

## LA REPRODUCTION DE L'ORMEAU *HALIOTIS TUBERCULATA L.*

par Annie GIRARD

L'ormeau des côtes bretonnes ou anglo-normandes (*H. tuberculata* L.) n'est que l'un des multiples représentants du genre *Haliotis* vivant dans toutes les mers du globe (54 espèces d'après WAGNER et ABBOTT, 1967).

Les plus grands *Haliotis* se trouvent sur les côtes du Japon, de Californie, du sud de l'Australie, de Nouvelle Zélande et d'Afrique du sud (l'espèce californienne *H. rufescens* SW mesure 28 cm de diamètre) ; ils donnent lieu à une pêche industrielle (5 millions de tonnes par an pour la Californie).

Dans le Pacifique, l'océan Indien et le long des côtes européennes et africaines, on trouve des espèces de taille plus modeste (*H. tuberculata* L. atteint 12 cm ; *H. lamellosa* LAM atteint 7 cm). L'espèce qui fait l'objet de notre étude (*H. tuberculata*) donne lieu à une pêche d'appoint dans les îles anglo-normandes (53 tonnes en 1969 à Guernesey). En Bretagne la pêche en est interdite par mesure de protection depuis 1965. Cependant, les populations d'ormeaux, exploitées de façon rationnelle, pourraient arriver à fournir le marché français, mais il faudrait pour cela appliquer une réglementation de pêche telle que les adultes soient protégés pendant la saison de reproduction et que les jeunes immatures ne puissent être pêchés (taille minimale légale). Il faudrait en outre réapprovisionner le stock périodiquement en ensemençant du naissain dans des zones réservées. Pour pouvoir appliquer ce programme, un certain nombre de points de la biologie d'*H. tuberculata* demandent à être mieux connus, en particulier l'âge d'acquisition de la maturité sexuelle ; le cycle annuel d'émission des gamètes et la fécondité.

Nous disposons, dans la littérature, de la monographie de CROFTS (1929) dans laquelle la structure de la gonade est rapidement décrite. Cet auteur suppose que la saison de reproduction serait longue, incluant l'été et l'automne.

BOLOGNARI (1953) a étudié plusieurs aspects de la reproduction de l'espèce méditerranéenne (*H. lamellosa*) : cycle de reproduction, différenciation sexuelle, proportion des sexes.

BOOLOOTIAN (1962) décrit les changements de volume de la gonade au cours d'un cycle annuel pour 2 espèces californiennes, (*H. cracherodii* et *H. rufescens*).

Au Japon, différents auteurs ont défini les périodes de reproduction de *H. discus hannai* et décrit les changements histologiques et physiologiques survenant au cours du cycle (INO et HARADA, 1961 ; TOMITA, 1967).

La reproduction de l'abalone d'Afrique du sud (*H. midae*) a fait l'objet d'un travail très complet de NEWMAN (1967). Cet auteur est le seul à donner des mesures de la fécondité des femelles en fonction de leur poids et de la taille de leur coquille. Chez *H. midae*, la relation fécondité-poids est linéaire. Nous verrons qu'il n'en est pas de même pour *H. tuberculata*.

## I. - Morphologie des gonades.

Rappelons tout d'abord que *H. tuberculata* est dioïque, mais qu'il n'existe pas d'autre différence macroscopique dans l'aspect des mâles et des femelles que la couleur de la glande génitale en période d'activité (d'un vert plus ou moins sombre chez les femelles et beige ou gris clair chez les mâles).

La gonade est une glande en grappe. Elle enveloppe la glande digestive dans l'appendice cône, situé du côté droit de l'animal. Chez les adultes, elle peut remonter également du côté gauche jusqu'à la branchie, en longeant le gros muscle de la coquille et en recouvrant la masse viscérale. L'orifice génital est une simple fente s'ouvrant dans la cavité rénale droite, il n'y a pas de conduit génital. La fécondation se fait dans l'eau de mer. Les larves trochophores ont une vie pélagique de 2 jours environ, puis entrent dans la phase benthique.

## II. - Acquisition de la maturité sexuelle.

L'âge exact de la première émission de gamètes est très difficile à mettre en évidence. Par contre on peut déterminer, par l'examen microscopique, l'apparition des gamètes mâles et femelles dans les gonades. En examinant les gonades prélevées sur 2 lots de jeunes individus, l'un pêché en hiver (janvier) et l'autre en été (juillet à septembre) dans la même station (St-Nicolas-des-Glénans), on peut noter les faits suivants.

### 1. - En hiver.

a) Dans les classes de tailles 10 à 30 mm, correspondant aux ormeaux n'ayant pas atteint leur 2<sup>e</sup> année d'âge, on n'a que des individus complètement indifférenciés ou des femelles dont les gonades sont en voie de différenciation, les ovocytes sont encore petits (20 à 60  $\mu$ ) ; les premiers d'entre eux apparaissent en deux rangées, accolés aux parois externe et interne de la gonade ; les premiers trabécules se forment quand l'animal atteint 30 mm (pl. B<sup>1</sup>, photo. 1). Il n'y a pas de trace d'ovocyte arrivé à maturation l'été précédent et en voie de cytololyse, comme cela se rencontre fréquemment dans les gonades des femelles plus âgées.

b) A partir de 40 mm, on trouve dans les gonades femelles des ovocytes de 180  $\mu$  avec une membrane vitelline. A côté de ces ovocytes arrivés à maturité, et qui sont d'ailleurs en voie de phagocytose, on trouve aussi de nombreux ovocytes de 20 à 60  $\mu$  sur des trabécules bien différenciés (pl. B, photo. 2).

c) A partir de 44 mm, c'est-à-dire pour les individus de plus de 2 ans, on trouve l'organisation des premiers tubules caractéristiques de la gonade mâle, maintenue pendant l'hiver. Autour de ces tubules, on trouve des protogonies et des spermatogonies, ainsi que des spermatozoïdes en voie de dégénérescence, comme dans les gonades des mâles plus âgés à la même saison (pl. A, photo. 9).

d) Jusqu'à la taille de 56 mm, la gonade peut redevenir indifférenciée pendant l'hiver.

### 2. - En été.

a) A partir de 12 mm, on observe des gonades femelles en voie de différenciation. Les premiers trabécules apparaissent déjà chez les individus de 26 mm. La première maturation des ovocytes a lieu pour les tailles allant de 38 à 54 mm (c'est-à-dire la 3<sup>e</sup> année d'âge en général et beaucoup plus rarement, la fin de la 2<sup>e</sup> année pour les individus à croissance particulièrement rapide).

b) Dans les gonades mâles, la spermatogénèse est complète et les lacunes entre les tubules remplies de spermatozoïdes pour les tailles comprises entre 25 et 40 mm, c'est-à-dire au cours de la 2<sup>e</sup> année d'âge.

c) Certains individus de 45 mm ne montrent aucune différenciation de la gonade en été. En conclusion, les femelles semblent pouvoir effectuer la première maturation des ovocytes à partir de 3 ans (longueur de la coquille comprise entre 40 et 55 mm). Les mâles semblent pouvoir produire les premiers spermatozoïdes actifs au cours de leur 2<sup>e</sup> année (longueur de la coquille comprise entre 25 et 40 mm). Cependant les premières émissions suivies de fécondations, c'est-à-dire l'acquisition effective de la maturité sexuelle, sont probablement postérieures.

(1) Les planches, dont il est fait référence, sont placées en annexe.

### III. - Cas d'hermaphrodisme juvénile.

Du fait que la gonade peut redevenir indifférenciée en hiver jusqu'à la 3<sup>e</sup> année (longueur de la coquille, 55 mm), on peut se demander si des inversions du sexe de l'animal peuvent se produire dans ces circonstances.

Après examen sur coupes histologiques de 120 gonades d'ormeaux de moins de 60 mm, on n'a trouvé qu'un seul cas certain d'hermaphrodisme : un individu de 55 mm récolté en janvier, montrait à la fois une partie de la gonade présentant des tubules mâles caractéristiques ayant produit des spermatozoïdes et une partie de la gonade femelle avec des ovocytes de 40  $\mu$  en voie de cytolysse ; les deux parties étaient distinctes l'une de l'autre et séparées par une petite zone moins différenciée (pl. B, photo. 5, 6, 7).

Il y aurait donc eu passage de la phase femelle à la phase mâle.

Un autre élément semble confirmer la possibilité d'un hermaphrodisme juvénile chez *H. tuberculata*, c'est l'examen des pourcentages de mâles et de femelles dans les différentes classes de tailles. En effet, nous avons tenté d'établir la courbe de répartition des mâles et des femelles

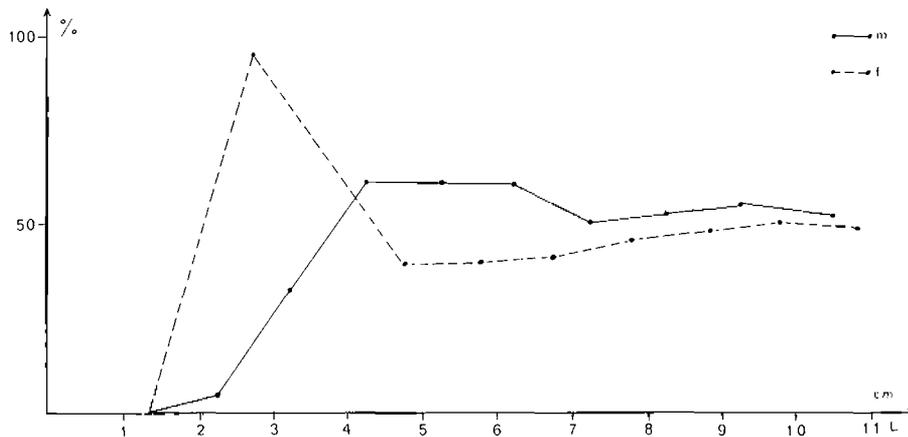


FIG. 1. — Pourcentage des mâles (m) et des femelles (f) dans les diverses classes de taille.

dans les classes de tailles de 10 à 100 mm, avec des intervalles de 10 mm. Le nombre d'individus sur lequel a porté cette observation (236) est malheureusement insuffisant en raison des difficultés de capture. Néanmoins, on peut retenir une indication de l'allure de la courbe : le pourcentage de mâles est beaucoup plus faible que le pourcentage de femelles dans les petites classes de tailles (jusqu'à 40 mm) puis c'est l'inverse et enfin les deux pourcentages se stabilisent au voisinage de 50 % (fig. 1).

Le sexe resterait donc labile jusqu'aux environs de la 3<sup>e</sup> année (55 mm). Les jeunes ormeaux, après avoir commencé à se différencier en femelles, sans avoir acquis la maturité sexuelle, pourraient devenir des mâles fonctionnels au cours de l'hiver. Il s'agirait donc d'hermaphrodisme successif juvénile.

### IV. - Histogénèse de la gonade.

La première localisation des cellules qui donneront naissance aux constituants de la gonade (cellules-mères ou protogonies) est la pointe de l'appendice conique comme l'a très bien mis en évidence BOLOGNARI (1953). A cet endroit, on rencontre une formation de tissu conjonctif à larges mailles, dans les lacunes duquel se trouvent des cellules lymphoïdes et des amoebocytes en grand nombre (fig. 2). Toujours dans l'appendice conique en remontant vers la masse viscérale, cette formation se prolonge par le tissu conjonctivo-lymphoïde bien vascularisé qui entoure la glande digestive à ce stade de non-différenciation sexuelle (pl. B, photo. 3, 4).

La gonade juvénile se forme dans l'appendice conique, entre les deux feuillets de la cavité cœlomique (paroi externe de l'appendice conique et paroi de la glande digestive). Le long de chaque feuillet, un épaissement se forme, composé de cellules conjonctives à longs prolongements cytoplasmiques, de protogonies et de gonies.

Si la gonade évolue dans le sens femelle, la cavité cœlomique est fragmentée en follicules par des lames de tissu conjonctif. Ces trabécules conjonctifs portent des protogonies qui se multiplient activement et donnent naissance à des amas de gonies, bourrant le follicule ; puis les ovogonies se transforment en ovocytes qui grossissent considérablement et repoussent les parois du follicule. Celles-ci finissent par s'accoler aux parois des follicules voisins (pl. B, photo. 8). On

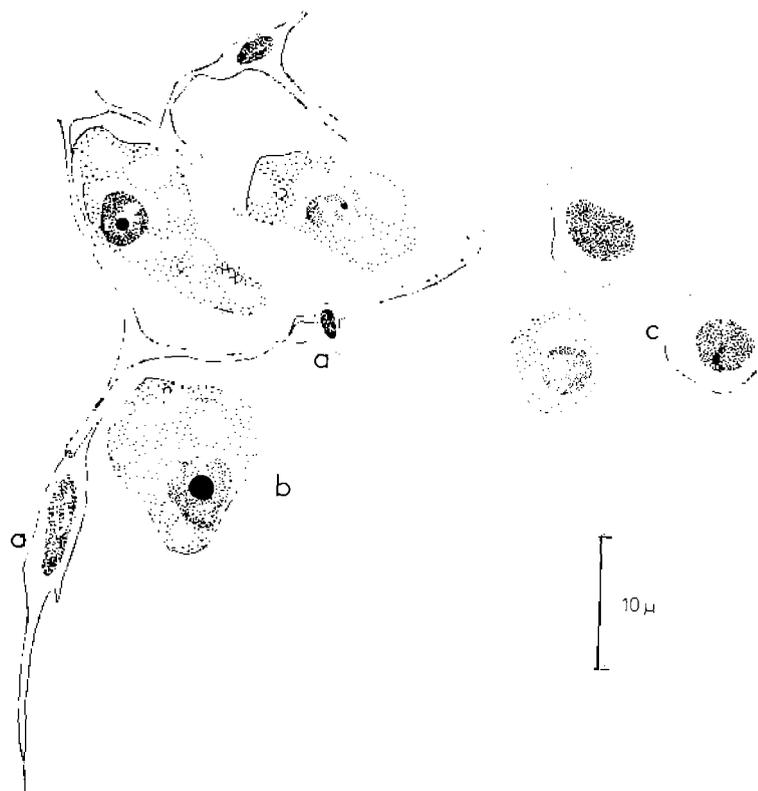


FIG. 2. — Cellules du tissu conjonctivo-lymphoïde ; a) cellules conjonctives, b) cellules lymphoïdes, c) amoebocytes.

aboutit ainsi à l'organisation en longs trabécules plus ou moins parallèles, le long desquels sont implantés les ovocytes, à différents stades de leur développement. Quand la gonade femelle est bien développée, les trabécules, en section, apparaissent perpendiculaires à la paroi externe de la gonade (pl. A, photo. 2).

Si la gonade évolue dans le sens mâle, les parois de la cavité cœlomique envoient de très fins prolongements, qui se dédoublent puis s'organisent en un réseau de tubules. La paroi d'un tubule est formée d'une trame conjonctive monocellulaire, sur laquelle s'enracinent les protogonies et les gonies, provenant de la division des précédentes ; au centre du tubule, la lacune contient souvent des amoebocytes (fig. 3).

Quand la gonade mâle est bien formée, les tubules sont perpendiculaires à la paroi, près de la surface de la gonade, et elles se ramifient irrégulièrement à l'intérieur (pl. A, photo. 10). La différenciation des éléments de la spermatogénèse se fera de façon *centrifuge* autour de ces

tubules ; sur une coupe histologique, on distingue très bien les strates successives : tissu conjonctif, protogonies, spermatogonies, spermatocytes, spermatides et spermatozoïdes, remplissant les intervalles entre les tubules (pl. A, photo. 11, 12).



FIG. 3. — Extrémité d'un tubule mâle en voie de différenciation :  
a) protogonies, b) spermatogonie, c) amœbocytes.

## V. - Histologie des phénomènes de gamétogénèse (pl. A).

### *La gonade à l'état de repos.*

Après les dernières émissions de gamètes qui ont lieu en octobre, les animaux entrent dans une phase de repos sexuel qui dure jusqu'à la fin du mois de mars.

1) La gonade femelle.

Il n'y a plus d'ovocytes mûrs dans les gonades femelles à la fin de décembre ou au début de janvier. Les ovocytes en cours de croissance restent fixés, en attente, le long des trabécules : ils mûriront au printemps suivant. Le tissu conjonctif des trabécules est un peu épaissi et renferme de nombreuses protogonies. Ce sont des cellules de forme ovale, largement enracinées sur

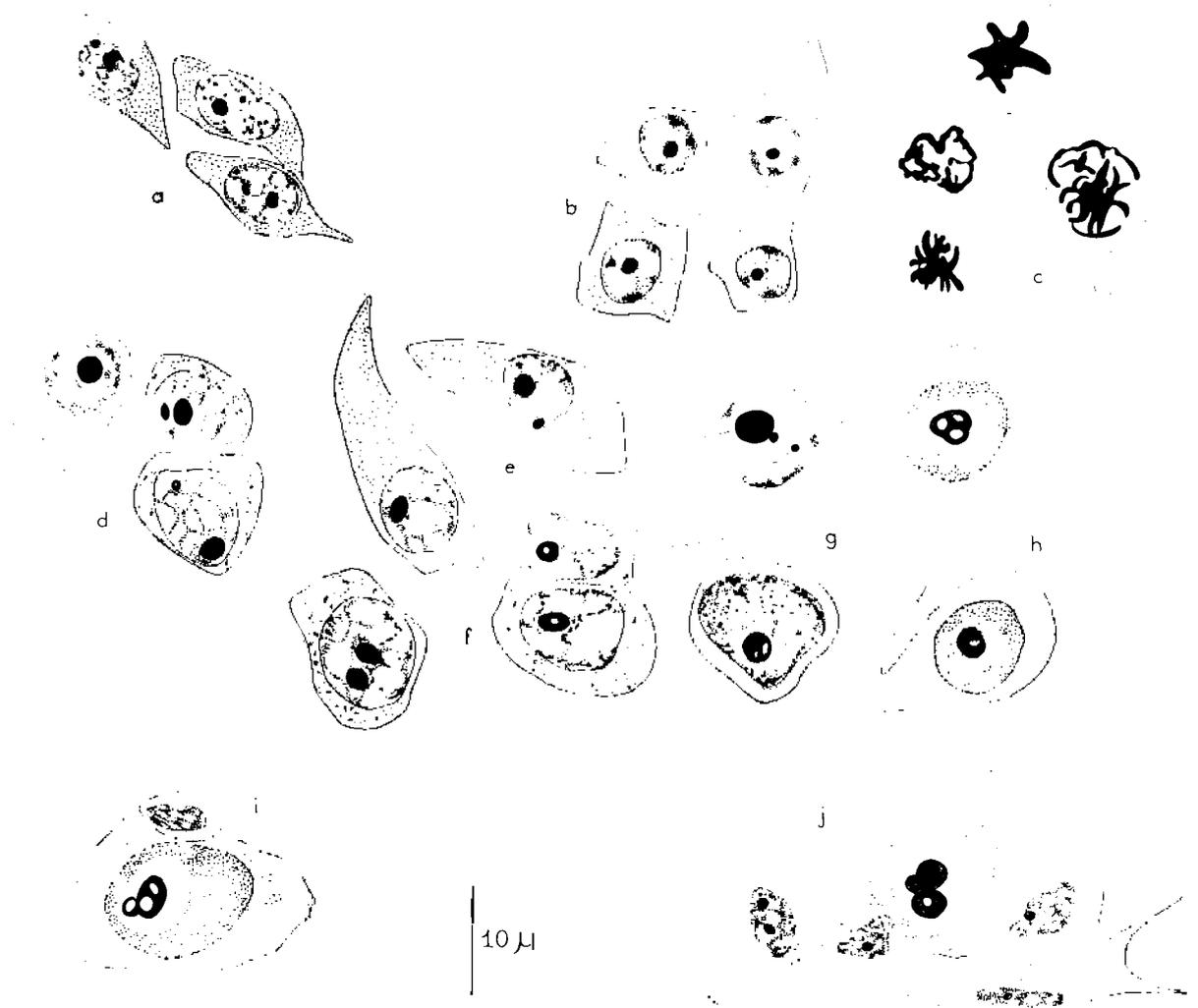


FIG. 4. — *Ovogénèse d'H. tuberculata*; a) protogonies, b) ovogonies, c) figures de la prophase méiotique, d à h) ovocytes prévitellogéniques (évolution du noyau et du nucléole), i et j) ovocytes prévitellogéniques en croissance et cellule trabéculaires à rôle nutritif.

le trabécule ; elles ont un noyau allongé, clair, dans lequel la chromatine est dispersée en filaments grêles ; il y a un ou deux petits nucléoles ; le cytoplasme, assez abondant, est basophile (fig. 4 a), dimensions moyennes : cellule =  $11 \times 8 \mu$  ; noyau =  $7 \times 5 \mu$ . Autour du pédoncule des ovocytes de l'été précédent, on voit de nombreuses cellules trabéculaires à rôle nutritif, reconnaissables à leur petit noyau lobé, à chromatine très dense et à leur cytoplasme très réduit (fig. 4 j et 5), dimensions moyennes : cellule =  $9 \times 5 \mu$  ; noyau =  $5 \times 4 \mu$ .

## 2) La gonade mâle.

Suivant l'âge de l'animal, les gonades mâles sont vidées plus ou moins vite ; chez des individus âgés, il peut rester une grande quantité de spermatozoïdes en janvier, alors que chez les plus jeunes, la gonade est entièrement vide. La spermatogénèse se poursuit pendant l'automne, mais les spermatocytes ne sont pas renouvelés ; puis les spermatides et les spermatozoïdes résiduels sont phagocytés au cours de l'hiver, et en mars, il n'en reste plus rien.

Les tubules sont réduits en hiver à une couche de protogonies semblables à celles de la gonade femelle, mêlées à de nombreuses spermatogonies. Ces dernières sont des cellules arrondies ou ovales, plus petites que les protogonies ; leur noyau est assez sombre car la chromatine est rassemblée en grains. Nous n'avons pas pu déterminer s'il y avait un ou deux nucléoles

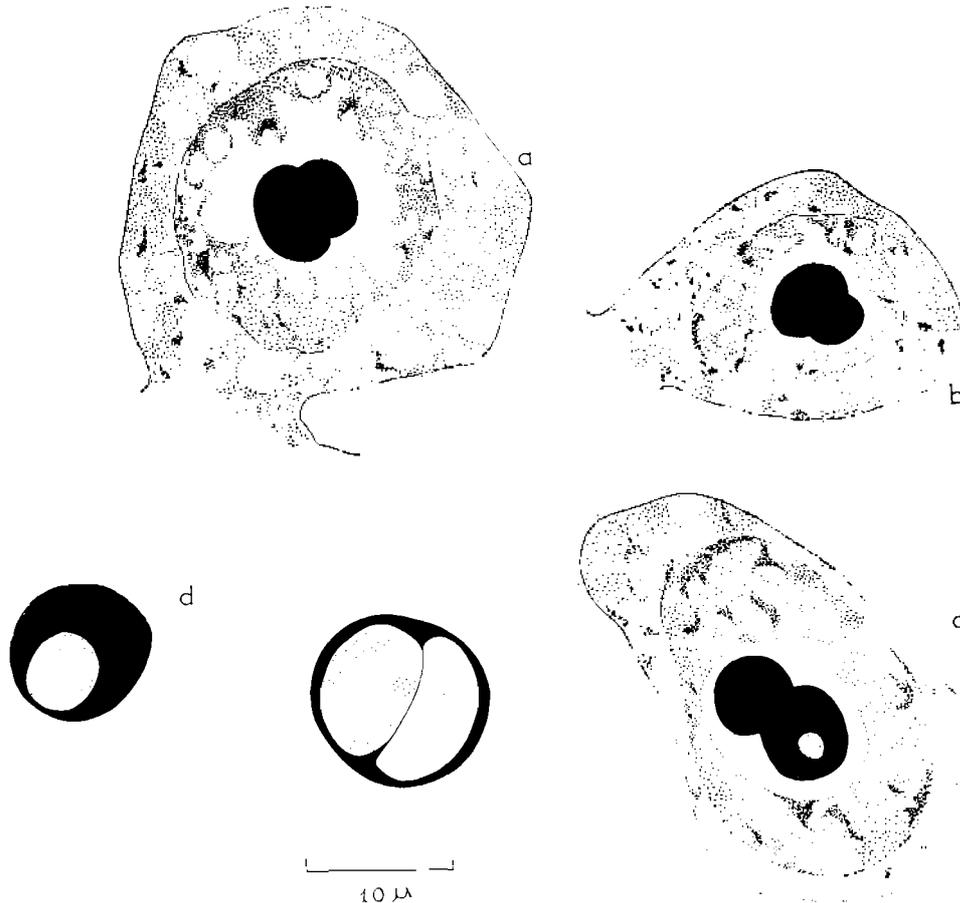


FIG. 5. — Croissance des ovocytes avant la phase de vitellogénèse (a, b, c) (remarquer le rassemblement de la chromatine en forme de croissant ainsi que l'aspect lobé et vacuolaire du nucléole) ; aspect vacuolaire du nucléole des ovocytes en cours de vitellogénèse (d).

LUBET (1959) fait reposer la différence entre spermatogonies et ovogonies primaires de *Mytilus edulis* sur le nombre de nucléoles (fig. 6 a et b) ; dimensions moyennes : cellule =  $8 \times 6 \mu$  ; noyau =  $5 \times 4 \mu$ . Dans la lumière des tubules et les espaces libres entre ceux-ci, on rencontre souvent des cellules phagocytaires et des amas nécrotiques provenant de la lyse des spermatozoïdes.

### Restauration et maturation de la gonade.

Au printemps, les protogonies et les gonies en attente le long des trabécules ou des tubules de la gonade, se mettent à se multiplier et à se différencier activement.

### 1) Evolution des éléments germinaux chez les femelles.

Les protogonies donnent naissance à de très nombreuses ovogonies (fig. 4 b). Ce sont des cellules allongées qui pendent dans la lumière du follicule, mais restent fixées à la paroi conjonctive; leur noyau est arrondi et déporté vers la partie apicale; la chromatine est dispersée en un très fin reticulum, plus concentré au voisinage de la membrane nucléaire et autour du gros nucléole central; le noyau des ovogonies apparaît donc très clair en section; dimensions moyennes: cellule =  $13 \times 9 \mu$ ; noyau =  $5 \times 5 \mu$ .

Ces ovogonies ne se divisent pas mais leur taille augmente progressivement. Lorsqu'elles ont suffisamment grossi, elles entrent en méiose et deviennent des ovocytes. L'aspect des cellules en prophase hétérotypique est aisément reconnaissable (fig. 4 c). Pendant la prophase, le cytoplasme perd sa basophilie, puis, dès l'effacement des chromosomes, la basophilie reparait.

Les jeunes ovocytes subissent ensuite une première phase d'accroissement sans vitellogénèse, dans laquelle on peut distinguer plusieurs stades.

a) Le noyau s'accroît tout en gardant sa structure finement réticulée. Le diamètre total de la cellule, lui, reste à peu près constant si bien que le rapport noyau/cytoplasme augmente. Le

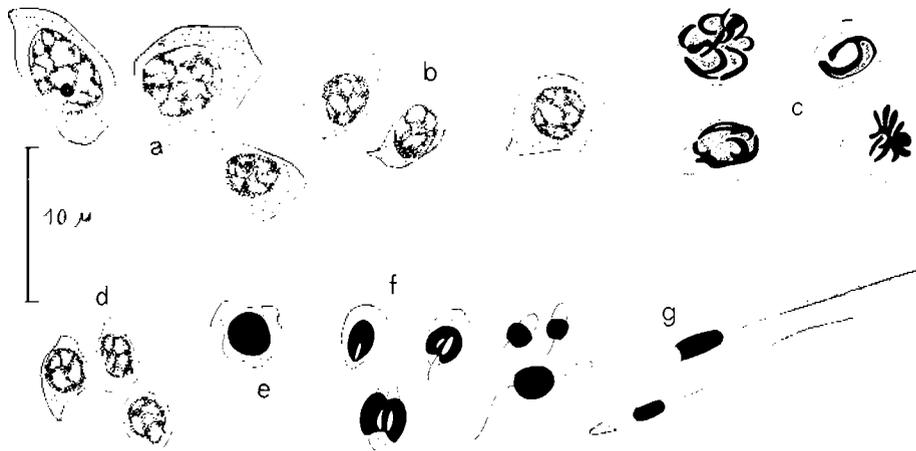


FIG. 6. — Spermatogénèse d'*H. tuberculata*; a) protogonies, b) spermatogonies, c) spermatocytes en prophase de la méiose, d) spermatocytes LL, e) spermatide jeune, f) spermatides à différents stades de leur transformation, g) spermatozoïdes.

cytoplasme, à partir de ce stade devient très fortement basophile (fig. 4 d); dimensions moyennes: cellule =  $16 \times 9 \mu$ ; noyau =  $9 \times 6 \mu$ . Le nucléole subit une évolution complexe: il s'accroît beaucoup (de  $1 \mu$  à  $3 \mu$ ) et peut présenter en son centre une sorte de vacuole plus réfringente; il peut aussi se diviser en deux nucléoles dont l'un est plus sombre que l'autre (fig. 4 e, f). Par la suite, le nucléole supplémentaire sera résorbé. D'après BOLOGNARI (1954), le grain réfringent serait Feulgen positif et serait à l'origine des nucléoles accessoires. La richesse en D.N.A. de la zone centrale réfringente ou du nucléole accessoire serait en relation avec la synthèse du vitellus (LUBET, 1959).

b) Le noyau des ovocytes change ensuite complètement d'aspect. La chromatine se rassemble en granulations denses, d'abord à la périphérie, puis dans tout le noyau, à l'exception d'un croissant plus clair autour du nucléole (fig. 4 g, h) ce dernier est très gros et, le plus souvent, creusé de vacuoles, ce qui lui donne un aspect boursouflé. Il peut arriver aussi que les vacuoles deviennent si importantes que le nucléole paraît formé de 2 ou 3 sphères accolées (fig. 4 i, j). Pendant toute la période de prévitellogénèse, le noyau, le nucléole et le cytoplasme s'accroissent considérablement, jusqu'à atteindre les dimensions suivantes: cellule =  $80 \times 30 \mu$ ; noyau =  $30 \times 20 \mu$ ; nucléole =  $9 \mu$ .

La phase de vitellogénèse commence ensuite. On voit apparaître dans le cytoplasme des ovocytes des granulations lipidiques et glucidiques, d'abord à la base de la cellule, puis dans tout le cytoplasme. L'ovocyte, au début de la vitellogénèse, est toujours attaché au trabécule par son pédoncule; peu à peu, celui-ci va s'amenuiser et finalement disparaître lorsque l'ovocyte est arrivé à maturité. En même temps, une membrane vitelline qui a commencé à se former au début de la vitellogénèse, va s'épaissir autour de l'ovocyte.

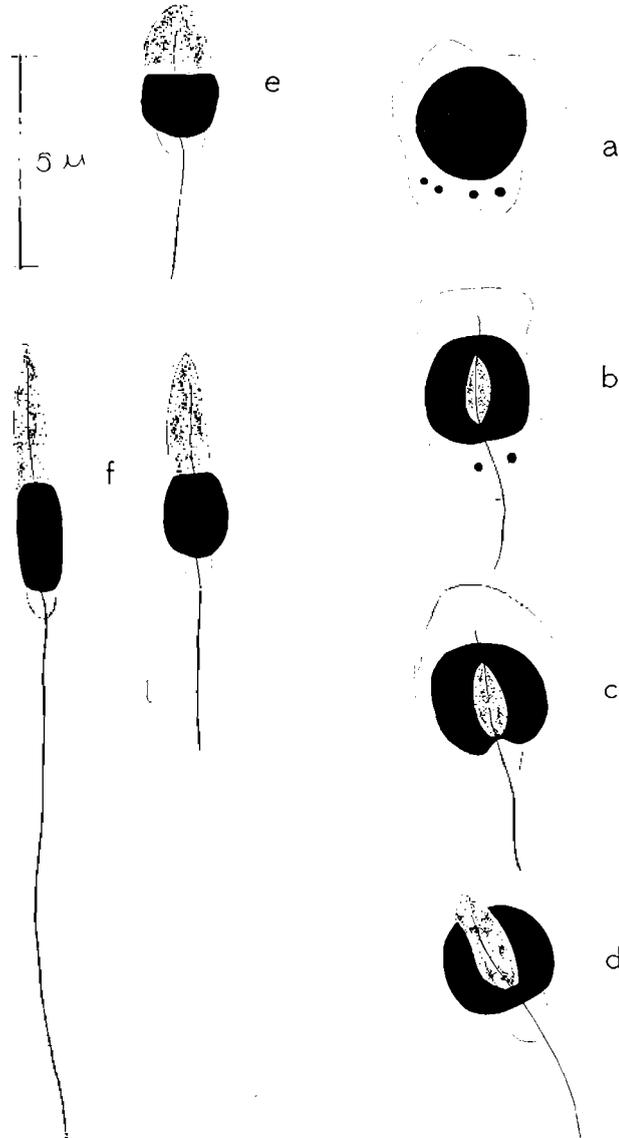


FIG. 7. Schéma de la spermiogénèse.

L'ovocyte mûr est alors libéré dans la lumière entre les trabécules. Du fait de la pression exercée par les ovocytes voisins, il prend une forme polyédrique caractéristique (pl. A, photo. 6) dimensions finales: cellule =  $190 \mu$  de plus grand diamètre; épaisseur de la membrane vitelline =  $9 \mu$ ; noyau =  $50 \times 70 \mu$ ; nucléole =  $16 \mu$ .

## 2) Evolution des éléments germinaux chez les mâles.

La différenciation des cellules en cours de spermatogénèse est de plus en plus poussée au fur et à mesure que l'on s'éloigne du tubule vers la lumière de la gonade. La disposition des divers éléments est donc centrifuge ; on trouve ainsi en couches successives les éléments suivants.

- a) Les protogonies, peu nombreuses, reconnaissables à leur noyau clair.
- b) Les spermatogonies plus nombreuses et plus petites.

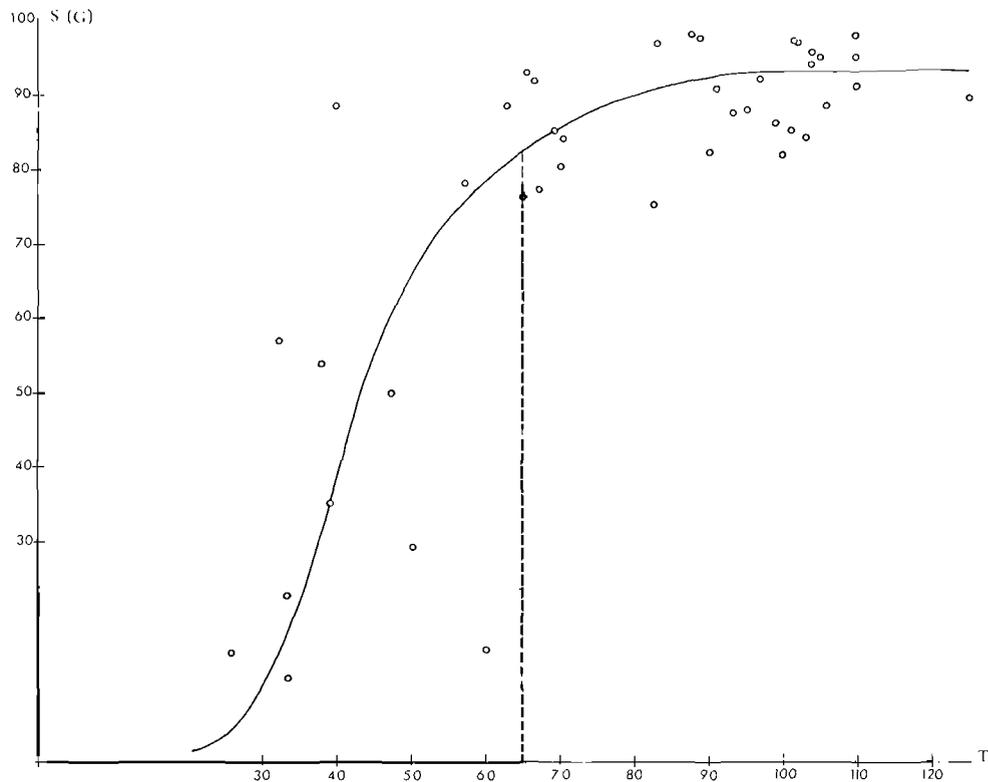


FIG. 8. — Indice volumétrique de la gonade  $\frac{S(G) \times 100}{S(G) + H}$  en fonction de la taille de l'animal (mois de juillet, août et septembre).

c) Les spermatocytes de premier ordre qui présentent les aspects caractéristiques d'un noyau en méiose (fig. 6 c), dimensions moyennes : cellule =  $5 \times 6 \mu$  ; noyau =  $3 \times 4 \mu$ .

d) Les spermatocytes de deuxième ordre sont encore plus petits, leur noyau est sombre car la chromatine y est rassemblée en grains denses, le cytoplasme est très réduit (fig. 6 d), dimensions moyennes : cellule =  $4 \times 3,5 \mu$  ; noyau =  $3 \times 3 \mu$ .

e) Les spermatides jeunes ont un noyau arrondi dont la chromatine est rassemblée en une masse compacte, dimensions moyennes : cellule =  $4 \times 4 \mu$  ; noyau =  $3 \times 3 \mu$  ; le cytoplasme se répartit ensuite aux deux pôles de la cellule, lui conférant un aspect allongé. En même temps, les mitochondries et les centrosomes se placent au pôle postérieur, le dictyosome au pôle antérieur. Les centrosomes donneront le filament chromatique et le long flagelle caudal. La chromatine du noyau se creuse en son centre pour laisser le passage au filament achromatique. La pièce intermédiaire se forme à partir des mitochondries ; elle reste petite. Par contre, l'acrosome, formé à partir du dictyosome, devient de plus en plus allongé ; il représente finalement la plus grande partie de la tête du spermatozoïde (fig. 6 e, f).

f) Les spermatozoïdes sont extrêmement nombreux et remplissent tous les intervalles restant

entre les tubules pendant la période de reproduction, dimensions moyennes : acrosome : 2,5  $\mu$  ; noyau = 2  $\mu$  ; pièce intermédiaire = 1  $\mu$  ; flagelle : 7  $\mu$ .

## VI. - Cycle annuel d'émission des gamètes.

### Variations du volume de la gonade.

#### 1) Méthode d'étude.

Des animaux ont été récoltés chaque mois ; après mensuration de la coquille, les parties molles sont conservées dans le formol, puis l'appendice conique est sectionné un peu en avant de l'apex de la coquille, à l'endroit où il se rattache à la masse viscérale proprement dite, on relève ensuite à la chambre claire les contours de la gonade et de la glande digestive, sur la

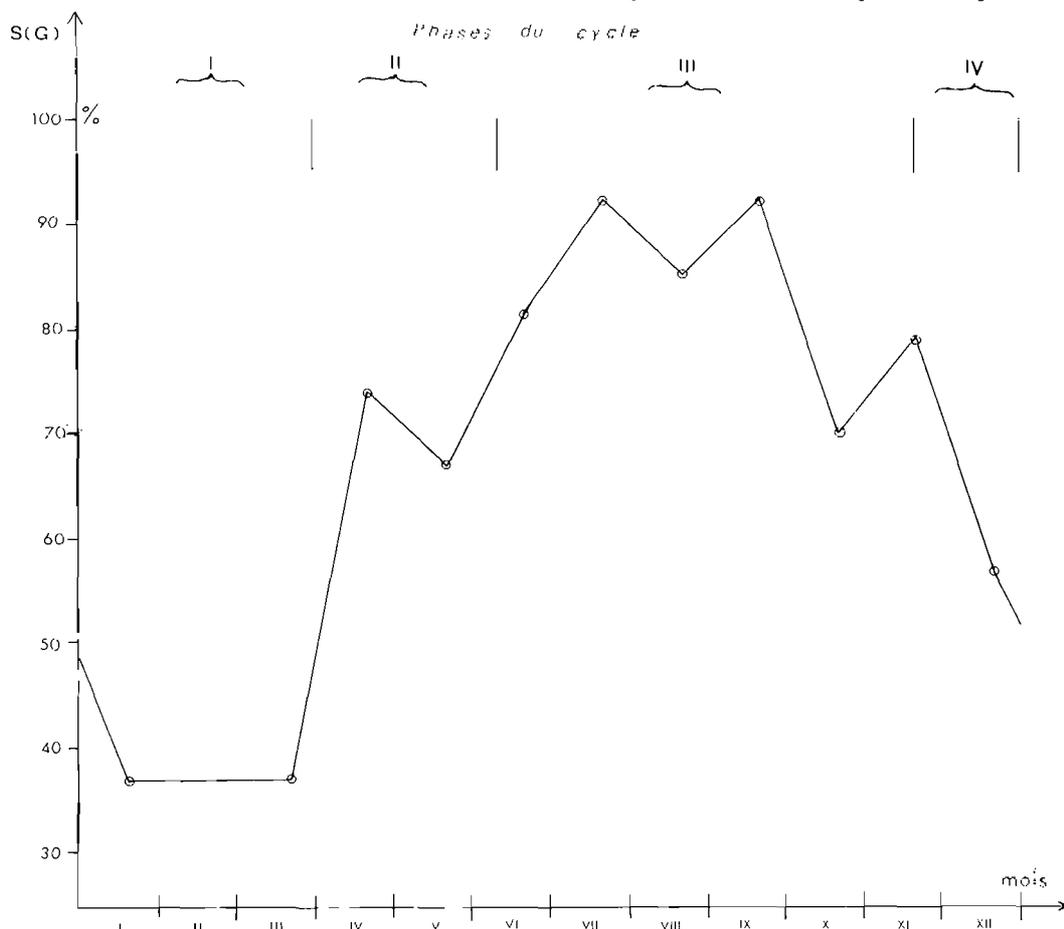


FIG. 9. — Moyennes de l'indice volumétrique de la gonade  $\frac{S(G) \times 100}{S(G) + H}$  de janvier à décembre.

section, puis la surface de chacune d'elles est mesurée à l'aide d'un planimètre. On peut ainsi calculer l'indice volumétrique de maturité de la gonade (Vg).

Soit G la surface de la gonade, H la surface de la glande digestive.

$$Vg = \frac{G \times 100}{G + H} = \frac{\text{Surface de la gonade} \times 100}{\text{Surface totale}}$$

La surface totale portée au dénominateur permet de tenir compte de la taille de l'animal. Pour vérifier que les résultats sont bien indépendants de la taille, on établit la relation entre

V<sub>g</sub> et le diamètre maximum de la coquille d'une cinquantaine de femelles récoltées en juillet. Il apparaît, d'après la figure 8 que V<sub>g</sub> est indépendant de la taille de l'animal à partir de 75 mm. De la même façon, on obtient V<sub>h</sub> (indice volumétrique de la glande digestive).

$$V_h = \frac{H \times 100}{G + H}$$

## 2) Résultats.

La courbe cumule les mesures faites sur les gonades des deux sexes car les indices des mâles et des femelles se superposent (fig. 9).

De l'examen de cette courbe, on peut déduire les faits suivants.

a) De la fin décembre au milieu mars, la gonade est vidée (phase de repos; pas de gamétogénèse). Par contre, la glande digestive atteint son volume maximum en janvier-février.

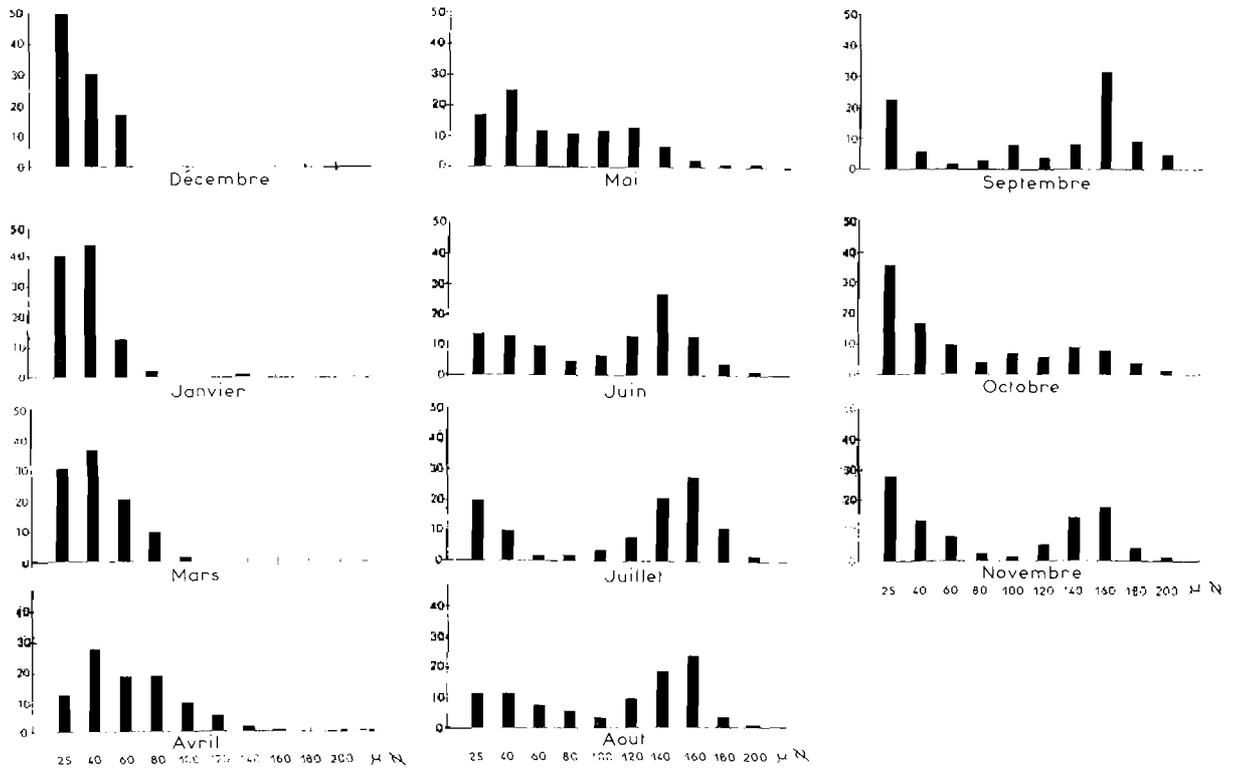


FIG. 10. — Fréquence de taille des ovocytes sur les trabécules ovariens, au cours du cycle annuel de développement.

b) La phase de restauration de la gonade commence au début du mois d'avril et se poursuit jusqu'en juin, tandis que la glande digestive réduit de volume.

c) De juillet à novembre, la gonade se vide progressivement (émission des gamètes). En même temps, mise au repos complet de la glande digestive. Un petit nombre d'individus commencent à émettre les produits sexuels dès le mois de juin.

d) Fin novembre - début décembre, la gonade entre dans sa phase de repos. Pour certains individus qui ont pondu au début de la saison, cette phase s'instaure en octobre. En décembre, l'ensemble de la population a vidé ses gonades. La glande digestive retrouve son activité à cette époque.

### Fréquence de taille des ovocytes.

Sur les coupes histologiques d'ovaires, on constate l'accroissement progressif de taille des ovocytes jusqu'à leur maturation (180-200 μ) et des variations évidentes de la distribution de ces ovocytes dans les différentes classes de tailles.

Des comptages du nombre d'ovocytes de chaque classe de taille (intervalle = 20  $\mu$ .) de 0 à 200  $\mu$ . ont été effectués. Les résultats sont mentionnés sur la figure 10. On retrouve ainsi la phase de repos hivernal, la restauration de l'ovaire, avec la maturation progressive des ovocytes d'avril à juin. De juin à novembre inclus, les ovocytes se groupent dans deux grandes catégories : les plus petits (0 à 60  $\mu$ .) resteront attachés aux trabécules lors de la ponte ; les plus grands (60 à 200  $\mu$ .) seront expulsés au cours de l'été, ou bien continueront à mûrir et seront expulsés en automne, ou encore dégénéreront et seront détruits dans l'ovaire par les phagocytes, au début de l'hiver.

Donc, jusqu'en novembre, il y a possibilité de ponte pour une partie de la population. C'est ce qu'avaient supposé CROFTS (1929) et STEPHENSON (1924) d'après la taille des jeunes ormeaux trouvés en avril. L'examen histologique des ovaires permet de l'affirmer.

**Variations quantitatives des éléments de la spermatogénèse.**

Les cellules de la série spermatogénétique se disposant concentriquement autour des tubules conjonctifs, il est facile de mesurer l'épaisseur des couches de cellules sur des tubules coupés

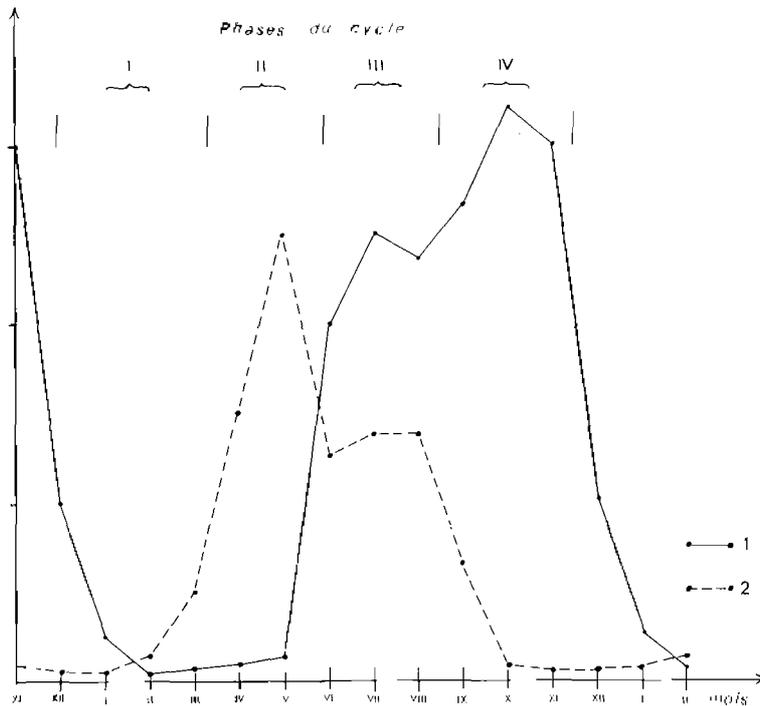


FIG. 11. — Variations quantitatives du stock de spermatozoïdes (1) et de cellule de la série spermatogénétique (2), dans la gonade mâle, au cours d'un cycle annuel.

transversalement. On constate ainsi des différences significatives en notant tout au long de l'année la quantité de spermatozoïdes et la quantité des autres éléments de la spermatogénèse présents dans les gonades mâles (fig. 11).

En hiver, les gonades mâles sont vides. Elles contiennent quelques gonies et des spermatozoïdes résiduels. Chez les jeunes, la gonade redevient indifférenciée (phase de repos).

En avril-mai, la gonade fabrique activement spermatogonies, spermatocytes et spermatides (phase de restauration).

En juin-juillet-août, la gonade est remplie de spermatozoïdes et de cellules de la série spermatogénétique. Il y a émission de gamètes et reconstitution simultanée des spermatozoïdes à partir des spermatocytes.

En septembre-octobre-novembre, la gonade contient presque uniquement des spermatozoïdes. Il y a encore possibilité d'émission des gamètes mais plus de reconstitution.

#### ***Influence de la température de l'eau.***

La courbe annuelle des températures moyennes de l'eau de mer à Concarneau ou aux Glénan (fig. 12) montre les coïncidences suivantes avec le cycle annuel d'émission des gamètes.

Le minimum de température (9°) en février, tombe au milieu de la période de repos de la gonade.

Le maximum de température (18°) en août, coïncide avec la période d'intensité maximum d'émission des gamètes.

La courbe des températures montre un plateau à 16° pour la période de juillet à octobre inclus. Or c'est pendant ces 4 mois qu'il est le plus facile d'obtenir des fécondations artificielles au laboratoire.

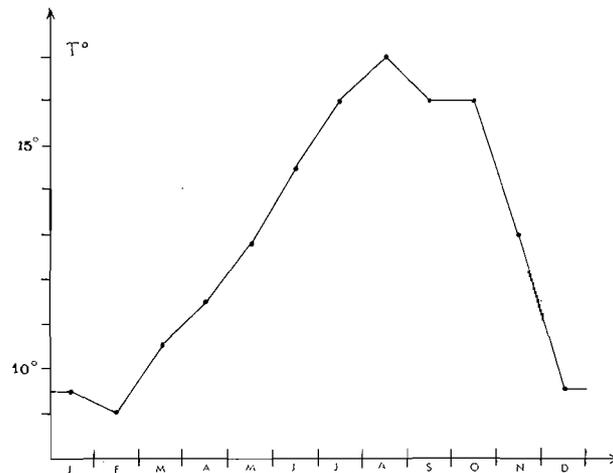


FIG. 12. — Températures de l'eau de mer à l'archipel de Glénan, vers 10 m de profondeur (moyennes sur 3 années).

La chute de température très rapide en novembre-décembre correspond à la vidange totale des gonades. Le seuil des 12° qui correspond à la température moyenne du début d'avril, moment où démarre la gamétogénèse, est passé au début de décembre.

En conclusion, le cycle de reproduction d'*H. tuberculata* semble être soumis à l'influence du facteur thermique; la maturation et l'émission des gamètes seraient conditionnées par des valeurs critiques de la température de l'eau de mer.

### **VII. - Relation entre la fécondité et la taille.**

#### ***Méthode d'étude.***

Des ormeaux femelles de 6 à 11,5 cm (longueur de la coquille) ont été récoltés de juillet à septembre. Leurs gonades sont mûres et pleines d'ovocytes prêts à être libérés. Après mensurations, les animaux sont conservés au formol pour durcir les ovaires qui sont séparés de la masse viscérale, par dissection, puis pesés; on prélève un fragment (0,02 g environ) dans la partie antérieure et dans la partie postérieure de la gonade; on pèse soigneusement ce fragment et on compte les ovocytes sous la loupe binoculaire, au moyen d'une grille, après les avoir séparés des trabécules (seuls les ovocytes de la plus grande catégorie, c'est-à-dire 120 à 180  $\mu$ , sont comptés, afin d'éliminer les ovocytes qui n'atteindront pas la maturité dans la saison). On calcule ensuite le nombre total d'ovocytes contenus dans l'ovaire.

**Résultats.**

Une femelle d'*H. tuberculata* peut pondre environ 500 000 œufs quand elle mesure 7,6 cm. Le million d'œufs est atteint aux environs de 10,5 cm. Au-dessus de cette taille, la fécondité s'accroît très rapidement, dépassant 5 millions pour la taille de 11,5 cm. Si l'on établit la relation fécondité-poids du corps, l'allure de la courbe sera la même (fig. 13).

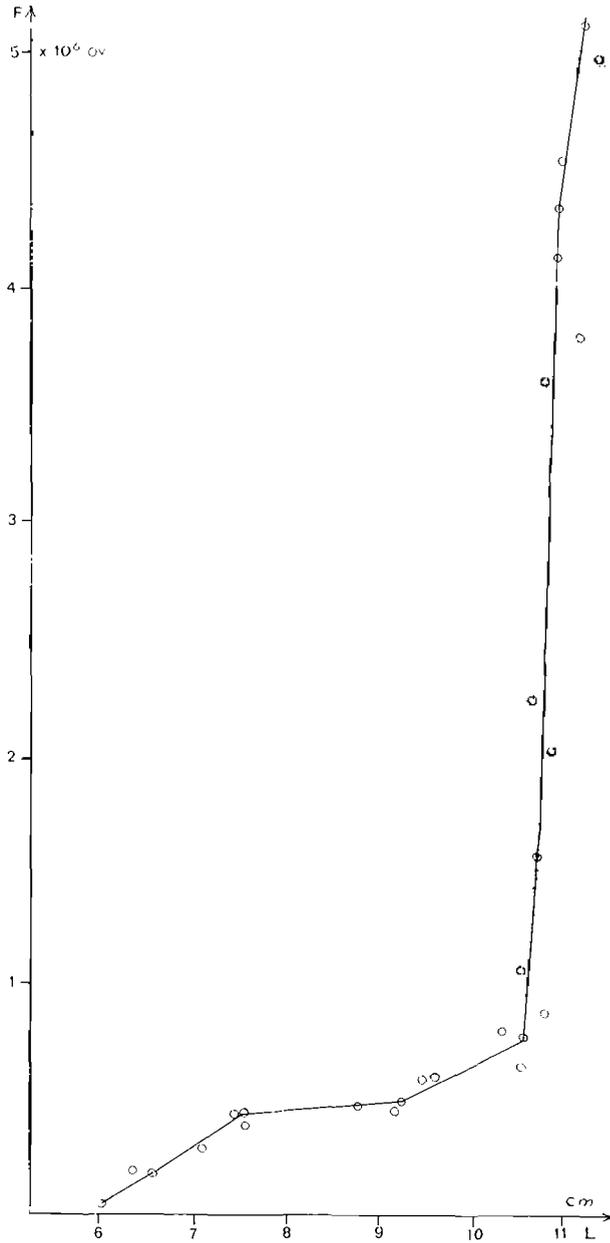


FIG. 13. — Relation entre fécondité et taille de l'animal chez *H. tuberculata*.

Ces valeurs sont bien supérieures au chiffre avancé par FRETTER et GRAHAM (1962) qui estimaient à 400 000 le nombre d'œufs portés par une femelle d'*H. tuberculata*.

On constate ainsi que seuls les plus gros animaux, d'une taille supérieure à 10 cm (âgés de 12 à 15 ans) ont une fécondité vraiment intéressante pour la propagation de l'espèce. Ceci est dû au fait que la fécondité est directement liée au volume de la gonade, du fait que celle-ci est très homogène. Or, chez les gros ormeaux, la gonade, au moment de la période de reproduction, envahit toute la masse viscérale, comprimant la glande digestive, l'estomac et l'intestin, et remontant jusqu'à la branchie. Comme le poids du corps peut atteindre 120 g chez un ormeau de 10 cm, alors qu'il ne dépasse pas 30 g pour les ormeaux de 7,5 cm, on comprend la différence entre la fécondité dans ces deux classes de tailles.

D'où le danger de hâter le dépeuplement d'un « fond à ormeaux » si l'on prélève les plus gros individus. Car le restant de la population adulte n'aura pas une fécondité suffisante pour rétablir l'équilibre au fur et à mesure de la prédation.

### Résumé.

Des récoltes d'ormeaux (*H. tuberculata*) prélevées tous les mois sur une population de l'archipel de Glénan (Bretagne), ont permis de préciser certains points de la reproduction de ce mollusque.

a) Acquisition de la maturité sexuelle au cours de la 3<sup>e</sup> année pour les femelles (38 à 54 mm) et au cours de la 2<sup>e</sup> année pour les mâles (25 à 40 mm).

b) Cas d'hermaphrodisme successif juvénile.

Les différents aspects de la gamétogénèse.

c) Indice volumétrique de maturité de la gonade montrant une période d'activité qui s'étend de la mi-juin à la mi-novembre.

d) Influence de la température de l'eau sur le cycle de reproduction.

e) Fécondité voisine de  $5 \times 10^5$  pour des ormeaux de 7,5 cm et dépassant  $5 \times 10^6$  pour des ormeaux de 11,5 cm.

Manuscrit remis le 26 juin 1970  
Laboratoire maritime de Concarneau.

### BIBLIOGRAPHIE

- BOLOGNARI (A.), 1953. — Ricerche sulla sessualità di *Haliotis lamellosa* LAM. — *Arch. zool. ital.*, **38**: 361-402.  
1954. — Alcuni aspetti dell'ovogenesi di *Haliotis lamellosa* LAM. — *Boll. Acad. Gioenia*, **4** (2): 420-435.
- BOOLOOTIAN (R.A.), FARMANFARMAIAN (A.) et GIESE (A.C.), 1962. — On the reproductive cycle and the breeding habits of two western species of *Haliotis*. — *Biol. Bull.*, **122** (2): 183-193.
- CROFTS (D.R.), 1929. — *Haliotis*. — L.M.B.C. Mem., **29**: 174 p., 8 pl.
- FRETTER (V.) et GRAHAM (A.), 1962. — British Prosobranch Molluscs. — Ray soc. Ed. Londres.
- INO (T.) et HARADA (K.), 1961. — On the spawning of abalone in the vicinity of Ibaragi prefecture. — *Bull. Tokai, Fish. Res. Lab.*, **31**: 275-281.
- LUBET (P.), 1959. — Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les *mytilidae* et les *pectinidae*. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **23** (4), p. 389-548.
- NEWMAN (G.G.), 1967. — Reproduction of the south african abalone, *Haliotis midae*. — *Invest. Rep. Div. Fish S. Afr.*, **64** (1), p. 1-23.
- STEPHENSON (T.), 1924. — Notes on *Haliotis tuberculata*. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **13**: 480-495.
- TOMITA (K.), 1967. — The maturation of the ovaries of the abalone, *Haliotis discus hannai* in Rebun Island. — *Rep. Hokkaido Fish. Expl. St.*, **7**: 1-7.
- WAGNER (R.J.) et ABBOTT (R.T.), 1967. — Van Nostrand's standard catalog of shells. — V. Nostrand Cie. Princeton, New Jersey.

ANNEXE

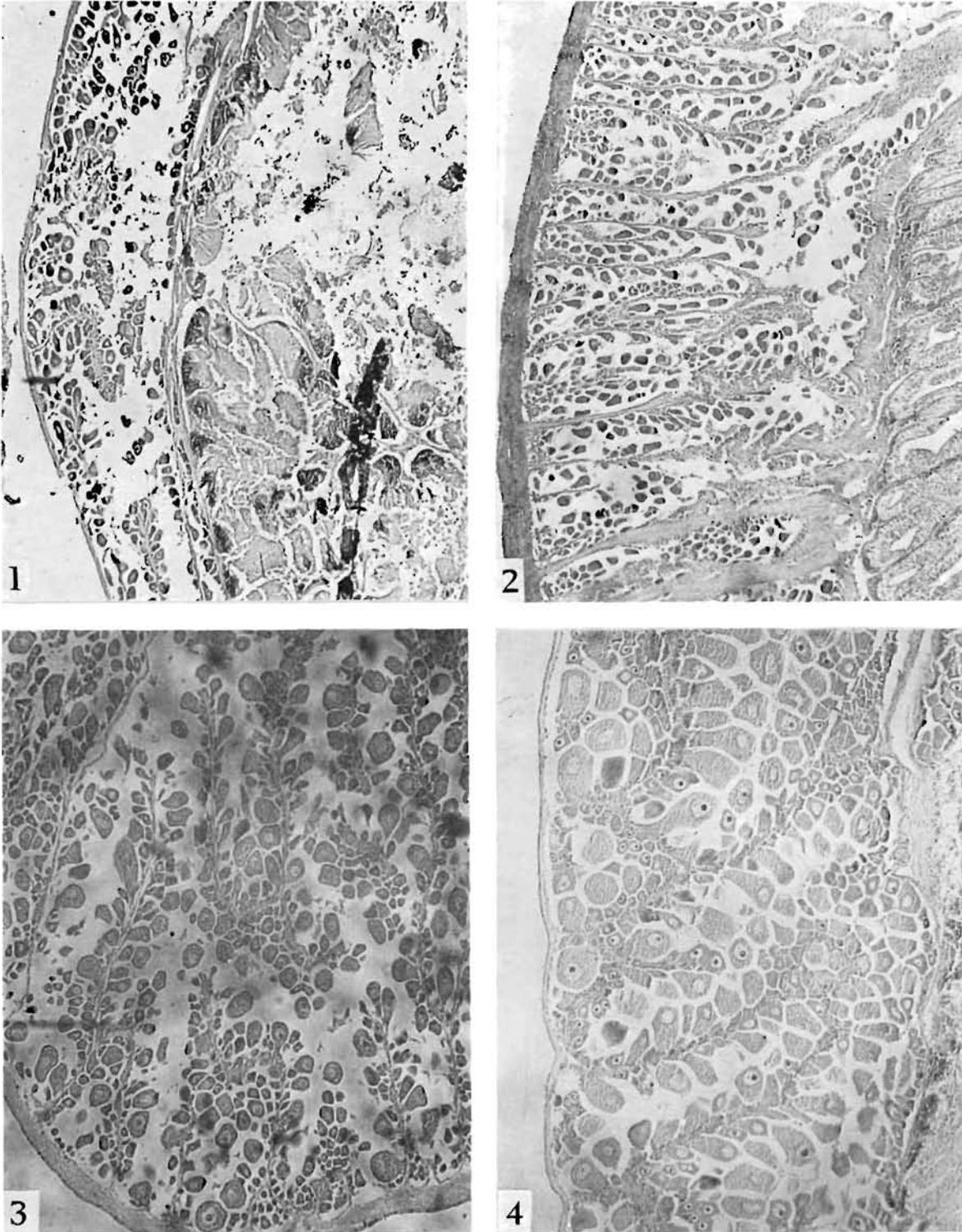


PLANCHE A. — Coupes transversales dans la gonade d'*Haliotis tuberculata* L. Epaisseur 5 à 7  $\mu$ . Coloration à l'hémalun-éosine sauf pour la coupe 14, colorée au trichrome de Masson (les spermatozoïdes paraissent plus clairs que sur les autres coupes). Gonade femelle 1) en décembre; 2) en janvier; 3) en avril; 4) en mai.

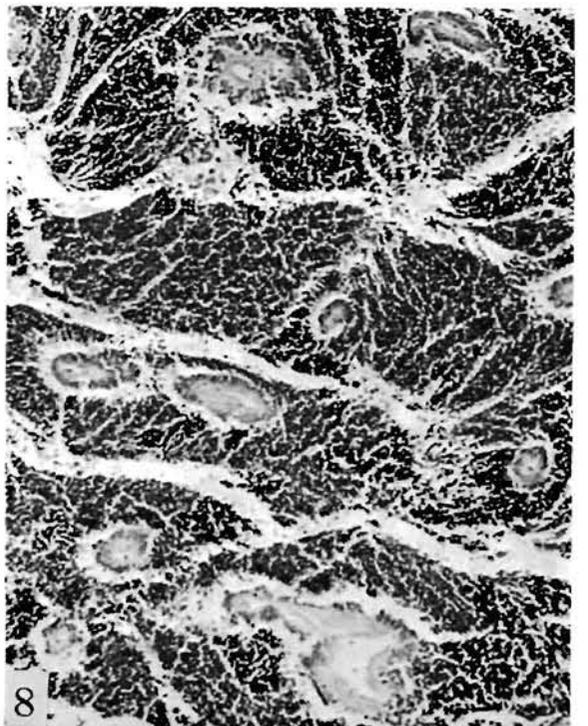
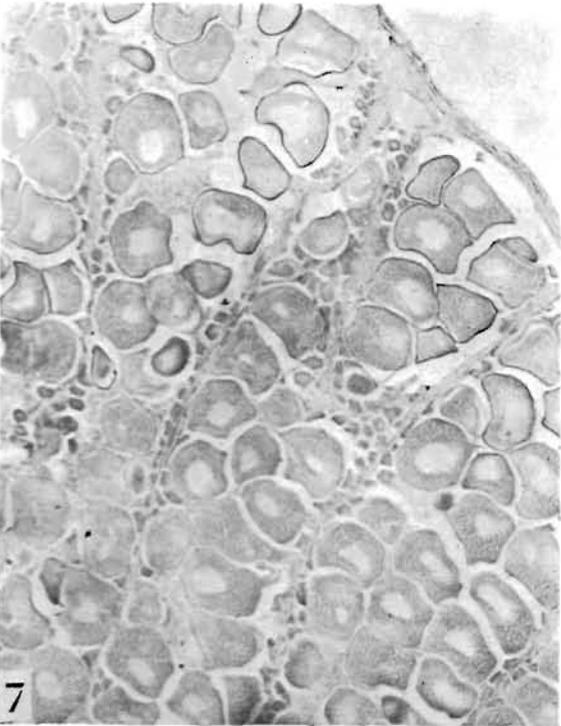
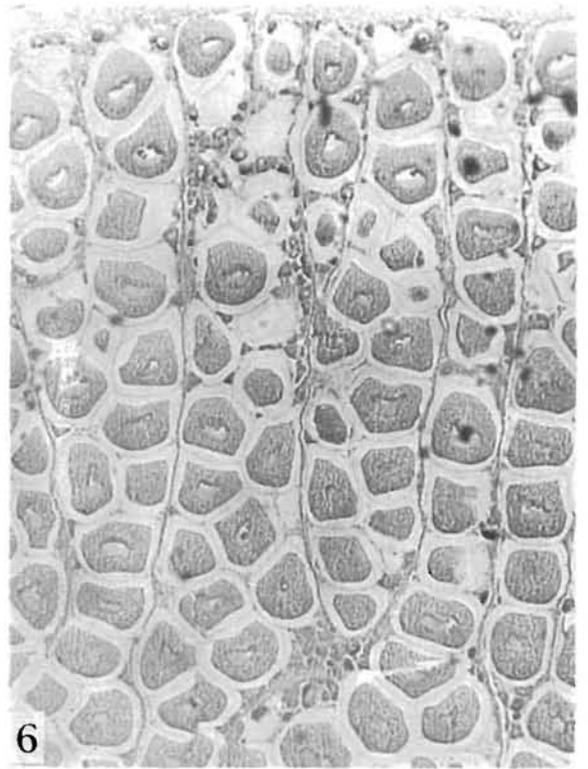
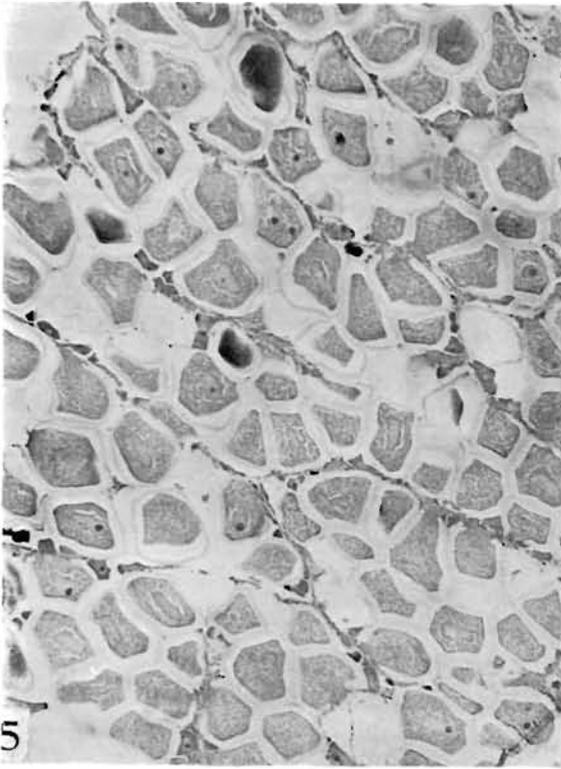


PLANCHE A (suite)

Gonade femelle 5) en juin ; 6) en août ; 7) en novembre ; 8) Gonade mâle en décembre.

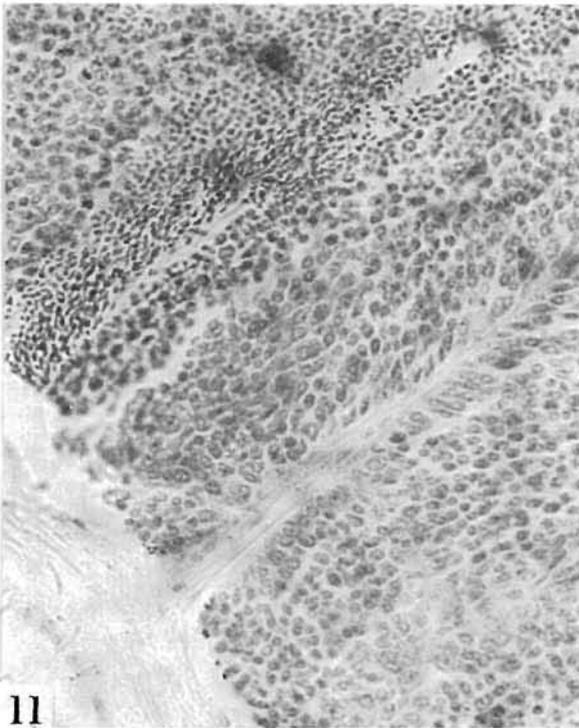
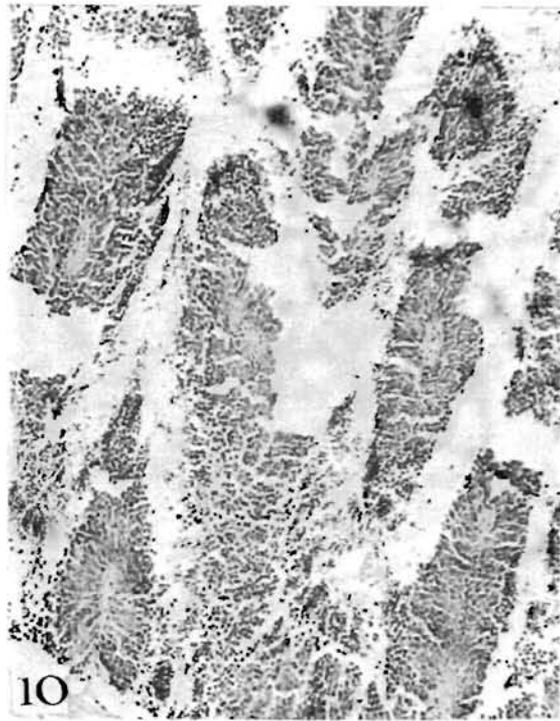
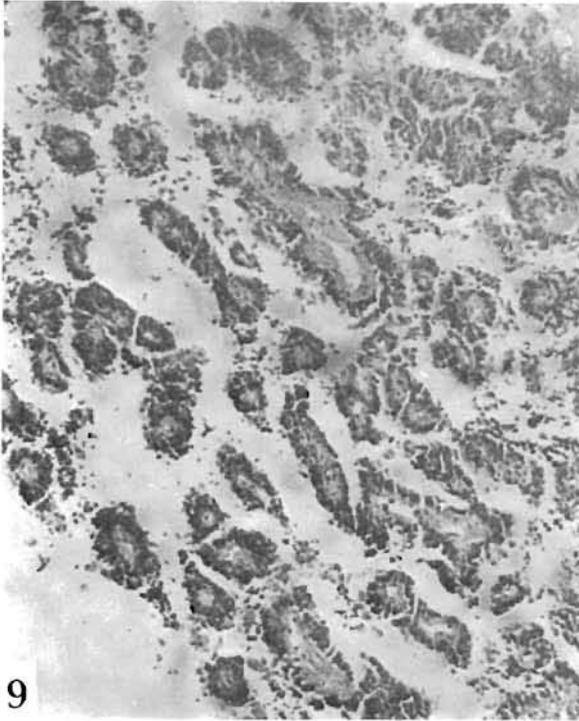


PLANCHE A (suite)

Gonade mâle 9) en janvier; 10) en avril; 11) en juin; 12) en juillet.

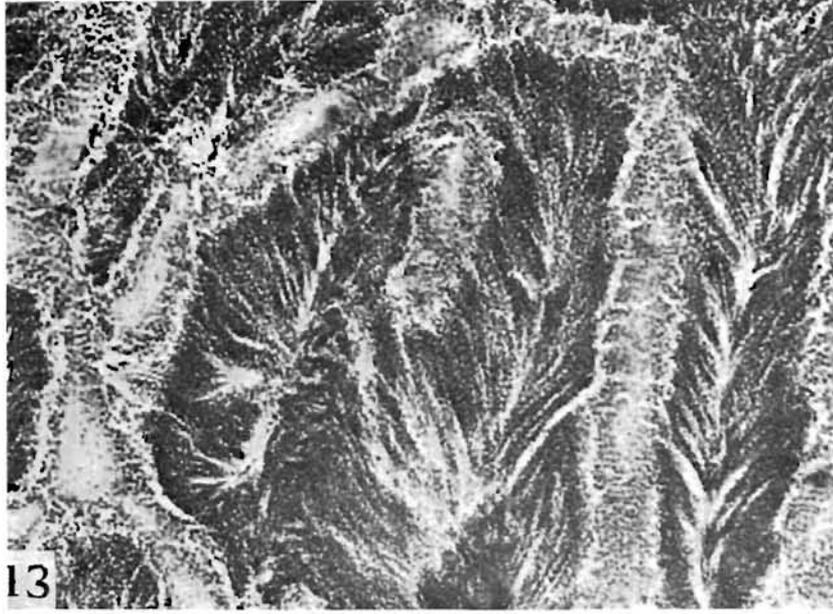


PLANCHE A (suite)

*Gonade mâle* 13) en août ; 14) en novembre.

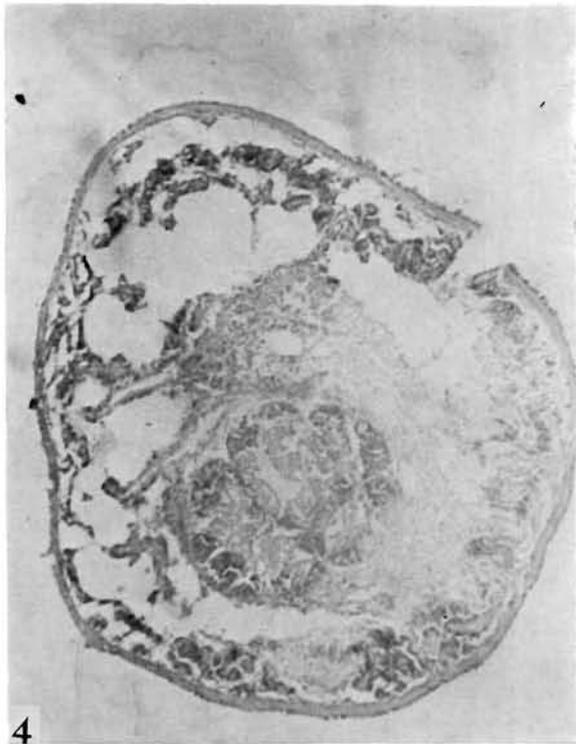
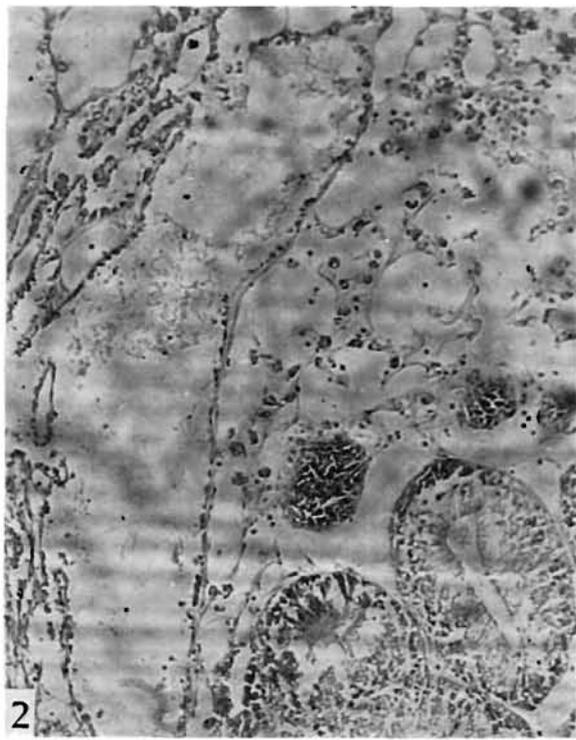
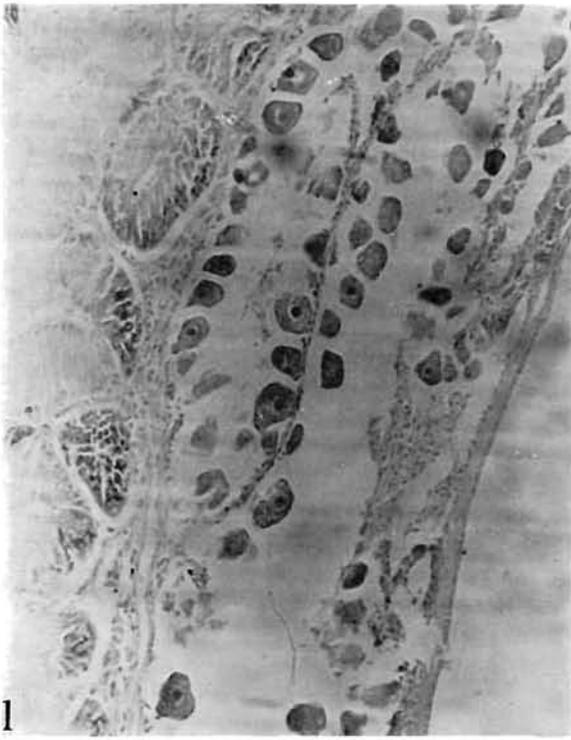


PLANCHE B. 1) Femelle 30 mm (janvier) formation des premiers trabécules; 2) mâle 45 mm (janvier) organisation des premiers tubules (à gauche); tissu conjonctif et lobules hépatiques (à droite); 3) femelle 27 mm (janvier) formation conjonctive de la pointe de l'appendice conique et organisation des premiers follicules; 4) mâle 46 mm (janvier) formation conjonctive, rejetée sur le côté par la glande hépatique et organisation des premiers tubules.

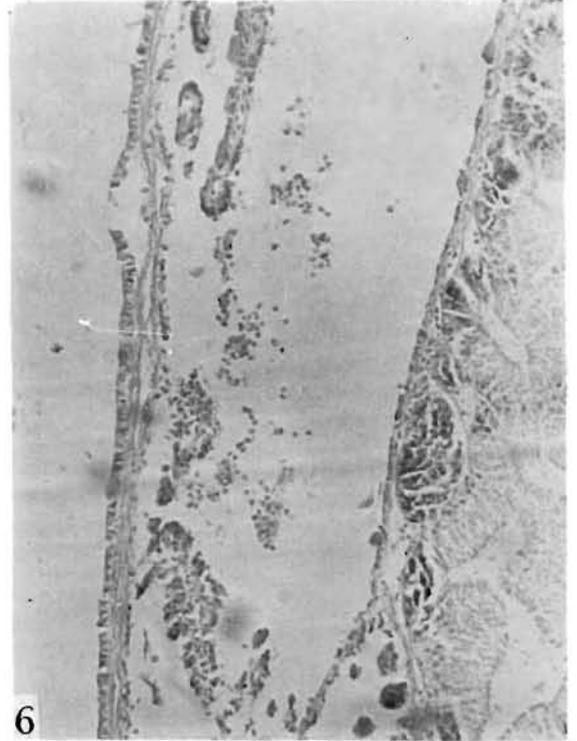
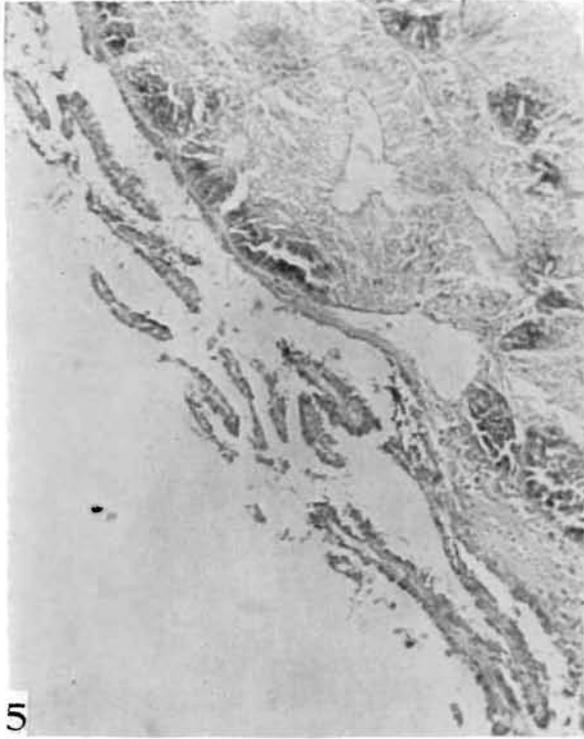


PLANCHE B (suite)

- 5) Hermaphrodite 55 mm (janvier) partie mâle de la gonade. Dans la lumière entre les tubules, on distingue des spermatozoïdes; 6) zone intermédiaire. Les tubules mâles (en haut) ne sont pas entourés de spermatozoïdes; (au milieu) on trouve des amas d'amoebocytes; (en bas) un trabécule avec quelques ovocytes; 7) partie femelle de la gonade; 8) femelle 60 mm (mai) organisation des trabécules par accollement de deux follicules voisins.