

Recherches sur la croissance et l'écologie de *Monodonta lineata* (da Costa) (Gastropoda, Prosobranchia, Trochidae) vivant sur littoral atlantique armoricain

Jacques Daguzan

Station de Biologie marine de l'île Bailleron - Université de Rennes I, 56860 Séné

Résumé : *Monodonta lineata* a totalement disparu du littoral atlantique du Morbihan, à la suite de l'hiver exceptionnellement froid de 1963. Il n'est réapparu qu'en 1975, et n'existe actuellement que sous forme de petites populations.

Cette étude réalisée durant plusieurs années permet de mettre en évidence un certain nombre de faits essentiels :

- L'effectif de la population étudiée est relativement faible, mais stable ;
- *Monodonta lineata* atteint sa maturité sexuelle vers l'âge de 1 an quand le grand diamètre de sa coquille (D) est au moins égal à 14,6 mm
- Le taux de masculinité varie au cours de l'année, mais globalement il y a égalité des sexes (S.R. $\delta/\varnothing = 1 : 1$).
- *Monodonta lineata* présente 2 périodes de reproduction par an : l'une au printemps (avril à juin), l'autre en automne (septembre-octobre) ;
- L'évolution démographique montre, qu'au niveau du biotope des adultes, le recrutement des jeunes individus ($D \leq 15$ mm), âgés de 1 an environ, se fait par vagues successives (en général 2 par an) : l'une au printemps et en été, l'autre en automne ;
- *Monodonta lineata* a une espérance de vie de 2 ans et demi environ.

Abstract : *Monodonta lineata* has disappeared from the Brittany atlantic of Morbihan, after the cold winter of 1963. This gastropod has appeared again in 1975, but only in small populations.

This study covered during several years, permits us to draw essential facts :

- The size of the studied population is relatively low, but stable ;
- *Monodonta lineata* presents its sexual maturity in about one year, when the big diameter of its shell (D) is 14,6 mm ;
- The numerical equality of sexes is realized (S.R. $\delta/\varnothing = 1 : 1$) ;
- *Monodonta lineata* has 2 reproductive periods every year : in spring (April to June) and in autumn (September-October) ;
- Demographic evolution shows, at the level of the biotope of adults, that the settlement of juvenile forms ($D \leq 15$ mm) at one year old, is affected by successive waves (in general 2 a year) : one in spring and summer, and another in autumn ;
- Growth is of little importance during winter, but is greatest in spring ;
- *Monodonta lineata* can live for two and a half years.

INTRODUCTION

En Bretagne, sur le littoral atlantique (Morbihan), la famille des *Trochidae* (Gastéropodes Prosobranches) est représentée par plusieurs espèces dont quatre très communes : *Monodonta lineata* (da Costa), *Gibbula umbilicalis* (da Costa), *Gibbula pennanti* (Philippi), *Gibbula cineraria* (Linné) et trois plus rares : *Gibbula magus* (Linné), *Calliostoma zizyphinum* (Linné) et *Cantharidus exasperatus* (Pennant).

En ce qui concerne *Monodonta lineata*, espèce à large distribution, du nord du Pays de Galles (CRISP et Knight-Jones, 1955) et de l'Irlande du Nord (Southward et Crisp, 1954) jusqu'au Maroc et à Madère, il a fait l'objet de plusieurs recherches. Citons les travaux de Mc Millan (1944), Gaillard (1965), Williams (1965), Hawthorne (1965), Desai (1966), Fretter et Graham (1962, 1977), Régis (1972), Underwood (1972, 1978, 1979), Haven (1973), Stanbury (1974), Black (1977), Williamson et Kendall (1981), Bode (1984) et Kendall (1987).

Monodonta lineata a pratiquement disparu du littoral atlantique de la Bretagne à la suite des froids exceptionnels de l'hiver 1962-1963 (Fischer-Piette, 1964). Ce n'est qu'en 1971 que cette espèce est réapparue dans la faune locale et sous forme de petites populations très isolées. Il nous a donc paru intéressant d'effectuer une étude approfondie sur la croissance et l'écologie de *Monodonta lineata* sur la côte atlantique de la Bretagne, dans la région du Golfe du Morbihan.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Station d'étude et échantillonnage.

L'étude est réalisée en Bretagne, sur le littoral du Morbihan (Pointe rocheuse de Penvins) (Fig. 1).

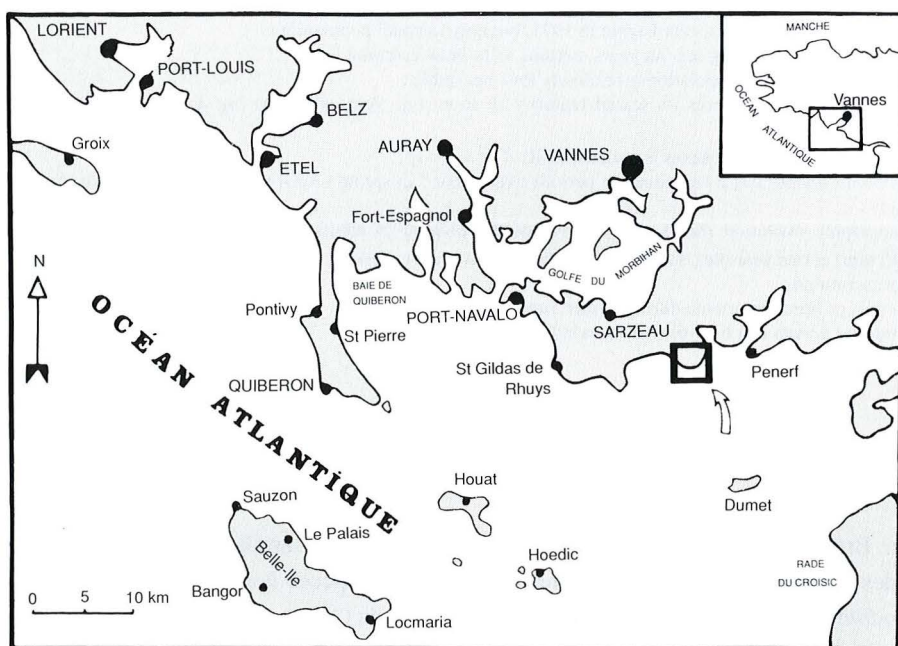


Fig. 1 : Situation géographique de la pointe rocheuse de Penvins (la flèche indique le secteur étudié).

Monodonta lineata étant pratiquement inexistant en mode abrité et très rare en mode semi-battu, nous choisissons volontairement de faire notre étude en mode battu (rocher du Tourc'h) où vit en permanence depuis 1975 une petite population de ce *Trochidae*, au niveau des Algues Fucales : *Pelvetia canaliculata* (L.) et *Fucus spiralis* L.

Des échantillonnages mensuels sont réalisés durant 4 années consécutives (1976 à 1980). La population étant très localisée et son effectif réduit, il est possible, chaque mois, de ramasser la quasi-totalité des individus, de les mesurer, puis de les replacer dans leur biotope. De plus, des prospections plus approfondies sont réalisées au niveau des litho-clases, des dessous de galets et de blocs, afin de récupérer éventuellement les individus les plus petits.

Paramètres étudiés et traitement mathématique des données pour l'étude de la croissance.

Sur place, pour chaque individu, on mesure le grand diamètre de la coquille (D) et le diamètre de l'ouverture (d), à l'aide d'un pied à coulisse au 1/20^e de mm, selon des critères de mesurations établis par Colman (1933) et utilisés par Smith et Newell (1955), Daguzan (1975, 1982) et Charrier et Daguzan (1978) (Fig. 2). Puis, l'animal est remis au lieu même de sa capture.

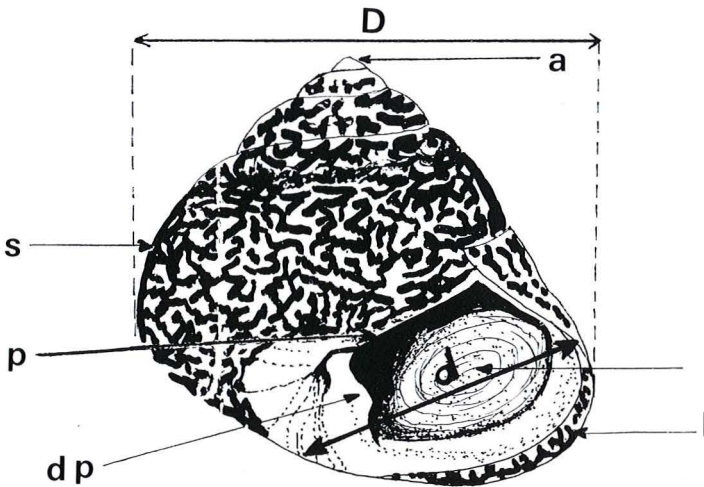


Fig. 2 : Caractéristiques morphologiques d'une coquille de *Monodonta lineata* (da Costa).

(a : apex ; d : diamètre de l'ouverture ; D : grand diamètre de la coquille ; d.p. : dent péristomiale ; l : labre ; O : opercule ; p : péristome ; s : spire).

a) Croissance relative.

Dans l'étude des phénomènes de croissance relative, il est possible d'exprimer la croissance d'un élément morphologique ou pondéral par rapport à un autre ou par rapport à l'individu considéré *in toto*. On utilise alors un modèle linéaire simple qui réalise la meilleure approximation des relations d'interdépendance de croissance de deux éléments considérés ; loi d'allométrie simple d'Huxley et Teissier (1936) préconisée, en particulier, pour les Gastéropodes Prosobranches par Daguzan (1975), Hommay et Daguzan (1978) et Pulmonés par Charrier et Daguzan (1978) et Daguzan (1982).

b) Croissance absolue.

L'analyse des fréquences de taille de la population de *Monodonta lineata* montre qu'elle présente une distribution de type polymodal. L'intervalle de classe (i) est 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 = 1 mm). Nous utilisons la méthode du papier à probabilités de Hazen (1913), préconisée par Harding (1949) et Cassie (1954) pour mettre en évidence les différents modes caractérisant la population étudiée.

Par la suite, nos données sont traitées selon la méthode de Petersen (1896) qui préconise de relier, aussi logiquement que possible, les modes de distribution de la population au cours d'un mois, à ceux de la distribution du mois suivant. Ainsi, une progression régulière peut se dégager au cours du temps. On admet alors que cette progression modale matérialise la croissance d'une classe d'âge. Nous ajustons aux résultats obtenus le modèle de croissance de Von Bertalanffy (1938). Celui s'exprime selon la formule suivante :

$$D_t = D_{\infty} \left[1 - e^{-k(t-t_0)} \right]$$

dans laquelle D est le grand diamètre de la coquille au temps t ; D_{∞} le grand diamètre maximal que l'animal peut théoriquement atteindre ; k, une constante de croissance ; t_0 , le temps théorique correspondant à un diamètre nul. Les paramètres K et D_{∞} sont déterminés en utilisant la droite de Ford-Walford (Ford, 1933 ; Walford, 1946) d'équation $D_{t+1} - 1 = f(D_t)$ ou encore $D_{t+1} - 1 = e^{-k} D_t + D_{\infty} (1 - e^{-k})$ où D_t est la valeur du grand diamètre de la coquille au mois t et D_{t+1} la mesure atteinte un mois plus tard.

Connaissant la taille de première capture au temps $t' = 0$, cela permet alors d'étudier et de tracer la courbe de croissance théorique du grand diamètre (D) de la coquille en fonction du temps (t') écoulé depuis la grande capture. Sachant qu'à la naissance ($t = 0$), le grand diamètre $D = 0,4$ mm environ (Thorson, 1946 ; Desai, 1966) et en supposant que la loi de croissance est toujours la même, il est possible de déterminer $t = 0$. On effectue alors un changement d'axes en prenant comme origine du temps la date de naissance des individus ($t = 0$), c'est-à-dire celle de la métamorphose et de la fixation des larves.

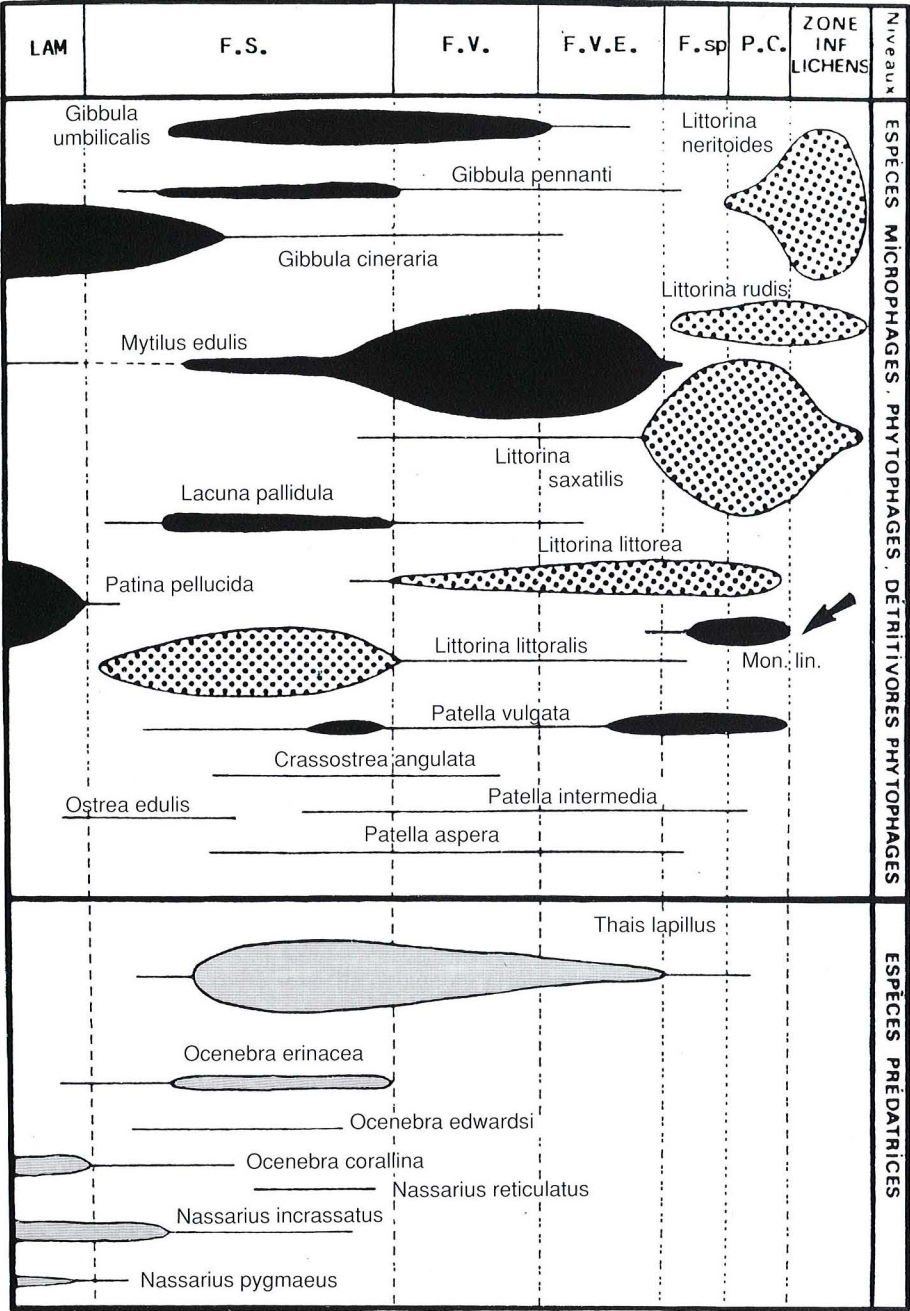


Fig. 3 : Importance et répartition des différentes espèces de *Trochidae*, au sein du peuplement malacologique inter-tidal, en faciès rocheux et en mode battu, sur la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan)
(LAM : Laminaires ; F.S. : *Fucus serratus* ; F.V. : *Fucus vesiculosus* ; F.V.E. : *Fucus vesiculosus evisciculosus* ; F. sp. : *Fucus spiralis* ; P.C. : *Pelvetia canaliculata*).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Importance de Monodonta lineata au sein du peuplement malacologique intertidal et des divers Trochidae de la pointe rocheuse de Penvins.

Pour cette étude, nous effectuons un transect, en mode battu, selon la direction nord-est - sud-ouest, depuis le rocher du Tourc'h jusqu'au niveau des Laminaires. Le profil, à pente en général moyenne, présente une forte dénivellation au niveau des Laminaires.

Dans l'étage supralittoral, au sommet du rocher du Tourc'h, les lichens y sont très rares, excepté *Lichina pygmaea* (Lighfoot). Les différentes ceintures algales sont discontinues, mais bien visibles surtout aux niveaux moyen et inférieur. Ce revêtement algal, clairsemé en médio-littoral, devient dense en infralittoral (*Fucus serratus*, Laminaires).

Grâce à des prélèvements effectués sur une surface de 2.500 cm² (50 x 50 cm) le long du transect, et à l'utilisation de divers paramètres (Présence, Dominance, Dominance-Présence) déjà préconisés par Prenant (1927), Cabioch (1961), Glémarec (1964) et Daguzan (1975), il est possible de définir une répartition des Mollusques en mode battu (Fig. 3). On note ainsi que chaque espèce de Gastéropodes algivores, détritivores, détritivores-algivores ou prédateurs, est inféodée à un niveau bien défini et qu'en particulier la famille des *Trochidae* occupe une place non négligeable au sein du peuplement malacologique.

Comme pour les *Littorinidae* (Daguzan, 1975), on constate que les différentes espèces de *Gibbula* présentent une zonation écologique très nette. Ainsi on trouve de haut en bas du rocher ; *Monodonta lineata* (da Costa), *Gibbula umbilicalis* (da Costa), *Gibbula pennanti* (Philippi) et *Gibbula cineraria* (Linné) (Fig. 4).

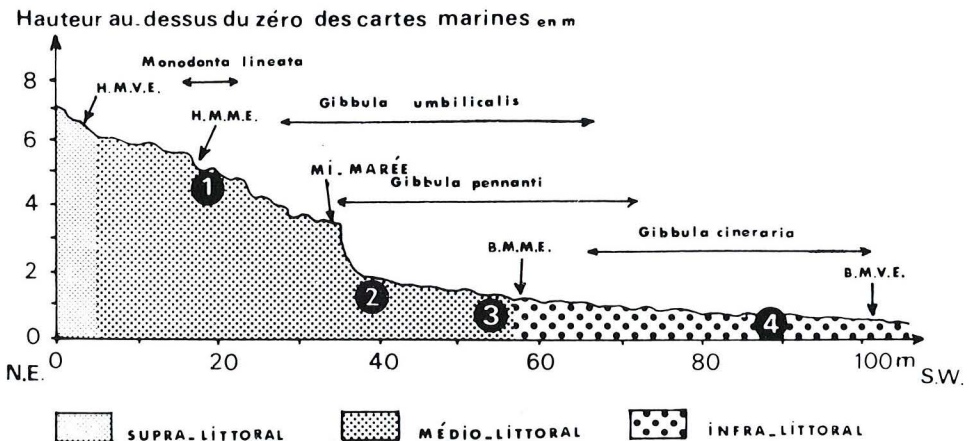


Fig. 4 : Répartition verticale des diverses espèces de *Trochidae* sur la pointe rocheuse de Penvins (mode battu).

Caractéristiques du biotope de *Monodonta lineata*.

Monodonta lineata vit en permanence, depuis 1975, en mode battu, sur le rocher du Tourc'h au niveau des horizons à *Pelvetia canaliculata* (L.) et à *Fucus spiralis* L., soit à 4,50-5 mètres au-dessus du zéro des cartes marines. A marée basse, les individus se trouvent sur le rocher, dans les lithoclastes ou dans les cuvettes contenant un peu d'eau de mer, *Monodonta lineata* est une espèce médiolittorale dont les durées moyennes d'émersion et d'immersion sont respectivement de 8 h 30 mn et de 4 heures (pour une marée de coefficient 90). L'habitat de ce Trochidae est très proche de celui de *Littorina saxatilis* (Oliv.) (Daguzan, 1975). La température et l'humidité varient selon le temps, d'exondation et la saison (printemps : 11,0°C - 80 % Hr ; été : 25,2°C - 50 % Hr ; automne 20,4°C - 74 % Hr ; hiver : 9,5°C - 90 % Hr).

Cycle biologique.

Monodonta lineata est une espèce gonochorique ovipare. Les sexes sont reconnaissables chez les adultes par la couleur de la gonade (♂ : rose-crème ♀ : gris-verdâtre) et les lèvres de l'orifice uro-génital (♂ petites et blanches ; ♀ : enflées et jaunes) (Randles, 1905 ; Fretter & Graham, 1962). Chez les individus immatures ou en repos sexuel, quel que soit leur sexe, la gonade est brun-verdâtre, et ce n'est qu'au moment de la reproduction que la couleur varie selon qu'il s'agit d'un testicule ou d'un ovaire.

Bien que le taux de masculinité varie au cours de l'année, il y a égalité des sexes : S.R. ♂/♀ = 1 : 1.

Les animaux n'atteignent leur maturité sexuelle qu'au cours de leur deuxième année (Williams, 1965), quand leur coquille a un grand diamètre $D \geq 11$ mm (à Cardigan au Pays de Galles, selon Desai, 1966) ou $D \geq 18$ mm (à Plymouth en Angleterre, selon Underwood, 1971).

Le développement de la gonade et l'évolution de la gamétogénèse sont relativement longs. La période d'activité sexuelle débute au printemps et la ponte s'effectue en général au printemps et en été (de mai à août, selon Desai, 1966 ; de juillet à septembre, selon Underwood, 1972), mais dépend étroitement, à la fois de la température de l'eau de mer et de celle du milieu ambiant (Williamson & Kendall, 1981).

Les gamètes mâles et femelles sont rejettés dans l'eau de mer, à marée haute, et la fécondation donne naissance à des œufs, ayant de 165 à 195 µm de diamètre, et entourés par deux couches de gelée de nature albumineuse (Lebour, 1937 ; Desai, 1966). Ces œufs planctoniques se développent rapidement pour donner des larves véligères libres qui mènent une vie planctonique de durée variable (4 à 8 semaines) selon que les conditions du milieu sont plus ou moins favorables (Thorson, 1946). Ces larves véligères caractérisées par l'absence d'une touffe de cils apicaux, se métamorphosent en formes juvéniles (coquille de 0,50 mm environ de diamètre), puis tombent au fond de la mer et sont capables de se déplacer. Par la suite, ces jeunes vont ramper sur le substrat et les algues, et rejoindre le biotope des adultes où ils vont, de préférence, se réfugier sous les cailloux et les galets.

Cycle reproducteur.

Étant donné le faible effectif de la population de *Monodonta lineata* étudié, en mode battu, nous n'avons pu suivre l'évolution de l'appareil génital que sur des individus, peu nombreux, inféodés au mode semi-battu. Ainsi, grâce à des dissections et des coupes histologiques de la gonade, on note que l'appareil génital semble être fonctionnel uniquement au printemps et en été (de mars à septembre) pour des individus adultes, donc sur une période plus étalée que pour les populations de Grande-Bretagne (Desai, 1966 ; Underwood, 1971).

De plus, à Penvins, *Monodonta lineata*, quel que soit son sexe, atteint sa maturité sexuelle, donc devient adulte, vers l'âge de 1 an, quand le diamètre (D) de sa coquille est d'environ 15 mm.

Rythme d'activité et activité motrice.

A Penvins, à marée basse, quand les conditions thermo-hygrométriques sont favorables, les individus de *Monodonta lineata* se déplacent, se nourrissent essentiellement de détritus algaux divers (*Pelvetia canaliculata* (L.), *Fucus spiralis* L., *Enteromorpha* sp., *Chondrus crispus* (L.)). Ainsi, plus le taux d'humidité est élevé et plus les Monodontes restent actifs longtemps durant leur exondation.

Quand les conditions deviennent défavorables, ils ferment l'ouverture de leur coquille grâce à leur opercule, et se retranchent, le plus souvent, sur les rochers, sous les blocs le long des failles ou même dans les cuvettes intertidales contenant un peu d'eau de mer.

De plus, comme Williams (1965), Desai (1966) et Underwood (1973), on note que les adultes présentent, au printemps, une sorte de migration vers le haut du rocher, ce qui peut favoriser, peut-être, la reproduction des individus. Par contre, à la fin de l'automne, ils ont tendance à redescendre plus bas vers la mer. Ce phénomène, déjà observé par Janssen (1960) chez *Littorina littoralis* (L.), peut s'expliquer par un changement de géotropisme positif, qui, sous l'effet de l'élévation de la température au printemps, devient négatif, puis, au début de l'hiver, redevient positif (Underwood, 1972).

Enfin, les divers individus de *Monodonta lineata* ouvrent leur opercule et deviennent actifs lors de la marée montante, dès que l'eau de mer les recouvre.

Distribution spatio-temporelle.

Au début de son exondation, la population de *Monodonta lineata* montre une distribution dite "au hasard" ($s^2 \neq \bar{x}$); les différents individus se trouvent dispersés ou quelquefois par groupes de 2 à 3 sujets.

Dès que les conditions du milieu deviennent défavorables, les Monodontes se regroupent par petites colonies dans les lithoclastes, sur les rochers ou dans les cuvettes contenant un peu d'eau de mer. Le mode de distribution passe alors au type "en agrégats" ($s^2 > \bar{x}$), ce qui permet probablement aux individus de créer un microclimat favorable à la survie.

Enfin, grâce à des élevages réalisés au laboratoire, en aquariums à circuit d'eau de mer fermé, on remarque que les Monodontes, en immersion, sont tous très actifs et se répartissent "au hasard".

Variations de l'effectif de la population au cours de l'année.

L'effectif de la population oscille entre un minimum de 29 individus (mars 1980) et un maximum de 75 (mai 1979). Les maximums enregistrés respectivement en mai 1979, octobre 1979, mai 1980 et octobre 1980 correspondent probablement au recrutement de nouveaux individus (Fig. 5).

Il y aurait donc deux générations par an, ce qui laisserait supposer que *Monodonta lineata*, à Penvins, présente une période de reproduction qui s'étale de mars à septembre, mais avec deux pontes importantes dont les dates restent à préciser.

Enfin, on note qu'il existe une certaine stabilité de la population étudiée depuis son installation sur la Pointe rocheuse de Penvins en 1975, et que l'effectif moyen, en mode battu, sur le rocher du Tourc'h reste toujours aux environs de 50 individus.

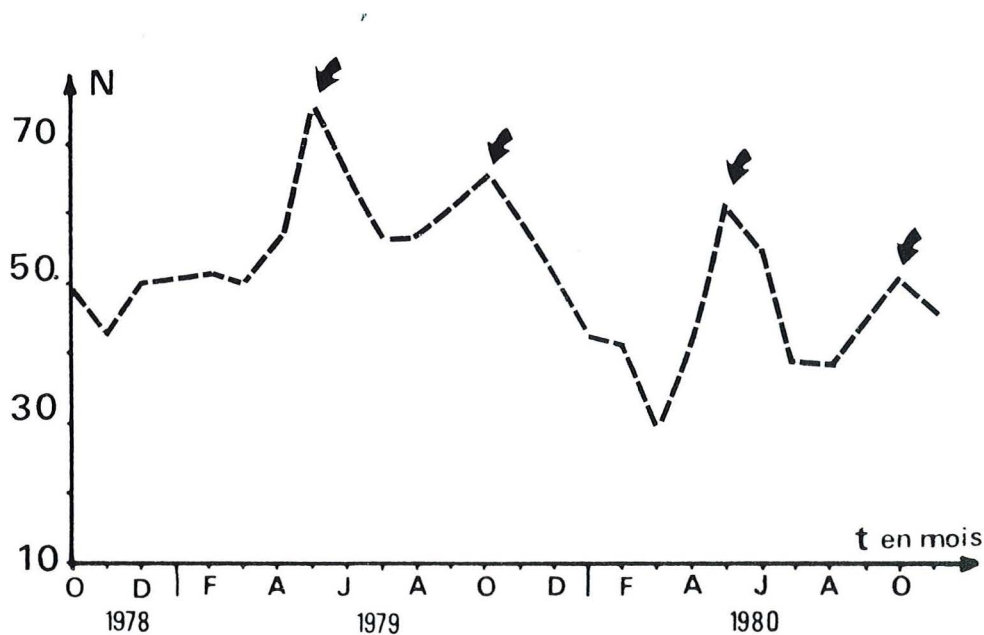


Fig. 5 : Variations de l'effectif de la population étudiée de *Monodonta lineata* (da Costa) au cours de l'année (mode battu ; niveau à *Pelvetia canaliculata* - *Fucus spiralis*).

Croissance relative.

Si l'on effectue un diagramme de dispersion du grand diamètre (D) de la coquille en fonction du diamètre (d) de l'ouverture du péristome, on constate que la corrélation entre ces deux paramètres est excellente ($r = 0,903$).

Nous utilisons alors la loi d'allométrie d'Huxley et de Tessier (1936) dont la formule est du type : $y = b \cdot x^\alpha$. Dans notre cas, nous avons $D = b \cdot d^\alpha$. Afin d'obtenir une droite et non une courbe, nous transformons cette loi arithmétique en loi logarithmique, d'où :

$\log_{10} D^\alpha = \alpha \log_{10} d + \log_{10} b$. Posons $\Delta = \log_{10} d$; $\mathfrak{D} = \log_{10} D$; $B = \log_{10} b$, d'où : $\mathfrak{D} = \alpha \cdot \Delta + B$ (axe majeur réduit selon Bocquet (1953) et Mayrat (1964) ou droite de Teissier (1937, 1948).

Si l'on considère la population globale, on constate que *Monodonta lineata* présente une allométrie minorante ($\alpha = 0,892$) de la croissance du grand diamètre de la coquille par rapport à celle du diamètre de l'ouverture du péristome (Tabl. I). De plus, cette allométrie est beaucoup plus prononcée chez les jeunes ($\alpha = 0,622$) que chez les adultes ($\alpha = 0,942$). Si l'on compare statistiquement les pentes des axes majeurs réduits des jeunes et des adultes, on constate que la différence est très significative (Test t de Student - $P < 0,01$).

TABLEAU I

Principaux paramètres de la croissance relative du grand diamètre (D) de la coquille en fonction du diamètre (d) de l'ouverture du péristome chez *Mododonta lineata* (da Costa) (coordonnées logarithmiques).

Population globale (jeunes adultes)	Jeunes	Adultes
$\alpha = 0,892 \pm 0,010$	$\alpha = 0,622 \pm 0,075$	$\alpha = 0,942 \pm 0,035$
$B = 0,384 \pm 0,010$	$B = 0,605 \pm 0,065$	$B = 0,327 \pm 0,035$
$r = 0,946$	$r = 0,798$	$r = 0,931$
$\Delta = 0,991 \pm 0,058$	$\Delta = 0,865 \pm 0,037$	$\Delta = 0,997 \pm 0,052$
$\mathfrak{D} = 1,268 \pm 0,052$	$\mathfrak{D} = 1,143 \pm 0,023$	$\mathfrak{D} = 1,266 \pm 0,049$
$N = 871$	$N = 127$	$N = 744$

($\overline{m} \pm \sigma$)

Si l'on trace sur un même graphique les axes majeurs réduits de la croissance relative des jeunes et des adultes (Fig. 6), on note l'existence d'un point de changement de pente ($d = 7,4$ mm ; $D = 14,4$ mm). La croissance de la coquille est donc différente selon qu'on s'adresse aux jeunes ou aux adultes. Ce phénomène s'avère très intéressant, car au cours de nos observations effectuées au stéréomicroscope, pour déterminer l'état de la maturité sexuelle, nous avons déjà remarqué que pour un grand diamètre de la coquille $D < 15$ mm, les individus présentaient une gonade non différenciée. Ces observations sont donc confir-

mées par l'étude biométrique. De plus, il n'y a pas de différence significative de la vitesse de croissance relative entre les mâles et les femelles.

Il est donc possible d'établir un tableau récapitulatif de la croissance relative du grand diamètre de la coquille en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (Tabl. II).

TABEAU II

Tableau récapitulatif de la croissance relative du grand diamètre (D) de la coquille en fonction du diamètre (d) de l'ouverture du péristome chez *Monodonta lineata* (da Costa) (mode battu-niveau *Pelvetia canicula*).

État de maturité sexuelle	Équation de la droite d'allom. de Tessier $\Delta = \alpha \cdot \Delta + B$	Équation de la relation entre D et d en coord. arith. ($D = b \cdot d^\alpha$)	Intervalle de définition D en mm
Jeunes + adultes	$\Delta = 0,892 \Delta + 0,384$	$D = 2,42 \cdot d^{0,892}$	(0,4 - 23,5)
Jeunes	$\Delta = 0,622 \Delta + 0,605$	$D = 4,03 \cdot d^{0,622}$	(0,4 - 14,4)
Adultes	$\Delta = 0,942 \Delta + 0,327$	$D = 2,12 \cdot d^{0,942}$	(14,4 - 23,5)

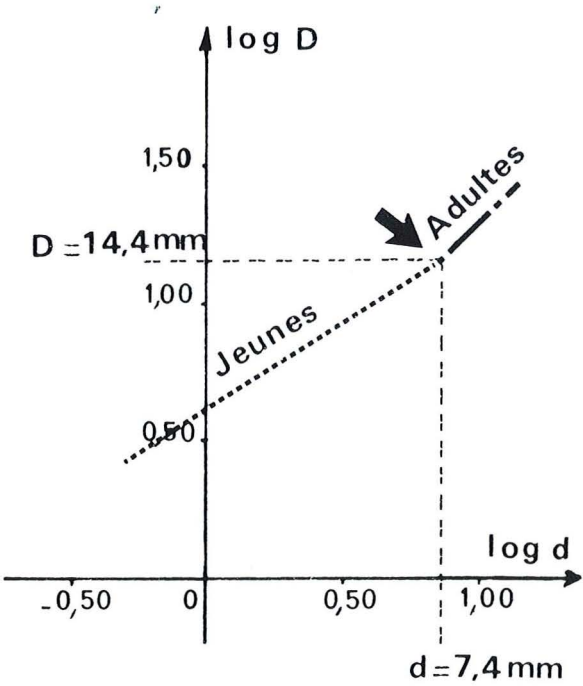


Fig. 6 : Graphique récapitulatif de la croissance relative du grand diamètre de la coquille en fonction du diamètre (d) de l'ouverture du péristome, selon l'état de maturité sexuelle, chez *Monodonta lineata* (da Costa) (Coordonnées logarithmiques).

Structure et évolution démographique.

Durant deux années consécutives, d’octobre 1978 à septembre 1980, chaque mois, en mode battu, au niveau à *Pelvetia canaliculata* et *Fucus spiralis*, on capture tous les individus de *Monodonta lineata* présents, le grand diamètre (D) de leur coquille est mesuré à l’aide d’un pied à coulisse au 1/20^e de millimètre, puis les animaux sont remis à l’endroit même de leur capture. Étant donné le faible effectif de la population et de son aire restreinte de répartition sur le rocher, il possible de récupérer pratiquement la totalité des individus présents. Ainsi, on note que la population étudiée comprend surtout des Monodontes âgés de 2 ans.

L’évolution démographique montre que l’arrivée de jeunes individus (D < 15 mm), âgés de 1 an environ se fait par vagues successives (en général 2 par an) : l’une au printemps et en été (G1), l’autre en automne (G2) (Fig. 8). De plus, si la seconde vague (G2) arrive toujours en octobre-novembre, par contre la première (G1) peut être plus ou moins précoce ou tardive (de mars à août), phénomène à mettre probablement en relation avec les conditions climatiques, surtout la température qui conditionne certainement la ponte.

En général, la capture de *Monodonta lineata*, à Penvins, ne se fait que pour des individus dont la coquille a un grand diamètre D ≥ 11, 5 mm (exceptionnellement pour un individu de 8 mm en juillet 1979).

En appliquant les résultats obtenus pour la croissance, il est possible de connaître approximativement la date de naissance des jeunes individus, en admettant, bien entendu que la loi de croissance de la coquille est toujours la même entre la naissance et la date de première capture (Tabl. III).

TABEAU III

Dates de naissances théoriques et dates de premières captures des jeunes individus de *Monodonta lineata* (da Costa), à Penvins, au cours de la période du 22.10.78 au 29.08.80.
(Mode battu ; niveau à *Pelvetia canaliculata*-*Fucus spiralis*).

Année	Génération	Date de naissance théorique	Dates de capture	Taille minimale de la 1 ^{re} capture	Tps écoulé entre la naissance et la 1 ^{re} capture
1978	G2	Novembre 1977	Novembre 1978	13,2 mm	12 mois
1979	G1	Mai 1978 Juin 1979	Mars 1979 Mai 1979	12,8 mm 13,7 mm	10 mois 11 mois
	G2	Novembre 1979	Octobre 1979	11,6 mm	11 mois
1980	G1	Août 1979	Mai 1980	13,8 mm	9 mois
		Octobre 1979	Août 1980	14,4 mm	10 mois

On remarque ainsi que les premières captures correspondent à celles de jeunes individus (11,6 mm ≤ D < 13,8 mm), âgés de 9 à 12 mois. Si l’on suppose que les larves véligères

mènent une vie planctonique de 4 à 8 semaines (selon Desai, 1966), on peut affirmer que *Monodonta lineata* présente deux périodes de pontes par an : l'une au printemps (avril-mai-juin), l'autre en automne (septembre-octobre).

Enfin, on note que la population étudiée est constituée surtout d'individus âgés de 2 ans (Tabl. IV).

TABLEAU IV

Analyse de la population de *Monodonta lineata* (da Costa) (mode battu, niveau à *Pelvetia canaliculata-Fucus spiralis*), au cours de la période du 22.10.78 au 28.09.80.

Age des individus	Importance en %
1 ^{re} année	4,0
2 ^e année	95,9
3 ^e année	0,1

Croissance absolue et longévité

L'application de nos données au modèle mathématique de croissance de Von Bertalanffy (1938) permet d'obtenir l'équation suivante :

$$Dt = 37,8 \left[1 - e^{-0,04(t + 0,3)} \right] \text{ (t exprimé en mois et Dt en mm)}$$

Il est alors possible de tracer la courbe de croissance théorique du grand diamètre (D) de la coquille de *Monodonta lineata* en fonction de son âge (Fig. 7) et d'établir un tableau correspondant (Tabl. III).

TABLEAU V

Relation entre l'âge et le grand diamètre (D) de la coquille chez *Monodonta lineata* (da Costa) (mode battu, niveau à *Pelvetia canaliculata* - *Fucus spiralis*), à Penvins (Morbihan).

Age	Grand diamètre (D) de la coquille en mm	État de maturité sexuelle
3 mois 6 mois	4,6 mm 8,2 mm	Jeune
1 an 1 an et demi	14,6 mm 19,6 mm	Adultes
2 ans 2 ans et demi	23,3 mm 26,5 mm	

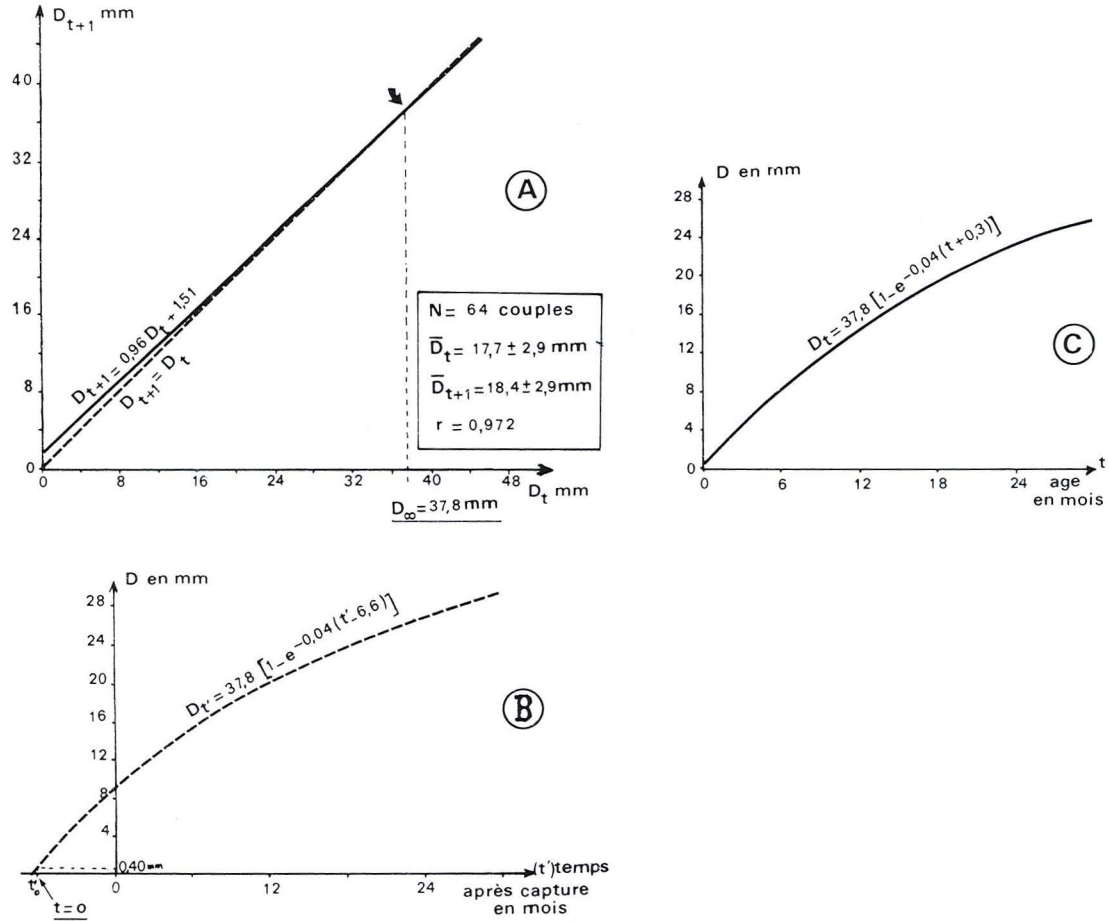


Fig. 7 : Estimation des constantes de croissance pour *Monodonta lineata* (da Costa) (mode battu ; niveau à *Pelvetia canaliculata-Fucus spiralis*).

A : courbe de Ford-Walford $D_{t+1} = f(D_t)$. B : courbe de croissance théorique du grand diamètre (D) de la coquille en fonction du temps (t') écoulé depuis la première capture. C : courbe de croissance théorique du grand diamètre (D) de la coquille en fonction de l'âge.

TABLEAU VI

Analyse de la population de *Monodonta lineata* (da Costa) (mode battu ; niveau à *Pelvetia canaliculata-Fucus spirali*), au cours de la période du 22.10.78 au 28.09.80.

Type de génération	Taux de croissance (r) 10 ³ (*)				
	Global	Printemps	Été	Automne	Hiver
G1 (Printanière) 1 ^{re} capture : mars 1979	1,4 ± 0,5	2,2 ± 1,8	1,6 ± 0,6	1,5 ± 0,6	0,3 ± 0,3
G2 (automnale) 1 ^{re} capture : octobre 1979	1,3 ± 0,3	1,8 ± 0,8	1,4 ± 0,7	1,4 ± 0,3	0,3 ± 0,3

($\bar{m} \pm S.E.$)

TABLEAU VII

Importance de la taille maximale (D) de la coquille et de la longévité de *Monodonta lineata* da Costa, dans diverses localités.

Localités	D maximum	Longévité	Auteurs
PEMBROKESHIRE Island, près de Stockholm (Suède) (Mer Baltique)	32,0 mm	10 ans	STANBURY (1974)
ABERAERON (Pays de Galles) (Mer d'Irlande)	21,1 mm	?	STANBURY (1974)
	18,0 mm	10 ans	KENDALL (1987)
LYME REGIS (Angleterre) (Manche)	24,8 mm	?	STANBURY (1974)
	25,0 mm	10 ans	KENDALL (1987)
ROSCOFF (France) (Manche)	23,0 mm	10-15 ans	GAILLARD (1965)
	27,0 mm	8 ans	KENDALL (1987)
PENVINS (France) (Océan Atlantique)	26,5 mm	2 ans 1/2	DAGUZAN (1990)
BIARRITZ (France) (Océan Atlantique)	?	4-5 ans	REGIS (1972)
SOCOA, près de Saint-Jean-de-Luz (Espagne) (Océan Atlantique)	20,0 mm	5 ans	GAILLARD (1965)

Ainsi, les résultats exposés ci-dessus permettent de penser qu'à Penvins, *Monodonta lineata* a une espérance de vie de 2 ans et demi environ, mais cependant sa longévité peut être réduite par le parasitisme dû surtout, à des Cercaires de Trématodes, à la prédation humaine non négligeable surtout en juillet-août et à celle du Pourpre *Thaïs lapillus* (L.) très abondant dans cette zone proche de la moulière située plus bas, comme l'a déjà signalé Stanbury (1974).

Variations de la croissance selon les saisons et les diverses générations de Monodonta lineata.

La croissance varie selon la saison quelle que soit la génération considérée, printanière (G1) ou automnale (G2) d'une même année (Tabl. VI).

On note ainsi que la croissance, peu importante durant la saison hivernale, est maximale au printemps et ne diffère pas selon les diverses générations.

CONCLUSION

A la suite de cette étude, plusieurs faits importants relatifs à la biologie et à l'écologie de *Monodonta lineata* peuvent être dégagés :

- Les *Trochidae* armoricains présentent une zonation écologique très nette et parmi eux *Monodonta lineata*, espèce médio-littorale, occupe la position la plus élevée sur le rocher aux côtés de *Littorina saxatilis*.

- Quel que soit le sexe considéré, *Monodonta lineata*, à Penvins (Morbihan) devient adulte vers l'âge de 1 an quand le diamètre (D) de sa coquille est d'environ 15 mm.

- *Monodonta lineata* présente deux périodes de reproduction par an, l'une au printemps (avril à juin) et l'autre en automne (septembre-octobre).

- La croissance est rapide, mais la longévité est courte (2 ans et demi environ), ce qui est à mettre en relation, probablement, avec les conditions très favorables du milieu (Daguzan, 1975).

- L'effectif de la population de *Monodonta lineata* étudiée est peu important et stable (50 à 75 individus).

- La structure de la population, de type polymodal, est due à la succession de diverses cohortes. Le taux de recrutement de jeunes individus étant faible, et les plus petits d'entre eux n'étant observés qu'à l'âge de 9 à 11 mois ($11,6 \text{ mm} \leq D < 13,8 \text{ mm}$), ceci confirme bien que la population concernée ne se renouvelle que faiblement, et surtout à partir de larves et de jeunes provenant de populations plus ou moins éloignées.

(*) Selon Creese et Underwood (1976), le taux de croissance :

$$r = \text{Log} \left(\frac{D_{t2}}{D_{t1}} \right) / t \text{ où } D_{t1} \text{ et } D_{t2} \text{ sont les mesures de } D \text{ respectivement aux temps } t_1 \text{ et } t_2, \\ \text{et } t \text{ est le nombre de jours qui s'écoulent entre les 2 mesures.}$$

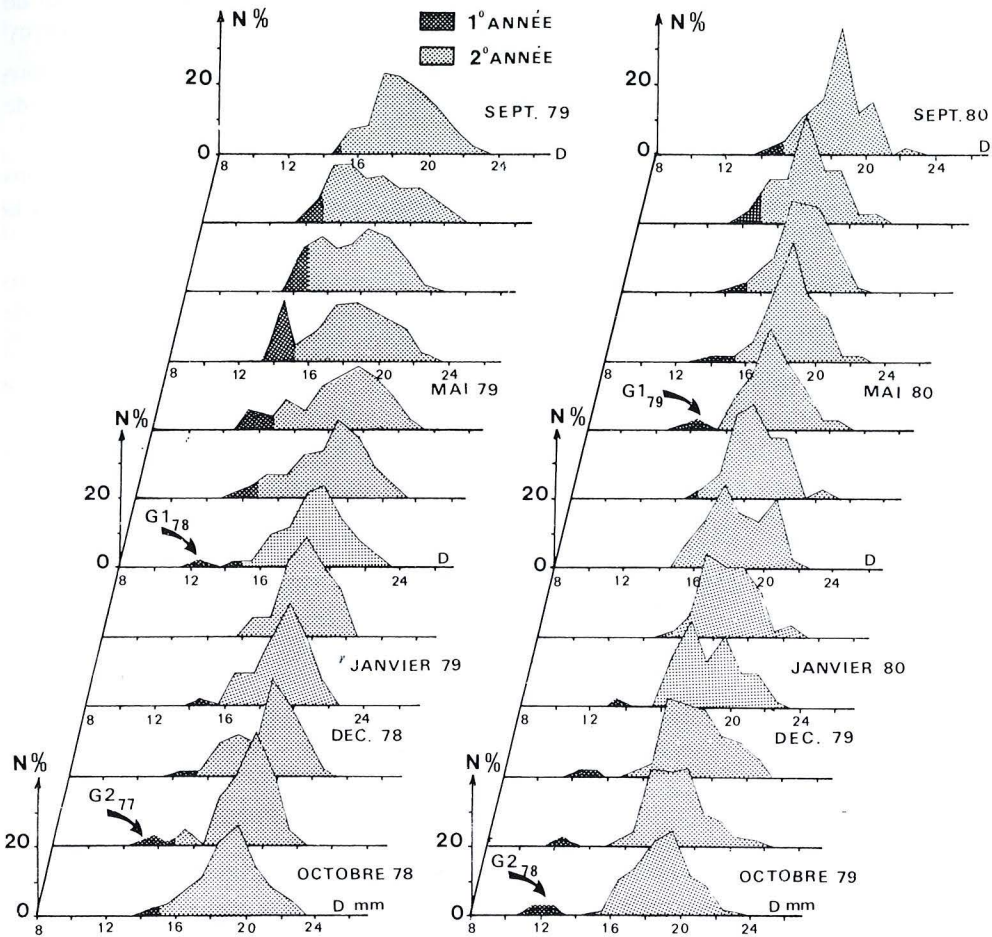


Fig. 8 : Évolution de la population de *Monodonta lineata* (da Costa) sur la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan) du 22.10.78 au 28.09.80 (mode battu ; niveau à *Pelvetia canaliculata*-*Fucus spiralis*).

- L'arrivée de jeunes individus se fait par vagues successives (en général 2 par an) : l'une au printemps et en été (G 1), l'autre en automne (G 2).

Une des originalités de cette étude est le fait que sur la Pointe de Penvins, *Monodonta lineata* présente une croissance très importante associée à une longévité relativement faible (Tabl. VII).

Ainsi, la région du Morbihan correspond bien au passage entre deux faunes marines, l'une plus chaude (lusitanienne), l'autre plus froide (boréale) (Daguzan, 1975), et les conditions très favorables du milieu ont, en particulier, une influence très importante sur la biologie de *Monodonta lineata*, phénomène à rapprocher de ce que l'on enregistre dans la région du pays basque.

De plus, la faible densité de la population étudiée favorise probablement la vitesse de croissance des individus (Haven, 1973 ; Black, 1977 ; Underwood, 1978, 1979). Contrairement à Williamson et Kendall (1981) pour des Monodontes britanniques, nous n'avons pas observé des stries d'arrêt de croissance bien visibles sur les coquilles de *Monodonta lineata* récoltées à Penvins.

De même Williamson et Kendall (1981) reconnaissent que d'après les échantillons donnés par J.R. Lewis, provenant d'Espagne, il n'est pas possible de noter des stries sur la coquille.

Enfin, si, en Bretagne, sur le littoral du Morbihan, la famille des Trochidae est représentée par plusieurs espèces, seul *Monodonta lineata* a pratiquement totalement disparu de cette région à la suite des froids exceptionnels de l'hiver 1962-1963, et n'est réapparu qu'à partir de 1971, avec beaucoup de difficultés. Ceci montre bien que l'émission des larves, à partir de populations non affectées de localités plus septentrionales ou plus méridionales, n'assure qu'un colmatage très lent et très fragile de cette zone. On assiste pratiquement à une réintroduction de l'espèce disparue qui se traduit, en particulier, dans un premier temps, par une croissance rapide des individus.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BLACK, R., 1977. Population regulation in the intertidal limpet *Patelloida alticostata* (Angas, 1865). *Oecologia*, 30 : 9-22.
- BOCQUET, C., 1953. Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* Fabr. (Isopodes asellotes). Essai de systématique évolutive. *Arch. Zool. Exp. gen.*, 90, n° 4 : 187-450.
- BODE, A., 1984. Estudio del ciclo reproductor de *Gibbula umbilicalis* y *Monodonta lineata* en Asturias (norte de España). *Actas do IV Simposio Iberico de Estudos do Benthos marinho*, 2 : 103-144.
- CABIOCH, L., 1961. Étude de la répartition des peuplements benthiques au large de Roscoff. *Cah. Biol. mar.*, 2 : 1-40.
- CASSIE, R.M., 1954. Use of probability paper in the analysis of size frequency distributions. *Aust. J. mar. Freshw. Res.*, 5 : 513-522.
- CHARRIER, M. & J. DAGUZAN, 1978. Étude de la croissance de l'escargot Petit-gris, *Helix aspersa* Müller (Mollusque Gastéropode Pulmoné). *Halietis*, 9 : 15-18.
- COLMAN, J., 1933. The nature of the intertidal zonation of plants and animals. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 18 : 435-476.
- CREESE, R.G. & A.J. UNDERWOOD, 1976. Observations on the biology of the trochid Gastropod *Austrocochlea constricta* (Lamarck) (Prosobranchia). I. Factors affecting shell-banding pattern. *J. exp. mar. Biol. Écol.*, 23 : 211-228.
- CRISP, D.J. & E.W. KNIGHT-JONES, 1955. Discontinuities in the distribution of shore animals in North Wales. *Report. Bardsey Bird and Field observatory*, 2 : 29-34.
- DAGUZAN, J., 1975. Contribution à l'écologie des *Littorinidae* (Mollusques Gastéropodes Prosobranchs) ; recherches écophysiologiques chez quatre espèces : *Littorina neritoides* (L.), *L. saxatilis* (Olivi), *L. littorea* (L.) et *L. littoralis* (L.). Thèse Doct. es-Sciences naturelles, Rennes, 400 pp.
- DAGUZAN, J., 1982. Contribution à l'étude de la croissance et de la longévité de *Elona quimperiana* (de Ferussac) (Gastéropode Pulmoné, Stylommatophore) vivant en Bretagne occidentale. *Malacologia*, 22 (1-2) : 385-394.
- DESAI, B.N., 1966. The biology of *Monodonta lineata* (da Costa). *Proc. malac. Soc. London*, 37 : 1-17.
- FISCHER-PIETTE, E., 1964. Effets immédiats et conséquences tardives des froids de 1963 sur quelques Mollusques intertidaux. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 64 (1324) : 1-30.
- FORD, E., 1933. An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the year from 1924-1933. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 19 : 305-384.

- FRETTER, V. & A. GRAHAM, 1962. British Prosobranch Molluscs, 755 pp. London : Ray Society.
- FRETTER, V. & A. GRAHAM, 1977. The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark. Part. 2. *Trochacea*. *Journal of Molluscan Studies*, suppl. 3 : 39-100.
- 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. *Mém. Mus. Nat. Hist. nat., Paris*, 38A : 1-155.
- GLÉMAREC, M., 1964. Bionomie benthique de la partie orientale du Golfe du Golfe du Morbihan. *Cah. biol. mar.*, 5 : 33-96.
- GOULDEN, C.H., 1952. Methods of statistical analysis. John Wiley & Sons Inc., New-York.
- HARDING, J.P., 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distribution. *J. mar. biol., U.K.*, 28 : 141-153.
- HAVEN, S.B., 1973. Competition for food between the intertidal gastropods *Acmaea scabra* and *Acmaea digitalis*. *Ecology*, 54 : 143-151.
- HAWTHORNE, J.B., 1965. The eastern limit of distribution of *Monodonta lineata* (da Costa) in the English Channel. *Journal of Conchology*, 25 : 348-352.
- HAZEN, A., 1913. Storage to be provided in impounding reservoir for municipal water supply. *Proc. Amer. Soc. Civil Eng.*, 39 : 1043-2044.
- HOMMAY, G.J. DAGUZAN, 1978. Contribution à l'étude de la croissance de *Thais lapillus* (L.) (Mollusque Gastéropode Prosobranchie *Muricidae*). Résultats préliminaires. *Halietis*, 9 : 11-14.
- HUXLEY, J.S. & G. TESSIER, 1936. Terminologie et notation dans la description de la croissance relative. *C. R. Soc. Biol.*, 121 : 934-936.
- JANSSEN, C.R., 1960. The influence of temperature on geotaxis and phototaxis in *Littorina obtusata* L. *Arch. Neerl. Zool.*, 13, n° 4 : 500-510.
- KENDALL, M.A., 1987. The age and size structure of some northern populations of The Trochid Gastropod *Monodonta lineata*. *J. Moll. Stud.*, 53 : 213-222.
- LEBOUR, M.V., 1937. The eggs and larvae of The British Prosobranchs with special reference to those living in the plankton. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 26 : 527-547.
- LEVEQUE, C., 1971. Equation de Von Bertalanffy et croissance des Mollusques benthiques du lac Tchad. *Cahiers ORSTOM, Hydrobiologie*, 5 : 263-283.
- MAYRAT, A., 1964. Croissance et développement chez les Crustacés. Leur étude biométrique (avec quelques remarques sur les Insectes). *Mém. I.F.A.N.*, 77 : 500-648.
- Mc MILLAN, N.F., 1944. The distribution of *Monodonta (Trochus) lineata* (da Costa) in Britain. *North Western Naturalist*, 19 : 290-292.
- MUNCH-PETERSEN, S., 1973. An investigation of a population of the soft clam (*Mya arenaria* L.) in a Danish estuary. *Medd. fra Danm. Fish. Havunders.*, N.S., 7, n° 3 : 47-73.
- PELSENEER, P., 1933. La durée de la vie et l'âge de la maturité sexuelle chez certains Mollusques. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*, 64 : 93-104.
- PRENANT, M., 1927. Notes éthologiques sur la faune marine sessile des environs de Roscoff. Spongiaires, Tuniciers, Anthozoaires. Associations de la faune fixée. *Trav. Stat. Biol.*, Roscoff, 10 : 37-103.
- RANDLES, W., 1905. Some observations on the anatomy and affinities of the *Trochidae*. *Q. J. microsc., Sci.*, 48 : 33-78.
- REGIS, M.B., 1972. Étude comparée de la croissance des Monodontes (Gastéropodes Prosobranches) en Manche et le long des côtes atlantiques et méditerranéennes françaises. in *Proc. of the fifth European Marine Biological Symposium, Venice*, 1970 (ed. B. Battaglia), 259-267.
- SMITH, J.E. & G.E. NEWELL, 1955. The dynamics of The zonation of the common periwinkle *Littorina littorea* (L.) on a stony beach. *J. anim. ecol.*, 24 : 35-56.
- SOUTHWARD, A.J. & D.J. CRISP, 1954. The distribution of certain intertidal animals around the Irish coast. *Proc. of the Royal Irish Academy (B)*, 57 : 1-29.
- STANBURY, D.J., 1974. Some marking experiments on a population of *Monodonta lineata* (da Costa), South Haven, Stockholm, Pembrokeshire. Stockholm Bird Observatory Report, 27-34.
- TEISSIER, G., 1937. Les lois quantitatives de la croissance. *Activités scientifiques et industrielles*, Paris, 455.
- TEISSIER, G., 1948. La relation d'allométrie. Sa signification statistique et biologique. *Biométries*, 4 : 14-53.
- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Oresund) *Medd. Kommn. Havundersog*, 4, n° 1 : 523.
- UNDERWOOD, A.J., 1971. Behavioural ecology and reproduction of intertidal prosobranch Gastropods. PhD Thesis, University of Bristol, 215 pages.

- UNDERWOOD, A.J., 1973. Studies on zonation of intertidal Prosobranch Molluscs in the Plymouth region. *J. Animal Ecol.*, G.B., 42, n° 2 : 353-372.
- UNDERWOOD, A.J., 1972. Observations on the reproductive cycles of *Monodonta lineata* (da Costa), *Gibbula umbilicalis* (da Costa) and *Gibbula cineraria* (L.). *Marine Biol.* 7 : 333-340.
- UNDERWOOD, A.J., 1978. An experimental evaluation of competition between three species of intertidal prosobranch gastropods. *Oecologia*, 33 : 185-202.
- UNDERWOOD, A.J., 1979. The ecology of intertidal gastropods. *Advances in Marine Biology*, 16 : 111-210.
- VON BERTALANFFY, L., 1938. A quantitative theory of anorganic growth. *Human Biology*, 10 (2) : 181-213.
- WALFORD, L., 1946. A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull. Woods Hole*, 90 : 141-147.
- WILLIAMS, E.E., 1965. The growth and distribution of *Monodonta lineata* (da Costa) on a rocky shore in wales. *Field studies*, 2 : 189-198.
- WILLIAMSON, P. & M.A. KENDALL, 1981. Population age structure and growth of *Monodonta lineata* determined from shell rings. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 61 : 1011-1026.