales contenant de l'eau de mer.

Quant aux formes juvéniles, elles se trouvent presque toujours réfugiées, à marée basse, sous les blocs et les galets, là où règne une humidité importante. Elles sont plus abondantes aux niveaux inférieurs (*Fucus vesiculosus*) qu'aux niveaux supérieurs où se trouvent les adultes (*Fucus spiralis*). Selon Dexter (1943), sur la côte du Massachusetts (U.S.A.), pendant la période de vive eau, de nombreux jeunes individus de *Littorina littorea* grimpent vers les rochers et les couvrent littéralement, entre les niveaux P.M.V.E. et P.M.M.E. ; cette phase terminée, ils redescendent plus bas. A Penvins, nous n'avons pas eu l'occasion d'observer un tel phénomène. Quel que soit leur âge, les divers individus de *Littorina littorea* ouvrent leur opercule et deviennent actifs lors de la marée montante, dès que l'eau de mer les recouvre.

5. - Retour au gîte ou « Homing ».

Afin de savoir si *Littorina littorea* adulte est inféodé à un niveau bien défini, nous avons procédé à des marquages d'individus, en mode semi-battu et au niveau à *Fucus spiralis*. De ces dernières expériences, nous pouvons dégager les conclusions suivantes :

— dans notre région, *Littorina littorea* (L.) adulte semble vivre à un

niveau cotidal bien défini, correspondant à celui du *Fucus spiralis*, en mode semi-battu ;

— la population des Littorines observées évolue toujours dans une aire ayant la forme d'une ellipse, dont le grand axe, parallèle au niveau de la mer, mesure 3,50 m et dont le petit axe n'a que 2 m. On peut conclure qu'une population de *Littorina littorea* possède un espace vital bien défini et relativement restreint, du moins en mode semi-battu ;

— des individus, déportés à un même niveau ou à un niveau inférieur, sont capables de revenir à leur emplacement initial. Cela permet de dire que *Littorina littorea* adulte est pourvu d'un sens du retour au gîte ou «homing» (Daguzan, 1966).

6. - Distribution spatiale.

Au début de son exondation, la population de *Littorina littorea* montre une distribution dite au hasard ; les divers individus se trouvent ça et là, quelquefois en groupes de 2 à 5 sujets. Dès que les conditions du milieu deviennent défavorables, les bigorneaux se regroupent par petites populations sous les *Fucus*, les blocs et les galets. Le mode de distribution spatiale passant au type en agrégats. *Littorina littorea* serait susceptible de sécréter une ou plusieurs substances capables d'attirer d'autres individus de la même espèce (Dinter et Manos, 1972). Nous pensons plutôt que le regroupement des individus permet de créer entre eux un micro-climat favorable à leur survie.

Grâce à des élevages réalisés en aquariums à circuit d'eau de mer fermé, on remarque que *Littorina littorea*, en immersion, est actif, se nourrit, se déplace et se répartit au hasard.

7. - Influence du mode sur l'écologie.

L'écologie des adultes de *Littorina littorea* varie selon la latitude et la localité. Il semble que certains auteurs ne se soient pas suffisamment attachés au concept écologique du mode pour définir le biotope préférentiel de cette espèce.

A Penvins, l'écologie de cette espèce dépend essentiellement du mode (Tableau 2). Notre étude écologique nous permet de penser que, plus le mode est battu, plus *Littorina littorea* se trouve à un niveau élevé ; alors qu'en mode abrité, au contraire, il peut vivre assez bas jusqu'au niveau à *Fucus vesiculosus*.

TABLEAU 2
Ecologie de *Littorina littorea* (L.) selon le mode, à Penvins.

Mode	Biotope préférentiel de <i>Littorina littorea</i>
battu	<i>Pelvetia canaliculata</i> - <i>Fucus spiralis</i>
semi-battu	<i>Fucus spiralis</i>
abrité	<i>Fucus spiralis</i> - <i>Fucus vesiculosus</i> - <i>Ascophyllum nodosum</i> .

Il faut noter également que le maximum d'individus de cette espèce ayant une coquille de plus de 20 mm de hauteur, se trouve en mode abrité, lequel leur est donc probablement préférentiel (Tableau 3) (1).

TABLEAU 3

Importance des individus les plus grands de *Littorina littorea* (L.) selon le mode, à Penvins. En pourcentage.

Hauteur de la coquille (h) en mm	Modes		
	battu	semi-battu	abrité
20	6	8	20
21	3	5	14
22	1	3	8
23	0	1	3
24	0	0	1
25	0	0	0,3

8. - Structure et évolution démographiques.

Au cours de nos prospections sur la pointe rocheuse de Penvins, durant trois années consécutives, des prélèvements ont été effectués sur une surface de 2.500 cm² (soit 50 cm X 50 cm), en mode semi-battu, au niveau à *Fucus spiralis*, représentant le biotope préférentiel de *Littorina littorea*.

Parmi cette population, il est possible de suivre les effectifs respectifs des mâles, femelles et jeunes au cours de l'année (Fig. 3). Ainsi, la population juvénile (h < 9 mm, âge < 14 mois environ) est surtout importante en novembre-décembre (52 à 70 p. 100), puis de mai à août (50 à 60 p. 100).

Les formes juvéniles au stade 3-4 mm de hauteur de coquille sont récoltées, sous les galets et les blocs, par vagues successives (octobre-novembre-décembre, février-mars, mai-juin) (Fig. 4). Ce phénomène s'explique facilement par le fait qu'à Penvins, la période de reproduction s'étale d'octobre à avril et que, selon Smith et Newell (1955), les jeunes *Littorina littorea* ayant une coquille de 0,25 à 0,50 mm de hauteur, tombent au fond de la mer et restent au-dessous du niveau des basses mers jusqu'à ce que leur taille soit assez importante (h > 0,5-3 mm) pour leur permettre d'affronter les courants et l'assaut des vagues et rejoindre le biotope des adultes.

Bien que *Littorina littorea* ait une espérance de vie de 5 à 6 ans environ (Daguza, 1975 d), sa longévité peut être réduite par le parasitisme dû surtout à des Cercaires de Trématodes et par la prédatation humaine. A Penvins, cette dernière est importante pour les individus âgés, lors des grandes marées printanières ou automnales et au cours de la saison estivale mais surtout en mode abrité où les bigorneaux atteignent des tailles plus grandes qu'en mode semi-battu.

(1) Il faut signaler que le parasitisme, bien connu chez les Littorines, peut engendrer également une croissance anormale de la coquille.

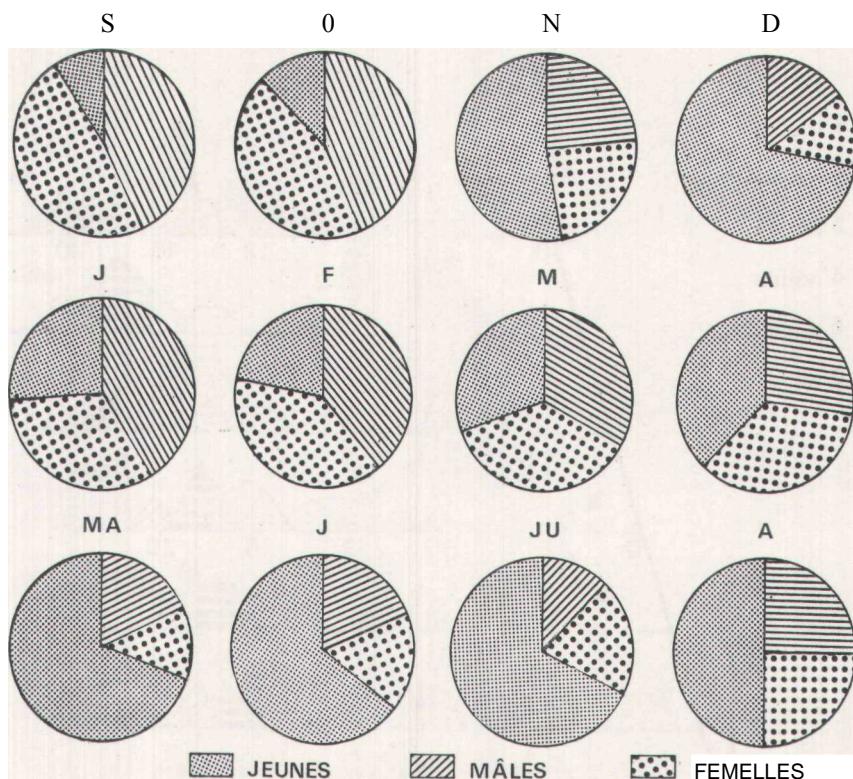


FIG. 3

Répartition entre individus immatures et individus différenciés sexuellement au sein de la population de *Littorina littorea* (L.), au cours de la période du 17 septembre 1970 au 9 août 1971 (mode semi-battu - *Fucus spiralis*).

9. - Migration des jeunes.

Smith et Newell (1955) ont effectué une étude sur les migrations des jeunes *Littorina littorea*, dans la baie de Whistable (Angleterre), et montré que les formes juvéniles, situées au niveau des basses mers et ayant 2,5 à 3 mm de hauteur de coquille, peuplent d'abord les niveaux bas, puis s'élèvent ; au bout d'un an se trouve ainsi établie une distribution verticale qui ne change pas pendant la seconde et la troisième années de la vie.

A Penvins, pour étudier cette migration éventuelle de *Littorina littorea* jeune, vers les hauts niveaux où se trouvent les adultes, tous les mois, durant trois années consécutives, nous avons effectué, en plus des prélevements précédents et aux mêmes dates, des récoltes sur une surface de 2.500 cm² (50 cm X 50 cm) au niveau du *Fucus vesiculosus* (mode semi-battu) et au niveau moulière — *Fucus vesiculosus* (mode battu — rocher du Tourc'h).

Tout d'abord, on constate que le nombre des très jeunes individus ($h < 5$ mm) est relativement important à Penvins, puisqu'il représente environ 3,5 à 27,3 p. 100 de la population totale, selon le

EFFECTIF

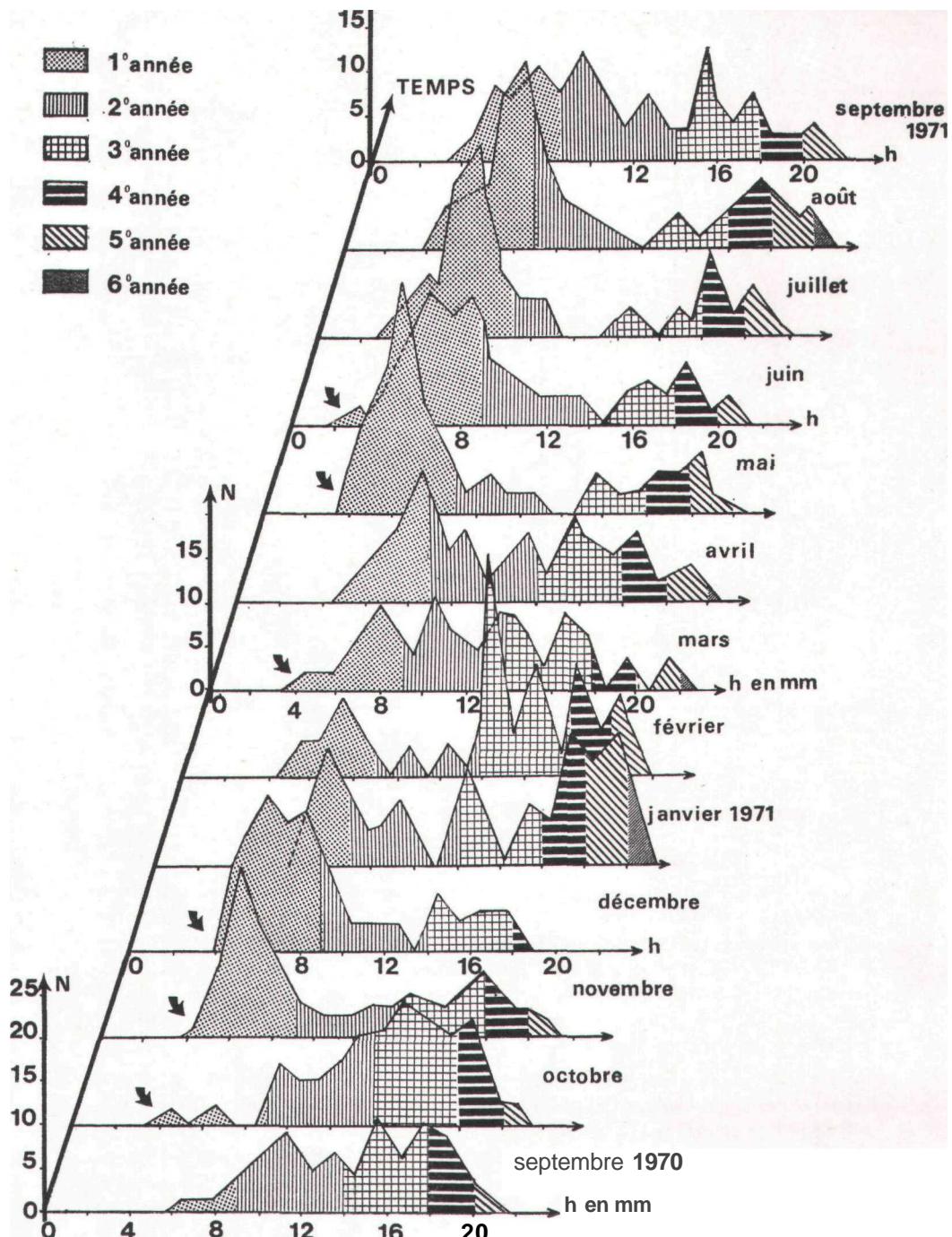


FIG. 4
Evolution de la population de *Littorina littorea* (L.) au cours d'une année (mode semi-battu - *Fucus spiralis*).
Effectifs en pourcentage.

mode considéré et le niveau, alors qu'à Whitstable (Angleterre) il n'est que 0,5 p. 100 (Smith et Newell, 1955) (Tableau 4).

TABLEAU 4

Importance des jeunes *Littorina littorea* (L.) ayant une hauteur de coquille $h < 5$ mm pour les populations étudiées en différents modes et niveaux à Penvins (1970-1973). En pourcentage.

Hauteur de la coquille (h) en mm	Penvins (Morbihan) - Présent travail -			Whitstable (Angleterre) Smith et Newell (1955)
	Niveau mouillière (battu)	Niveau <i>F. vesiculosus</i> (semi-battu)	Niveau <i>F. spiralis</i> (semi-battu)	
[2-3]	1,1	0	0	0,01
[3-4]	6,8	0,9	0,4	0,1
[4-5]	19,4	3,0	3,1	0,3

Le nombre élevé de jeunes Littorines ($h < 5$ mm) au niveau de la moulière peut s'expliquer par la présence des moules dont tous les byssus joueraient le rôle de filtre et retiendraient donc beaucoup plus d'individus. Si on analyse la population de *Littorina littorea* inféodée à la moulière (Tableau 5), on note qu'elle est surtout composée d'individus de première année (77,9 p. 100). Les plus jeunes individus ($h < 4$ mm) y apparaissent en juillet, août, septembre et décembre, puis avril. Les sujets de deuxième année, en nombre relativement élevé d'avril à juillet, disparaissent par la suite : leur taille étant assez petite ($h > 14$ mm), ce phénomène ne peut être dû à la prédation humaine.

TABLEAU 5

Analyse de trois populations de *Littorina littorea* (L.) en fonction du mode et du niveau cotidal, au cours de la période du 17 septembre 1970 au 21 octobre 1971. En pourcentage.

Etat des Individus	Niveau mouillière (mode battu)	Niveau <i>Fucus vesiculosus</i> (mode semi-battu)	Niveau <i>Fucus spiralis</i> (mode semi-battu)
Jeunes	83,6	49,9	43,5
Adultes mâles	6,7	24,9	28,1
Adultes femelles	9,7	25,2	28,4
Individus de 1 ^{re} année	77,9	44,1	36,9
Individus de 2 ^e année	19,7	34,6	6,0
Individus de 3 ^e année	2,2	16,5	24,9
Individus de 4 ^e année	0,2	4,4	22,3
Individus de 5 ^e année	0,0	0,4	9,9

En considérant la population située au niveau à *Fucus vesiculosus* (mode semi-battu) (Tableau 5), on remarque que les individus de première année sont beaucoup moins nombreux que sur la moulière (44,1 p. 100) et qu'il existe, au cours des différents mois de l'année, des sujets âgés de 1 à 5 ans. Les plus petits bigorneaux ($h < 4$ mm) y arrivent en août, septembre, novembre et décembre puis en avril, donc sensiblement aux mêmes dates que pour la population de la moulière.

L'analyse des trois populations de *Littorina littorea* étudiées, montre que les jeunes sont inféodés généralement à des niveaux plus inférieurs que les adultes.

De plus, grâce au marquage de nombreux individus, d'une part, et à l'analyse de populations de *Littorina littorea* à divers niveaux cotidiens, d'autre part, nous avons pu mettre en évidence le fait que la migration des jeunes ne se fait pas d'une façon continue, depuis les bas niveaux vers le haut du rocher, mais plutôt par vagues successives. Ce processus semble bien expliquer pourquoi les densités de *Littorina littorea*, au niveau de la moulière et du *Fucus vesiculosus* (mode semi-battu), restent constantes durant plusieurs mois. Cela montre qu'il existe réellement une migration des jeunes vers le biotope des adultes.

Ainsi, on peut penser que les jeunes individus de *Littorina littorea* ayant une coquille de 0,25 mm à 0,50 mm de hauteur, tombent au fond de la mer et sont capables de ramper, mais ont le maximum de chance de survie dans les endroits où le courant est nul et, en particulier, juste au-dessous du niveau des basses mers de vive eau (B.M.V.E.). Ils séjournent là jusqu'à ce qu'ils atteignent une taille de 2,5 à 3 mm. Puis, lors de grandes marées de vive eau, à marée haute, ils sont entraînés par les courants vers les niveaux moyens à *Fucus vesiculosus* (mi-marée), quel que soit le mode. La turbulence des eaux étant particulièrement importante en mode battu, les jeunes se réfugient dans la moulière, cachés entre les byssus des moules, dans les balanes vides ou dans les anfractuosités du rocher. En mode semi-battu, ils s'abritent sous les blocs situés parmi le *Fucus vesiculosus*. À ces niveaux, ils poursuivent leur croissance et, par vagues successives à marée haute, graduellement, rejoignent les adultes inféodés au *Fucus spiralis* du mode correspondant.

Pour séduisante qu'elle soit et bien qu'étayée par le fait que nous n'avons jamais recueilli à marée basse, même par grattage puis observation au stéréomicroscope, de jeunes *Littorina littorea* entre le niveau de la basse mer de vive eau (B.M.V.E.) et la moulière (mode battu) ou le *Fucus vesiculosus* (mode semi-battu), cette hypothèse ne doit être considérée que comme un essai d'interprétation.

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

Il existe peu de travaux relatifs à l'écologie de *Littorina littoralis* ; ce sont les recherches de Dautzenberg et H. Fischer (1915) ; Barkman (1955) ; Van Dongen (1956) et surtout Sacchi (1961, 1963, 1967, 1969).

I. - Cycle biologique.

L'espèce médio-littorale *Littorina littoralis* qui présente un poly-chromatisme important (Sacchi, 1961, 1963) est ovipare et dépose sa ponte sur les frondes de *Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum* et,

plus rarement, de *Fucus serratus*. La femelle émet ses œufs, en général, la nuit et quelques heures après l'accouplement. La ponte se présente sous la forme d'une lame incurvée, réniforme, bordée d'une gelée et renfermant de nombreux œufs. La gelée périphérique protège les œufs, à la fois de la dessiccation et de l'infection (Linke, 1933 ; Lebour, 1947). La ponte de *Littorina littoralis* peut être confondue quelquefois avec celle d'une espèce proche, *Lacuna pallidula* (Da Costa), qu'on trouve également au même niveau, mais la distinction est aisée, d'une part grâce à la forme et, d'autre part, par le fait que la gelée, périphérique chez *Littorina littoralis*, n'existe pas en général chez *Lacuna pallidula* (Hertling et Ankel, 1927).

Le nombre d'œufs contenus dans la ponte varie selon les localités et les auteurs : Pelseneer (1911) : 110-125 ; Hertling et Ankel (1927) : 60-140 ; Thorson (1946) : 13 ; Fretter et Graham (1962) : 90-150. A Penvins, nous avons dénombré de 65 à 150 œufs environ par ponte. Chaque œuf, comprenant de l'albumen et une coque externe, va donner naissance à une larve véligère. Au bout de trois semaines environ, 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 (Delsman, 1964; Pelseneer, 1925). Les jeunes individus libérés ($h = 0,50$ mm environ) se réfugient alors parmi les Fucacées, au voisinage des adultes.

2. - Taux de masculinité.

A Penvins, la population de *Littorina littoralis* étudiée montre un taux de masculinité S.R. $\delta/\varphi = 1:1$ présentant des variations plus ou moins régulières selon les mois (Tableau 6). Si l'égalité numérique des sexes de *Littorina littoralis* semble exister à Penvins, ce n'est pas le cas général. Ainsi, Pelseneer (1925), à Wimereux (Pas-de-Calais), trouve un rapport des sexes en faveur des femelles $\delta : 43$ p. 100 $\varphi : 57$ p. 100 ; Tood (1964), en Angleterre, enregistre été comme hiver, l'égalité numérique des sexes ($\delta : 50$ p. 100 ; $\varphi : 50$ p. 100) ; Sacchi (1963, 1964, 1966) note respectivement, à Roscoff (Finistère) : $\delta : 50,2$ p. 100 $\varphi : 49,8$ p. 100, à Ria de Vigo (Espagne) : $\delta : 48,1$ p. 100 $\varphi : 51,9$ p. 100 et, à Plymouth (Angleterre) : $\delta : 47,8$ p. 100 $\varphi : 52,2$ p. 100. Enfin, Sacchi (1967), à la

TABLEAU 6
Evolution du taux de masculinité chez *Littorina littoralis* (L.) (mode semi-battu - *Fucus vesiculosus*) (15 octobre 1970 au 20 septembre 1971).

Mois	Pourcentage δ	Pourcentage φ	Mois	Pourcentage δ	Pourcentage φ
octobre 1970 ..	35,4	64,6	avril 1971	42,1	57,9
novembre	48,7	51,3	mai	50,0	50,0
décembre	55,2	44,8	juin	52,7	47,3
janvier 1971	39,0	61,0	juillet	31,4	68,6
février	54,1	45,9	septembre	63,0	37,0

Moyenne pourcentage $\delta \pm S_m = 48,4 \pm 1,8$ p. 100

suite d'observations effectuées à Roscoff dans cinq stations orientées et exposées différemment aux vagues, affirme que le rapport des sexes ne varie pas d'une manière significative au cours de l'année et qu'il est toujours légèrement en faveur des femelles. Par contre, à l'intérieur des classes chromatiques principales (ou variétés), on trouve, en revanche, une différence significative de la proportion des sexes. Ainsi, chez la variété « *citrina* » (δ : 40 p. 100 ♀ : 60 p. 100), le nombre de mâles, quelle que soit la saison, est toujours plus faible que chez « *olivacea* » (δ : 46,5 p. 100 ♀ : 53,5 p. 100) et « *reticulata* » (δ : 43,4 p. 100 ; ♀ : 56,6 p. 100).

La proportion des sexes varie légèrement selon l'âge avec une dominance sensible des femelles parmi les jeunes individus de première année. Le phénomène est peut-être dû au fait que les deux sexes n'ont pas exactement le même genre de vie ou que les représentants de l'un des deux sexes se cachent plus que ceux de l'autre (Pelseneer, 1925).

3. - Cycle reproducteur.

Au cours des nombreuses prospections effectuées à Penvins, nous avons pu observer des pontes de *Littorina littoralis* sur les Fucacées, tout au long de l'année, sauf aux mois d'août et de décembre. Ainsi, cette espèce est donc capable de pondre toute l'année, avec un maximum en février-mars ; comme chez *Littorina littorea*, les femelles se différencient et sont mûres avant les mâles ♀ $h > 7,2$ mm ♂ : $h > 8,9$ mm) et ont une longévité plus importante (Daguzan, 1975 b et d). Il ne nous a été possible d'observer ni régression de l'appareil génital, ni repos sexuel, en particulier chez le mâle.

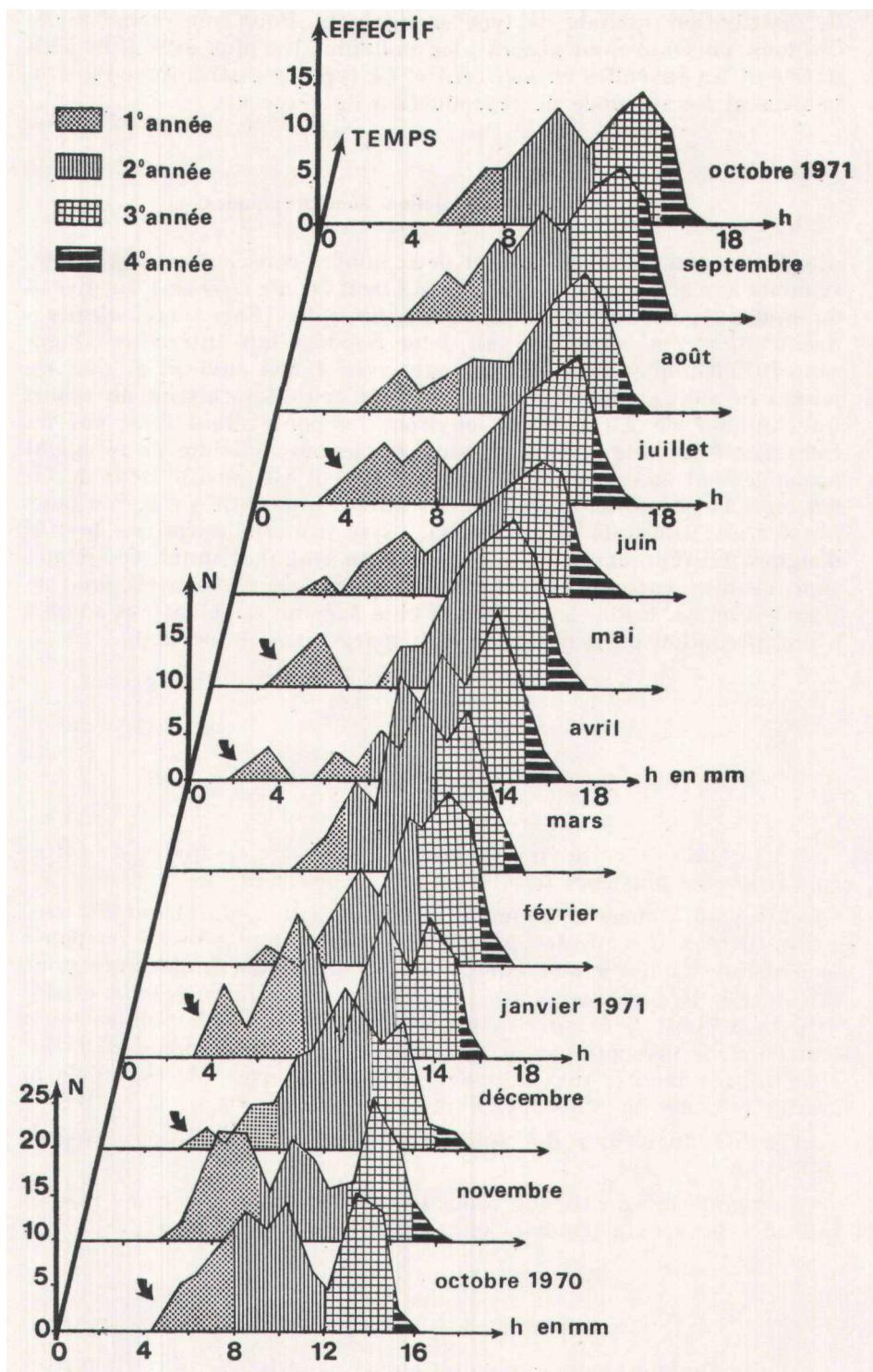
4. - Rythme d'activité et activité motrice.

Van Dongen (1956) a montré que *Littorina littoralis* a une préférence pour les Fucacées. A Penvins, comme *Littorina saxatilis* et *Littorina littorea*, à marée basse, quand les conditions hygrothermiques sont favorables, les individus de *Littorina littoralis* se déplacent, se nourrissent, sur les Fucacées, en particulier sur *Fucus vesiculosus* et *Ascophyllum nodosum*. Dès que la dessiccation commence à se faire sentir, les sujets s'abritent à l'intérieur de ces Fucacées, puis ferment leur opercule. Sauf exception, les formes juvéniles restent toujours dans les touffes d'algues et ne rampent à leur surface que très rarement. Quand, à marée montante, l'eau arrive à leur niveau, les divers individus ouvrent leur opercule et deviennent très actifs.

Janssen (1960) a montré que, chez *Littorina littoralis*, la phototaxie et la géotaxie sont influencées par la température. La géotaxie positive devient négative aux environs de 0 °C : la plupart des individus commencent alors à descendre au lieu de monter, pour échapper au gel.

5. - Distribution spatiale.

Comme pour *Littorina saxatilis*, quelle que soit la phase de la marée, les divers individus de *Littorina littoralis* montrent un mode



Evolution de la population de *Littorina littoralis* (L.) au cours d'une année.
Effectifs en pourcentage.

de distribution spatiale de type en agrégats. Pour une même touffe d'algues, on trouve, en général, les individus les plus âgés à la périphérie et les juvéniles en son centre. Ce type de distribution est probablement lié au mode de reproduction de l'espèce.

6. - Structure et évolution démographiques.

Nous avons effectué, durant deux années consécutives, des prélèvements sur une surface de 2.500 cm² (soit 50 cm X 50 cm) au niveau du biotope préférentiel de *Littorina littoralis* (*Fucus vesiculosus* - *Ascophyllum nodosum*). On sait, selon nos résultats antérieurs (Daguilan, 1975 d), que cette espèce peut vivre 4 ans environ et que les jeunes ne sont capturés que lorsque leur coquille a atteint au moins une hauteur de 2,5 à 3 mm environ. La ponte étant fixée sur les Fucacées, à la suite de leur éclosion, les jeunes individus se réfugient probablement dans les petites lithoclases et il est ainsi difficile de les détecter. Par la suite, quand ils ont atteint une taille suffisante pour résister aux courants ($h > 3$ mm), ils se trouvent parmi les touffes d'algues. La reproduction s'étalant tout au long de l'année, ces jeunes sont visibles surtout en octobre, décembre, janvier, avril, mai et juillet (Fig. 5). Enfin, les individus plus âgés ne semblent pas soumis à une prédation particulière ou à un parasitisme important.

CONCLUSION

A la suite de cette étude relative à l'écologie comparée de *Littorina littoralis*, plusieurs faits essentiels se dégagent :

- en ce qui concerne le mode de reproduction, *Littorina littorea*, espèce ovipare à capsules pélagiques, montre une période de ponte bien définie et les jeunes effectuent une migration importante pour atteindre le biotope des adultes. Par contre, *Littorina littoralis*, espèce ovipare à ponte fixée sur les Fucacées, est capable de pondre toute l'année et ne présente pas de migration des jeunes. Enfin, seul *Littorina littorea* montre un véritable repos sexuel avec régression de la gonade et chute du pénis chez le mâle ;
- l'égalité numérique des sexes est réalisée chez ces deux espèces (S.R. ♂/♀ = 1:1) ;
- au point de vue régime alimentaire, ces deux Littorines médio-littorales sont « algophages » ou « détritivores algophages ».

A

Cette étude écologique plus ou moins approfondie des principales espèces de Littorines est la seule, à notre connaissance, qui se rapporte au littoral atlantique français.

Les Littorines médio-littorales (*Littorina saxatilis*, *Littorina littorea*, *Littorina littoralis*) se trouvent, d'une manière cyclique, dans les conditions de la vie terrestre pendant des durées plus ou moins longues selon l'importance de la marée et le niveau cotidal qu'elles occupent ; par contre, *Littorina neritoides*, espèce inféodée à l'étage supra-littoral, peut vivre plusieurs jours, exposé à l'air, en période de morte eau, jusqu'à ce que la marée atteigne de nouveau son amplitude maximale (marées de vive eau). Ces animaux doivent donc lutter surtout contre une déshydratation plus ou moins élevée et, pour cette raison, ils montrent un certain gradient de résistance à la dessiccation (Lewis, 1964).

Pour lutter contre la dessiccation à marée basse, quand les conditions deviennent défavorables, les divers individus s'abritent plus ou moins parmi les algues, dans les lithoclases et sous les galets, se rétractent dans leur coquille, ferment leur opercule et entrent dans un état de vie ralenti ou quiescence leur permettant de survivre. Les jeunes individus sont plus sensibles aux variations de température et d'humidité que les adultes et exigent, pour cette raison, des conditions hydrothermiques plus strictes.

Les oscillations de la marée se traduisent ainsi, dans leur résultante biologique, par une alternance régulière d'activité et d'inactivité des Littorines. Cette alternance repose, soit sur un véritable rythme endogène des individus, soit sur une simple réponse exogène du phénomène de la marée (Sacchi, 1964).

Ainsi, si l'on essaie de faire un bilan de ces recherches, nous pensons que *Littorina saxatilis*, *Littorina littorea* et *Littorina littoralis* doivent être considérés comme des espèces amphibiotiques, 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

This ecological study shows that, on the Britain Atlantic littoral, *Littorina littorea*, oviparous species with pelagic capsules, has a very determined period of spawning and its youngs execute an important migration to catch up with the adults. The oviparous species *Littorina littoralis* deposits its spawn on *Fucus*, breeds throughout the year and does not present a migration of youngs.

At last, the sex-ratio is 1 : 1 for these two species and only *Littorina littorea* shows a true sexual repose with a regressed gonade and a fall of the penis in the male.

Resumen

Este ecologial estudio muestra que sobre el litoral atlanticó de Bretaña, *Littorina littorea*, especie ovipara con capsulas pelágicas, tiene uno periodo de reproducción muy definido y los jóvenes efectuan una migración importante para juntarse con los adultos. La especie ovipara *Littorina littoralis* deposita su postura sobre los fucos, pone todo el año y no muestra una migración de los jóvenes.

En fin, el sex-ratio es 1 : 1 in estas especies y solo *Littorina littorea* presenta uno verdadero descanso sexual con regresión de la gonada y caída del penis en el **macho**.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BARKMAN, J.J., 1955. — On the distribution and ecology of *Littorina obtusata* L., and its subspecific units. *Arch. Neerl. Zool.*, 11, pp. 22-86.
- COUSIN, c., 1971. — Introduction à l'étude histologique et cytologique de l'organogénèse et du cycle de l'appareil génital chez deux Gastéropodes Prosobranches gonochoriques : *Littorina littorea* (L.) et *Littorina saxatilis* (Oliv.) : analyse des populations, gaméogenèse, reproduction, cycle. Thèse de Docteurat, 3^e cycle, Caen.
- DAGUZAN, J., 1966. — Le retour au gîte ou « homing » chez *Littorina littorea* L. adulte (Mollusque Gastéropode Prosobranche). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 263, pp. 830-831.
- DAGUZAN, J., 1967. — Les Mollusques de la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan) et leurs principales localisations. *Bull. Soc. Sc. Bretagne*, 42, n° 1-2, pp. 81-97.
- DAGUZAN, J., 1975 a. — Contribution à l'écologie des Littorinidae (Mollusques Gastéropodes Prosobranches) ; recherches écophysiologiques chez quatre espèces : *Littorina neritoides* (L.), *Littorina saxatilis* (Oliv.), *Littorina littorea* (L.) et *Littorina littoralis* (L.). Thèse Doct. ès Sc. Nat., Rennes. 400 pp.
- DAGUZAN, J., 1975 b. — Analyse biométrique du dimorphisme sexuel chez quelques Littorinidae (Mollusques Gastéropodes Prosobranches). *Haliothis* (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).
- DAGUZAN, J., 1976. — Contribution à l'écologie des Littorinidae (Mollusques Gastéropodes Prosobranches). I. *Littorina neritoides* (L.) et *Littorina saxatilis* (Oliv.). *Cah. Biol. Mar.*, 17, pp. 213-236.
- DAUTZENBERG, P.H. et FISCHER, H., 1915. — Etude sur *Littorina obtusata* et ses variations. *J. Conchul.*, 62, pp. 87-128.
- DEXTER, R.W.D., 1943. — Observations on the local movements of *Littorina littorea* (L.) and *Thais lapillus* (L.). *Nautilus*, 57, pp. 6-8.
- DINTER, L. et MANOS, P., 1972. — Evidence for a pheromone in the marine periwinkle; *Littorina littorea* (L.) (Littorinidae). *Veliger, U.S.A.*, 15, n° 1, pp. 45-47.
- FISH, J.D., 1972. — The breeding cycle and growth of open coast and estuarine populations of *Littorina littorea*. *J. Mar. Biol. Ass.*, 52, 4, pp. 1011-1019.
- FRETTER, V. et GRAHAM, A., 1962. — British Prosobranch Molluscs. Ray Society, London.
- HERTLING, H. et ANKEL, W.E., 1927. — Bemerkungen über den Laich und die jugendformen von *Littorina* und *Lacuna*. *Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Helgoland*, 16, pp. 1-13.
- JANSSEN, C.R., 1960. — The influence of temperature on geotaxis and phototaxis in *Littorina obtusata* L. *Arch. Neerl. Zool.*, 13, 4, pp. 500-510.
- LEBOUR, M.V., 1947. — Notes on the inshore plankton of Plymouth. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 26, pp. 527-547.
- LE BRETON, J., 1970. — Evolution et chute du pénis, étude de l'influence du jeûne, chez *Littorina littorea* L., Mollusque, Gastéropode, Prosobranche. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 271, pp. 534-536.
- LE GALL, S. et STREIFF, W., 1974. — Présence du facteur morphogénétique du pénis au niveau des ganglions pédieux chez des Mollusques Prosobranches hermaphrodites (*Crepidula*, *Calyptraea*) et gonochoriques (*Littorina*, *Buccinum*). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 279, pp. 183-186.
- LEWIS, J.R., 1964. — The ecology of rocky shores. The English Universities Press Ltd, London.
- LINKE, O., 1933. — Morphologie und physiologie des Genitaliapparates der Nordsee-Littorinen. *Wiss. Meeresunters.*, 19, 5, pp. 1-60.
- LINKE, O., 1934. — Beiträge zur sexualbiologie der Littorinen. *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 28, pp. 170-177.
- LUBET, P. et STREIFF, W., 1969. — Etude expérimentale de l'action des ganglions nerveux sur la morphogenèse du pénis et l'activité génitale de *Crepidula fornicata* Phil. (Mollusque Gastéropode). Cours et Documents de Biologie, Gordon et Breach, édit., Paris, pp. 141-159.

- MOORE, H.B., 1937. — The biology of *Littorina littorea*. I. Growth of the shell and tissues, spawning, length of life and mortality. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 21, pp. 721-742.
- MOORE, H.B., 1940. — The biology of *Littorina littorea*. II. Zonation in relation to other Gastropods on stony and muddy shores. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 24, pp. 227-237.
- NEWELL, G.E., 1958. — The behaviour of *Littorina littorina* (L.) under natural conditions and its relation to position on the shore. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 37, pp. 229-239.
- NEWELL, R.C., PYE, V.I. et AHSANULLAH, M., 1971. — The effect of thermal acclimation on the heat tolerance of the intertidal Prosobranchs *Littorina littorea* (L.) and *Monodonta lineata* (Da Costa). *J. exper. Biol. G.B.*, 54, pp. 525-533.
- PELSENEER, P., 1925. — La proportion relative des sexes chez les Mollusques. *Acad. Roy. Belgique Cl. Sc. Mém. Coll.*, 8.
- PELSENEER, P., 1926. — Notes d'embryologie malacologique. *Bull. Biol.*, 60, pp. 88-112.
- PELSENEER, P., 1934. — Essai d'éthologie zoologique d'après l'étude des Mollusques. *Acad. Roy. Belgique Cl. Sc. Publ.*, 1, pp. 1-662.
- SACCHI, C.F., 1961. — Contribution à l'étude des rapports écologie-polychromatisme chez un Prosobranche intercotidal : *Littorina obtusata* L., & Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 2, pp. 271-290.
- SACCHI, C.F., 1963. — Contribution à l'étude des rapports écologie-polychromatisme chez un Prosobranche intercotidal, *Littorina obtusata* L. III. Données expérimentales et diverses. *Cah. Biol. Mar.*, 4, pp. 299-313.
- SACCHI, C.F., 1967. — Sur les variations du rapport du sexe au cours de l'année chez *Littorina obtusata* L. (Gastropoda Prosobranchia). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 264, pp. 1504-1506.
- SACCHI, C.F., 1969. — Recherches sur l'écologie comparée de *Littorina obtusata* (L.) et de *Littorina mariae* Sacchi et Rast. (Gastropoda Prosobranchia) en Galicie et en Bretagne. *Invest. Pesquera, Esp.*, 33, pp. 381-414.
- SMITH, J.E. et NEWELL, R.C., 1955. — The dynamics of the zonation of the common periwinkle (*Littorina littorea* L.) on a stony beach. *J. Anim. Ecol.*, 24, pp. 35-36.
- THORSON, G., 1946. — Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Öresund). *Medd. Komm. Havundersog.*, 4, p. 253.
- THORSON, G., 1964. — Osmotic balance in *Littorina littoralis* and *Littorina saxatilis* (Littorinidae). *Physiol. Zool. U.S.A.*, 37, pp. 33-44.
- STREIFF, w., 1966. — Autodifférenciation ovarienne chez un Mollusque Prosobranche hermaphrodite protandre : *Calyptaea sinensis* (L.). *C.R. Acad. Se. Paris*, 263, p. 539.
- STREIFF, w. et LE BRETON, J., 1970. — Etude endocrinologique des facteurs régissant la morphogenèse et la régression du pénis chez un Mollusque Prosobranche gonochorique *Littorina littorea* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 270, pp. 547-549.
- STREIFF, w., LUBET, P. et DROSDOWSKY, M., 1971. — Endocrinologie de la différenciation sexuelle chez les Mollusques Prosobranches. *Ann. Inst. Michel Pacha*, 4, pp. 17-34.
- TATTERSALL, W.M., 1920. — Notes on the breeding habits and life history of the periwinkle. *Sci. Invest. Fish. Br. Ire.*, 1, pp. 1-11.
- UNDERWOOD, A.J., 1972. — Tide-model analysis of the zonation of intertidal Prosobranchs. I. Four species of *Littorina* (L.). *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.*, 9, pp. 239-255.
- UNDERWOOD, A.J., 1973. — Studies on zonation of intertidal Prosobranch Molluscs in the Plymouth region. *J. Animal. Ecol.*, 42, pp. 353-372.
- VAN DONGEN, A., 1956. — The preference of *Littorina obtusata* for fucaceae. *Arch. Neerl. Zool.*, 11, pp. 373-386.
- WILLIAMS, E.E., 1964. — The growth and distribution of *Littorina littorea* (L.) on a rocky shore in Wales. *J. Animal Ecol.*, 33, pp. 413-432.