

LES ÉPIBIONTES ANIMAUX DE *LITTORINA OBTUSATA* (L.)  
ET DE *L. MARIAE* SACCHI ET RAST.  
(GASTROPODA, PROSOBRANCHIA).

par

Cesare F. Sacchi

Istituto di Zoologia dell'Università di Pavia (Italie).

Résumé

Douze espèces d'épibiontes ont été trouvées sur des coquilles vivantes de *Littorina obtusata* et de *L. mariaae*, espèces habitant les horizons de mi-marée. L'épibionte le plus commun, *Elminius modestus* Darwin, Balane largement naturalisée le long des côtes de l'Europe atlantique, montre une préférence pour les Littorines de teinte « froide », du vert au violacé et au noir. Le sexe des hôtes paraît sans importance pour l'épibiose animale. On n'a jamais trouvé deux épibiontes animaux d'espèce différente sur une même coquille mais on trouve, assez souvent, plusieurs individus de la même espèce, parfois d'âge différent. *Elminius* est plus fréquent sur *L. obtusata*; *Spirorbis pagenstecheri*, au contraire, sur *L. mariaae*. Plutôt qu'à une véritable sélection du substratum, ces préférences peuvent être attribuées à la localisation verticale différente des deux Littorines dans la zone intertidale. En effet, les épibiontes qui arrivent à coloniser la coquille de ces Littorines — milieu peu convenable — ne sont que les plus euryèces de chaque horizon intertidal, ceux qui « débordent » sur n'importe quel type de substratum couvert d'une pellicule biologique, après avoir saturé les meilleures niches écologiques, grâce à leur grand potentiel démographique et à leur haute adaptabilité physio-écologique.

I. - GÉNÉRALITÉS.

La coquille vivante des Littorines du groupe *obtusata* constitue un substrat peu favorable à la fixation des épibiontes animaux. Son test est beaucoup plus lisse que celui d'autres Prosobranches des mêmes niveaux de marée, comme les Patelles, les *Gibbula*, *Monodonta*, *Nucella* ou *Littorina littorea* (L.). Il a une forme très arrondie, des sutures très superficielles, un sommet aplati, une fente ombilicale nulle : autant de caractères qui s'opposent aux tendances « rugophiles » de bien des larves d'organismes benthiques fixés. Par « rugophilie », Crisp et Barnes (1954) indiquaient la tendance des larves, prêtes à la métamorphose, à rechercher avant tout des endroits abrités : fentes, trous, sillons de rocher ou de tout autre substrat auquel ces larves se préparent à adhérer.

Il en est d'ailleurs de même pour les épibiontes végétaux macroscopiques. Si, en effet, les Algues microscopiques ou encroûtantes sont communes sur *Littorina obtusata* et sur *L. mariaae*, il n'en est pas

de même pour les thalles en lames ou en touffes des Algues de mi-marée, au milieu desquelles vivent ces Littorines et dont elles ne nourrissent. Pour la première catégorie, la Chlorophycée Chaetophoracée endolithique *Tellamia contorta* Batters est commune partout, surtout sur *L. obtusata* dont elle colore en vert vif les phénotypes blancs et jaunes ; c'est encore surtout sur *L. obtusata* que l'on trouve, particulièrement en milieu calme et relativement vaseux, une sorte d'enduit boueux, coloré en gris-bleuâtre par des *Plectonema* et d'autres Cyanophycées endo- et épilithiques. Un peu partout, l'Ectocarpale *Ralfsia verrucosa* (Areschong) donne des taches couleur de rouille à la région apicale de la coquille de ces Littorines, ainsi qu'à celle de bien d'autres Gastéropodes et aux pierres des mêmes niveaux de marée (Feldmann, 1954).

Parmi les Algues microscopiques non encroûtantes, on ne trouve que quelques thalles (de dimensions forcément réduites, minuscules) des principales espèces parmi lesquelles habitent les Littorines. Ce sont surtout des thalles de *Fucus* (il s'agit, semble-t-il, presque toujours de *Fucus vesiculosus*) pour *L. obtusata* ; tandis que pour *L. mariae*, qui vit typiquement à des niveaux inférieurs (Sacchi, 1969), on peut trouver assez souvent, en plus des *Fucus*, des *Rhodomenia* cfr. *palmata* (L.). En milieu relativement abrité, les deux espèces sont assez souvent couvertes de petites thalles d'*Enteromorpha* (Ulvacée) appartenant surtout aux groupes, complexes et polymorphes, d'*E. compressa* (L.), pratiquement ubiquiste en milieu intertidal et d'*E. ramulosa* (Smith)-*E. clathrata* (Roth), aux thalles presque filiformes. En revanche, nous n'avons trouvé qu'un seul exemple de Gigartinales à aspect de *Chondrus crispus* (L.) (Ria de Vigo, été 1967) et un seul exemple aussi avec un petit thalle de *Porphyra* cfr. *umbilicalis* (L.) (Bangiacée), dans une station du Plymouth Sound (été 1965). Il s'agissait, dans les deux cas, de *L. mariae*.

## 2. - LES ÉPIBIONTES ANIMAUX.

La liste des espèces trouvées jusqu'à ce jour est la suivante :

### CNIDARIA

#### Hydrozoa

Fam. Sertulariidae

*Dynamena pumila* (L.)

### BRYOZOA

#### Gymnolaemata - Cheilostoma

Fam. Electrinidae

*Electra pilosa* (L.)

Fam. Hippothoidae

*Hippothoa hyalina* (L.)

- Ctenostomata

Fam. Flustrellidae

*Flustrella hispida* (Fabricius)

- Fam. Alcyonidiidae  
*Alcyonidium hirsutum* (Fleming)
- Fam. Vesiculariidae  
*Bowerbankia gracilis* Leidy

## ANNELIDA

- Polychaeta** - Serpulomorpha
- Fam. Serpulidae - S.F. Serpulinae  
*Pomatoceros triqueter* (L.)
- S.F. Spirorbinae  
*Spirorbis (Dexiospira) pagenstecheri* (Quatrefages)  
 ? *S. (Paralaeospira) malardi* (Caullery et Mesnil)

## ARTHROPODA

- Crustacea** - Cirripedia
- Fam. Balanidae  
*Elminius modestus* Darwin  
*Balanus perforatus* Brug.

## TUNICATA

- Ascidiae**
- Fam. Botryllidae  
*Botryllus schlosseri* (Pallas)

La distribution géographique de ces épibiontes dans les régions où j'ai étudié les peuplements de Littorines est indiquée par le tableau A. Ce tableau précise aussi sur laquelle des deux espèces du couple l'épibionte a été trouvé, les jeunes étant considérés comme une catégorie à part, car il n'est pas toujours possible de les attribuer avec certitude à *L. obtusata* plutôt qu'à *L. mariae* (Sacchi, 1969).

Il s'agit donc d'une douzaine d'espèces, toutes très communes sur la grève, aux niveaux habités par ces Littorines. Il me semble peu probable que le nombre d'épibiontes animaux macroscopiques, du moins le long des côtes européennes, soit destiné à augmenter beaucoup au cours de recherches futures, sauf, peut-être, pour les Spirorbés. En effet, la détermination de *Spirorbis (Paralaeospira) malardi*, espèce rare, n'a pu être effectuée avec certitude. D'après les auteurs (Nelson-Smith, 1967 ; L'Hardy, comm. verb.), *S. malardi* est bien l'espèce sénestre la plus fréquente sur des substrats vivants animaux, tels que des carapaces et des coquilles. Toutefois, sur les *Fucus* parmi lesquels les Littorines portant des Spirorbés sénestres ont été récoltées, abondait surtout *Spirorbis (Laeospira) borealis* Daudin. Malgré la remarquable spécificité de substrat des Spirorbés, quelque évansion est peut-être possible.

Le golfe peu profond et en partie fermé par un pont-digue appelé « Laguna » des îles Cies, qui bordent à l'ouest la Ría de Vigo, est le biotope où l'épibiose à Spirorbés dextres est la plus fréquente, chez *L. obtusata*. Les individus récoltés sur les Littorines paraissent tous être des *Dexiospira pagenstecheri* ; mais la prairie à *Zostera marina*

(L.) qui occupe la plus grande partie du fond de la « Laguna », regorge littéralement de *Spirorbis (Dexiospira) corrugatus* (Montagu). C'est encore une espèce peu fréquente sur les coquilles, car elle préfère nettement des substrats végétaux (d'après Nelson-Smith cit., la prairie à *Zostera* en est l'un des biotopes les plus caractéristiques); mais il ne serait pas étonnant qu'elle vienne s'ajouter à la liste des épibiontes de *L. obtusata*.

### 3. - ÉCOLOGIE DES ÉPIBIONTES ET DISTRIBUTION DES LITTORINES.

#### a) Fréquence de l'épibiose animale sur *L. obtusata* et *L. mariae* (tableaux A et B).

Ainsi que le montre le tableau B, l'épibiose animale est un fait peu commun, même pour les espèces les moins rares, sur *L. obtusata* et sur *L. mariae*, c'est-à-dire pour *Spirorbis pagenstecheri* et pour *Elminius modestus*. Si on descend au niveau de chacune des stations prospectées pendant ces recherches qui vont de l'été 1965 à l'été 1968, on constate que deux cas seulement ont donné un pourcentage de Littorines avec épibiontes supérieur à 5 p. 100 du total examiné; à Villajuàn de Arosa, en Ria de Arosa, *Elminius* et *Spirorbis* étaient fixés sur 6,2 p. 100 des *Littorina obtusata* adultes (été 1967); à Cabellou, près de Concarneau, *Elminius* couvrait à lui seul 7,7 p. 100 des *L. obtusata* (été 1966).

Les autres épibiontes sont vraiment rares. *Pomatoceros triqueter* n'a été trouvé qu'une fois (port d'El Con, à Moaña, en Ria de Vigo, en août 1967: individu de très petite taille sur *L. mariae*). *Bowerbankia gracilis* ne se fixe sur *L. obtusata* qu'en un seul biotope, assez spécial d'ailleurs, la « Laguna » des Cies, décrite plus haut. D'autre part, elle y était beaucoup plus fréquente en 1963 (Sacchi, 1964) qu'en 1967, où nous ne l'avons retrouvée que sur une seule Littorine.

Les deux espèces du couple ne sont d'ailleurs pas intéressées par les épibiontes avec la même fréquence. *Elminius modestus* est plus fréquent sur *L. obtusata*; *Spirorbis pagenstecheri* préfère *L. mariae*. Ces différences sont statistiquement significatives (tableau B).

*Dynamena pumila*, trois Bryozoaires et *Botryllus schlosseri* n'ont été trouvés que sur *L. mariae*.

Ces différences trouvent une explication naturelle dans la position intertidale différente des deux Littorines (Sacchi, 1969). *L. obtusata* habite typiquement la zone de mi-marée, mais peut souvent monter jusqu'à l'horizon à *Fucus spiralis* L. *L. mariae* vit typiquement un peu plus bas, atteint souvent sa fréquence maximale de peuplement à la lisière supérieure de l'horizon à *Fucus serratus* L. et peut descendre jusqu'à la lisière de la zone à Laminaires. Or, si la plupart des épibiontes qui nous intéressent ici vivent pratiquement dans toute la zone intertidale, sauf dans ses parties les plus élevées (Lévi, 1955; Nelson-Smith, 1967; Echalié et Prenant, 1951; Rullier et Cornet, 1951; Ryland, 1965; Southward et Crisp, 1963; Teissier, 1965; Millar, 1969), il n'en est pas moins vrai que tous préfèrent les parties les plus humides de cette zone, d'après une physiologie normale chez la

TABLEAU A  
Distribution géographique des épibiontes

EPIBIONTES	LOCALITÉS											
	Plymouth Sound	St. Efflam	Primel- Trégastel	Roscoff	Brest	Pointe Bindy	Morgat	Concar- neau	Piriac sur mer	V. de Arosa	Ria de Vigo	Iles Cies
<i>Dynamena pumila</i> .....	—	—	—	m	—	—	—	—	m	—	—	—
<i>Electra pilosa</i> .....	—	—	—	m	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hippothoa hyalina</i> .....	—	—	—	m	—	—	—	—	—	—	m	—
<i>Flustrella hispida</i> .....	—	—	—	om	—	om	m	m	—	—	m	—
<i>Alcyonidium hirsutum</i> .....	—	—	—	—	—	—	—	m	—	—	—	—
<i>Bowerbankia gracilis</i> .....	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	o
<i>Pomatoceros triqueter</i> .....	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	m	—
<i>Spirorbis pagenstecheri</i> .....	o	—	—	omj	—	om	—	—	o	om	omj	oj
<i>Spirorbis sénestres</i> .....	—	—	—	om	—	m	—	o	—	—	—	—
<i>Elminius modestus</i> .....	omj	o	o	om	m	omj	—	om	om	omj	omj	—
<i>Balanus perforatus</i> .....	—	—	—	—	—	—	m	o	m	—	m	—
<i>Botryllus schlosseri</i> .....	—	—	—	m	—	—	—	—	—	—	—	—

N.B. — m = *Littorina mariae* ; o = *L. obtusata* ; j = jeunes individus, appartenant à ce couple d'espèces, non déterminés au niveau spécifique.

EPIBIONTES ANIMAUX DE LITTORINES

plupart des benthontes sédentaires de la zone des marées. A égalité d'orientation et d'exposition aux vagues, les parties « les plus humides » sont généralement celles qui se trouvent plus près de la ligne de basse-mer de vive eau et celles où la végétation algale est le plus dense ; ce sont précisément les parties préférées de *L. mariae*, qui est à son tour moins tolérante pour la survie en milieu sec que *L. obtusata* (Sacchi, 1969, cit.).

Un autre facteur joue certainement un rôle dans cette distribution différentielle des épibiontes, c'est l'inégalité de comportement des deux Littorines vis-à-vis de la turbulence ambiante. *L. obtusata* fuit les endroits trop battus par les vagues, tandis que *L. mariae* devient nettement moins fréquente dans des stations très abritées ou à caractères plus ou moins d'estuaire. *Elminius modestus* qui, parmi les épibiontes qui nous occupent, est probablement celui qui monte le plus haut en zone intertidale (Houghton et Stubbins, 1963), montre à son

TABLEAU B

Différences dans les fréquences des épibiontes les plus communs entre *Littorina obtusata* (L.) et *Littorina mariae*, Sacchi et Rast.

A) <i>Elminius modestus</i> Darwin.				
	<i>L. obtusata</i>	<i>L. mariae</i>	p.c. <i>obtusata</i>	Total
avec <i>Elminius</i>	320	120	72,73	440
sans <i>Elminius</i>	24 428	14 986	61,98	39 414
	$\chi^2 = 20,00$	$P < 0,001$		
B) <i>Spirorbis (Dexiospira) pagenstecheri</i> (Quatrefages)				
	<i>L. obtusata</i>	<i>L. mariae</i>	p.c. <i>obtusata</i>	Total
avec <i>Spirorbis</i>	73	119	38,02	192
sans <i>Spirorbis</i>	15 153	9 225	62,16	24 378
	$\chi^2 = 48,00$	$P < 0,001$		

tour une remarquable électivité pour les endroits abrités, car ses cypris ne peuvent se fixer que là où le mouvement du courant d'eau est faible (Crisp, 1955). Lorsque *L. mariae* se trouve exceptionnellement dans des conditions de vie qui rappellent celles de *L. obtusata* (Sacchi, 1968), elle présente également une forte épibiose à *Elminius*.

Les différences dans la distribution des épibiontes entrent donc dans le cadre écologique normal pour chacun. Puisque ces Littorines ne sont pas un substrat de choix pour leurs larves et ne constituent qu'un substrat de nécessité où les larves « débordent » lorsqu'elles ont rempli toutes les niches écologiques les plus convenables (Crisp et Barnes, 1954), chacune des Littorines se couvre tout simplement des espèces les plus fréquentes dans son habitat spécifique.

La différence de taille entre les deux espèces de Littorines ne paraît pas jouer un rôle important. D'abord, certains épibiontes (notamment les Spirorbis et *Dynamena*) n'ont pas besoin d'une base d'appui très étendue en surface. Les espèces qui en exigeraient le plus (Bryozoaires et *Botryllus*) sont précisément plus fréquentes ou même exclusives sur *L. mariae*, typiquement plus petite que *L. obtusata*. Enfin, dans le cadre d'ensemble que mes recherches me permettent d'établir, ces différences de taille perdent beaucoup de leur importance, puisque

les *L. obtusata* de Galice sont souvent nettement plus petites que les *L. mariae* de Bretagne (Sacchi et Rastelli, 1966).

**L'époque de reproduction des épibiontes** et ses possibles interférences avec l'époque de reproduction des Littorines paraissent également ne revêtir qu'une importance mineure. Presque toutes les espèces (voir les auteurs cités plus haut) se reproduisent, de la Manche à la Galice, au cours des derniers mois de printemps jusqu'au début de l'automne. *Littorina mariae* a également une reproduction surtout estivale-automnale mais, au cours de toute l'année, on trouve des adultes, principalement dans les régions les moins abritées, les plus riches en épibiontes.

Quant à *L. obtusata*, elle se reproduit pratiquement sans discontinuité (Sacchi, 1969 cit.). D'ailleurs, les plus communs des épibiontes (*Spirorbis pagenstecheri* et surtout *Elminius modestus*) se reproduisent également presque sans interruption (Nelson-Smith cit., Southward et Crisp cit.). Ce cycle continu constitue, en effet, l'une des bases les plus solides de la haute valence écologique de ces « salissures marines », si communes partout.

Cela est vrai surtout pour *Elminius*, la petite Balane australienne qui a envahi avec tant de succès les eaux littorales de toute l'Europe atlantique à une vitesse surprenante (B. et H. Barnes, 1968).

#### b) Épibiose et couleur de la coquille (tableau C).

Si on classe les nombreux phénotypes chromatiques de *L. obtusata* et de *L. mariae* en deux groupes, celui des teintes « chaudes », jaunes à rouges (phénotypes *albescens*, *citrina*, *aurantia*, *rubens* et *reticulata* orangés) et celui des teintes « froides », vertes à brun foncé et noires (phénotypes *olivacea*, *fusca* et *reticulata* violacés ou verdâtres : voir Sacchi, 1969), on peut évaluer l'importance de la couleur du test pour la fréquence de fixation des épibiontes animaux.

Le tableau C, qui ne prend en considération que les deux épibiontes les plus communs, montre que, si *Spirorbis pagenstecheri* n'a aucune préférence significative, *Elminius modestus* tend au contraire à éviter les coquilles de teinte claire. Ces observations ne font que confirmer celles que j'avais faites précédemment, sur la seule Rìa de Vigo (Sacchi, 1964).

Il semble bien qu'il s'agisse là d'une véritable préférence pour les Littorines de teinte « froide » — qui sont d'ailleurs plus conformes à la couleur prédominante des masses d'Algues immergées. En effet, la supposition que j'avais avancée (Sacchi, 1964 cit.) sur le rôle que pourrait jouer la tendance des phénotypes de teinte claire à rester plus longtemps à la surface des Algues exposées en pleine lumière par basse mer — comportement qui a reçu plusieurs confirmations expérimentales au laboratoire — ne paraît pas convaincante. Cette micro-distribution différentielle des phénotypes chromatiques a lieu pendant la basse mer et ne saurait, par conséquent, intéresser la fixation des larves, qui a lieu à haute mer ou, en tout cas, dans des conditions écologiques tout autres que celle d'une végétation de *Fucus* très déshydratée à marée basse.

TABLEAU C

Différences dans la fréquence des épibiontes les plus communs d'après la couleur de la coquille des Littorines.

A) *Elminius modestus* Darwin.1) *Littorina obtusata* (L.)

	teintes "chaudes"	teintes "froides"	p.c. teintes "chaudes"	Total
avec <i>Elminius</i>	26	294	8,13	320
sans <i>Elminius</i>	4 432	19 996	18,14	24 428

$$\chi^2 = 21,6 \quad P < 0,001$$

2) *Littorina mariae* Sacchi et Rast.

avec <i>Elminius</i>	30	90	25,00	120
sans <i>Elminius</i>	6 030	8 956	40,24	14 986

$$\chi^2 = 11,24 \quad P < 0,001$$

B) *Spirorbis pagenstecheri* (Quatrefages)1) *Littorina obtusata* (L.)

avec <i>Spirorbis</i>	9	64	12,33	73
sans <i>Spirorbis</i>	2 857	12 296	18,85	15 153

$$\chi^2 = 1,80 \quad 0,20 > P > 0,10$$

2) *Littorina mariae* Sacchi et Rast.

avec <i>Spirorbis</i>	60	60	50,00	120
sans <i>Spirorbis</i>	4 747	4 477	51,46	9 224

$$\chi^2 = 0,14 \quad P \sim 0,70$$

TABLEAU D

Différences dans la fréquence des épibiontes les plus communs d'après le sexe des Littorines.

A) *Elminius modestus* Darwin.1) *Littorina obtusata* (L.)

	mâles	femelles	p.c. mâles	Total
avec <i>Elminius</i>	106	134	44,17	240
sans <i>Elminius</i>	11 406	12 492	46,93	23 538

$$\chi^2 = 1,70 \quad P \sim 0,20$$

2) *Littorina mariae* Sacchi et Rast.

avec <i>Elminius</i>	42	63	40,00	105
sans <i>Elminius</i>	6 000	6 377	48,48	12 377

$$\chi^2 = 3,61 \quad P \sim 0,05$$

B) *Spirorbis (Dexiospira) pagenstecheri* (Quatrefages)1) *Littorina obtusata* (L.)

avec <i>Spirorbis</i>	40	30	57,14	70
sans <i>Spirorbis</i>	7 145	8 011	47,14	15 156

$$\chi^2 = 2,79 \quad P \sim 0,10$$

2) *Littorina mariae* (Sacchi et Rast.)

avec <i>Spirorbis</i>	40	76	34,48	116
sans <i>Spirorbis</i>	4 309	4 918	46,70	9 227

$$\chi^2 = 6,57 \quad P \sim 0,01$$



## c) Épipiose et sexe des Littorines (tableau D).

Les données du tableau D n'intéressent pas toutes les Littorines portant des épibiontes, car un petit nombre d'entre elles n'ont pas été soumises à la dissection indispensable pour déterminer le sexe des animaux. Il est néanmoins possible de voir que les données obtenues n'autorisent aucune conclusion générale. Pour *Elminius modestus*, on constate, parmi les individus portant les épibiontes, un excès de femelles, tant chez *L. obtusata* que chez *L. mariae*. Pour *Spirorbis pagenstecheri*, il y a également un excès de femelles chez *L. mariae*, mais un excès de mâles chez *L. obtusata*.

En réalité, pour expliquer une préférence des épibiontes pour les femelles, on ne peut penser, ni à une durée plus prolongée de la vie dans ce sexe, ni à une stratification préférentielle des femelles à l'intérieur des Algues, car les résultats, sur ce dernier point, sont contradictoires (Sacchi, 1969 cit.). On pourrait plutôt faire appel à une mobilité relativement réduite de ce sexe, surtout pendant la période de reproduction. D'autre part, le frottement du mâle sur la femelle, au moment de la copulation, ne serait qu'un facteur défavorable à la fixation et au développement des épibiontes sur la coquille de celle-ci. Le dimorphisme sexuel de taille est, de même, pratiquement négligeable, surtout chez *L. obtusata*.

## 4. - COMPATIBILITÉ ENTRE ÉPIBIONTES.

a) Au niveau interspécifique. On trouve parfois des Algues et des animaux fixés sur la même coquille de Littorine. Cela est surtout vrai pour les Spirorbis, car *Elminius* ne laisse pas beaucoup de place libre et les Bryozoaires arrivent vite à couvrir totalement le test. J'ai ainsi trouvé des Spirorbis associées, tantôt à *Enteromorpha*, tantôt à de minuscules *Rhodymenia*.

Au contraire, je n'ai jusqu'ici trouvé aucune coquille occupée par deux espèces différentes d'épibiontes animaux.

Il est possible que, même au niveau de niches écologiques aussi minuscules que des coquilles de Littorines, on ressente l'influence répulsive que, d'après des recherches récentes (Knight-Jones et Moyse, 1961), les benthontes fixés d'une espèce émettraient « contre » leurs possibles compétiteurs. Cela serait surtout vrai pour les épibiontes les plus nombreux des horizons relativement bas de la zone de mi-marée où vit typiquement *L. mariae*. Quant aux niveaux les plus élevés, ou bien *Elminius modestus* y reste seul, ou bien il tend à y occuper le plus de surface possible. En tout cas, puisque *L. obtusata* et *L. mariae* ne représentent, avec leurs coquilles, qu'un terrain d'occupation fortuite, simple accident peu recherché au milieu d'un substrat (Algues surtout) qui est, lui, effectivement recherché par les larves d'épibiontes se préparant à la fixation et à la métamorphose, c'est au niveau de foules entières d'épibiontes qu'il faut mettre en évidence le rôle de

la compétition interspécifique et non parmi les quelques individus ou les individus isolés qu'on recueille sur les Littorines. S'il y a donc vraisemblablement une seule espèce d'épibiontes sur chaque coquille, c'est parce que cette espèce est pratiquement la seule dans l'environnement immédiat des Littorines.

b) Au niveau intraspécifique. Le tableau E montre le nombre maximum d'individus trouvés sur des coquilles vivantes pour chaque espèce d'épibiontes.

TABLEAU E

Nombre maximum d'épibiontes par coquille (individus ou individus-colonies).

Epibionte	Nature du substrat		pourcentage (estimé) de recouvrement maximal	Région
	<i>L. obtusata</i>	<i>L. mariae</i>		
<i>Dynamena pumila</i>	—	9 col.	~ 10	Roscoff
<i>Electra pilosa</i>	—	1 »	20	»
<i>Hippochoa hyalina</i>	—	1 »	20-30	diverses
<i>Flustrella hispida</i>	1 col.	1 »	20-50	»
<i>Alcyonidium hirsutum</i>	—	1 »	30	Concarneau
<i>Bowerbankia gracilis</i>	1 col.	—	100	I. Cies
<i>Pomatoceros triqueter</i>	—	1 (juv.)	< 10	Moaña
<i>Spirorbis pagenstecheri</i>	15	18	10-30	I. Cies/Roscoff
<i>Spirorbis sénestres</i>	2	2	< 10	P. Bindy/Roscoff
<i>Elminius modestus</i>	13 (juv.)	4	40-80	P. Bindy/diverses
<i>Balanus perforatus</i>	1 (juv.)	1 (juv.)	< 10	diverses
<i>Botryllus schlosseri</i>	—	1 col.	20	Roscoff

Il est facile de constater que, pour des espèces de petite taille, ou pour des espèces tendant à couvrir complètement le substrat, le nombre d'individus (ou d'individus-colonies dans le cas des *Dynamena*) n'est pratiquement limité que par les mêmes lois qui régissent la densité des peuplements sur tout autre substrat. Si l'on arrive ainsi, pour les *Elminius*, non seulement à un recouvrement complet, mais à des manifestations de croissance irrégulière des individus trop rapprochés, comme on en trouve sur les Algues, les pierres, d'autres coquilles, etc., il y a, par contre, entre des *Dynamena* et des *Spirorbis*, des distances « vitales » comparables à celles qu'on trouve par exemple sur des *Fucus* ou des pierres. Ces distances peuvent être définitives, se maintenant chez l'espèce adulte, ou n'être que temporaires, permettant aux jeunes individus une croissance complète et régulière jusqu'à l'âge adulte, lorsque les épibiontes adultes arriveront presque à se toucher, comme chez les *Spirorbis* (Knight-Jones et Moyses, 1961 cit.).

Il est intéressant de constater que l'on trouve souvent, pour *Elminius* et *Spirorbis*, des représentants de générations différentes sur la même coquille, c'est-à-dire des adultes et des jeunes, ou des néo-fixés.

Crisp (1963) a montré l'efficacité que l'arthropodine (fraction protéique soluble et thermostable de la cuticule), surtout produite

par des individus de la même espèce, exerce, en favorisant la fixation des larves de Balanes. Des substances d'origine et d'efficacité analogues, existent probablement aussi chez les Serpuliens et chez bien d'autres benthontes. Ainsi s'explique cette sorte de « homing » au niveau des générations successives qui tend à ramener les larves dans des milieux — voire des micromilieus — déjà colonisés par les adultes de la même espèce.

## 5. - LOCALISATION DES ÉPIBIONTES.

Les Littorines ne constituent pas un milieu attrayant pour des larves rugophiles, ni par leur forme individuelle, ni en tant que partie d'un environnement (Algues en touffes, rochers) où existent bien d'autres niches qui peuvent satisfaire les exigences du comportement rugophile.

La fixation des épibiontes sur la coquille ne se fait pas toutefois au hasard : l'endroit précis de leur localisation paraît, en partie du moins, représenter un effort pour s'écarter le moins possible des préférences microécologiques vers les sillons, les parties abritées ou, du moins, les moins lisses, du test. Cela se voit surtout pour *Elminius modestus* qui est l'une des espèces dont la « rugophilie » a été le mieux étudiée (Crisp et Barnes, 1954 cit.). Presque toujours les *Elminius*, quand ils sont seuls, se fixent, ou bien sur le sommet de la coquille, ou bien dans la suture qui sépare le dernier tour de l'avant-dernier. Le premier endroit est aplati et souvent relativement peu lisse, à cause de la desquamation précoce du périostracum. Le second représente le seul « sillon » de quelque importance sur la coquille des Littorines du groupe *obtusata*. Certains *Elminius* vont également se fixer, mais très rarement, sur la convexité du dernier tour, si les zones préférées de la coquille sont libres. D'ailleurs cette convexité, dans les conditions naturelles, est en quelque sorte « corrigée » par sa proximité du corps de l'animal en extension ou du substrat, lorsque l'animal est au repos.

Les *Spirorbis* se fixent, également, dans 50 p. 100 des cas observés environ, dans la région apicale de la coquille : celle-ci est d'ailleurs souvent la partie la plus saillante au milieu des Algues. Mais on peut trouver des *Spirorbis* un peu partout, vers la région basale de la coquille ou même dans les parties dorsales, en pleine surface libre.

Chez les Bryozoaires, on constate une double tendance. Plusieurs colonies occupent d'abord le sillon de la dernière suture. Un assez grand nombre de jeunes colonies (60 p. 100 des cas observés) se ramifient, au contraire, à partir du bord intérieur, columellaire, du péristome. Puisque ce bord forme un dièdre aigu avec le corps de l'animal ou avec le substrat, lorsque celui-ci est immobile et rétracté dans la coquille, on peut accepter cette localisation comme une preuve supplémentaire de rugophilie. M. Carrada, de la Station zoologique de Naples, croit néanmoins qu'il pourrait s'agir aussi d'une attraction trophochimique ou d'un autre type de chimiotactisme, lié au métabolisme

des Littorines. Chez les Gastéropodes, le contour du péristome est, sans doute, la partie la plus « vivante » de la surface extérieure de la coquille.

## 6. - CONCLUSIONS.

Les coquilles, en général, constituent à l'état vivant, un bon substrat pour un grand nombre d'épibiontes animaux. La « pellicule biologique », la couche organique que tout substrat doit revêtir pour être colonisé, est déjà prête ; les déchets organiques du Mollusque et d'autres produits de son métabolisme, peuvent directement servir à l'alimentation des épibiontes ; de plus, la lenteur des déplacements des Gastéropodes peut favoriser la nutrition et la dispersion des produits sexuels pour bien des benthontes fixés.

Ces avantages sont compensés, chez les Littorines du groupe *obtusata*, par bien des désavantages. Il faut d'abord que les épibiontes qui arrivent à en coloniser le test soient adaptés à la vie intertidale, tout comme leurs hôtes ; qu'ils se contentent d'une surface limitée et sans discontinuités appréciables, susceptibles de favoriser la fixation (bien des *Elminius* se détachent naturellement des Littorines lorsque leur base se dessèche : cette base membraneuse et mince est le point faible des *Elminius*). Il faut encore qu'ils résistent, soit par leur solidité, soit par leur forme encroûtante, soit, au contraire, par leur souplesse (comme les épibiontes végétaux ou comme *Dynamena*) aux déplacements des Littorines au milieu d'une masse végétale relativement raide et très garnie d'anfractuosités, comme les *Fucus* où elles vivent typiquement.

Le nombre d'épibiontes est ainsi limité, même pour les espèces à développement très rapide, pour lesquelles la durée moyenne de vie des Littorines du groupe *obtusata* — un à deux ans — serait plus que suffisante pour l'accomplissement de leur cycle biologique. Les épibiontes de *L. obtusata* et de *L. mariae* ne sont donc que les plus euryèces parmi les concurrents possibles dans l'occupation des substrats intertidaux : ceux qui, une fois saturés les niches écologiques les plus convenables, peuvent vraiment déborder « n'importe où » le substrat n'est pas « biologiquement propre », au sens de Crisp (1963 cit.).

Je remercie tous les chercheurs qui ont contribué à la rédaction de ce travail, en déterminant des épibiontes ou en confirmant aimablement mes diagnoses. Parmi eux, j'exprime surtout ma gratitude aux botanistes MM. F. Magne, de la Faculté des Sciences de Rennes et J. Seoane Cambas, de l'Institut de Investigaciones Pesqueras de Vigo ; aux zoologistes MM. G. Teissier, A. Rullier et A.J. Southward ; à M<sup>lle</sup> G. Bobin ; à MM. A. Monniot (Muséum), G.C. Carrada (Station zoologique de Naples) et J.P. L'Hardy (Station biologique de Roscoff).

## Riassunto

Dodici specie di epibionti animali (tab. A) sono stati trovati su conchiglie di *Littorina obtusata* e di *L. mariae* viventi. La più comune di esse, *Elminius modestus* Darwin, che è un balano largamente naturalizzato sulle coste atlantiche europee, mostra una preferenza per i fenotipi di tinta « fredda », dal verde al violaceo ed

al nero (tab. C). Nessuna conclusione generale si può invece trarre circa eventuali differenze tra i sessi delle Littorine nei riguardi dell'epibiosi (tab. D). Non si sono trovati, sulla stessa conchiglia, due epibionti animali di diversa specie; si possono invece trovare più individui della stessa specie, anche di età diverse, nonostante la superficie limitata del nicchio (tab. E). *Elminius modestus* è più frequente su *Littorina obtusata*; *Spirorbis pagenstecheri* su *Littorina mariae* (tab. B). Tali differenze sono soprattutto legate alla diversa distribuzione batimetrica delle due Littorine: infatti, gli epibionti che arrivano a colonizzare le loro conchiglie, substrato relativamente poco conveniente, sono semplicemente i più eurici di ogni singolo livello intertidale, che «straripano» su qualunque substrato coperto di pellicola biologica dopo aver colonizzato le nicchie ecologiche migliori, in grazia del sovrabbondante numero delle loro larve e dell'elevata valenza ecologica complessiva.

### Summary

Twelve animal epibiotic species were found living upon living shells of *Littorina obtusata* (L.) and *L. mariae* Sacchi and Rast. (see table A).

The commonest of all is *Elminius modestus* Darwin, a barnacle widespread along the Atlantic coasts of Europe. *Elminius* seems to prefer "dark" coloured shells (see table C).

No significant difference can be demonstrated between the sexes of *Littorina* concerning epibiosis (table D).

No living shell was found to support two or more different epibiotic species, while several individuals of the same species may often be found (table E).

*Elminius modestus* is more frequent on *Littorina obtusata*; *Spirorbis pagenstecheri*, the next species in frequency, is more common on *L. mariae* (table B). Such a difference is probably related mainly to bionomic and bathymetric distribution both of periwinkles and fouling species, as the latter only occur among the more invasive ones.

Living shells of *L. obtusata* and *L. mariae* do not offer convenient substrata for too many marine species: they are small, smooth, globose and lack good niches for a "rugophilic" settlement. Consequently, only animals endowed with the highest ecological valence can spread from more favourable surrounding substrata to *L. obtusata* and *L. mariae*.

This settlement takes place by means of the huge number of larvae and the great adaptability of juvenile forms: so the twelve epibionts of *L. obtusata* and *L. mariae* range themselves among the commonest fouling species occurring between the tidemarks.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BARNES, H. et BARNES, M., 1968. — *Elminius modestus* Darwin: a recent extension of the distribution and its present status on Southern part of the French Atlantic coast. *Cah. Biol. Mar.*, 9, pp. 261-268.
- CRISP, D.J., 1955. — The behaviour of barnacle Cyprids in relation to water movements over a surface. *J. exper. Biol.*, 32, pp. 569-590.
- CRISP, D.J., 1963. — The chemical basis of substrate selection by certain marine invertebrate larvae. *Proc. 16<sup>e</sup> int. Congr. Zool., Washington D.C.*, 1, p. 58.
- CRISP, D.J. et BARNES, H., 1954. — The orientation and distribution of barnacles at settlement, with particular reference to surface contour. *J. anim. Ecol.*, 23, pp. 141-162.
- ECHALIER, G. et PRENANT, M., 1951. — Inventaire de la faune marine de Roscoff. Bryozoaires. pp. 1-34.
- FELDMANN, J., 1954. — Inventaire de la flore marine de Roscoff. pp. 1-152.
- HOUGHTON, D.R. et STUBBINGS, H., 1963. — On the vertical distribution of *Elminius modestus* Darwin. *J. anim. Ecol.*, 32, pp. 193-201.
- KNIGHT-JONES, E.W. et MOYSE, J., 1961. — Intraspecific competition in sedentary marine animals. *Soc. exper. Biol.*, Symp. 15, pp. 72-95.
- LÉVI, C., 1955. — Inventaire de la faune marine de Roscoff. Tuniciers. pp. 1-20.
- MILLAR, R.H., 1969. — Ascidies des eaux européennes. *Catalogue des principales salisures marines*, 4, pp. 1-34.

- NELSON-SMITH, A., 1967. — Serpules tubicoles. *Catalogue des principales salissures marines*, 3, pp. 1-79.
- RULLIER, F. et CORNET, R., 1951. — Inventaire de la faune marine de Roscoff. *Annélides*. pp. 1-63.
- RYLAND, C., 1965. — Bryozoaires. *Catalogue des principales salissures marines*, 2, pp. 1-83.
- SACCHI, C.F., 1961. — Contribution à l'étude des rapports écologie-polychromatisme chez un Prosobranche intertidal, *Littorina obtusata* (L.) à Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 2, pp. 271-290.
- SACCHI, C.F., 1964. — Relazioni ecologia-policromatismo in un Prosobranco intertidale, *Littorina obtusata* (L.). IV. Studio sulla Ria di Vigo. *Arch. zool. it.*, 49, pp. 93-156.
- SACCHI, C.F., 1964 (1965). — Problemi di ecologia e di evoluzione negli ambienti di marea. *Boll. di Zool.*, 31, pp. 147-238.
- SACCHI, C.F., 1966. — Contributions à l'étude des rapports entre variabilité et écologie chez un Prosobranche intertidal, *Littorina obtusata* (L.). V. Recherches dans le Plymouth Sound. *Cah. Biol. Mar.*, 7, pp. 281-294.
- SACCHI, C.F., 1967. — Variabilità ed ambiente nella coppia di specie intertidali *Littorina obtusata* e *L. mariaae*. *Studia ghisleriana* (3), 2, pp. 339-355.
- SACCHI, C.F., 1968. — Une population exceptionnelle de *Littorina mariaae* à Brest. *Natura*, 69, pp. 213-219.
- SACCHI, C.F., 1969. — Recherches sur l'écologie comparée de *Littorina obtusata* et de *Littorina mariaae* en Galice et en Bretagne. *Investigación pesquera*, 33, pp. 381-414.
- SACCHI, C.F. et RASTELLI, M.L., 1966. — *Littorina mariaae*, nov. sp. Les différences morphologiques et écologiques entre « nains » et « normaux » chez l'« espèce » *Littorina obtusata* (L.). *Atti Soc. it. Sc. nat.*, 105, pp. 351-370.
- SOUTHWARD, A.J. et CRISP, D.J., 1963. — Balanes. *Catalogue des principales salissures marines*, 1, pp. 1-46.
- TEISSIER, G., 1965. — Inventaire de la faune marine de Roscoff. Cnidaires-Cténares. pp. 1-62.