

OBSERVATIONS SUR LE FRAI DE MYTILUS EDULIS VAR. GALLOPROVINCIALIS (Lmk.), DATES
PRECISES DE FRAI, FACTEURS PROVOQUANT L'EMISSION DE PRODUITS GENITAUX.

H. Bouxin

Durant sept années, de 1933 à la guerre, j'ai observé dans la région de Concarneau (Finistère) le frai de diverses espèces de Lamellibranches marins, notamment de la Moule commune, Mytilus edulis var. galloprovincialis Lmk.^{*)}

1. - Techniques usuelles

Les travaux sur le frai de la Moule sont extrêmement nombreux. Les auteurs qui s'en sont occupés n'ont pas eu, en général, la possibilité d'observer les émissions elles-mêmes. Ils ont dû se contenter d'en induire l'époque soit d'après l'état des glandes génitales, soit en observant la présence de larves dans le plankton, soit, enfin, d'après la possibilité de fécondations artificielles. Or, si utiles que soient des observations de ce genre, elles ne permettent d'atteindre qu'à une probabilité, de circonscrire qu'une époque relativement peu précise.

La présence d'éléments génitaux mûrs indique que la reproduction est possible à la date de l'observation, mais non que l'émission naturelle soit proche. Si CHIPPERFIELD (1953) estime que chez M. edulis il ne s'écoule que peu de semaines entre la maturité des éléments génitaux et le frai, LAMBERT (1939), pour M. edulis, et YOUNG (1942), pour M. californianus Conrad, pensent qu'il peut s'écouler plusieurs mois entre les deux. Personnellement, j'incline à me ranger à leur avis, au moins pour des animaux très bien nourris; une nourriture abondante accélère l'élaboration des éléments génitaux après la dernière émission de l'année. Encore même faut-il bien préciser ce que l'on entend par maturité sexuelle. Ainsi que l'a montré FIELD (1923) pour M. edulis la vésicule germinale peut être déjà bien développée, la queue du spermatozoïde bien distincte, alors qu'il leur faut encore une période de repos de plusieurs semaines avant qu'ils ne deviennent fonctionnellement actifs. De son côté, YOUNG (1942) a montré que chez M. californianus une gonade mûre peut ne pas répondre à un stimulus auquel serait sensible une gonade presque vide.

De même, provoquer une émission et obtenir une fécondation artificielle prouve qu'à l'époque de l'expérience la reproduction est possible, mais ne prouve pas du tout que le frai ait lieu à ce moment dans la nature. Quand les produits génitaux sont mûrs, en effet leur émission peut être provoquée par quantité de stimuli "non naturels". J'ai souvent observé au cours d'expériences qu'une variation rapide de température d'une dizaine de degrés, le séjour pendant quelques heures en milieu très confiné et non aéré, le brossage de la coquille, l'arrachage du byssus ou même sa simple section suffisaient à déclencher le réflexe d'émission. L'on peut dire que, chaque fois qu'une Moule mûre se trouve dans de mauvaises conditions, elle se débarrasse de ses produits génitaux.

2. La technique employée.

Je me suis donc efforcé, pour obtenir des dates de frai qui eussent la plus grande valeur écologique possible, d'observer directement les émissions en éliminant au maximum ces stimuli.

^{*)} Des recherches taxonomiques sur lesquelles je ne puis m'étendre ici m'ont conduit à considérer que M. Galloprovincialis Lmk. n'est qu'une variété de la "grande" espèce M. edulis L. Toutes les Moules "comestibles" vivant dans la région de Concarneau appartiennent à cette variété.

A cet effet, j'ai procédé comme il suit. 210 Moules adultes, mais non vieilles, étaient choisies comme sujets d'observations. Elles demeuraient fixées, isolées, sur des valves vides et plates de Pecten, utilisées comme collecteurs, afin qu'il fût aisé d'éliminer la vase qui aurait pu s'accumuler entre elles. Je les avais divisées en 7 groupes, un par jour de la semaine. Chaque groupe vivait dans un panier à larges mailles disposé vers le niveau de la basse mer de morte eau le long d'une cale située dans l'arrière-port de Concarneau. Grâce à cette cale l'on pouvait à toute marée sortir de l'eau le panier du jour. Dans un hangar voisin se trouvaient disposées deux cuvettes à fond plat et large ouverture, émaillées de blanc à l'intérieur. Elles pouvaient contenir chacune environ 20 litres d'eau de mer. Chaque jour un nouveau groupe de Moules était mis en observation; il était changé de cuvette après 12 heures; au bout d'une journée il retournait à son panier dans la mer. Ainsi les animaux se reposaient-ils 6 jours sur 7 dans leur milieu naturel; ils n'étaient /pas même touchés à l'occasion de leur séjour en cuvettes, seules, les valves-collecteurs étaient manipulées. De plus, ils ne s'y trouvaient pas dans des conditions asphyxiques; il était facile de s'en rendre compte, soit absolument par dosage de l'oxygène de l'eau des cuvettes, soit plus simplement d'après l'entrebaillement des valves. Pendant les pointes de chaleur, au reste, l'eau était renouvelée aussi souvent qu'il le paraissait nécessaire.

A l'occasion de chaque changement d'eau, plus fréquemment si possible, on regardait s'il n'y avait pas de dépôt de produits génitaux, bien visibles sur le fond brillant de la cuvette.

J'ai recueilli ainsi de 1933 à 1939 de nombreuses observations de frai. Ce n'étaient pas des émissions provoquées, ainsi que j'ai pu le constater en comparant les pontes de mes animaux avec celles de Moules traitées sans ménagement pour un usage commercial dans un parc voisin du lieu d'expérimentation.

On peut objecter à cette technique que le nombre des animaux examinés chaque jour est faible. Des émissions pourraient donc échapper à l'observation. Cette objection n'est valable que dans le cas de faibles émissions. De toutes manières, la première ponte de l'année, qui est massive, ne peut passer inaperçue.

3.- Comportement et âge des Moules lors du frai.

La première émission de l'année se produit avec un caractère de violence extrême. Un des individus (généralement un ♂) commence à entrebailer largement ses valves puis, les refermant un peu, se met à lâcher son sperme en jets blancs, violents et fins. Au bout de quelques minutes d'autres ♂ l'imitent. Ensuite parfois après un temps de latence d'un quart d'heure, les ♀, qui ont aspiré de l'eau chargée de spermatozoïdes, commencent à réagir. Elles émettent à leur tour leurs ovules en petits jets rosés, violents, discontinus. La ponte dure plusieurs heures avec des intervalles de repos. Si l'on recueille les œufs, on constate, que tous les ovules ont été fécondés, soit à l'extérieur, soit dans la cavité palléale; il n'y a que très peu de polyspermie malgré la concentration du sperme.

Après le frai, les Moules sont totalement épuisées; elles demeurent fragiles pendant près d'une semaine.

J'ai vu des Moules frayer dès l'âge d'un an mais, normalement, surtout chez les ♀, la maturité ne paraît atteinte qu'à deux ans. Les Moules qui fraient mesurent d'ordinaire au moins 30 mm. La maturité sexuelle me semble toutefois être chez cette espèce davantage fonction de l'âge que de la taille; j'ai observé la ponte de Moules de deux ans qui, ayant vécu à un niveau supérieur à celui de la mi-marée, ne dépassaient pas 15 mm.

Enfin il est important de noter, que la même Moule peut frayer deux ou, plus rarement, trois fois au cours d'une année; j'é l'ai vérifié à plusieurs reprises sur des individus numérotés.

4.- Les dates de frai.

Relevées à partir de janvier 1933, elles sont rassemblées dans le tableau suivant:

1933	21/3	6/4	2/5	10/5	24&25/5	7/6	14&15/6	21/8	
1934		11/4	30/4	27/5		21/6		19/7	17&18/9
1935	5/3			3&4/5			3/7	9/7	
1936	6&9/3	23/3	5&6/5						
1937	1/2	18&21/3	9&10/4	21/5		18/6	23&27/6	23/7	
1938	14/3	19/4		17/5	22&25/5	9/6			
1939	11/3	3/4		10&11/5			2/7	30/7	

5.-Signification des dates.

Ces dates ne doivent être considérées que comme des "jours préférentiels" au cours de périodes de reproduction dont on peut estimer qu'elles s'étendent au moins de la première date observée à la dernière. Les auteurs s'accordant, en effet, pour penser qu'il n'y a pas chez les Lamellibranches de phases discontinues dans la période globale de reproduction.

Il y a toutes chances pour que les dates observées correspondent aux "poussées" les plus importantes qui se produisent au cours de la période de reproduction. Mon interprétation s'appuie sur l'observation de la quantité de larves dans le plankton du Moros, rivière de Concarneau, et sur celle de la quantité et de la taille du naissain que l'on y trouve fixé sur les collecteurs à chaque grande marée.

La période de reproduction chez la Moule de Bretagne est donc très longue. Elle s'étend du début de mars (exceptionnellement du début de février) à la fin de juillet (exceptionnellement mi-septembre). La première émission annuelle est massive. Les émissions suivantes restent puissantes jusqu'en juin. Entre les émissions les plus importantes du printemps et après juin se produisent des émissions partielles auxquelles ne participe qu'un nombre assez restreint d'individus.

Ces résultats, s'ils diffèrent des conclusions de CHIPPERFIELD (1953), concordent assez bien avec ceux qu'a obtenus M. LE BOUR (1938) à Plymouth. On pourrait admettre avec RUNNSTROM (1927) que la durée de la période de reproduction doit augmenter à mesure que l'on s'éloigne des régions arctiques.

6.-Les facteurs naturels provoquant le frai.

Si l'on se garde raisonner sur des émissions "provoquées", il ne reste qu'à rechercher des coïncidences, que l'on pourrait considérer comme des corrélations aussi étroites que possible entre tel ou tel facteur naturel et le frai pour en déduire une causalité éventuelle.

A.- Les rythmes.

Le rythme lunaire a été observé dans la reproduction de divers Invertébrés marins, notamment par AMIRTHALINGHAM (1928) chez le *Pecten opercularis*. BATTLE (1932), contrairement à FOX (1922-23) pense qu'il existe peut-être chez la Moule. Je n'ai pu le détecter. Si en 1934, d'avril à juillet, les dates de ponte ont pu suggérer un tel rythme, cette coïncidence ne s'est pas confirmée les autres années.

BATTLE (1932), BERNER (1935) et WHEDON (1936) croient, que l'émersion aux heures chaudes déclenche le frai; FIELD (1923) et YOUNG (1945) sont d'avis contraire. Il me semble qu'il s'agit plutôt de l'action d'une forte élévation de température que de l'influence de la marée proprement dite. Je l'ai vérifié expérimentalement et, par ailleurs, mes paniers demeurant à l'ombre de la cale, je n'ai pas observé de rythme de marée.

Par contre, en période de frai un rythme diurne est bien établi. Sauf le cas de frai provoqué les Moules ont toujours frayé de nuit ou aux approches de la nuit. Il était exceptionnel qu'une émission commençât avant 18 heures.

B.-Facteurs occasionnels autres que la température.

De la comparaison des dates de frai avec les conditions météorologiques du moment il semble résulter qu'elles ne jouent aucun rôle. Les émissions se sont produites aussi bien par tempête que par temps calme, par pression barométrique élevée que par pression basse, par pluie continue, par brume, par grains que par temps sec et clair.

BERNER (1935) et YOUNG (1942) estiment, contrairement à FIELD (1923), qu'une variation brusque de la salinité peut déclencher le frai chez la Moule. Il se peut que, dans l'estuaire du Moros, de telles variations jouent un rôle dans les premières émissions, la fin de l'hiver et le printemps étant souvent pluvieux à Concarneau, mais il ne paraît pas y avoir coïncidence rigoureuse. Aux coïncidences observées en avril et septembre 1934 s'opposent d'autres observations de frai par beau temps. La variation brusque de salinité ne serait qu'un stimulus "adjuvant".

On sait aussi, que la présence de produits sexuels dans l'eau de mer déclenche le réflexe de ponte. L'excitation serait peut-être spécifique.

C.-La Température.

Son influence a été très discutée et l'on peut se demander s'il existe chez les Lamellibranches des températures "critiques", en deçà desquelles le frai soit impossible?

Selon les auteurs les divergences sont extrêmes, non seulement d'un genre à l'autre, mais aussi entre les espèces d'un même genre et parfois entre différentes colonies d'une même espèce.

L'influence de la température serait douteuse chez *M. californianus* (WHEEDON 1936, YOUNG 1945). *M. recurvus* ne fraierait qu'au delà de 24-25°C (NELSON 1928).

Chez *M. edulis* les conclusions sont contradictoires. Ou bien il n'existerait pas de corrélation marquée entre frai et température de l'eau (BATTLE 1932), ce qui s'accorderait avec une période de frai susceptible de s'étendre à toute l'année dans un pays aussi frais que le Danemark (RUNNSTROM 1927), ou bien la température critique serait de 9 à 10°C (LAMBERT 1939), 9,5 à 12,5°C (CHIPPERFIELD 1953), 10 à 12°C (NELSON 1928).

De même, tandis que BERNER (1935) croit la Moule plutôt sensible à un accroissement rapide de température qu'à un seuil de température, FIELD (1923) est d'avis contraire.

Sans aller jusqu'à grouper les Lamellibranches aussi systématiquement que l'a fait NELSON (1928) selon des températures critiques de frai distantes de 5 en 5°C, il est permis de penser (cf. les relevés de RUNNSTROM 1927) que plus le seuil thermique de reproduction d'une espèce est bas, plus sa répartition est étendue. La corrélation peut n'être pas totale, ainsi que le montrent les beaux travaux de THORSON (1936) sur les Invertébrés benthiques du Groenland et sur ceux de l'Øresund (1946).

Personnellement, j'ai abouti aux conclusions suivantes:

1) sous réserve d'un "temps de latence" pouvant dépasser une heure et du fait que je n'ai pu raisonner que sur les températures diurnes moyennes sans tenir compte des variations rapides d'une durée inférieure à la demi journée, j'estime que les Moules fraient plutôt en période de variation de température que quand la température est stable. J'ai observé que, dans 65% des cas, le frai avait lieu en période de température croissante, dans 22% des cas par température stationnaire, dans 13% des cas par température décroissante. Ces proportions sont valables pour la Moule, mais sont différentes chez d'autres Lamellibranches, ainsi que je le montre dans une autre publication en cours.

2) par ailleurs, j'ai observé avec une extrême netteté que les Moules émettaient leur frai dès que la température atteignait 10°C. Ce seuil de température était toujours le même, que le début de l'hiver ait été froid ou doux. Il en est résulté une variation très grande dans la date du premier frai: le février en 1937, le avril en 1934 alors que, normalement, le frai se produit courant mars.

Il existe donc, pour cette espèce, une température critique de frai très stricte, correspondant à la température diurne moyenne de 10°C. J'estime valable de raisonner sur la température diurne moyenne car, si, comme l'ont fait remarquer GALTSOFF (1938) et nombre d'autres auteurs avec lui, la température de l'eau en surface près de la côte peut varier au cours de la journée, à Concarneau la variation, qui peut atteindre de 3 à 5°C en été, n'est que de l'ordre de 1°C au début du printemps. Elle peut même être encore plus faible quand le ciel est couvert, ce qui est souvent le cas en cette saison.

J'ajouterai que si, après que l'eau a atteint 10°C pour la première fois, sa température vient à baisser pendant quelques jours, ce qui peut arriver quand l'échauffement annuel a débuté précocement, le frai cesse aussitôt; il n'est susceptible de reprendre que quand l'eau atteint à nouveau 10°C.

En résumé, il semble, que l'on puisse concevoir les périodes de frai comme conditionnées par deux facteurs fondamentaux: une maturation plus ou moins longue, dépendant de la nutrition et de la température au cours de ce processus (automne et hiver) puis une température critique de frai, sensibilisant, peut-être par simple activation du métabolisme, des animaux chargés de produits sexuels arrivés à maturité.

Une fois qu'ils sont parvenus à cet état instable, les dates de frai dépendraient de facteurs secondaires, de stimuli ou quelque sorte "instantanés", qu'ils soient d'ordre physique, variations brusques de température ou de salinité, chocs, tiraillements, ou bien d'ordre chimique, émission de substances diffusées dans le voisinage par des éléments génitaux ou, peut-être même, par des Algues.

Il serait souhaitable que des observations de ce genre puissent être suivies tout au long d'une côte s'étendant sur de nombreux degrés en latitude, comme la côte française de Dunkerque à Biarritz. Il est possible que le seuil thermique varie légèrement selon la latitude mais, si les conditions de nutrition, notamment, demeurent très bonne (estuaires drainant une eau riche en matières organiques), il paraît très vraisemblable que de telles observations comparatives confirmeraient l'ensemble des présentes conclusions.

BIBLIOGRAPHIE

- AMIRTHALINGHAM, C. 1928 "Lunar periodicity in reproduction in Pecten"
J.Mar.Biol.Assoc. Plymouth 15 pp.605-641.
- BATTLE, H.I. 1932 "Rhythmic sexual maturity and spawning of certain bivalve mollusks."
Contr. Canad.Biol.(N.S.) 7, pp.255-276.
- BERNER, L. 1935 "La reproduction des Moules comestibles (Mytilus edulis L. et Mytilus galloprovincialis Lmk.) et leur répartition géographique."
Bull.Inst.océanogr. Monaco. 680. pp.1-8.
- CHIPPERFIELD, P.N.J. 1953 "Observations on the breeding and settlement of Mytilus edulis (L.) in British waters."
J.Mar.Biol.Assoc.Plymouth, 32. pp.449-476.
- FIELD, I.A. 1923 "Biology and economic value of the sea mussel Mytilus edulis."
Bull.Bur.Fish.Washington 36. pp.127-259.

- 8 -
- FOX, H.M. 1922 "Lunar periodicity in Reproduction?"
Nature London 109, pp.237-238.
- " " 1923 "Lunar periodicity in reproduction."
Proc.R.Soc.London B.95, pp.523-550.
- GALTSOFF, P.S. 1938 "Physiology of reproduction in Ostrea virginica.
II. Stimulation of spawning in the female oyster."
Biol.Bull.Woods Hole 75, pp.286-307.
- LAMBERT, L. 1939 "Recherches sur les cultures et la Biologie des
Mollusques comestibles."
Rev.Trav.Office Sc.Techn.Pêches Marit. 12, 3ème
partie, pp. 155-162.
- LE BOUR M.V. 1938-1939 "Notes on the breeding of some Lamellibranchs from
Plymouth and their larvae."
J.Mar.Biol.Assoc. Plymouth, 23, pp.119-144.
- NELSON, T.C. 1928 "On the distribution of critical temperatures for
spawning and for ciliary activity in bivalve
molluscs."
Science N.Y. 67, pp.220-221.
- RUNNSTRÖM, S. 1927 "Über die Thermopathie der Fortpflanzung und Entwicklung
mariner Tiere in Beziehung zu ihrer geographischen
Verbreitung."
Bergens Museums Årbok 1927(1928)no.2. pp.1- 67.
- THORSON, G. 1936 "The larval development, growth and metabolism of Arctic
marine bottom Invertebrates compared with those of
other seas."
Medd. Grønland, 100, pp. 1-155.
- " " 1946 "Reproduction and larval development of Danish Marine
Bottom Invertebrates, with special reference to the
planktonic larvae in the Sound (Øresund)."
Medd. Komm. Dan.Fis.Khavunders.København.Ser.Plankton
IV no.1. pp.1-528.
- WHELDON, W.F. 1936 "Spawning habits of the mussel Mytilus californianus
Conrad, with note on the possible relation to mussel
poison."
Univ.Calif.Publ.Zool. 41, pp.35-43.
- YOUNG, R.T. 1942 "Spawning season of the Californian mussel Mytilus
californianus."
Ecology Brooklyn 23, pp.490-492.
- " " 1945 "Stimulation of spawning in the mussel Mytilus
californianus."
Ecology Brooklyn 26, pp.58-69.
-