

LITTORINA NIGROLINEATA (GRAY) (GASTROPODA, PROSOBRANCHIA).

par

Cesare F. Sacchi

Istituto d'Ecologia animale, Università di Pavia (Italia).

Résumé

Littorina nigrolineata Gray mérite le rang d'espèce, bien distincte des innombrables « sous-espèces » reconnues par différents auteurs dans l'espèce très polymorphe *L. saxatilis*. Une redescription de l'espèce permet de mettre en évidence de nombreuses différences, tant anatomiques et conchyliobiologiques, que portant sur la biologie générale, l'écologie et la distribution géographique.

La plus importante de ces différences intéresse fondamentalement le type de reproduction, ovovivipare chez *L. saxatilis*, avec une chambre incubatrice placée en avant des petites glandes de la glaire et du test des œufs, et ovipare chez *L. nigrolineata*, où une grande glande de la gelée se place en aval de ces deux glandes, normalement développées comme dans la majorité des Littorinidae.

L'organe copulateur présente lui aussi des différences sensibles, malgré la variabilité morphologique du pénis de *L. saxatilis* : chez *L. nigrolineata*, en effet, les glandes adhésives n'occupent que la partie terminale de la région moyenne, ou glandulaire, de l'organe.

Introduction

En 1947, Seshappa trouvait, sur les grèves du Northumberland (Angleterre septentrionale), une population de Littorines (Gastropoda, Prosobranchia) dont le test rappelait celui de *L. saxatilis* (Olivi) mais dont les femelles étaient ovipares, comme les autres Littorines européennes, et non ovovivipares comme *L. saxatilis*. L'appareil génital de ces Littorines avait, en effet, une structure « semblable à celle de *L. obtusata* ».

Seshappa renonçait à tirer les conclusions qui semblaient pourtant s'imposer, à savoir que, sous le nom commun de *L. saxatilis* (= *rudis* Maton p.p.), on avait jusque-là groupé deux espèces différentes, aux modes de reproduction nettement distincts (Seshappa, 1948). On ne saurait, en effet, concevoir ces deux entités comme de simples sous-espèces car elles sont nettement séparées par une barrière anatomo-physiologique puissante, ainsi que par un ensemble d'autres caractères.

Malgré ces différences, appuyées par des caractères conchyliologiques déjà étudiés par Mc Millan (1939, 1944), les données de Seshappa n'ont soulevé qu'un intérêt limité, même parmi les auteurs britanniques. Yonge (1949) reconnaissait, il est vrai, que l'oviparité, associée à des « somewhat different shell characters », pouvait indiquer une différence d'ordre spécifique ; mais, la monographie fondamentale de Fretter et Graham (1962) sur les Prosobranches des Îles britanniques réduit toute l'affaire à une « variété » de *L. saxatilis* à appareil génital « unusual » parce qu'ovipare.

Un travail de diplôme, réalisé en 1955 à Paris et à Roscoff par Mlle Deyglun, rétablissait la situation systématique de ces deux espèces intercotidales en adoptant, pour l'ovipare, le nom de *L. nigrolineata* Gray,

qui ne désignait auparavant pour les conchyliologistes qu'une forme sous-spécifique du groupe de *L. saxatilis* et en rejoignant ainsi les vues de Mc Millan (cit.).

En même temps, l'écologie, sensiblement moins adaptée à la vie aérienne que la « vraie » *L. saxatilis*, était précisée et d'autres détails anatomiques concernant notamment la structure radulaire, soulignaient l'exactitude taxonomique de la nouvelle espèce (Fig. 1).

Malheureusement, les données de Deyglun restèrent inédites et si, à Roscoff, *L. saxatilis* est communément présentée aux étudiants comme une espèce distincte et facile à distinguer sur la grève, les auteurs qui en adoptent le statut spécifique se trouvent dans une clandestinité taxonomique dont il est grand temps de sortir.

Il m'a donc semblé utile de rappeler les différences entre les deux espèces, contribuant ainsi à en finir avec une équivoque qui, si elle s'appuie sur le polymorphisme très étendu et l'euryécie très prononcée de *L. saxatilis*,

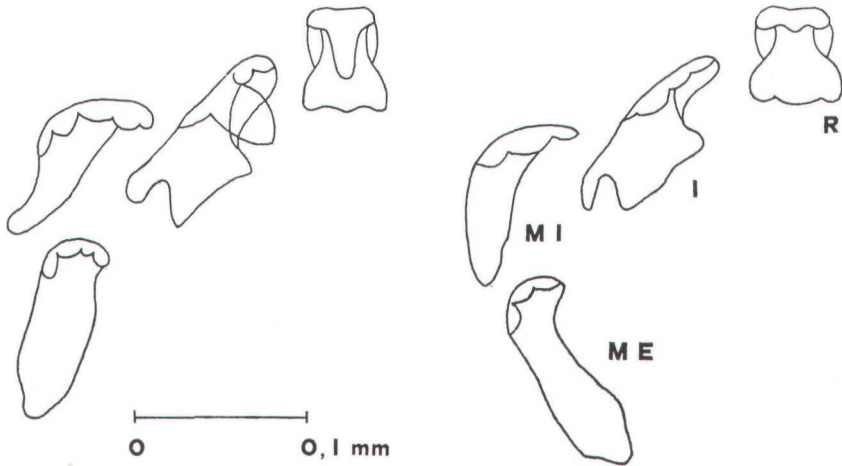


FIG. 1

Formule radulaire de *L. nigrolineata* (à gauche) et de *L. saxatilis* des grèves de Roscoff.

Redessiné d'après Deyglun (1955).

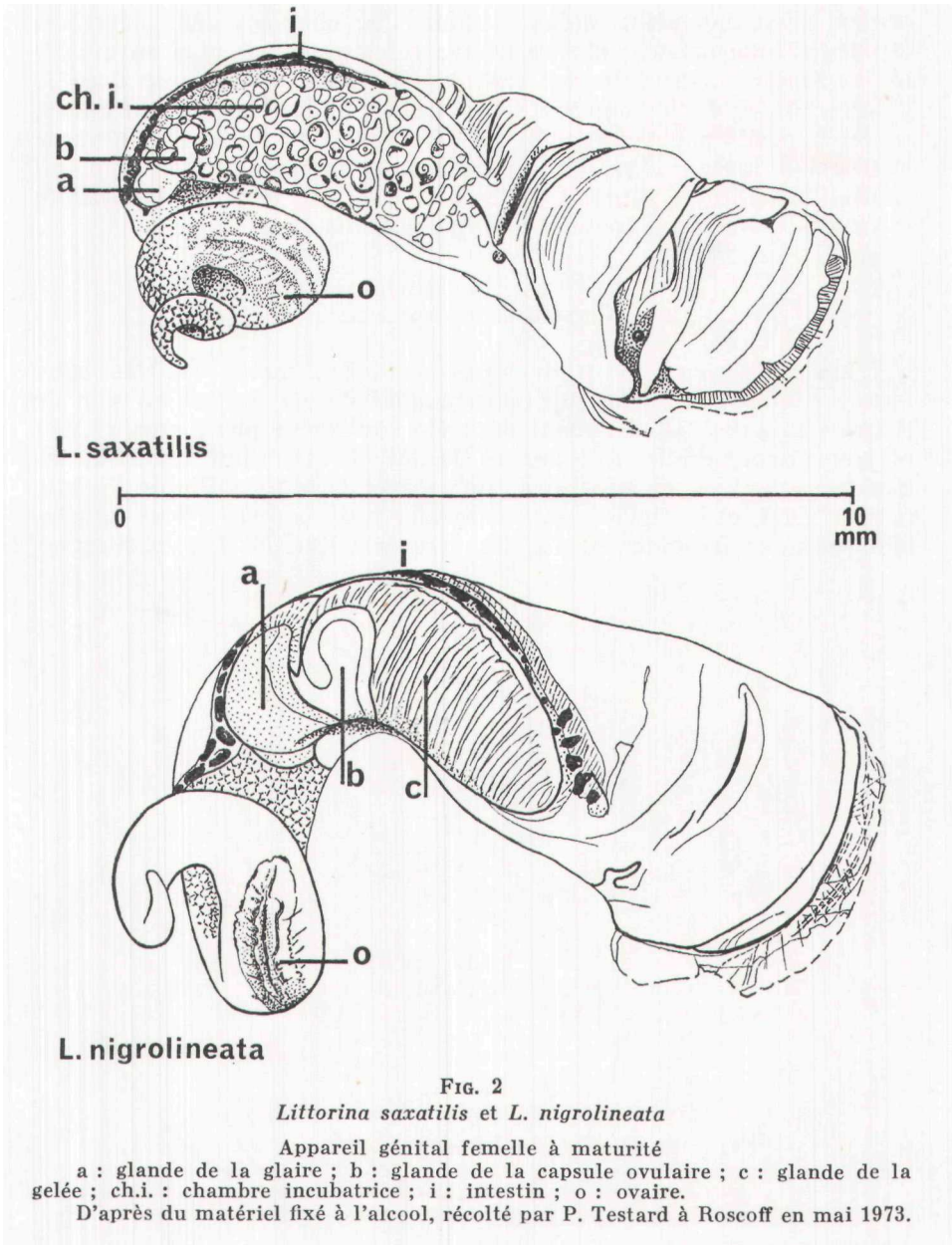
ne saurait réduire une excellente espèce à ce rang de simple « variété » ou sous-espèce qui convient à des groupes d'individus beaucoup plus uniformes au sein de la grande espèce *saxatilis* (James, 1964 et 1968). Je négligerai ici les caractères juvéniles (Deyglun, 1955) car les déterminations ne devraient porter, pour les non-spécialistes, que sur des individus adultes, pour me limiter aux caractères morphologiques les plus immédiatement et nettement évidents, les plus faciles à examiner par les non-spécialistes du groupe et j'ajouterai quelques remarques écologiques et biogéographiques.

Appareil génital femelle

Il présente les différences anatomiques et biologiques les plus importantes (Fig. 2). Chez *L. saxatilis*, une vaste et longue chambre incubatrice occupe la plus grande partie de la masse viscérale génitale. Dans cette chambre, les embryons sont rangés en travées parallèles. Cependant, lorsque ceux-ci atteignent leur développement complet, les survivants échappés à la dégénérescence, relativement peu nombreux — leur nombre, qui peut dépasser la centaine, varie avec la

taille de la mère, l'âge et la région (Torelli, sous presse) — font saillie contre les parois de la chambre et sous le tégument, effaçant l'ordre des travées.

Blotties au fond de la chambre incubatrice, les deux glandes de



la glaire et de la capsule ovulaire sont minuscules et presque écrasées par la masse de la chambre. Chez *L. saxatilis*, n'existe évidemment pas la glande de la gelée, sécrétant la masse gélatineuse qui, chez les Littorinidés à développement direct, comme chez tant d'autres Gas-

téropodes, soude, en les protégeant et les collant contre le substrat, les œufs de chaque ponte.

Chez *L. nigrolineata*, au contraire, les trois glandes sont parfaitement développées : la glande de la gelée est la plus grande, encore plus que chez *L. obtusata* et *L. mariaae*. La glande de la capsule occupe ainsi une place moins médiane que chez ces deux dernières espèces (Linke, 1936) ; elle se trouve rejetée un peu plus en arrière et la glande de la glaire est légèrement moins visible que dans le groupe *obtusata* où l'ensemble des trois glandes, appelé « utérus », a une disposition plus harmonieuse. L'affirmation de Seshappa garde néanmoins toute sa valeur : d'après la structure de son appareil génital femelle, on pourrait facilement conclure que *L. nigrolineata* est une *L. obtusata* à coquille de type *saxatilis*.

Organe copulateur mâle

Les différences interspécifiques sont, ici, moins visibles mais encore remarquables, malgré la variabilité de cet organe au sein de l'espèce *L. saxatilis*. Elles ont déjà été soulignées par James (1968) et par Fischer-Piette, Gaillard et James (1964). Chez *saxatilis*, les glandes adhésives, en nombre variable avec l'âge, la taille de l'adulte (Linke, 1936) et la région, peuvent former jusqu'à deux à trois rangées longitudinales irrégulières (Fig. 3), comme à Roscoff et dans d'autres

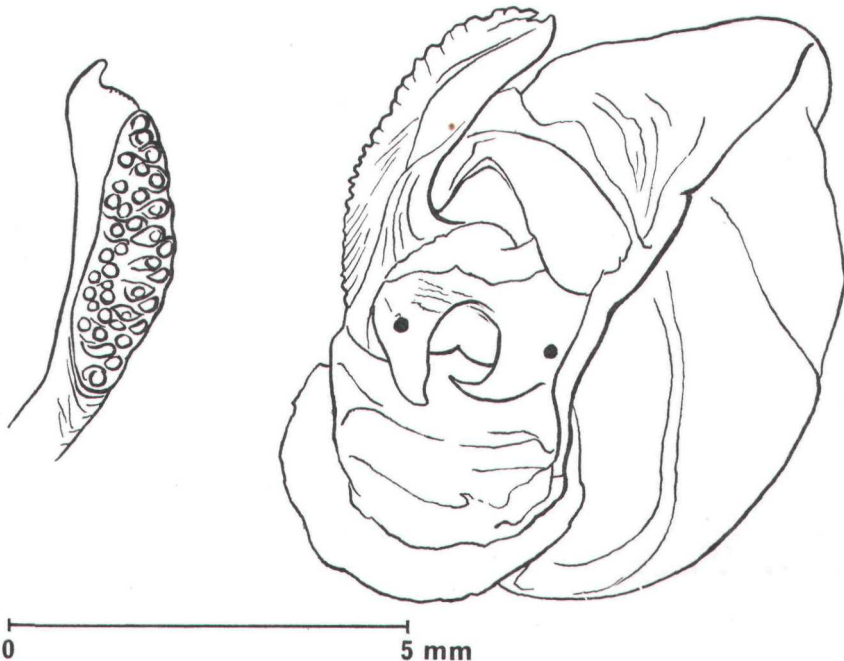


FIG. 3

Littorina saxatilis

Organe copulateur au repos *in situ* et vu par sa face antérieure

D'après du matériel fixé à l'alcool, récolté par P. Testard sur les grèves de Roscoff, en mai 1973.

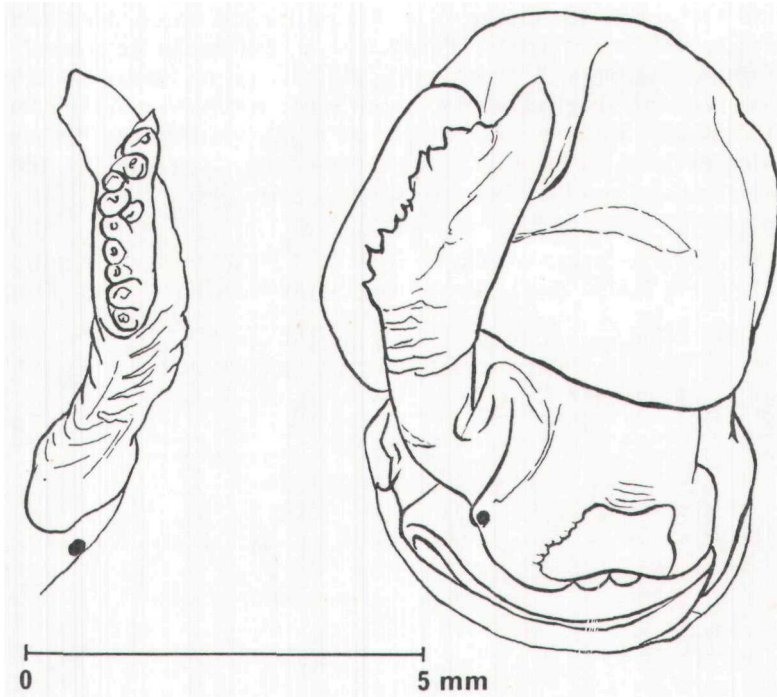


FIG. 4

Littorina saxatilis

Organe copulateur au repos *in situ* et vu par sa face antérieure
 D'après du matériel fixé à l'alcool, personnellement récolté à Bayona (Ría de Vigo), en juillet 1972.

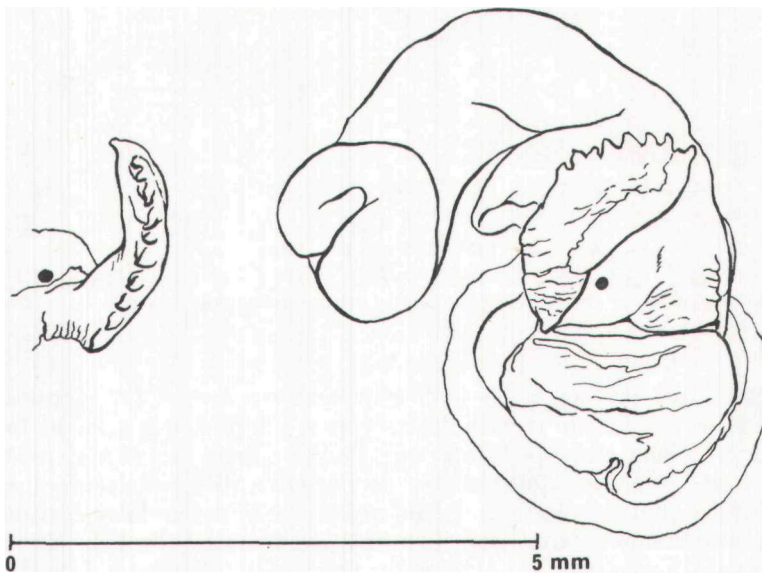


FIG. 5

Littorina saxatilis

Organe copulateur au repos *in situ* et vu par sa face antérieure
 D'après du matériel fixé à l'alcool, récolté par P. Testard sur les grèves de Roscoff, en mai 1973.

stations bretonnes. En Galice (Fig. 4), on trouve une à deux rangées, incomplètes et irrégulières : l'espèce y a une taille nettement plus petite qu'en Bretagne. A Venise (Fig. 5) où l'on se trouve souvent en présence de véritables phénomènes de nanisme, nous n'avons trouvé, jusqu'à présent, qu'une seule rangée de glandes adhésives. Le nombre total de ces glandes peut ainsi varier de plus de trente jusqu'à une dizaine et même moins, chez les mâles adultes.

Toutefois, dans toutes ces populations de *L. saxatilis*, le pénis offre des caractéristiques communes : la base des glandes adhésives est nettement isolée de la partie musculaire-conjonctive de l'organe,

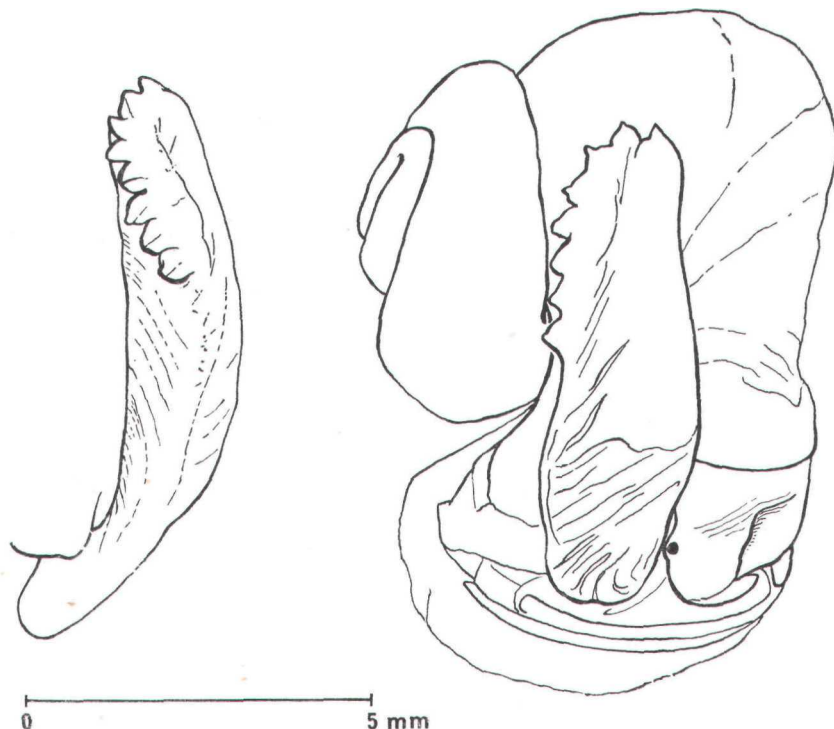


FIG. 6

Littorina nigrolineata

Organe copulateur au repos *in situ* et vu par sa face antérieure.
Dessiné d'après matériel en alcool, personnellement récolté à Venise, fin mars 1974.

formant ainsi une sorte de socle commun sur lequel les glandes sont implantées ; la bonde terminale, au repos, est plutôt épaisse et longue. L'ensemble des glandes borde une bonne partie du pénis, pratiquement toute la zone intermédiaire de l'organe, dite précisément région glandulaire, entre la base du pénis uniquement musculaire-conjonctive presque dépourvue du tissu lacuneux vasculaire dont la dilatation détermine l'érection, et la bonde terminale, destinée à s'allonger énormément pendant l'acte de fécondation interne de la femelle et à pénétrer dans l'ouverture génitale de celle-ci. La distribution des glandes adhésives est donc analogue, chez cette espèce, à celle qu'on rencontre chez *L. obtusata* et *L. mariae* (Sacchi, 1966 ; Sacchi et

Restelli, 1966), bien que, chez cette dernière espèce, la bonde terminale soit bien plus allongée, mince et flagelliforme.

Chez *L. nigrolineata*, au contraire (Fig. 6), les adultes bretons de grande taille eux-mêmes ne possèdent qu'une série de glandes peu nombreuses (10 à 12 au maximum et, bien souvent, seulement 7 à 8) et moins nettement séparées à la base : elles forment comme une crête limitée à la seule partie distale de la zone moyenne du pénis ; la bonde terminale est courte, effilée, peu saillante au repos, presque semblable à la glande adhésive elle-même. La concentration des glandes immédiatement au-dessous de la bonde donne à l'organe masculin de *L. nigrolineata* une forme « en plume », opposée à l'aspect pectiniforme de celui de *L. saxatilis* (1).

Coquille

Les caractères de la coquille qui identifient *L. nigrolineata* et *L. saxatilis*, à peine rappelés par Seshappa, ont été mis en évidence par les travaux de Mc Millan (1939, 1944) qui permettent d'attribuer à *L. nigrolineata* deux prétendues « variétés » de *saxatilis* : *L. nigrolineata* elle-même et *L. compressa* (Jeffr.).

D'après ces recherches et les brèves notes qui suivent, il apparaît évident qu'une partie des coquilles figurées par Dautzenberg et Fischer (1912) n'appartiennent pas à des *L. saxatilis* mais à des *L. nigrolineata*.

La coquille de *L. nigrolineata* (Planche I) a une forme plus ovoïde et allongée (forme « en tonneau » des conchyliologistes), à spire plus élancée et à enroulement moins accentué que celle de *saxatilis*. Les sutures sont cependant moins marquées ; la sculpture est profonde mais régulière ; l'épaisseur du test est remarquable et dépasse souvent celui des *saxatilis* des mêmes localités (2). L'impression générale est celle d'une plus grande régularité de forme chez *L. nigrolineata*.

A côté des phénotypes à dessin *lineata*, typiques de l'espèce d'après les anciens auteurs (voir Mc Millan, cit.) avec pigmentation brune dans les sillons qui séparent les crêtes constituant la sculpture, il en existe plusieurs autres (Sacchi, 1973) ; mais la variabilité chromatique est nettement plus réduite que chez *L. saxatilis*, espèce extrêmement polymorphe, tandis que le dessin, basé sur un autre système, qui rappelle celui de *L. neritoides* (L.), est également beaucoup plus monotone : par exemple, on ne trouve pas, chez *nigrolineata*, de dessin de type réticulé, correspondant à peu près au phénotype *tessellata* (et dérivés) de *L. saxatilis*.

Malgré la forte variabilité de la coquille de *L. saxatilis*, ces

(1) Après la remise du manuscrit à la rédaction des « Cahiers », j'ai pu étudier des peuplements des grèves de l'île de Man (Port St Mary, Ig Melogli, août 1974). Les différences interspécifiques, ainsi que les caractères morphologiques de chaque espèce, sont du même ordre qu'à Roscoff. *L. nigrolineata*, beaucoup plus rare, présente cependant un plus haut pourcentage d'individus inornés.

(2) Dans la localité typique de Seshappa (1947, 1948) on constatait, d'après cet auteur, le phénomène inverse ; *L. nigrolineata* présentait des coquilles bien plus minces et fragiles que *L. saxatilis*. Peut-être le Northumberland est-il près de la frontière septentrionale de l'espèce *nigrolineata* et celle-ci y présente-t-elle des caractères de *Kümmerform*.

caractères différentiels paraissent constants sur toute les grèves où les deux espèces coexistent. A Roscoff et aux environs, la distinction des deux espèces sur la base des seules coquilles est immédiate et nette : j'ai eu plusieurs fois l'occasion de proposer un mélange de coquilles de *L. saxatilis* et de *L. nigrolineata* à des non-malacologistes et même à des non-biologistes : la séparation a toujours eu lieu sans hésitation.

Ecologie

Il n'est pas toujours aisé, au contraire, d'établir des différences précises d'écologie entre deux espèces, lorsque l'une d'elles possède l'euryécie de *L. saxatilis* qui peut occuper, sur la grève et dans les estuaires, des niches écologiques si variées. Néanmoins, lorsque les deux espèces vivent sur les mêmes grèves, on retrouve, chez *L. nigrolineata*, une tendance moins marquée vers la conquête des niveaux supérieurs de marée et des endroits les plus ensoleillés et les plus exposés au dessèchement par basse-mer. Par rapport à *L. saxatilis*, *L. nigrolineata* préfère en somme des localisations plus basses, plus abritées, plus couvertes par les algues, plus ombragées et plus discrètes tandis que son régime alimentaire ne semble pas différer sensiblement du régime détritivore et microphage, mais en pratique presque omnivore quant aux algues, de *L. saxatilis*.

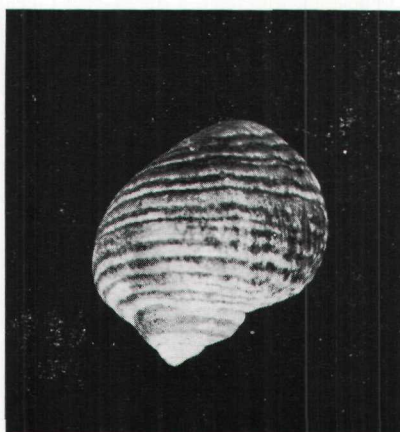
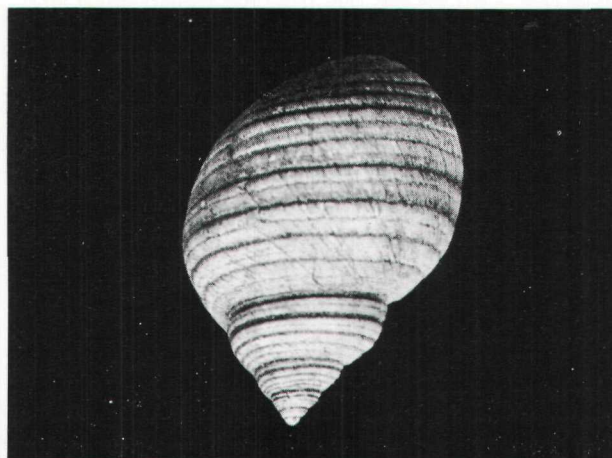
La localisation de *L. nigrolineata* sur la grève peut donc être parfaitement en rapport avec les constatations faites à son sujet en rade de Brest par Crisp et Fischer-Piette (1959) qui la considéraient alors comme une bonne espèce : lorsqu'elle se trouve sur la grève « mélangée à des *L. saxatilis* et à des *L. littorea*, elle ne remonte pas autant que les premières, mais dépasse les dernières » (voir aussi Sacchi, 1969-1971).

L'identification sur le terrain des niches écologiques de *L. nigrolineata* et de *L. saxatilis* traduirait surtout une aptitude moindre à la vie subaérienne chez la première : conclusion qui s'appuie également sur les données physiologiques de Toulmond (1967), relatives à la consommation d'oxygène en milieu aquatique et aérien.

Distribution géographique

La distribution jusqu'à présent confirmée de *L. saxatilis* semble limitée aux Iles britanniques et aux côtes françaises de la Manche, jusqu'à la Bretagne occidentale. Crisp et Fischer-Piette (cit.) admettent la région de Penmarc'h comme limite Sud-Ouest de sa répartition ; mais, à Penmarc'h, cette Littorine serait déjà rare.

Les futures recherches devraient donc surtout viser à déterminer sa présence sur les grèves de Scandinavie, puisque sa distribution en fait une espèce atlantique septentrionale. *L. nigrolineata* ne vit pas en Galice (où l'on trouve, au contraire, très fréquemment le phénotype *lineata* de *saxatilis* (Planche I). Elle est également étrangère à la faune méditerranéenne, même dans les districts Nord-adriatique et Sud-tunisien où *L. saxatilis* se présente en grandes populations à polymorphisme souvent riche et brillant.



CESARE F. SACCHI

PLANCHE 1

Coquilles adultes de *Littorina nigrolineata* de la grève de Roscoff (lg Testard, mai 1973) et de *Littorina saxatilis* phén. *lineata* de la grève de Bayona (Ria de Vigo) (lg Sacchi, juillet 1972) (X 2,5).

Tous les échantillons photographiés appartiennent à des femelles.

Considérations générales

De tous temps, les malacologistes ont fondé de « bonnes espèces » sur un ensemble de caractères beaucoup plus pauvres, moins nets et moins qualifiés que celui qui permet de séparer *L. nigrolineata* de *L. saxatilis*. Il est donc temps que les malacologistes modernes fassent preuve du même esprit critique vis-à-vis des grands « complexes » spécifiques créés au cours du 18^e siècle que les carcinologistes qui, depuis plusieurs lustres, travaillent sur la faune de marée (Teissier, 1969-1971).

Les différences entre *L. nigrolineata* et la grande espèce *L. saxatilis* sont certainement d'un ordre encore plus important, d'une compréhension plus immédiate que celles qui nous ont pourtant permis de distinguer de la grande espèce linnéenne, *L. obtusata*, la nouvelle espèce *L. mariae* (Sacchi et Rastelli, 1966), différant aussi bien, également, par l'anatomie surtout génitale que par l'ornementation et la taille de la coquille, que par son écologie et son comportement au laboratoire.

Aucune raison ne permet donc de continuer à confondre, sous un nom spécifique créé il y a deux siècles dans un esprit de philosophie systématique bien éloigné du nôtre, deux espèces dont l'identité est parfaitement distincte. Aucune justification ne me paraît valable pour perpétuer cette confusion, ni sur la base d'une vision de l'espèce prétendument très large qui ne saurait permettre, en tout cas, l'union de deux entités si radicalement différenciées, ni sous le prétexte de la grande variabilité de *L. saxatilis*. Nul, je crois, n'arriverait à considérer comme simple manifestation du polymorphisme ou de la péciologie intraspécifique, pour vaste que cette conception puisse être, deux espèces dont, entre autre, le type de reproduction diffère si radicalement qu'aucune hybridation féconde ne saurait être envisagée.

L'étude du polymorphisme n'autorise point, bien au contraire, le manque de cette clarté taxonomique d'autant plus nécessaire que l'on abandonne maintenant le domaine purement faunistique et bionomique des faunes littérales pour essayer d'en pénétrer les problèmes biologiques, éco-physiologiques et biochimiques.

Je remercie vivement mon épouse Mireille, pour la réalisation des dessins de ce mémoire et MM. Testard et Melogli pour leurs récoltes de matériel.

Summary

The Author raises to a specific rank *Littorina nigrolineata* Gray, so far considered either as a subspecies belonging to *L. saxatilis* (Ölivi) group, or an "unofficial" species, lacking complete description and, consequently, taxonomic status.

A complete re-description of *L. nigrolineata* is given, founded on a series of anatomical, conchological, physio-ecological and biogeographic characters. A fundamental importance is to be attached to the reproductive behaviour. While *L. saxatilis* is an ovoviviparous species, showing a large brood pouch that, whenever sexual maturity is attained, dwarfs the reduced albumen and egg-shell glands, *L. nigrolineata* is on the contrary an oviparous one, possessing, instead of the brood pouch, a large jelly gland, like the majority of *Littorinidae*.

Male organs of *L. nigrolineata* show less outstanding differences; while, however, in *L. saxatilis* the intermediate (or glandular) region of the mature penis is fully rimed with adhesive glands, the latter are always limited to the distal part of this region in *L. nigrolineata*.

Riassunto

L'Autore rivendica rango specifico a *Littorina nigrolineata* Gray, in precedenza descritta da diversi Autori come sottospecie del gruppo di *L. saxatilis* (Olivi) e considerata da altri come specie distinta, senza però descrizioni che ne motivino la validità.

Viene data qui una ridescrizione completa della specie *L. nigrolineata*, distinta da molti caratteri anatomici, conchigliari, fisioecologici e biogeografici, tra i quali un'importanza fondamentale si deve attribuire al diverso tipo di riproduzione, che è ovovivipara in *L. saxatilis*, con sviluppo di un'ampia camera incubatrice situata davanti alle ghiandole dell'albume e del guscio dell'uovo, e classicamente ovipara, invece, in *L. nigrolineata*, con presenza di una grossa ghiandola della gelatina, come nella maggioranza dei Littorinidi delle nostre coste.

L'organo copulatore presenta differenze men sensibili, ma costanti, rispetto a quello di *L. saxatilis*, soprattutto nella disposizione delle ghiandole adesive, che interessa solo in parte, in *L. nigrolineata*, la regione intermedia, o ghiandolare, dell'organo.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CRISP, D.J. et FISCHER-PIETTE, E., 1959. — Répartition des principales espèces intercotidales de la côte atlantique française en 1954-1955. *Ann. Inst. océan.*, 36, pp. 275-387.
- DEYGLUN, c., 1955. — Biologie comparée de deux sous-espèces de *Littorina saxatilis* (Olivi). *Fac. Sc. Paris, D.E.S.* (non imprimé).
- DAUZENBERG, PH. et FISCHER, H., 1912. — Mollusques provenant des campagnes de l'« Hironnelle » et de la « Princesse Alice » dans les mers du Nord. *Rés. Camp. scient. Prince Albert Monaco*, 37 : 619 pp.
- FISCHER-PIETTE, E., GAILLARD, J.M. et JAMES, B.L., 1964. — Sur les variations de *Littorina saxatilis*. VI. - Quelques cas qui posent de difficiles problèmes. *Cah. Biol. Mar.*, 5, pp. 125-171.
- FRETTER, v. et GRAHAM, A., 1962. — British Prosobranch Molluscs. Ray Society, London.
- JAMES, B.L., 1964. — Subspeciation in *Littorina saxatilis* (Olivi). *Rep. Challenger Soc.*, 3, p. 16.
- JAMES, B.L., 1968. — The characters and distribution of the subspecies and varieties of *Littorina saxatilis* (Olivi) in Britain. *Cah. Biol. Mar.*, 9, pp. 143-166.
- LINKE, o., 1936. — Morphologie und Physiologie des Genitalesapparates der Nordseelittorinen. *Wissensch. Meeruntersuch. Abt. Helgoland*, 19 : 62 pp.
- MC MILLAN, N.F., 1939. — *Littorina saxatilis nigrolineata* Gray. *J. of Conchol. London*, 21, pp. 173-174.
- MC MILLAN, N.F., 1944. — Notes on *Littorina saxatilis* (Olivi). *J. of Conchol. London*, 22, pp. 100-103.
- SACCHI, C.F., 1969 (1971). — Considérations écologiques sur les milieux de marée : aspects généraux et problèmes méditerranéens. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 37 suppl., pp. 75-123.
- SACCHI, C.F., 1974. — Le polychromatisme des Littorines (Gastropodes, Prosobranches) d'Europe : points de vue d'un écologiste. - Le polymorphisme dans le Règne animal. *Mém. Soc. zool. France*, 37, pp. 61-101.
- SACCHI, C.F. et RASTELLI, M., 1966. — *Littorina mariae* nov. sp. *Atti Soc. it. Sc. nat.*, 105, pp. 351-370.
- SESHAPPA, G., 1947. — Oviparity in *Littorina saxatilis* (Olivi). *Nature*, 160, pp. 335-336.
- SESHAPPA, G., 1948. — Nomenclature of the British Littorinidae. *Nature*, 162, pp. 702-703.
- TEISSIER, G., 1969 (1971). — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum*, Isopode littoral. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 37 suppl., pp. 135-145.
- TOULMOND, A., 1967. — Etude de la consommation d'oxygène dans l'air et dans l'eau, chez quatre espèces du genre *Littorina*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 264, pp. 636-638.
- YONGE, C.M., 1949. — The sea shore. Collins, London.