

Présence, variabilité et cycle biotique de *Littorina saxatilis* à Venise

par

CESARE F. SACCHI et ALBERTO M. TORELLI

Istituto d'Ecologia animale, Università, Pavia (Italie)

Il y a 180 ans, le zoologiste vénitien OLIVI [1792] décrivait, pour les fonds rocheux-détritiques, émergés par basse-mer, de la lagune de Venise, l'espèce de Gastéropodes Prosobranches *Turbo saxatilis* dont il donnait quelques figures. Il s'agissait de dessins d'une qualité médiocre, mais tout à fait suffisants pour identifier une espèce qui, si elle ne constitue pour des grèves méditerranéennes qu'un élément extrêmement localisé, est au contraire extrêmement commun sur les grèves nord-atlantiques. Plus tard, MATON [1797] redécrivait l'espèce en Angleterre, sous le nom de *Turbo rudis*. L'extrême variabilité de forme, de taille, de couleurs, de dessin, et la haute valence écologique de l'espèce donnaient par la suite lieu à un foisonnement de formes sous-spécifiques, ainsi qu'à une remarquable confusion systématique; mais la révision fondamentale de DAUTZENBERG & FISCHER [1912] restituait à OLIVI son indiscutable priorité.

Malgré cette révision, la présence d'une espèce si nettement « atlantique » à Venise n'a cessé d'intriguer les Auteurs atlantiques, voire même d'en susciter l'incrédulité, bien que l'Adriatique septentrionale ne manque point — probablement à cause de sa latitude, de ses caractères hydrographiques, surtout thermo-halins, et de ses remarquables marées — de caractères subatlantiques. Mme WIUM-ANDERSEN, par exemple, doutait encore en 1970 de la présence « en Méditerranée » de *L. saxatilis* Olivi = *L. rudis* Maton; d'ailleurs, la *Fauna und Flora der Adria*, dirigée par RIEDL [éd. 1970] ne cite point cette Littorine, qui constitue pourtant l'un des éléments malacologiques de beaucoup les plus intéressants de l'ancien « golfe de Venise ».

Quatre ans de recherches (1969-1972) nous permettent d'apporter quelques précisions à la distribution et à l'écologie de *L. saxatilis* sur les côtes de la Vénétie, et avant tout d'affirmer qu'elle n'est présente que dans la partie centrale et méridionale de la lagune de Venise, sur des grèves strictement conditionnées, voire même totalement créées par l'homme. Ni à Caorle, ni dans la lagune de Grado, ni à l'embouchure, possédant pourtant tant de caractères d'estuaire, des nombreuses rivières vénètes, ni sur les grèves du golfe de Trieste il n'a été possible, du moins jusqu'à ce jour, de retrouver des individus de cette espèce. A Venise, à Chioggia, et sur les nombreux îlots qui surgissent de la lagune entre ces deux villes, *L. saxatilis* vit typiquement, à un niveau de demi-marée (mais jamais en situation supralittorale, contrairement à certains peuplements atlantiques) sur des fonds durs, surtout pierreux ou (Chioggia) détritiques très grossiers, ainsi que sur presque toutes les "Fondamenta" qui bordent les canaux de la Dominante. Dans la bionomie de ces grèves intertidales, donc, *L. saxatilis* vit typiquement au-dessous de *L. neritoides* et de *Phytia myosotis*; toutefois, dans des milieux très battus par les vagues, ombragés, ou autrement très humides par basse-mer, il peut y avoir un enchevêtrement important dans la microdistribution de ces trois Gastéropodes, sans que *L. saxatilis* atteigne jamais la limite supérieure de *L. neritoides*. Cette distribution différentielle correspond à la distribution des deux Littorines sur les grèves atlantiques. *L. saxatilis* n'a, par contre, jamais été trouvée, à Venise, sur les "barene" (schorre) ou dans les sansouires (*Salicornietalia*) qui, en milieu atlantique d'estuaire, en sont si souvent peuplées. *L. saxatilis* manque par conséquent à la partie septentrionale de la lagune de Venise, qui est la moins vivifiée et la plus pauvre en substrats rocheux durs.

La variabilité chromatique et ornementale de l'espèce est très remarquable, surtout pour une population si isolée. La variabilité sculpturale est réduite, mais les individus à forte sculpture longitudinale du test (forme *rudissima*) sont assez fréquents à Venise. Les principaux phénotypes ont été groupés dans les sept catégories qui composent les histogrammes de notre figure. Seuls les phénotypes à larges bandes longitudinales (*zonaria* ou *fasciata*) localement fréquents sur les côtes atlantiques, semblent, jusqu'à présent, absents dans la lagune. La variabilité maximale se rencontre surtout dans les parties centrales de la ville historique de Venise, où les phénotypes à teinte orangée (*sanguinea*, *miniata*, *aurantia*) sont présents ainsi qu'au pont translagunaire de Chioggia. Les phénotypes orangés confirment ainsi leur préférence pour des eaux de caractères nettement d'estuaire, mise surtout en évidence sur les grèves ibériques par FISCHER-PIETTE & GAILLARD [1972]. Les phénotypes *lineata* sont surtout abondants dans quelques stations battues, encore en accord avec les observations des deux Auteurs cités, de même que la distribution des *fusca* dans les stations moyennement agitées. Toutefois, à Venise, les phénotypes de beaucoup les plus nombreux sont ceux qui présentent des dessins réticulés, plus ou moins réguliers (phénotype *tessellata*); quant à la sculpture *rudissima*, presque toujours de couleur fauve-jaunâtre uniforme (phen. *fulva*) il a été impossible d'en souligner un rapport quelconque avec le milieu. Quelques populations presque monomorphes peuvent se trouver dans quelques îlots très isolés de la lagune.

Le cycle biotique paraît se dérouler en continuité au long de l'année : cela signifie qu'en n'importe quel mois on peut trouver des individus en accouplement et des femelles enceintes; toutefois une certaine stase hivernale se constate en plusieurs stations, avec une remarquable contraction dans le nombre d'adultes présents, ce qui fait penser qu'une grande partie des *L. saxatilis* de Venise soit à cycle annuel. Le dimorphisme sexuel est remarquable, mais ne peut être réellement mis en évidence que par l'analyse biométrique; les femelles sont typiquement un peu plus grosses que les mâles, selon un comportement commun chez les Littorinidés. Le rapport des sexes (autre fait commun dans cette famille) est à la faveur des femelles; il existe une forte variabilité d'une station à l'autre, mais, en moyenne, on peut dire que les mâles constituent environ 40 p. 100 du total des adultes. On n'a jamais constaté de régression saisonnière du pénis chez les mâles.

La densité de population est très variable. Du printemps à l'automne, les stations les plus favorables ont des milliers d'individus par mètre carré; les plus dérangées, celles où une certaine concurrence par *L. neritoides* se fait sentir, ou les plus polluées des canaux internes à faible vivification n'ont souvent que des individus dispersés.

Les limites de l'espèce correspondent fidèlement à la partie vivante de la lagune, avec une brusque diminution vers les graus ("porti" ou "bocche") où l'eau de mer domine sur une grande partie de la journée, ainsi que vers les zones les plus stagnantes et dessalées. En gros, on peut dire que *L. saxatilis* peuple des grèves dures assez propres, dans des eaux comprises entre 25 et 34 p. 1000 de salinité totale.

Espèce vivipare à développement direct, *L. saxatilis* est menacée dans son existence à Venise par des dangers multiples. La pollution, avant tout, et surtout, la pollution par les déchets chimiques des zones industrielles et les pétroles, qui transforment la grève intertidale en désert. Ensuite, la pollution organique, si souvent liée à un mauvais entretien des canaux les moins actifs de la ville, en tant que créatrice de milieux microaérobiques et destructrice du phytobenthos intertidal. Enfin, par contraste uniquement apparent, l'entretien des canaux avec l'assèchement de ceux-ci, le nettoyage et la reconstruction des rivages (fondamenta). Toutefois, à moins que la situation déjà grave des eaux vénitiennes ne devienne catastrophique, il est légitime de supposer que l'espèce pourra survivre et s'affirmer de nouveau, car la gradualité des travaux d'entretien d'un côté, et la forte fécondité, la protection de la descendance que la viviparité assure, la prédominance des femelles dans la population, la haute valence de *L. saxatilis* de l'autre, sont des facteurs favorables à une recolonisation assez rapide des substrats rénovés.

Ainsi se pose le problème de l'origine biohistorique des *L. saxatilis* vénitiennes. D'un côté, on pourrait, de même que la discutée *L. mervillei* du golfe de Gabès, ou que les "vraies" *saxatilis* récemment retrouvées dans le sud marocain [FISCHER-PIETTE *et al.*, 1970] les considérer comme des reliques d'une distribution autrefois continue, que l'existence d'une marée, considérable pour les rivages de la Méditerranée, aurait contribué à entretenir dans la lagune. Cette présence rentrerait ainsi dans le "subatlantisme" nord-adriatique. D'autre part, le caractère absolument artificiel de la totalité, ou presque, des actuelles stations vénitiennes de *L. saxatilis*, ainsi que son absence des grèves, marines et saumâtres, du restant de l'Adriatique septentrionale, ne peut manquer d'intriguer, et de laisser une place prudente à l'hypothèse d'une introduction passive relativement récente, que la viviparité pourrait appuyer.

Références bibliographiques

- FISCHER-PIETTE (E.) & GAILLARD (J.M.), 1971. — La variabilité de *Littorina saxatilis* (Olivi) ibériques et ses rapports avec l'écologie. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, n.s. **70**, pp. 1-89.
- FISCHER-PIETTE (E.), GAILLARD (J.M.), PANOUSE (J.B.) & BELLON-HUMBERT (C.), 1970. — *Littorina saxatilis* dans le Sud marocain. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.* (2) **42**, pp. 970-974.
- OLIVI (P.), 1792. — Zoologia Adriatica, Bassano (p. 172, pl. V).
- RIEDL (R.) *et al.*, 1970. — Fauna und Flora der Adria. (II^e éd.). Hamburg, Berlin.
- WIUM-ANDERSEN (G.), 1970. — Haemoglobin and protein variation in three species of *Littorina*. *Ophelia*, **8**, pp. 267-273.

