

CROISSANCE ET LONGÉVITÉ DE *PATELLA VULGATA* L. (GASTÉROPODE PROSOBRANCHE) DANS LE BOULONNAIS.

par

Marcel Choquet

Laboratoire de Zoologie et Institut de Biologie maritime et régionale de Wimereux,
Faculté des Sciences de Lille.

Résumé

Nos recherches sur la croissance et la longévité de *Patella vulgata* L. sur les côtes du Boulonnais ont été réalisées par la méthode des marquages ; les animaux sont repris périodiquement, mesurés et remis sur le terrain.

Après avoir envisagé la croissance globale de la population au cours de plusieurs cycles annuels, ses variations en fonction des saisons ont été étudiées. La croissance est discontinue mais ne subit pas d'arrêt hivernal sauf chez certains animaux âgés. Elle varie également selon le milieu : elle est plus importante chez les Patelles vivant sous les *Fucus* que chez celles peuplant les rochers à Balanes. La vitesse de croissance diminue en fonction directe de l'âge.

Le rythme d'accroissement linéaire est la résultante de diverses influences dont les plus importantes semblent être la température, la nourriture et la vie sexuelle.

Les étapes successives de la vie des Patelles sont retracées à partir de la date d'éclosion au cours d'une même génération annuelle et en tenant compte des variations du taux de masculinité en fonction de la taille et des saisons (Choquet, 1966). La longévité possible est de 5 à 6 ans ; cette donnée est comparée avec celles déterminées chez quelques Patellacea.

Introduction

L'étude de la sexualité d'animaux présentant une inversion sexuelle au cours de leur cycle vital nécessite une connaissance approfondie de tous les éléments biologiques de la population considérée. Dans un travail antérieur (Choquet, 1966), nous avons rapporté les résultats relatifs à la répartition et à la spécificité de *Patella vulgata* L. sur les côtes du Boulonnais et envisagé les variations du taux de masculinité en fonction de la taille et du cycle génital annuel.

Quand, au sein de cette population, on prélève des individus de toutes tailles destinés aux travaux histologiques ou expérimentaux, il apparaît nécessaire de pouvoir déterminer l'âge des exemplaires récoltés. C'est pourquoi nous avons étudié la croissance et la longévité de *P. vulgata* L. sur cette même côte.

Après avoir rappelé les principaux travaux antérieurs se rapportant à ce problème, nous envisagerons les méthodes d'étude de la croissance. Nous exposerons et discuterons les résultats obtenus par mensuration de lots d'individus marqués. Notre étude portera sur l'accroissement linéaire en fonction de facteurs tels que : la taille, le milieu, la nourriture, les cycles saisonnier et reproducteur.

Enfin, nous comparerons nos résultats relatifs à la longévité possible de *P. vulgata* avec ceux d'auteurs ayant travaillé dans d'autres régions.

I. — RAPPEL DES TRAVAUX ANTÉRIEURS.

Russell (1909) et Orton (1928 b, 1928 c) sont les premiers à avoir étudié la croissance de *P. vulgata* ; leurs travaux, effectués respectivement en Ecosse et dans le sud de l'Angleterre, portent sur la vitesse de croissance en fonction de la taille, des saisons et du cycle sexuel. Le travail de Russell a été utilisé ultérieurement par Hamai (1937 b) qui a tracé les courbes de croissance.

Sur les côtes bretonnes, Hatton (1936, 1938) et Fischer-Piette (1939, 1941, 1946) ont entrepris des recherches similaires ; ils ont apporté des données nouvelles sur l'accroissement de taille en fonction de l'habitat, des facteurs nutritifs et des conditions de milieu (action des vagues et des courants). Ils ont montré que la croissance rapide en milieu pollué est due à la richesse de l'eau en matières organiques et non à la « dessalure » et que la durée de vie est inversement proportionnelle à la vitesse de croissance. A l'exception de quelques données rapportées par Fischer-Piette (1941), aucun travail n'a été réalisé, à notre connaissance, chez les autres espèces atlantiques (*P. depressa* Pennant, *P. aspersa* Lamarck) ou méditerranéennes (*P. coerulea* L., *P. lusitanica* Gmelin notamment). Par contre, le cycle vital de *Patina pellucida* L. (*Helcion pellucidum* L.) a été étudié par Graham et Fretter (1947). Chez les Patellacea asiatiques, citons les travaux d'Abe (1932) chez *Acmaea dorsuosa* Gould (= *Patelloidea grata*) et d'Hamai (1937 a) chez *Patelloidea conulus* et chez les espèces américaines les recherches de Frank (1965 a, 1965 b) chez *Acmaea digitalis* L., *A. paradigitalis* Fritchman et *A. pelta* Eschscholtz.

Les résultats obtenus par ces différents auteurs seront comparés ultérieurement aux nôtres.

II. — MÉTHODES D'ÉTUDE DE LA CROISSANCE.

Seuls, les individus vivant dans leur biotope naturel ont été étudiés. Trois méthodes peuvent être utilisées (Haskin 1954) : l'étude des fréquences de taille, celle des stries d'accroissement (en particulier sur la coquille), enfin le marquage qui permet la mensuration régulière d'individus suivis au cours d'un ou de plusieurs cycles annuels.

1. Étude des fréquences de taille.

Avec cette méthode, on considère une population globale ; les individus récoltés sont répartis en classes de taille, de 5 en 5 mm par exemple. Chaque mode obtenu peut correspondre à une génération ; cette méthode, utilisée par Quayle (1952) chez *Venerupis* et Fugi (1957) chez *Corbicula japonica* permet, dans certains cas, une évaluation rapide de la croissance. Cependant, on peut commettre de nombreuses erreurs dues, en particulier, à l'absence de données sur l'âge des jeunes exemplaires mesurés et aussi dans l'éventualité d'une faible représentation d'une génération donnée.

2. Stries d'accroissement.

Cette méthode a été surtout utilisée chez les Lamellibranches : citons les travaux de Weymouth (1923), Weymouth et Thompson (1931), Orton (1923, 1927), Isely (1931), Hopkins (1941), Pratt et Campbell (1956), Stevenson et Dickie (1954), Mason (1957), Ansell (1961), Ansell et coll. (1964). Elle a été également employée chez les Amphineures (Crozier 1918), plus rarement chez les Gastéropodes : Darby (1964) chez *Tegula funebris* ; Fromming (1953) et Van der Spoel (1958, 1959) chez *Viviparus viviparus* L.

Cette technique présente plusieurs inconvénients (Comfort 1957) ; des arrêts de croissance peuvent survenir plusieurs fois au cours d'un cycle annuel sous l'effet de plusieurs facteurs (température, nutrition, gamétogénèse). D'autre part, chez les individus âgés, la croissance peut s'arrêter et, dans ces conditions, on ne peut obtenir de renseignements sur la longévité.

Des techniques modernes (radiographie, examen en lumière polarisée de lames minces de coquilles) ont été utilisées par Haranghy, Balazs et Burg (1965) et ont permis de montrer qu'il existait des pseudostries différentes des véritables anneaux d'accroissement.

Pour les Patellacea, Abe (1932) pense que chez *Acmaea dorsuosa*, chaque anneau est formé au cours d'un cycle annuel ; il émet d'autre part l'hypothèse que les individus âgés peuvent vivre plusieurs années sans s'accroître. Ces deux méthodes ne permettent pas d'étudier avec précision la croissance d'une coquille et n'apportent pas de renseignements précis sur la longévité, c'est pourquoi nous avons employé exclusivement la technique des marquages.

3. Marquage.

Les individus sont récoltés dans la nature, marqués au laboratoire (1) et replacés dans un délai qui ne dépasse pas 24 heures, à l'endroit où ils ont été prélevés. Périodiquement, ils sont repris, mesurés et à nouveau replacés dans leur biotope naturel.

(1) Nous tenons à remercier vivement M. le Professeur R. Defretin, Directeur du Laboratoire de Biologie maritime de Wimereux pour les facilités qu'il nous a procurées au cours de nos séjours dans cette région.

Plusieurs précautions doivent être prises : les caractéristiques de la station choisie doivent être notées (couverture de Balanes ou de *Fucus*) et, au moment du marquage, seuls sont retenus les animaux dont la coquille est indemne de toute cassure. Les individus sont répartis en classes de tailles et, sur leur coquille, est gravé un numéro de code correspondant à la longueur initiale *Lo*. Des encoches sont pratiquées près du bord libre de la coquille, à l'aide d'un disque d'émeri monté sur un tour de dentiste ; ensuite une peinture résistante à l'eau de mer est passée à l'endroit du marquage.

Les animaux marqués sont replacés sur le rocher dès le début du reflux pour leur permettre de se fixer solidement avant le retour du flot. Pour obtenir des résultats valables, il est nécessaire de marquer, pour chaque série, un grand nombre d'animaux de chaque catégorie de taille ; en effet, leur quantité diminue au cours d'un cycle annuel soit par mortalité soit par disparition accidentelle.

Lorsque, au cours de l'étude d'une série expérimentale, le nombre d'animaux d'une classe donnée devient trop faible, on effectue une série relai : des individus de taille semblable à celle dont le nombre est devenu trop faible sont prélevés dans un biotope identique au premier et marqués. On peut penser dans ces conditions que la nouvelle série employée présente une croissance semblable à celle de l'ancienne. Des expériences de contrôle nous ont d'ailleurs permis de le vérifier. A chaque mensuration d'un lot, on calcule, pour chaque classe de taille, la moyenne des longueurs du plus grand axe de la coquille, l'accroissement moyen et l'écart de taille avec les valeurs initiales. L'ensemble de ces données sert à l'établissement des courbes de croissance.

III. — RÉSULTATS.

A) Croissance globale de la population.

Ces résultats sont relatifs à des lots de Patelles marquées, vivant au cap de la Crèche (1) sur des rochers recouverts d'un tapis irrégulier de *Fucus serratus* exondés à chaque marée et situés un peu au-dessus du niveau des basses-mers de morte-eau.

1) CROISSANCE DES ANIMAUX MARQUÉS EN ÉTÉ.

La figure 1 représente les variations de longueur des coquilles en fonction du temps écoulé depuis le début de l'expérience.

a) Croissance d'un lot d'exemplaires de 10 à 15 mm.

Les courbes A. B. C. de la figure 1 sont représentatives de l'accroissement de 3 lots de Patelles de 10, 13 et 15 mm.

On constate que les individus de 10 mm atteignent en moyenne 26 mm après un an et 39 mm au bout de deux ans (A) et que les

(1) Une carte schématique du littoral boulonnais (Fig. 1, p. 4) a été réalisée dans une publication précédente (Choquet, 1966).

tracés des courbes B et C sont à peu près parallèles à A pendant la majeure partie de l'expérience.

Pour un lot d'animaux de 10 à 15 mm, marqués en période estivale, la croissance globale est de 15 à 16 mm la première année et de 10 à 13 mm au cours du cycle suivant.

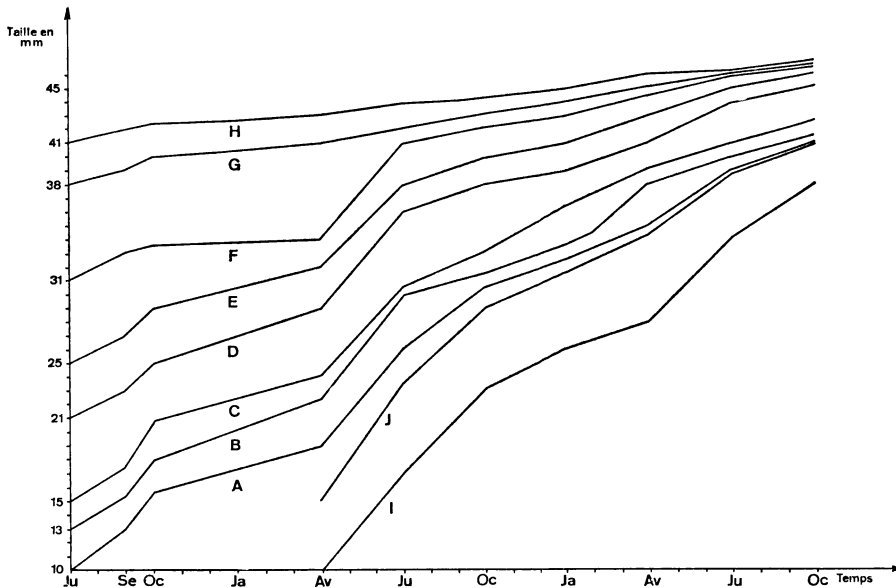


FIG. 1

Croissance globale des Patelles de tailles variées marquées en été et de jeunes animaux marqués au printemps.

b) *Croissance des Patelles de taille supérieure à 15 mm.*

Dans le tableau I ont été rapportées les valeurs moyennes atteintes après 1 et 2 ans d'expérience par des lots d'animaux ayant initialement 21, 25, 31, 38 et 41 mm ; l'accroissement annuel correspondant est indiqué. Sur la figure 1, les courbes D, E, F, G, H sont représentatives de la croissance en fonction du temps.

TABLEAU I
Croissance de plusieurs lots de Patelles
au cours de deux années de marquage (tailles et croissances en mm)

L 0	21	25	31	38	41
L 1 (1 an)	36	38	40	42	44
L 1 - L 0	15	13	9	4	3
L 2 (2 ans)	43	44	45	45	46,5
L 2 - L 1	7	6	5	3	2,5

L'examen du tableau I nous montre que l'accroissement de taille est encore important chez les Patelles des classes 21 et 25 mm mais qu'il tombe à 3 ou 4 mm chez les animaux âgés.

2) CROISSANCE DES JEUNES PATELLES MARQUÉES AU PRINTEMPS.

Chez les animaux ayant 10 et 15 mm en avril et placés dans les mêmes conditions de milieu que ceux marqués en été, la taille moyenne passe de 10 à 28 mm en une année et atteint 30 mm au bout de 18 mois (Fig. 1, I) tandis que les Patelles ayant initialement 15 mm atteignent 34 et 41 mm au bout des mêmes périodes (Fig. 1, J). Ces valeurs sont supérieures à celles enregistrées pour les individus des mêmes classes de taille marqués en été. Ces différences montrent que la notion de croissance annuelle n'a pas une valeur absolue ; elle dépend de la période d'éclosion et des conditions climatiques. La figure 1 nous montre en effet que la croissance ne s'effectue pas d'une manière continue : elle est irrégulière et subit des variations saisonnières.

B) Variations de croissance au cours du cycle annuel.

La figure 2 représente l'évolution de trois lots de Patelles au cours de deux cycles annuels consécutifs.

Les animaux de 10 mm marqués en avril (Fig. 2, 3) ont une croissance très active au printemps et au début de l'été (2,5 mm en moyenne par mois) et plus lente pendant la saison chaude (1,5 mm de juillet à septembre). Au début de l'automne, elle redevient active puis diminue notablement au cours de la période froide (0,7 mm en moyenne). Au cours du cycle annuel suivant, des variations semblables s'observent mais les accroissements de taille sont plus faibles.

Des exemplaires de 10 mm (Fig. 2, 1) et de 21 mm (Fig. 2, 2) marqués en été, présentent un rythme de croissance saisonnier identique.

C) Variations de croissance en fonction de la taille.

L'influence de l'âge sur la croissance est déjà manifeste lorsqu'on compare les valeurs rapportées dans le tableau I. Sur la figure 3, a été représenté le diagramme des croissances saisonnières d'un lot de Patelles de 10 mm étudié durant deux années consécutives. Les deux traits fléchés, parallèles à l'axe des ordonnées, représentent les limites respectives de la première et de la seconde années d'étude ; les chiffres placés au-dessus correspondent aux tailles moyennes atteintes par les coquilles.

FIG. 2

Croissances saisonnières de trois lots de Patelles au cours de deux cycles annuels.

1 : lot de 10 mm marqué en juillet ; 2 : lot de 21 mm marqué en juillet ; 3 : lot de 10 mm marqué en avril.

C.R. : croissance ; T : temps.

FIG. 3

Diagramme des croissances saisonnières d'une population de Patelles (taille initiale 10 mm) pendant deux années consécutives.

C.R. : croissance ; T : temps.

26, 39 : tailles moyennes, en millimètres, des animaux après 1 et 2 ans d'expérience.

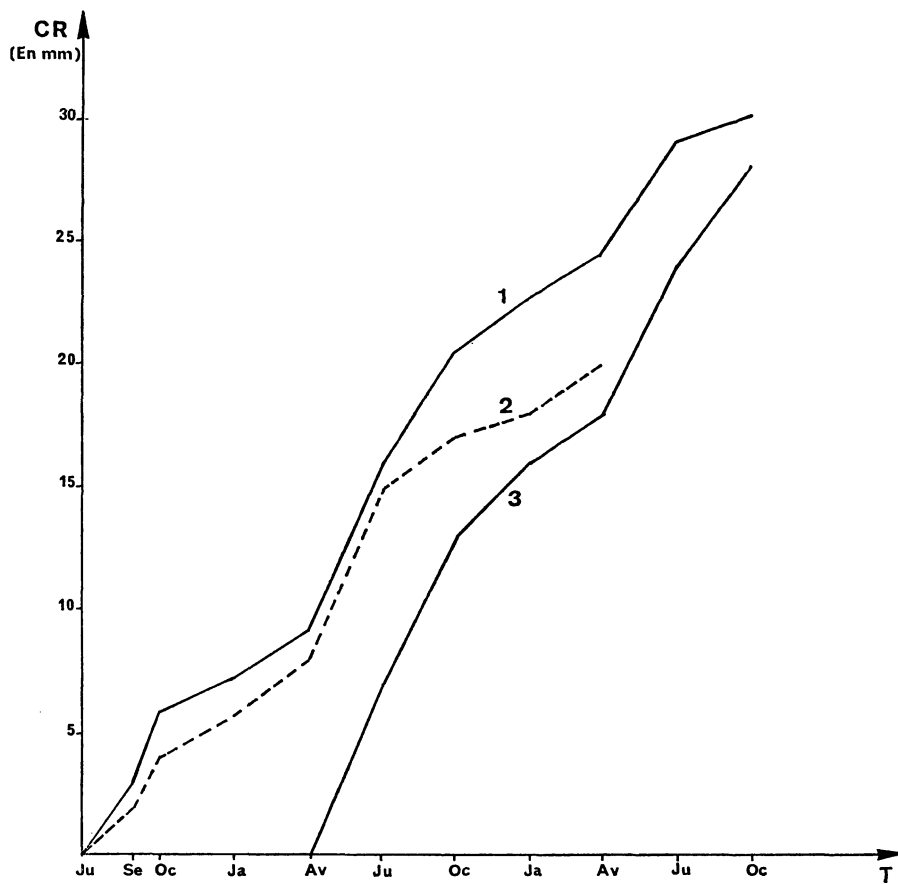


FIG. 2

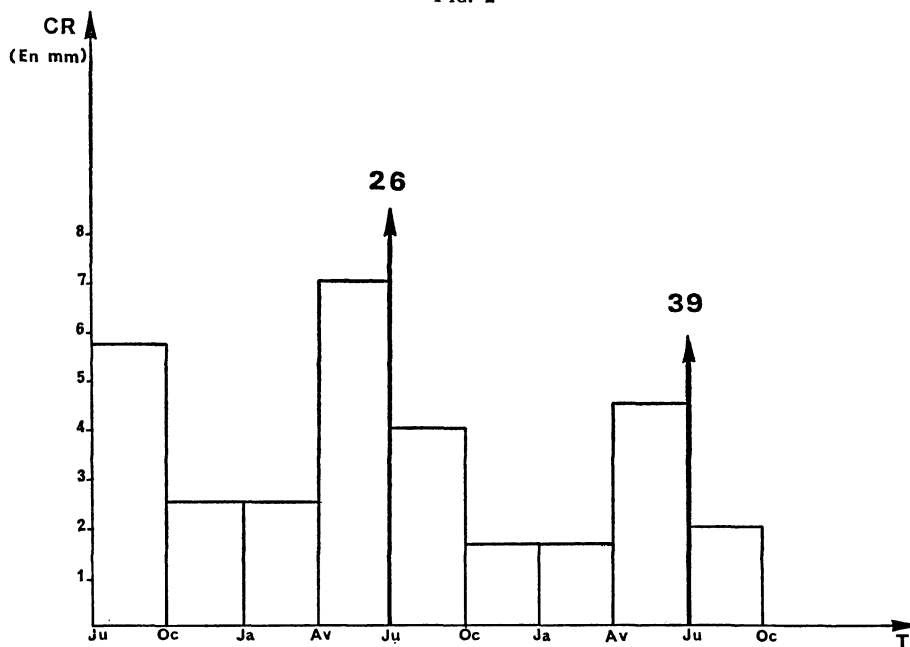


FIG. 3

On constate que les deux portions du diagramme ont une allure identique mais que l'amplitude des valeurs correspondant à la seconde année est toujours inférieure à celle enregistrée au cours de la première. Les mesures effectuées pendant l'été d'un troisième cycle annuel montrent que la croissance estivale est de 2 mm, soit à peu près trois fois moindre que pendant la première année et deux fois moindre qu'au cours de la seconde.

Ainsi, la vitesse de croissance diminue en fonction directe de l'âge des animaux.

D) Variations de croissance en fonction du milieu.

Dans le tableau II, ont été rapportées les valeurs moyennes de la croissance de deux lots de Patelles ayant initialement une taille comprise entre 10 et 21 mm ; l'un est placé sur un substratum couvert de *Fucus serratus* au lieudit Cap de la Crèche, l'autre sur un rocher à Balanes au Fort de Croï, en face du laboratoire de Wimereux. Les animaux marqués des deux stations sont situés au même niveau vertical et découverts à chaque marée. Les valeurs numériques sont rapportées de 3 en 3 mois.

TABLEAU II
Croissance comparée de deux lots de Patelles
en fonction du milieu

Marquage en Avril	Fort de Croy	Crèche
Juillet	5 mm	7,2 mm
Octobre	5,2 mm	5,7 mm
Janvier	1,5 mm	2,1 mm
Avril	2,9 mm	2,1 mm
Croissance annuelle	14,7 mm	17,1 mm

Sur la figure 4 ont été tracées les courbes représentatives des croissances des animaux des deux séries. La croissance est plus rapide au Cap de la Crèche, la différence étant surtout sensible en été et en automne. Les conditions climatiques étant semblables dans les deux stations, les variations annuelles de croissance doivent être liées à des facteurs trophiques, les *Fucus* constituant un aliment dont la présence est constante.

En effet, dans chacune de ces zones, deux séries d'animaux témoins placés dans des conditions bionomiques différentes (rochers à Balanes) présentent un rythme de croissance identique entre elles (Fig. 4, C, D).

Discussion

1) CROISSANCE SAISONNIÈRE.

Sur les côtes bretonnes, Hatton (1938) et Fischer-Piette (1941) constatent que *Patella vulgata* croît régulièrement toute l'année, quel que soit le biotope envisagé. Dans cette région, il n'existe donc pas

d'arrêt hivernal et la croissance continue se maintient jusqu'à la mort.

Par contre, Russell (1909) et Orton (1928 c) qui ont effectué leurs recherches en Ecosse et en Cornouailles ont constaté l'existence de variations saisonnières. Les jeunes *Patelles* cessent de croître entre décembre et mars ; les individus âgés présentent un repos hivernal plus long puisqu'il débute en octobre. Pour l'ensemble de la population, la croissance est active au printemps et en été. Dans le sud de

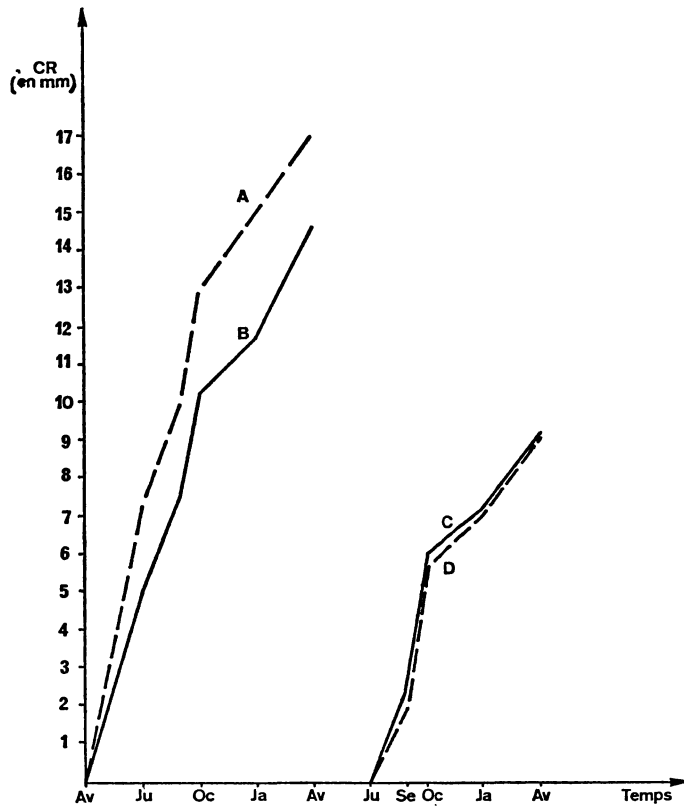


FIG. 4

Variation de la croissance en fonction du milieu.

A et B : lots de *Patelles* ayant initialement une taille comprise entre 10 et 21 mm, marqués au printemps au Cap de la Crèche (A) sous une couverture de *Fucus* et au Fort de Croï (B) sur des rochers à Balanes.

C et D : lots témoins marqués dans ces mêmes stations sur des rochers à Balanes.

l'Angleterre, les observations d'Orton sont semblables aux nôtres : la croissance est rapide au printemps et ralentie au milieu de l'été ; elle reprend en automne et s'avère très faible en hiver. Chez les animaux âgés, elle peut cesser complètement pendant la période la plus froide.

Chez les autres espèces ouest-atlantiques, les seules données que nous possédions sont dues à Fischer-Piette (1941). En Bretagne, *Patella intermedia* Jeffreys (= *P. depressa* Pennant) présente une

croissance régulière comme *P. vulgata* tandis que *Patella aspersa* Lamarck augmente de taille entre janvier et septembre. Nos résultats sont intermédiaires entre ceux de Hatton et Fischer-Piette d'une part, et ceux de Russell, d'autre part, ils sont, par contre, semblables à ceux obtenus par Orton dans une région de même latitude, soumise à des conditions climatiques sensiblement identiques.

2) INFLUENCE DU MILIEU : NUTRITION.

Graham (1932), Fischer-Piette (1948) et Jones (1946, 1948) ont montré que les Patelles utilisent les aliments qu'elles rencontrent sur les rochers où elles vivent : Fucacées ou Diatomées et autres Algues microscopiques. Or, le plancton est pauvre l'hiver et abondant au printemps, les variations sont susceptibles d'entraîner, pendant la saison froide, une carence alimentaire chez les populations vivant sur des rochers nus. Par contre, les animaux vivant sous une couverture végétale, trouvent une nourriture abondante pendant toute l'année.

Les observations que nous avons faites sont en accord avec cette hypothèse : la croissance globale des Patelles vivant sous les *Fucus serratus* est supérieure à celle des individus vivant sur des rochers nus. Toutefois, au printemps, la croissance est au moins aussi active sinon plus, pour la population vivant dans le dernier biotope ; le phénomène peut être dû à une riche nourriture d'origine planctonique. Cependant, les différences de croissance annuelle ne sont que de quelques millimètres et, comme la durée de vie est relativement courte, les différences entre la longévité des animaux vivant dans ces deux milieux ne sont pas très grandes.

3) TEMPÉRATURE.

La température des eaux superficielles varie au cours des saisons et selon la latitude ; ainsi, dans le Boulonnais et en Cornouailles, les variations annuelles sont supérieures à celles enregistrées sur les côtes bretonnes (Bohnecke 1936). Il en est de même des moyennes hivernales : en général, la température de l'eau ne descend pas au-dessous de 10° C en Bretagne alors qu'elle tombe à 6° C dans le Boulonnais et à 8° C dans la région de Plymouth (Cooper 1958). La relative constance de température existant en Bretagne peut être la cause de la croissance continue des Patelles, tout au moins entraîne-t-elle un ralentissement hivernal moins marqué que dans le Nord.

Coe (1942) a constaté un phénomène semblable : *Crepidula onyx* Sowerby et *Crepidula nummaria* Gould ont une croissance continue en Californie tandis que celle de *Crepidula fornicata* L., espèce plus septentrionale, est ralentie en hiver. Gaillard (1965) constate également l'influence de la température de l'eau sur la croissance du Gastéropode *Monodonta lineata* Da Costa. Chez ce Trochidae, la croissance printanière commence plus tôt au Pays Basque qu'à Roscoff.

La température de l'eau peut donc être considérée comme un facteur important dans les variations de croissance enregistrées dans les populations de *P. vulgata* du Nord de la France, de l'Angleterre et de l'Ecosse.

4) CROISSANCE ET MATURATION GÉNITALE.

Russell et Orton avaient déjà constaté, chez *Patella vulgata*, un ralentissement de la croissance, lorsqu'en été débute une nouvelle poussée germinale. Cette perturbation, liée à la fonction reproductrice, a été observée chez d'autres Mollusques par Belding (1910), Orton (1928 a), Coe (1947) et par Gaillard (1965) chez *Gibbula pennanti* Philippi, *G. cineraria* L., *G. umbilicalis* Da Costa et *Monodonta lineata* Da Costa.

Les courbes des figures 1 et 2 montrent, qu'au milieu de l'été, apparaît un ralentissement de croissance concomitant de la reprise d'activité de l'épithélium germinatif ; chez les jeunes, il correspond au déclenchement de la première gamétogenèse. Cette variation d'accroissement linéaire est surtout marquée chez les animaux de 2 et 3 ans et pourrait être en relation avec le changement de sexe.

Au contraire, chez les Patelles juvéniles de 3 à 8 mm, sexuellement indifférenciées, la croissance est rapide, même pendant l'été. La croissance est à nouveau active en septembre ; or, à ce moment, la température de l'eau est voisine de celle de juillet et août, le ralentissement observé doit donc être lié à l'activité génitale.

Nous avons tenté d'expliquer le rôle respectif de plusieurs facteurs susceptibles d'influencer la croissance et la longévité de *P. vulgata*. Aucun des éléments envisagés ne semble responsable à lui seul des variations de croissance au cours d'un cycle annuel ; le rythme d'accroissement linéaire est la résultante de diverses influences dont les plus importantes semblent être la température, la nourriture et la vie sexuelle.

IV. — ÉCLOSION, FIXATION.

CROISSANCE ET LONGÉVITÉ DE *PATELLA VULGATA*.

A) ÉCLOSION ET FIXATION DES LARVES.

1) Développement larvaire. Vie pélagique.

L'étude du développement des Patellidae a été entreprise à la fin du siècle dernier (Patten 1885, 1886, Lo Bianco 1899, Boutan 1899, Wilson 1904, Pelseneer 1911). C'est à Smith (1935), Crofts (1955) et Dodd (1957) que l'on doit les résultats les plus marquants : ils apportent des données précises sur la torsion et l'organogenèse de *Patella vulgata*. Lorsque la taille de 0,2 mm est atteinte, la coquille définitive remplace graduellement la protoconque larvaire et le muscle rétracteur définitif de la coquille étant formé, la larve est capable de se fixer.

Auparavant, les larves mènent une vie pélagique et Lebour (1937, 1947) constate leur présence dans le plancton de la région de Plymouth. Elles y sont observées de septembre à avril, elles sont communes en novembre et février, abondantes en décembre et janvier mais absentes ou très rares de mai à août. Ces observations sont en accord avec les résultats d'Orton (1928 b) et Choquet (1966) relatifs à la période optimale de reproduction de cette espèce.

2) *Fixation des larves.*

Les données relatives à la taille minimale des Patelles rencontrées sur le terrain sont variables. Selon Smith (1935) et Hatton (1938), les larves peuvent se fixer directement sur les rochers ou rester immergées très peu de temps dans des flaques permanentes. Selon Jones (1948), la première fixation surviendrait dans des mares peu profondes ; elle serait suivie d'une migration sur les rochers lorsque la taille de 3 mm est atteinte. Quant à Russell (1909), il n'observe que rarement des individus de moins de 5 mm. Personnellement, nous n'avons jamais rencontré d'animaux de taille inférieure à 3 mm ; ils sont abondants en hiver, en nombre très restreint au début de l'été et cantonnés sur les blocs situés au voisinage des basses mers de morte-eau. Les zones inférieures de la côte sont couvertes d'une pellicule de vase et sont peu propices à la fixation des Mollusques.

B) CROISSANCE, VIE SEXUELLE ET LONGÉVITÉ.

1) *Données numériques et courbe de croissance.*

— La figure 5 retrace les étapes successives de la vie des Patelles qui éclosent au cours d'une période de reproduction donnée. Les courbes qui y sont tracées représentent la croissance moyenne de l'ensemble des animaux nés aux mois d'août (courbe A), novembre (B), mars (C) et avril (D).

La droite parallèle à l'axe des abscisses correspond à l'apparition possible de la maturité génitale (10 mm), celles qui sont parallèles à l'axe des ordonnées délimitent les périodes de repos génital (Février-Juillet) et de gamétogenèse (Juillet-Février) des cycles annuels successifs. Les chiffres portés sur les courbes représentent approximativement les années écoulées depuis la naissance.

TABLEAU III
Croissance moyenne et taille (en mm) des Patelles
au cours de 4 années de vie

Date d'éclosion	Taille 1 an	Taille 2 ans	Croissance 2 ^e année	Taille 3 ans	Croissance 3 ^e année	Taille 4 ans	Croissance 4 ^e année
Août	19	31	12	40	9	43	3
Novembre	17	32	15	41	9	43	2
Mars	15	33	18	42	9	45	2
Avril	12	30	18	41	11	44	3

— Dans le tableau III, sont rapportées les tailles moyennes des Patelles au cours de 4 années de vie selon les cas envisagés ci-dessus.

— Dans le tableau IV sont rapportés les chiffres relatifs aux nombres d'individus sexués et neutres (sans sexe déterminable de visu) au cours d'un cycle annuel ; ces valeurs sont relatives aux animaux jeunes (classes de taille 10-15 et 16-20 mm). Ces données étant établies, nous y feront appel au cours de l'étude du cycle vital des Patelles écloses à différentes époques de la période de reproduction.

La recherche régulière des Patelles de 3 mm sur les rochers, leur

marquage et l'étude corrélative de la durée de la période de reproduction nous ont permis de connaître l'âge de ces animaux et de suivre leur croissance ultérieure.

2) Éclosions estivales et automnales.

La croissance des jeunes est rapide (Fig. 5, A); au printemps suivant, la taille de 10 mm est atteinte et la maturité sexuelle intervient à l'âge d'un an alors que la longueur de la coquille est en moyenne de 19 mm. En effet, la taille minimale possible observée chez des *Patelles* sexuées (10 mm) est atteinte pendant la période de repos; d'avril à juin, pratiquement tous les animaux de taille

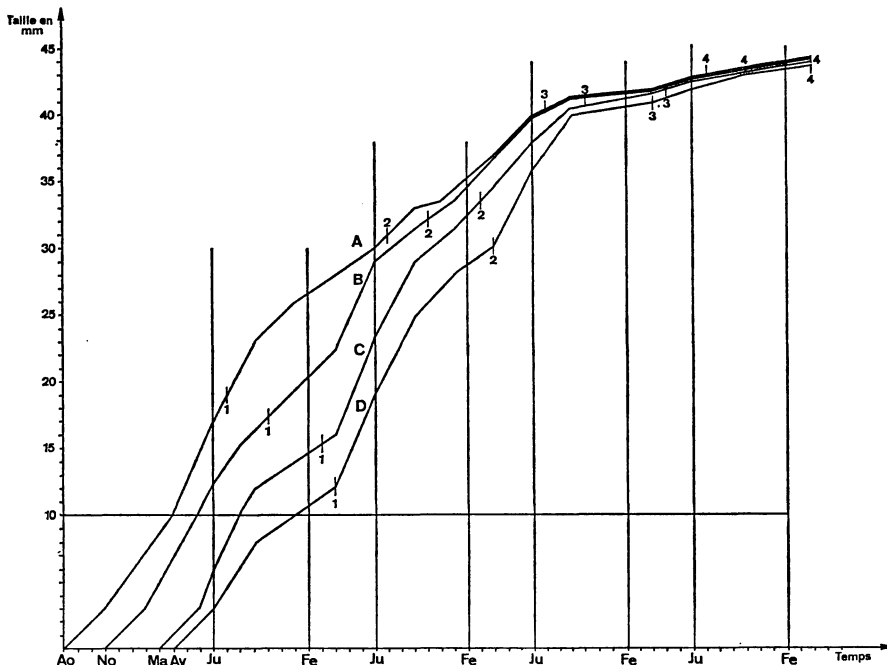


FIG. 5

Croissance et âge des *Patelles* en fonction de la période d'éclosion.

inférieure à 20 mm sont dépourvus de gonades (Tableau IV). A 2 ans, ils atteignent 31 mm, ce qui traduit une croissance de 12 mm au cours de la seconde année (Tableau III).

A cette taille, le taux de femelles atteint 40 p. 100 du nombre total des individus sexués; comme l'inversion sexuelle intervient pendant la phase de repos génital, on peut affirmer que de nombreuses *Patelles* subissent le changement de sexe entre 18 mois et 2 ans.

A l'âge de 3 ans, la taille est voisine de 40 mm (Tableau III) et la population femelle devient prépondérante. Comme aucune preuve ne nous autorise à croire à une mortalité plus précoce chez les mâles que chez les femelles, il faut admettre que cette variation du taux de masculinité correspond au changement de sexe d'une nouvelle fraction de la population qui était en phase mâle.

Entre la 3^e et la 4^e année, la croissance est faible ; au cours des années suivantes, elle reste du même ordre (quelques millimètres) et on peut admettre que les rares exemplaires de 50 mm vivant sur nos côtes sont âgés d'au moins 6 ans. Cette valeur doit correspondre à la longévité maximale de l'espèce dans le Boulonnais.

TABLEAU IV
Variations du nombre d'animaux sexués et neutres
chez les jeunes Patelles, au cours du cycle annuel.

Périodes du cycle annuel	10 - 15 mm		16 - 20 mm	
	Sexués	Neutres	Sexués	Neutres
Janvier-mars	2	177	95	150
Avril-juin	0	97	3	167
Juillet-septembre	53	116	301	87
Octobre-décembre . . .	63	81	396	32

3) *Éclosions hivernales.*

C'est au cours de l'hiver que s'observe le plus grand nombre d'animaux de très petite taille (3 mm). Lorsque débute la période de reproduction suivante, ils ont 12 à 13 mm et sont susceptibles de subir leur première maturation (Fig. 5, B). A un an, ils ont en moyenne 17 mm.

Dans les relevés du tableau IV, ces Patelles s'intègrent dans la catégorie des sexués de la période estivale de la classe 10-15 mm ou dans celle des sexués d'automne et d'hiver de la classe 16-20 mm selon la précocité relative de leur évolution. A 2 ans, ils ont 32 mm, à 3 ans leur taille atteint 41 mm et au cours du cycle suivant, leur croissance est de quelques millimètres (Tableau III).

4) *Éclosions printanières.*

Elles fournissent de jeunes Patelles qui, en été, ont entre 3 et 10 mm de long.

a) *Éclosions de mars.*

Les jeunes Patelles issues de ces éclosions ont, au début de leur vie, une croissance plus rapide que celle des individus d'hiver (Tableau III) et la première maturation peut intervenir pour une taille comprise entre 10 et 15 mm. Leur croissance est très active au cours de la seconde année et, à 2 ans, elles atteignent une taille égale ou légèrement supérieure à celle d'animaux nés 6 mois plus tôt (Tableau III).

A l'âge de 16 à 18 mois, elles peuvent subir leur seconde gamétogénèse, changer de sexe et correspondre alors aux jeunes femelles susceptibles d'apparaître dans la classe 21-25 de nos relevés de population.

b) *Eclosions tardives.*

Les larves écloses en avril et mai (rares) n'atteignent la taille de 10 à 15 mm qu'au moment de la fin de la période de reproduction (Fig. 5, D). Or, les relevés effectués entre janvier et mars montrent qu'à cette époque pratiquement tous les animaux de cette classe de taille sont neutres (Tableau IV). Ils n'atteindront donc la maturité sexuelle que l'été suivant à une taille moyenne de 20 mm. Ces Patelles ne présentent effectivement pas de gonade différenciée pendant la période avril-juin (Tableau IV). Leur croissance est rapide au cours de la seconde année (18 mm), elles atteignent 30 mm à 2 ans et 41 mm à 3 ans (Tableau III).

Discussion

L'étude du cycle vital de *Patella vulgata* L. montre que :

— la maturité génitale est atteinte à l'âge de 9 mois ou d'un an chez les Patelles nées en été, automne et hiver mais, pour celles écloses au printemps, elle ne survient, en général, qu'à 18 mois ;

— toutes les Patelles ayant survécu atteignent approximativement la même taille (voisine de 40 mm) quelle que soit la période d'éclosion (Fig. 5). Celles nées à la fin de l'hiver auront cependant mis six mois de moins pour y parvenir. Donc, dans une population, des animaux de même taille, issus d'une même génération annuelle n'ont pas forcément le même âge.

Longévité chez les Patellacea.

Dans le tableau V, nous avons rapporté les résultats relatifs à la croissance et à la longévité possibles chez quelques genres et espèces de Patellacea.

Pour une même espèce, les valeurs obtenues sont variables selon les régions prospectées et, dans une même région, croissance et longévité varient selon les conditions bionomiques des stations. Chez *Patella vulgata*, la longévité varie de 2 à 16 ans ; ces variations seraient dues essentiellement à des facteurs trophiques comme l'ont montré Hatton (1938) et Fischer-Piette (1939, 1941, 1943, 1948). Plus la croissance est rapide, plus la vie est brève mais, selon Fischer-Piette (1943), la croissance rapide n'est pas l'indice d'un développement purement végétatif, elle s'accompagne d'une évolution génitale corrélative.

L'étude du taux de masculinité et des séquences sexuelles chez les animaux vivant 2 ans permettrait de savoir si tous les individus changent de sexe après la première gamétogenèse. Une étude similaire, réalisée chez les populations où la croissance est lente, permettrait de savoir si l'inversion sexuelle est liée à la taille ou à l'âge.

L'examen du tableau V montre que les Patelles des régions septentrionales atteignent une taille supérieure à celle des populations vivant sous une latitude plus méridionale.

Gaillard (1965) constate un phénomène identique chez *Gibbula pennanti* Philippi en comparant les animaux de Bretagne et du Pays Basque ; Weymouth, Mac Millin et Rich (1931) aboutissent à des résultats similaires chez le Lamellibranche *Siliqua patula* Dixon d'Alaska et de Californie. Moore (1934) et Dehnel (1964) émettent l'hypothèse

TAB I
Croissance et longévité probables de quelques Patellacea
Les chiffres entre parenthèses dans la colonne « longévité probable »
correspondent à la taille maximum par l'espèce dans la station envisagée.

Espèce étudiée	Auteur	Région	Faciès	Taille 1 an	Taille 2 ans	Taille 3 ans	Taille 4 ans	Longévité probable
<i>Patella vulgata</i>	Russell (1909)	Ecosse	Rochers	20 à 25 mm	38 mm	43 mm	45 à 48 mm	4 ans (48 mm)
<i>Patella vulgata</i>	Orton (1928)	Plymouth	Quai du Port	26 à 33 mm	53 mm	—	—	2 ans (53 mm)
<i>Patella vulgata</i>	»	»	»	11 à 27 mm	47 à 49 mm	—	—	2 ans (49 mm)
<i>Patella vulgata</i>	Hatton (1938)	Saint-Malo	Rochers	6 à 9 mm	8 à 11 mm	9 à 12 mm	10 à 13 mm	16 ans (23 mm)
<i>Patella vulgata</i>	Fischer-Piette (1939, 1941, 1948)	Dinard	»	»	»	»	»	16 ans (25 mm)
<i>Patella vulgata</i>	»	Cancaval (estuaire Rance)	»	8 mm	13 mm	20 mm	23 mm	5 ans (25 mm)
<i>Patella vulgata</i>	»	Port-Saint-Hubert	Estuaire	25 mm	35 mm	—	—	2 ans 1/2 (38 mm)
<i>Patella vulgata</i>	Choquet (1968)	Boulonnais	Rochers	12 à 19 mm	30 à 33 mm	40 à 43 mm	43 à 45 mm	5 à 6 ans (50 mm)
<i>Patella depressa</i>	Fischer-Piette (1941)	Dinard	»	?	?	?	?	20 ans ? (25 mm)
<i>Patella aspersa</i>	»	Cancaval	»	?	20 mm (?)	?	?	11 ans (46 mm)
<i>Patina pellucida</i>	Graham et Fretter (1947)	Devon (Angleterre)	Rochers et Lam naires	10 mm	15 mm (rare)	—	—	1 à 2 ans
<i>Acmaea dorsuata</i>	Abe (1932)	Japon	Rochers	6 mm	10 mm	12 à 18 mm	14 à 22 mm	16 ans (23 à 25 mm) selon le milieu
<i>Acmaea pella</i>	Frank (1965 b)	Oregon (U.S.A.)	»	17 mm	24 mm	30 mm	34 mm	4 ans
<i>Acmaea digitalis</i>	»	»	»	11 mm	15 mm	18 mm	20 mm	6 ans (22 mm)
<i>Acmaea paradigitalis</i> .	»	»	»	9 mm	11 mm	11 mm	12 mm	20 ans (25 mm)

que ces variations pourraient être liées à une plus grande richesse des eaux froides en plancton. Spärk (1936), comparant la consommation d'oxygène de Lamellibranches du Groenland et du Danemark, constate qu'elle est plus importante chez les animaux septentrionaux.

L'étude de la croissance de *P. vulgata* dans des stations plus méridionales que celles de Bretagne serait souhaitable pour essayer de tester les influences respectives de la latitude et de la température sur l'accroissement de taille et sur la longévité.

Summary

Our researches about the growth and longevity of *Patella vulgata* L. along the shore of the Boulogne area have been carried out by the means of stamps: the animals are periodically recaptured, measured and put back on the ground.

After considering the total growth of the population during several annual cycles, we have studied its variations with the seasons. The growth is discontinuous but is not subjected to winter pause except for a few older animals. It also differs according to the surroundings: it is more important on limpets living under *Fucus* than on those inhabiting rocks covered with barnacles. The rate of growth decreases directly with age.

The rhythm of linear growth is the result of several influences, the most important of which seem to be the temperature, the nutrition and the sexual life. The successive stages of the limpets's life are recorded from the hatching time in the course of the same annual generation and considering the variation of the sex-ratio depending on the length and the seasons (Choquet 1966). The possible longevity is five or six years; this fact is compared with those found for some Patellacea.

Zusammenfassung

Unsere Forschungen über die Entwicklung und die Lebensdauer der *Patella vulgata* L. an der Küste des Boulonnais wurden mit der Markierungsmethode ausgeführt; die Tiere werden periodisch wieder gefangen, gemessen und dann an ihren Standort zurückgebracht.

Nachdem die gesamte Entwicklung der Bevölkerung während mehrerer jährlichen Zyklen beobachtet wurde, wurden ihre Variationen je nach Jahreszeiten beobachtet. Die Entwicklung ist unstetig aber während des Winters nicht unterbrochen, ausser bei gewissen alten Tieren. Sie ändert sich nach dem Milieu: sie ist bedeutender bei den Napfschnecken, die unter dem *Fucus* leben, als bei denjenigen, die die mit Meereicheln bedeckten Felsen bevölkern. Die Entwicklung wird mit dem Alter langsamer.

Der Rythmus des linearen Wachstums ist die Resultante von verschiedenen Einflüssen, von denen die Temperatur, die Nahrung und das Sexualleben die wichtigsten zu sein scheinen.

Die sukzessiven stufen des Lebens der Napfschnecken werden vom Schlüpfmoment an während einer selben jährlichen Generation beschrieben und es wird auf die Veränderung des Proportionsatzes der Männchen im Zusammenhang mit der Grösse und den Jahreszeiten geachtet. Die mögliche Lebensdauer ist 5 bis 6 Jahre; diese Angabe wird mit denjenigen, die bei einigen Patellacea festgestellt wurden, verglichen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ABE, N., 1932. — The age and growth of the limpet *Acmaea dorsuata*. *Sci. Rep. Tohoku Univ.*, 7, pp. 347-363.
- ANSELL, A.D., 1961. — Reproduction, growth and mortality of *Venus striatula* Da Costa in the Kames Bay, Millport. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 41, pp. 191-215.
- ANSELL, A.D., LANDER, K.F., COUGHLAN, J. et LOOSMORE, F.A., 1964. — Studies on the hard-shell clam *Venus mercenaria* in British waters. I. Growth and reproduction in natural and experimental colonies. *J. appl. Ecol.*, 1, pp. 63-82.

- BELDING, D.L., 1910. — A report upon the scallop fishery of Massachussetts. The commonwealth of Massachussetts, *Dept. Fishery and Game*, pp. 1-150.
- BIANCO, S. LO, 1899. — Notizie biologiche riguardante specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. *Mitt. Zool. Stat. Naepel*, 13, p. 448.
- BOHNECKE, G., 1936. — Atlas zum Temperatur, Salzgehalt und Dichte an der Oberfläche des Atlantischen ozeans. *Wiss. Ergebn. « Meteor »*, 5, Atlas.
- BOUTAN, L., 1899. — La cause principale de l'asymétrie des Mollusques Gastéropodes. *Arch. Zool. exp. gén.*, 3^e série, 7, pp. 203-342.
- CHOQUET, M., 1966. — Biologie de *Patella vulgata* L. dans le Boulonnais. *Cah. Biol. Mar.*, 7, pp. 1-22.
- COE, W.R., 1942. — Influence of natural and experimental conditions in determining shape of shell and rate of growth in Gastropods of the genus *Crepidula*. *J. Morph.*, 71, pp. 35-47.
- COE, W.R., 1947. — Nutrition growth and sexuality in the pismoclam *Tivela stultorum*. *J. Exp. Zool.*, 104, pp. 1-24.
- COMFORT, A., 1957. — The duration of life in molluscs. *Proc. Malacol. Soc. London*, 32, pp. 219-241.
- COOPER, L.H.N., 1958. — Sea temperatures in Plymouth Sound. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 37, pp. 1-3.
- CROFTS, D.M., 1955. — Muscle morphogenesis in primitive gasteropods and its relation to torsion. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 125, pp. 711-750.
- CROZIER, W.J., 1918. — Growth and duration of life in *Chiton tuberculatus*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.*, 4, 11, pp. 322-325.
- DARBY, R.L., 1964. — On growth and longevity in *Tegula funebris*. *The Veliger*, 6, suppl., pp. 6-7.
- DEHNEL, P.A., 1964. — Rates of growth of gastropods as a function of latitude. *Physiol. Zool.*, 28, pp. 115-144.
- DODD, J.M., 1957. — Artificial fertilisation, larval development and metamorphosis in *Patella vulgata* L. and *Patella coerulea* L. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 29, pp. 172-186.
- FISCHER-PIETTE, E., 1939. — Sur la croissance et la longévité de *Patella vulgata* L. en fonction du milieu. *J. Conchyl.*, 83, pp. 303-310.
- FISCHER-PIETTE, E., 1941. — Croissance, taille maxima et longévité possible de quelques animaux intercotidaux en fonction du milieu. *Ann. Inst. Océanogr.*, 21, 1, pp. 1-28.
- FISCHER-PIETTE, E., 1943. — Remarques biologiques sur un estuaire. *Bull. Lab. marit. Dinard*, 25, pp. 44-48.
- FISCHER-PIETTE, E., 1946. — Nouvelles observations sur les patelles à croissance rapide du milieu d'estuaire. *Bull. Lab. marit. Dinard*, 27, pp. 22-26.
- FISCHER-PIETTE, E., 1948. — Sur les éléments de prospérité des Patelles et sur leur spécificité. *J. Conchyl.*, 88, pp. 45-96.
- FRANK, P.W., 1965 a. — The biodemography of an intertidal snail population. *Ecology*, 46, 6, pp. 831-844.
- FRANK, P.W., 1965 b. — Growth of three species of *Acmaea*. *The Veliger*, 7, 3, pp. 201-202.
- FROMMING, E., 1953. — Über die Variation der Gehäuseförmung bei Sumpdeckelschnecken (*Viviparus*) innerhalb derselben Population. *Arch. Hydrobiol.*, 48, pp. 260-265.
- FUJI, A., 1957. — Growth and breeding season of the brackfishwater bivalve *Corbicula japonica* in Zyusamgata inlet. *Bull. Fac. Fisheries, Hokkaido Univ.*, 8, pp. 178-184.
- 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. Hist. nat.*, A, 38, pp. 1-155.
- GRAHAM, A., 1932. — On the structure and function of the alimentary canal of the limpet. *Trans. roy. Soc. Edinburgh*, 57, pp. 287-308.
- GRAHAM, A. et FRETTER, V., 1947. — The life history of *Patina pellucida* L. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 26, pp. 590-601.
- HAMAI, J., 1937 a. — Relative growth of *Patelloidea conulus*. *Zool. Mag. (Japan)*, 49, pp. 140-141.
- HAMAI, J., 1937 b. — Some notes on relative growth with special reference to the growth of limpets. *Sc. Rep. Tohoku Univ.*, 4, 12, pp. 71-95.
- HARANGHY, L., BALAZS, A. et BURG, M., 1965. — Investigation on ageing and duration of life of mussels. *Acta Biol. Hung.*, 16, 1, pp. 57-67.
- HASKIN, H.H., 1954. — Age determination in molluscs. *Trans. N.Y. Acad. Sc.*, 16, pp. 300-304.

- HATTON, H., 1936. — Observations sur l'habitat et sur la croissance de *Patella vulgata* L. *Bull. Lab. marit. Dinard*, 15, pp. 17-20.
- HATTON, H., 1938. — Essais de bionomie explicative sur quelques espèces intercotidales d'algues et d'animaux. *Ann. Inst. Océanogr.*, 17, pp. 241-348.
- HOPKINS, H.S., 1941. — Growth rings as an index of age in *Venus mercenaria*. *Anat. Rec.* 81, 4, pp. 53-54.
- ISELY, F.B., 1931. — A 15 year growth record in freshwater mussels (*Quadrula*). *Ecology*, 12, pp. 612-618.
- JONES, N.S., 1946. — Browsing of *Patella*. *Nature*, 158, p. 557.
- JONES, N.S., 1948. — Observations and experiments on the biology of *Patella vulgata* at Port St Mary, Isle of Man. *Proc. Liverpool Biol. Soc.*, 56, pp. 60-77.
- LEBOUR, M.V., 1937. — The eggs and larvae of the British Prosobranchs with reference to those living in the plankton. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 22, pp. 105-166.
- LEBOUR, M.V., 1947. — Notes on the inshore plankton of Plymouth. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 26, pp. 527-547.
- MASON, J., 1957. — The age and growth of the scallop *Pecten maximus* L. in Mans waters. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 36, pp. 473-492.
- MOORE, H.B., 1934. — The biology of *Balanus balanoides* I. Growth rate and its relation to size, season and tidal level. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 19, pp. 851-868.
- ORTON, J.H., 1923. — On the significance of "rings" on the shells of *Cardium* and other mollusks. *Nature*, 112, p. 10.
- ORTON, J.H., 1927. — On the rate of growth of *Cardium edule*. Part I. Experimental observations. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 14, pp. 239-279.
- ORTON, J.H., 1928 a. — On rhythmic periods of shell growth in *Ostrea edulis* with a note on fattening. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 15, pp. 365-428.
- ORTON, J.H., 1928 b. — Observations on *Patella vulgata*. Part I. Sex-phenomena, breeding and shell growth. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 15, pp. 851-862.
- ORTON, J.H., 1928 c. — Observations on *Patella vulgata*. Part II. Rate of growth of shell. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 15, pp. 863-874.
- PATTEN, W., 1885. — Artificial fecundation in Mollusca. *Zool. Anz.*, 8, pp. 236-237.
- PATTEN, W., 1886. — The embryology of *Patella*. *Arb. Zool. Inst. Wien.*, 6, pp. 149-174.
- PELSENER, P., 1911. — Recherches sur l'embryologie des Gastéropodes. *Mém. Acad. Roy. Belgique*, 2^e série, 3, pp. 1-167.
- PRATT, D.M. et CAMPBELL, D.A., 1956. — Environmental factors affecting growth in *Venus mercenaria*. *Limnol. Oceanogr.*, 1, pp. 2-17.
- QUAYLE, D.B., 1952. — The rate of growth of *Venerupis pullastra* at Millport, Scotland. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, B, 64, pp. 384-406.
- RUSSELL, E.S., 1909. — The growth of the shell of *Patella vulgata* L. *Proc. Zool. Soc. London*, 1, pp. 235-253.
- SMITH, F.G.W., 1935. — The development of *Patella vulgata* L. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, B, 225, pp. 95-125.
- SPÄRK, R., 1936. — On the relation between metabolism and temperature in some marine lamellibranchs and its Zoogeographical significance. *K. danske vidensk. Selsk., Biol. Medd.*, 13, pp. 1-27.
- SPOEL, S. van der, 1958. — Groei en ouderdom bij *Viviparus contestus* en *Viviparus viviparus*. *Basteria*, 22, pp. 77-90.
- SPOEL, S. van der, 1959. — Age determination by winter rings. *Basteria*, 23, 3, pp. 36-38.
- STEVENSON, J.A. and DICKIE, L.M., 1954. — Annual growth rings and rate of growth of the giant scallop *Placopecten magellanicus* in the Digby area of the Bay of Fundy. *J. Fisheries Research Board. Can.*, 11, pp. 660-671.
- WEYMOUTH, F.W., 1923. — The life history and growth of the Pismo clam *Tivela stultorum*. *Fish. Bulletin* n° 7, Calif. Fish. and Game Commission.
- WEYMOUTH, F.W., MAC MILLIN, H.C. et RICH, W.H., 1931. — Latitude and relative growth in the razor-clam *Siliqua patula* Dixon. *Bull. U.S. Bur. Fish.*, 41, pp. 201-236.
- WEYMOUTH, F.W. et THOMPSON, S.H., 1931. — The age and growth of the Pacific cockle *Cardium corbis* Marteyn. *Bull. U.S. Bur. Fish.*, 46, pp. 633-641.
- WILSON, E.B., 1904. — Experimental studies in germinal localisation. *J. exper. Zool.*, 1, p. 197.