

T H E S E

présentée

A L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE

pour l'obtention

DU DOCTORAT DE 3ÈME CYCLE

Spécialité : OCEANOGRAPHIE

Mention : BIOLOGIE

par

JEAN-CLAUDE COCHARD

Sujet :

RECHERCHES SUR LES FACTEURS DÉTERMINANT LA SEXUALITÉ  
ET LA REPRODUCTION CHEZ *HALIOTIS TUBERCULATA* L.

Soutenue le 6 MARS 1980 devant la Commission d'examen :

MM.	A. LUCAS	Président
	J.P. FLASSCH	} Examineurs
	M. GLÉMAREC	
	L. LAUBIER	
	P. LUBET	

A Erlé,

A Odile,

A nos parents.

## A V A N T - P R O P O S

*En préambule à cet exposé, je tiens à remercier tous ceux qui, de près ou de loin, ont contribué à l'élaboration de ce travail :*

*C'est pour moi un devoir bien agréable que de remercier Monsieur le Professeur A. LUCAS qui, en m'accueillant dans son laboratoire en 1975, m'a permis de reprendre mes études. Il n'a cessé depuis de me prodiguer aide et encouragements. Qu'il veuille bien me permettre de lui exprimer ici ma profonde gratitude.*

*Ce travail a été réalisé au Centre Océanologique de Bretagne. Je dois à Monsieur L. LAUBIER d'avoir pu disposer de cet outil exceptionnel ; je le remercie d'avoir bien voulu faire partie de ce jury.*

*Monsieur J.P. FLASSCH m'a proposé le sujet de ce travail. Pendant sa réalisation, il ne m'a ménagé ni son aide ni ses conseils, ni ses critiques avisées. Je tiens à lui redire mon amicale reconnaissance.*

*Monsieur le Professeur P. LUBET m'a fait l'honneur de s'intéresser à mes recherches. Je le remercie d'avoir accepté de juger cet ouvrage.*

*Monsieur le Professeur M. GLÉMAREC m'a accueilli dans son laboratoire pendant mon stage de D.E.A. Je lui suis particulièrement reconnaissant de participer à ce jury.*

Madame A. LAUBIER m'a initié aux techniques de l'histologie, qu'elle trouve ici l'expression de mes plus sincères remerciements.

Ma reconnaissance va également à P. GROS qui, après m'avoir guidé pendant mon stage de D.E.A., n'a cessé de me faire bénéficier de ses compétences en matière de statistiques.

Ce travail n'aurait pu être mené à bien sans l'aide de C. AVELINES et de P.Y. GUENOLE. Leur parfaite connaissance des ormeaux et leur assistance efficace m'ont été d'un grand secours. Je tiens à les remercier, ainsi que C. MARIE et l'équipe des plongeurs du T.D.I. qui ont toujours accepté avec enthousiasme d'effectuer les prélèvements que je leur demandais, dans des conditions parfois difficiles.

Je ne saurais oublier :

- Toute l'équipe du Laboratoire d'Aquaculture, en particulier Messieurs J. ROBIN et F.J. GATESOUBE, dont l'amitié et les conseils me furent précieux.

- Le personnel des Services Généraux, particulièrement Messieurs F. GOURMELEN, A. FERRY, F. CUEFF, qui ont réalisé, avec compétence et gentillesse, les travaux nécessaires à mes expériences.

Enfin, cet ouvrage n'aurait pu être réalisé dans sa forme définitive sans le concours de Madame M.N. DENIEL qui a su déchiffrer avec patience un manuscrit peu engageant ; Madame BERGOT, Messieurs CASTEL, COPILET et MARC, qui en ont assuré l'impression et la reliure.

# SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	1
<u>1 - MATERIEL ET METHODES</u>	
1.1. METHODES GENERALES	7
1.1.1. L'IDENTIFICATION DU SEXE DES ORMEAUX	7
1.1.2. L'INDICE GONADIQUE	8
1.1.3. L'ETUDE HISTOLOGIQUE	11
1.1.4. LE REGIME ALIMENTAIRE DES ORMEAUX EN ELEVAGE	14
1.2. L'ETUDE SUR LES ADULTES	14
1.2.1. LE MILIEU NATUREL	14
1.2.1.1. Le site des prélèvements	14
- <i>le choix du site</i>	14
- <i>présentation du site</i>	16
1.2.1.2. Les prélèvements	16
1.2.1.3. Le traitement des échantillons	17
1.2.1.4. Etude de la croissance dans le milieu naturel	18
1.2.2. LE CONDITIONNEMENT DES REPRODUCTEURS	20
1.2.2.1. Technologie des élevages	20
1.2.2.2. Mise en place du protocole expérimental	22
1.2.2.3. Le contrôle de la maturation	23
1.2.2.4. La croissance des reproducteurs	23
1.2.2.5. La consommation individuelle de nourriture	25
1.2.2.6. Pontes et élevages larvaires	25

2.2. VERIFICATIONS COMPLEMENTAIRES SUR LE TAUX DE MASCULINITE	61
2.2.1. LE COMPORTEMENT DES ADULTES	61
2.2.2. COMPARAISON DES CROISSANCES EN ELEVAGE EXTENSIF	64
2.3. L'INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LA REPRODUCTION DES ADULTES EN CAPTIVITE	67
2.3.1. L'INDICE GONADIQUE	67
2.3.2. L'ETUDE HISTOLOGIQUE DE LA MATURATION	73
2.3.3. L'ALIMENTATION DES ORMEAUX PENDANT LA MATURATION	76
2.3.4. L'UTILISATION DES RESERVES METABOLIQUES PENDANT LA MATURATION	79
2.3.5. LA CROISSANCE DES REPRODUCTEURS	80
2.3.6. LA MATURETE SEXUELLE	84

### 3 - LA SEXUALITE DES JEUNES ORMEAUX

#### D'ECLOSERIE

3.1. OBSERVATIONS PRELIMINAIRES	91
3.1.1. HISTOLOGIE DE LA GONADE DES JEUNES ORMEAUX	92
3.1.2. LA STABILITE DU CARACTERE MALE	93
3.2. INFLUENCE DE L'ECLAIREMENT ET DE LA DENSITE D'ELEVAGE SUR LA SEXUALITE	95
3.2.1. PROTOCOLE EXPERIMENTAL	96
3.2.2. RESULTATS	96
3.2.2.1. La sexualisation	97
3.2.2.2. Le taux de masculinité	97
3.2.2.3. La croissance	100
3.2.2.4. La taille de sexualisation	102

1.3. L'ETUDE DES JUVENILES D'ECLOSERIE	26
1.3.1. TECHNOLOGIE DE LA PRODUCTION	26
1.3.1.1. L'écloserie d'Argenton	27
1.3.1.2. La production des juvéniles	30
- <i>l'élevage larvaire</i>	30
- <i>l'élevage postlarvaire et des juvéniles</i>	30
- <i>le prégrossissement de 6 mois à 1 an</i>	32
1.3.2. TECHNIQUES PARTICULIERES AUX EXPERIENCES SUR LES JUVENILES	32
1.3.2.1. Les expériences sur la densité d'élevage et l'intensité lumineuse	32
1.3.2.2. L'étude de l'influence de la photopériode	32
1.3.2.3. Expérience sur la sexualisation artificielle et naturelle	35

## 2 - R E S U L T A T S   S U R   L E S   A D U L T E S

2.1. ETUDE DE LA POPULATION DU MILIEU NATUREL	39
2.1.1. LA CROISSANCE	39
2.1.2. LE SEX-RATIO	44
2.1.3. LES ASPECTS HISTOLOGIQUES D'UN CYCLE SEXUEL	46
2.1.3.1. Le cycle sexuel mâle	46
2.1.3.2. Le cycle sexuel femelle	48
2.1.4. ACQUISITION DE LA MATURETE SEXUELLE	48
2.1.5. RELATION ENTRE LA TAILLE DES ORMEAUX ET LA VALEUR DE L'INDICE GONADIQUE	50
2.1.6. L'ETUDE DU CYCLE SEXUEL PAR LA METHODE DE L'INDICE GONADIQUE	51
2.1.7. LES FACTEURS METABOLIQUES DANS LA REPRODUCTION	53
2.1.8. L'ACTION DES FACTEURS EXTERNES	56

3.3. INFLUENCE DE L'INTENSITE LUMINEUSE	105
3.3.1. PROTOCOLE EXPERIMENTAL	105
3.3.2. RESULTATS	106
3.3.2.1. La sexualisation	106
3.3.2.2. Le taux de masculinité	108
3.3.2.3. Les mesures de l'indice gonadique	111
3.3.2.4. La croissance	111
3.4. INFLUENCE DE LA PHOTOPERIODE	117
3.4.1. PROTOCOLE EXPERIMENTAL	117
3.4.2. RESULTATS	118
3.4.2.1. La sexualisation	118
3.4.2.2. Le taux de masculinité	121
3.4.2.3. La mortalité	123
3.4.2.4. La croissance	123
3.5. INFLUENCE DU BLOCAGE DE LA SEXUALITE	125
3.5.1. PROTOCOLE EXPERIMENTAL	125
3.5.1.1. La préparation des juvéniles en éclosion	125
3.5.1.2. La population à la fin de la préparation	126
3.5.1.3. Deuxième phase de l'expérience	128
3.5.2. RESULTATS	129
3.5.2.1. La sexualisation	129
3.5.2.2. Le taux de masculinité	131
3.5.2.3. La croissance	134



## 4 - D I S C U S S I O N

4.1. LA SEXUALITE	141
4.1.1. LE DETERMINISME DU SEXE CHEZ L'ORMEAU	143
4.1.2. LA DIFFERENCIATION SEXUELLE	147
4.1.3. LE CYCLE DE REPRODUCTION	147
4.2. REMARQUES SUR LA CROISSANCE	154
C O N C L U S I O N	157
BIBLIOGRAPHIE	161

## INTRODUCTION

Les ormeaux, Mollusques Gastéropodes Prosobranches de grande valeur marchande, vivent sur les côtes rocheuses de tous les continents. En 1972, la production mondiale, par pêche en scaphandre, était de 22 000 tonnes (OLLEY et THROWER, 1977) et portait sur une quinzaine des 130 espèces et sous-espèces que compte le genre *Haliotis* (COX, 1962).

En Europe, *Haliotis tuberculata* L. fait l'objet d'une pêche d'appoint à pied dont l'intérêt est aujourd'hui plus sportif qu'économique. En 1976, la production française n'était estimée qu'à 5,3 tonnes ; en effet, la réglementation ne laisse à cette activité qu'un caractère très artisanal et la restreint aux seules grandes marées d'équinoxe. La plus grande partie du stock réparti entre +1 et -15 m est inaccessible à pied et reste inexploitée malgré l'importance du marché potentiel démontrée par une étude de l'Ecole Supérieure de Commerce de Brest (1978).

Le développement d'une pêche commerciale par plongeurs professionnels n'étant pas envisageable dans l'actuel contexte de la législation française, le Centre National pour l'Exploitation des Océans (C.N.E.X.O.) a lancé, en 1972, un programme de recherches sur l'élevage de ce mollusque, afin de promouvoir un nouveau type d'activités sur le littoral de faciès rocheux généralement peu exploité.

Les premiers essais de reproduction artificielle en laboratoire, commencés en 1973, ont permis la création, dès 1976, d'une unité expérimentale de production de naissain d'ormeaux à Argenton (Finistère) destinée essentiellement à produire des juvéniles d'un an pour les essais de grossissement en milieu naturel dans la zone intertidale.

Cependant, si les techniques d'élevage en milieu contrôlé sont actuellement maîtrisées (FLASSCH *et al.*, 1974 ; MAZURIER, 1975 ; FLASSCH et WOITELLIÉ, 1977 ; KOIKE, 1978), l'obtention de larves viables à partir de reproducteurs conditionnés en captivité reste aléatoire, surtout en dehors de la période normale de reproduction, de juin à septembre. GIRARD (1972) et HAYASHI (1977) observent que dans la nature le cycle de reproduction de *H. tuberculata* est soumis à l'influence des variations saisonnières de température ; mais les essais réalisés en faisant varier ce seul facteur n'avaient pas permis, en éclosérie, l'étude précise de son action. Le premier propos de cette étude sera donc de mieux préciser les facteurs écologiques agissant sur le cycle de reproduction et d'en dégager les principes d'un conditionnement efficace des géniteurs.

D'autre part, en éclosérie, les phénomènes sexuels apparaissent très tôt puisque dès l'âge de 4 à 6 mois des gonades sont visibles, à 8 mois environ les émissions de gamètes deviennent fréquentes et à 1 an, plus de 80 % des individus sont apparemment sexués, le taux de masculinité est alors de 70 % environ (FLASSCH, comm. pers.). Aucun phénomène analogue n'est signalé dans la littérature pour les autres espèces d'ormeaux élevés par l'homme. Cette activité sexuelle semble cependant très précoce, car les auteurs s'accordent à penser que, dans la nature, la sexualisation de *H. tuberculata* n'intervient qu'au cours de la seconde année d'âge et la première reproduction à trois ans environ pour des ormeaux de 40-50 mm de longueur ; en outre, bien que les observations concernant les individus de petite taille (moins de 40 mm) soient peu nombreuses, ils admettent que les femelles sont plus précoces que les mâles (STEPHENSON, 1924 ; CROFTS, 1929 ; GIRARD, 1972, HAYASHI, 1977). Ces auteurs n'ont pas étudié la relation entre la taille des

ormeaux et le taux de masculinité, mais celui-ci, examiné globalement, n'est jamais significativement différent de 50 % (HAYASHI, 1977).

Quelques cas de prépondérance des mâles sont signalés pour d'autres espèces d'haliotides dans la littérature (BOLOGNARI, 1953 ; SINCLAIR, 1963 ; SHEPHERD et LAWS, 1974 ; PEARSE, 1978) mais, pour l'ensemble du genre, les sexes sont le plus souvent en proportions égales.

Différents mécanismes pouvant être responsables de ces taux de masculinité ont été invoqués :

1°) L'hypothèse d'un changement de sexe a été avancée par BOLOGNARI (1953) et GIRARD (1972) ;

2°) SHEPHERD et LAWS (1974) ont signalé un biais d'échantillonnage pour *H. ruber* dû au comportement des mâles qui, généralement situés à l'entrée des cavernes les abritant, sont plus accessibles que les femelles ;

3°) SHEPHERD et HEARN (sous presse) ont démontré l'existence d'une croissance différentielle chez *H. laevigata*, responsable de la baisse des proportions de mâles dans les classes de tailles élevées.

A ces mécanismes démontrés ou supposés peuvent s'ajouter les suivants :

- Des mortalités différentielles, soit en éclosion, soit dans le milieu naturel ;

- La différenciation sexuelle peut être orientée vers le sexe mâle par suite des conditions de l'élevage artificiel ;

Le but de ce travail sera donc de préciser par une étude écologique et une recherche expérimentale, les facteurs agissant sur la sexualité et sur la reproduction, de vérifier l'incidence de la sexualité précoce sur le taux de croissance des ormeaux d'éclosion et, enfin, de rechercher la cause des différences remarquées entre les taux de masculinité évalués en élevage et dans la nature.

CHAPITRE 1

---

MATÉRIEL ET MÉTHODES

## 1 - MATERIEL ET METHODES

### 1.1. METHODES GENERALES

#### 1.1.1. L'IDENTIFICATION DU SEXE DES ORMEAUX

Il n'existe pas de caractères sexuels secondaires chez l'ormeau, l'identification du sexe doit donc se faire par l'observation de la gonade.

Chez les adultes matures ou prématures provenant du milieu naturel la distinction est possible sans dissection ; le pied de l'animal étant rabattu vers l'avant (fig. 1), la glande génitale femelle vue par transparence à travers le manteau apparaît gris-ardoise, la gonade mâle est blanc-crème. Après la ponte ou pendant le repos sexuel, les gonades peuvent prendre toutes les nuances de l'ivoire au vert-olive et, bien que les femelles soit généralement plus foncées, les confusions sont très fréquentes. Il a donc été jugé préférable de vérifier systématiquement les identifications par l'examen à la loupe binoculaire de pièces de gonades fixées au formol ou au liquide de Bouin.

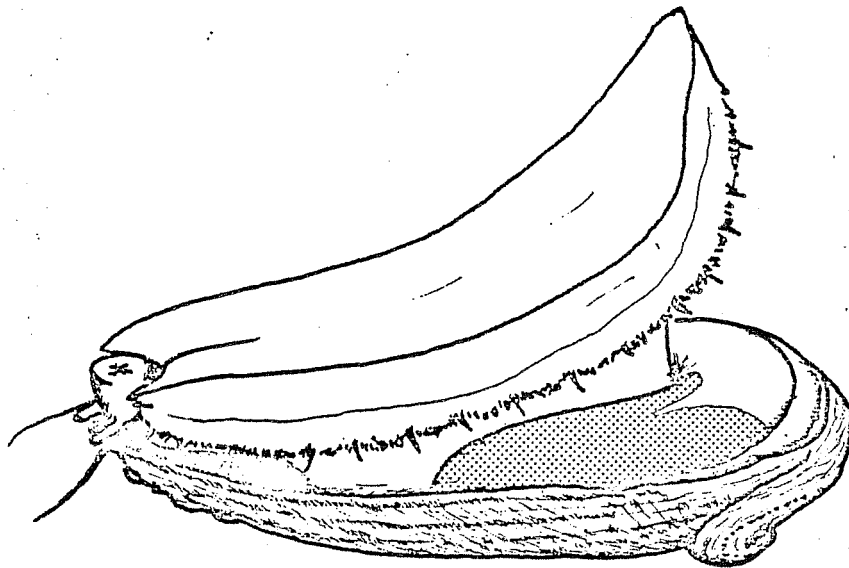


FIGURE 1 - Position de l'ormeau pour l'identification du sexe (la gonade est représentée par la trame).

Pour les jeunes ormeaux d'écloserie, la distinction est plus précise sur les animaux vivants, elle est facilitée par l'extrême finesse du manteau et par le fait que le testicule produit très rapidement les spermatozoïdes responsables de sa couleur blanche. Les gonades femelles sont de couleur vert-olive au début et vert foncé ou bleu marine à maturité. Le dessin caractéristique des lames conjonctives portant les ovocytes améliore encore la détermination. La fiabilité de celle-ci a été contrôlée à de nombreuses reprises sur des animaux fixés au bouin, à la loupe binoculaire, ou sur des frottis de tissus fixés au bouin et colorés au trichrome de Masson, au microscope.

Le taux de masculinité évalué d'après ces observations est le pourcentage de mâles dans le total des animaux sexués observés dans un échantillon. Les individus apparemment non sexués ne sont pas pris en compte dans ce calcul. Le terme de Sex-Ratio sera entendu dans le sens de taux de masculinité.

#### 1.1.2. L'INDICE GONADIQUE

La gonade de l'ormeau enveloppe la glande digestive dans l'appendice conique situé sur le côté droit de l'animal. Lorsqu'elle est bien développée, elle envahit le côté gauche jusqu'à la branchie en longeant le muscle columellaire sous la masse viscérale.

Contrairement aux observations de BOLOGNARI (1953) sur *Haliotis lamellosa* Lmk, la gonade d'*H. tuberculata* ne s'étend pas à partir de la pointe de l'appendice conique, mais prend naissance entre les deux feuillets de la cavité coelomique à la face interne de l'appendice. La figure 2 montre l'extension de la gonade au cours de son développement chez un jeune individu d'élevage.

La fragilité des tissus et leur caractère diffus rendent la dissection de la gonade impossible sur l'animal frais et malaisée après durcissement

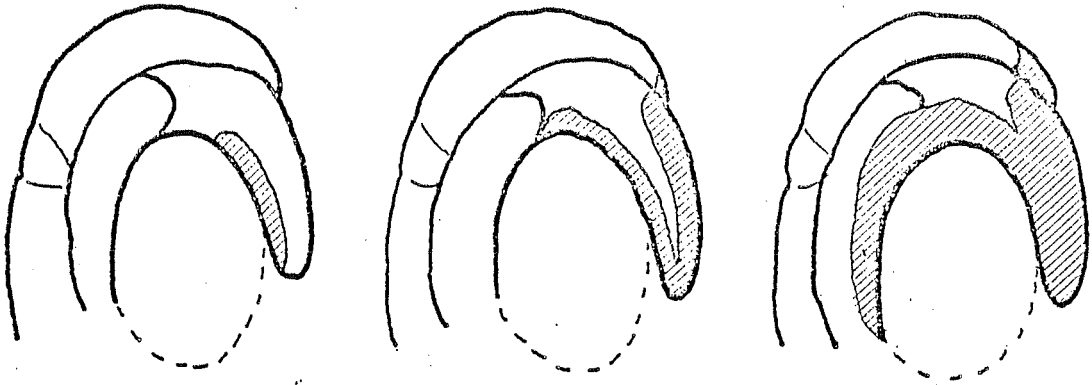


FIGURE 2 - Evolution de la glande génitale chez un juvénile. Vue de dessous.

par un fixateur. Quoique cette technique ait été utilisée (WEBBER et GIESE, 1969), le rapport gonado-somatique est particulièrement difficile à évaluer surtout sur de petits individus.

L'état de maturité sexuelle est donc évalué en rapportant la surface occupée par le tissu germinatif à la surface totale d'une section de l'appendice conique (INO et HARADA, 1961 ; NEWMAN, 1967 ; GIRARD, 1972 ; SHEPHERD et LAWS, 1974 ; HAYASHI, 1977).

$$\text{Indice gonadique (I.G.)} = \frac{\text{Surface du tissu germinatif}}{\text{Surface totale}} \times 100$$

La section étudiée est située à mi-distance entre la pointe de l'appendice conique et l'empreinte de l'apex de la coquille (fig. 3). Ce choix permet de limiter l'influence de l'extension anatomique de la gonade sur la valeur de l'indice.

Les contours de la section totale et de la glande digestive sont dessinés à la chambre claire. L'emploi d'un planimètre étant apparu peu pratique en routine, les dessins sont découpés et pesés à la balance de précision. L'indice gonadique est donc obtenu par la formule :

$$\text{I.G.} = \frac{\text{Poids du dessin de la section totale} - \text{Poids du dessin de la glande digestive}}{\text{Poids du dessin de la section totale}} \times 100$$



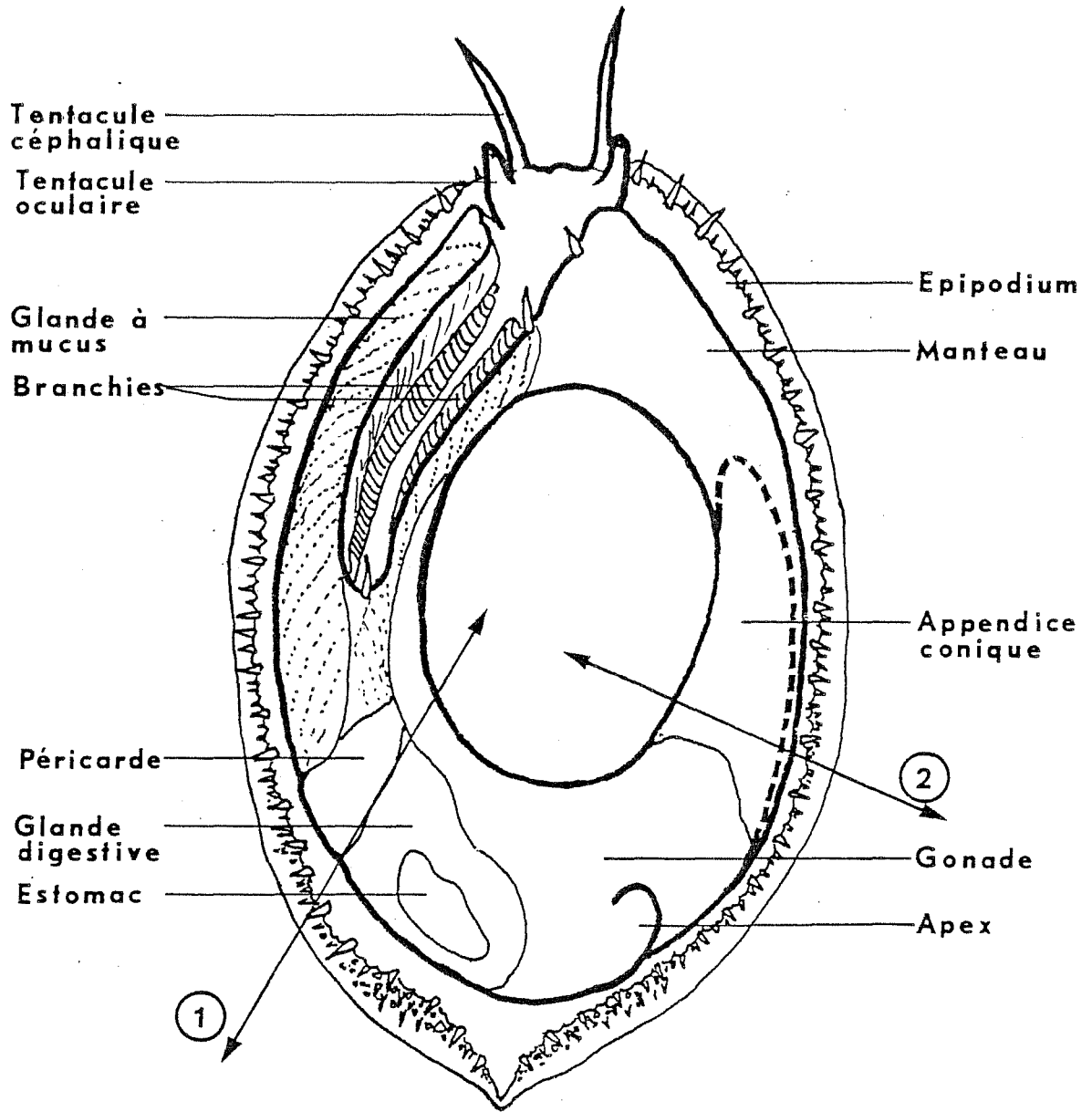


Fig. 3 - ORMEAU EN VUE DORSALE, coquille enlevée

- ① Plan de dissection de l'appendice gonadique
- ② Position de la mesure de l'INDICE GONADIQUE

### 1.1.3. L'ETUDE HISTOLOGIQUE

Les échantillons destinés aux observations histologiques sont fixés au liquide de Bouin. Le butanol est utilisé en attente après déshydratation éthylique.

Les coupes de 4 ou 5 microns d'épaisseur sont colorées au trichrome de Masson, variante de Goldner.

Les descriptions de GIRARD (1972) ont servi de base à l'identification des cellules germinales. La gonade mâle est organisée en un réseau de fins filaments conjonctifs anastomosés, prenant naissance sur les parois de la cavité coelomique. Sur ces "tubules" (NEWMAN, 1967 ; GIRARD, 1972) s'enracinent les protogonies et les spermatogonies, lesquelles sont libérées au moment de la méiose. Toute la lignée spermatogénétique est ainsi disposée en couches successives autour du tubule. (Planche I).

L'importance numérique de chaque type cellulaire est évaluée d'après une échelle arbitraire basée non pas sur les proportions numériques d'un type dans l'ensemble de la lignée, mais sur les variations de l'épaisseur de sa couche au cours du cycle sexuel.

Dans la gonade femelle, la cavité coelomique est fragmentée en compartiments par des lames de tissu conjonctif, généralement appelées "trabécules" (CROFTS, 1929 ; BOLOGNARI, 1953 ; NEWMAN, 1967 ; GIRARD, 1972). A leur surface sont implantées les cellules germinales femelles. (Planche I).

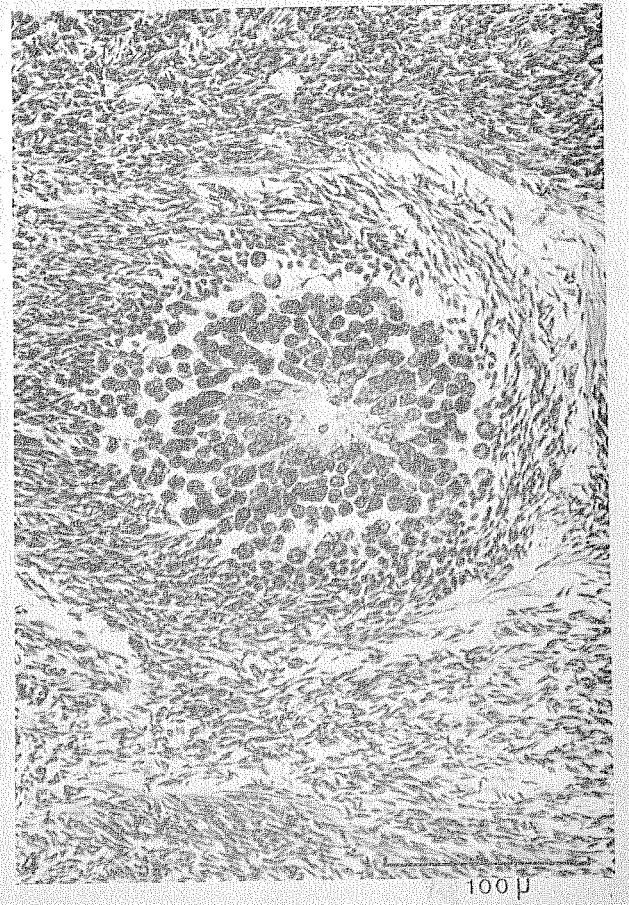
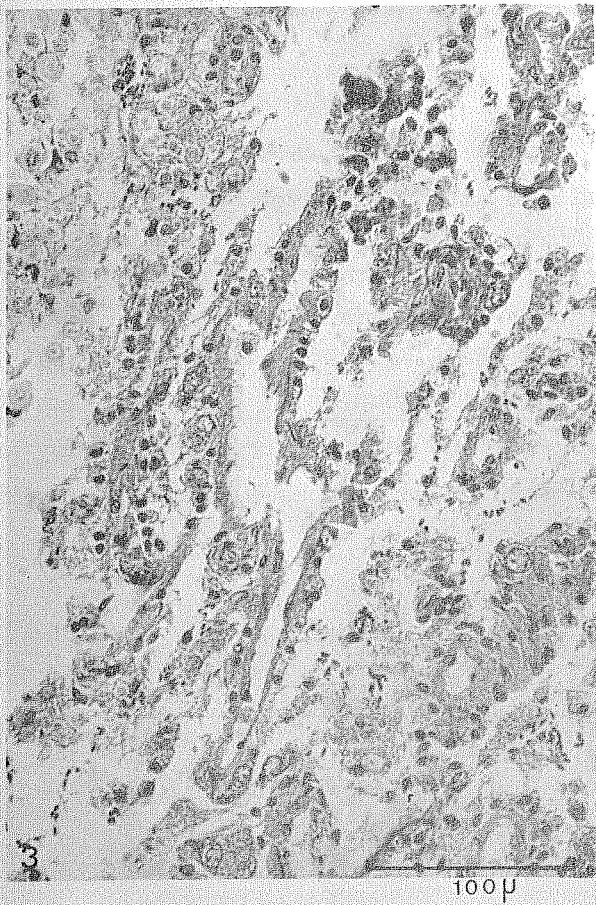
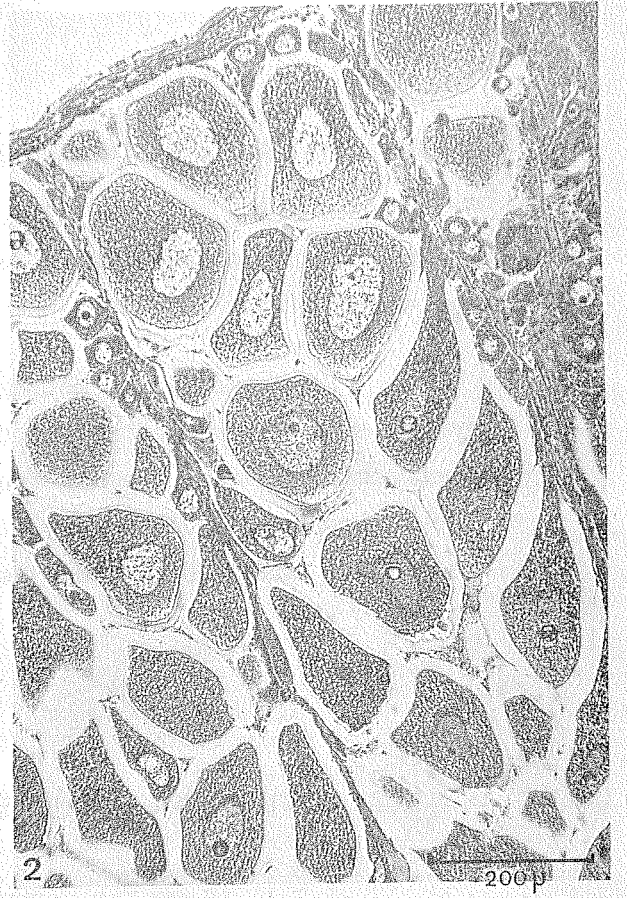
Pour l'étude du cycle sexuel, une centaine d'ovocytes pourvus d'un noyau est mesurée au micromètre. La mesure retenue est la moyenne entre la plus grande et la plus petite dimension de ces cellules, au départ en goutte d'eau et qui apparaissent polyédriques à maturité.

P L A N C H E I

Structure de la gonade d'*Haliotis tuberculata*.

Coupes transversales ; coloration : trichrome de Masson ; épaisseur : 3 à 5  $\mu$

1. Gonade femelle en octobre, les trabécules portant les ovocytes sont perpendiculaires à la paroi de la gonade (en haut).
2. Gonade femelle en juillet.
3. Gonade mâle au repos sexuel (octobre). La structure tubulaire n'apparaît pas nettement, les cellules accessoires sont nombreuses, les protogonies sont rares, quelques spermatozoïdes subsistent.
4. Gonade mâle en juillet. Tubule en coupe transversale, toutes les catégories de cellules germinales sont présentes, les spermatozoïdes remplissent l'espace intertubulaire.



#### 1.1.4. LE REGIME ALIMENTAIRE DES ORMEAUX EN ELEVAGE

L'algue *Palmaria (Rhodymenia) palmata* est la seule nourriture offerte aux animaux mis en expérience dans la présente étude du fait de ses excellentes performances pour la croissance de *H. tuberculata* (MAZURIER, 1975).

Récoltées sur l'estran par les coefficients supérieurs à 70, les frondes sont maintenues en vie dans un bac cylindroconique pourvu à sa base d'une admission d'eau de mer sous pression et d'un fort bullage. La nourriture est toujours distribuée *ad libitum*, entière ou hachée suivant la taille des ormeaux auxquels elle est destinée.

### 1.2. L'ETUDE SUR LES ADULTES

#### 1.2.1. LE MILIEU NATUREL

##### 1.2.1.1. Le site des prélèvements

###### \* Le choix du site :

Le choix du Banc du Corbeau (fig. 4) comme site d'échantillonnage pour l'étude de la sexualité dans le milieu naturel procède de trois raisons principales :

1°) Les géniteurs utilisés pour la production de juvéniles dans l'écloserie d'Argenton proviennent de la rade de Brest et essentiellement de deux points : l'anse de Sainte-Anne-du-Portzic dans le Goulet et le Banc du Corbeau au fond de la rade. Ces populations peuvent donc servir de référence pour l'étude de l'influence des conditions d'élevage sur l'ensemble de la biologie de la reproduction.

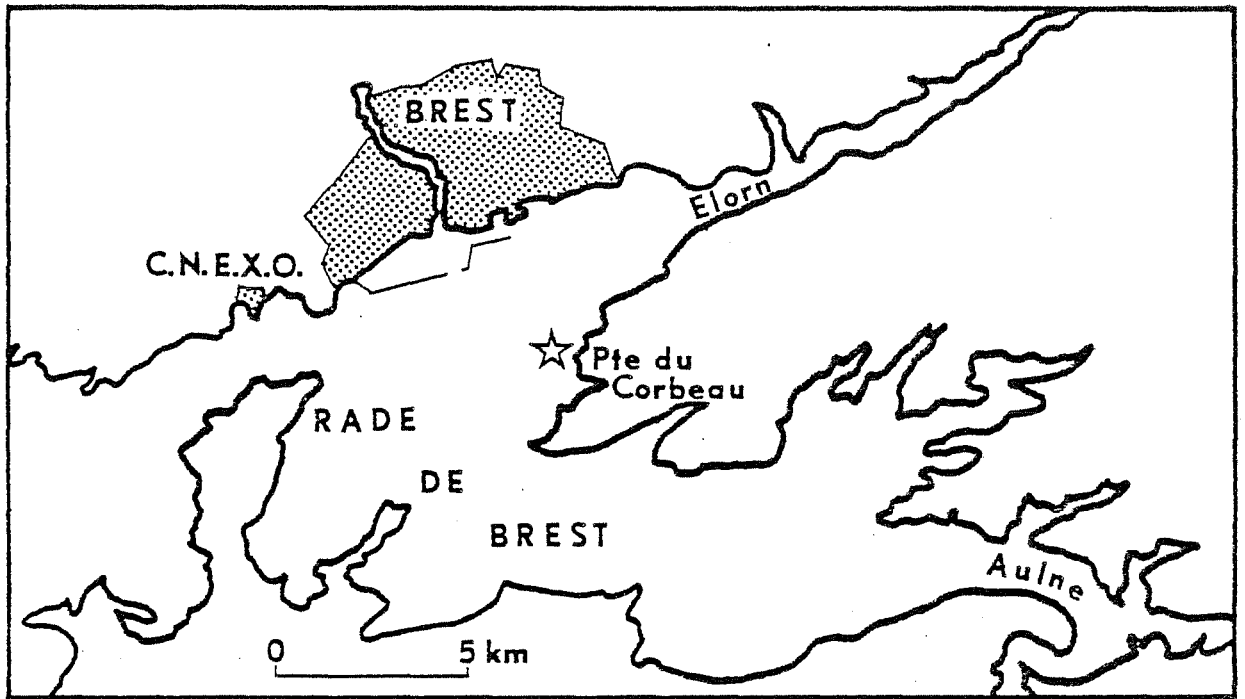


Fig. 4 - Le site de prélèvements en rade de Brest (étoile).

2°) La population du Banc du Corbeau présente une gamme de tailles très étendue, alors que celle de Sainte-Anne est constituée d'une grande majorité de gros individus (plus de 60 mm).

3°) Enfin, au cas où la population de la rade de Brest présenterait des particularités dans sa sexualité résultant d'un certain isolement génétique, les différences auraient toutes chances d'être plus marquées dans le site choisi, plus éloigné des populations extérieures. Un exemple de l'isolement génétique d'une population naturelle a été signalé par FUJINO (1978 a, b) chez *H. discus hannai*.

- Présentation du site :

Le fond à environ 3 m au-dessous du zéro des cartes est constitué de rochers de quelques kilogrammes dont l'entassement forme les nombreuses cavernes et fissures indispensables à l'installation d'une forte population d'ormeaux.

Actuellement les conditions écologiques de la zone apparaissent extrêmes pour la survie de l'espèce en ce lieu. En effet, les activités d'un chantier portuaire et la proximité de l'embouchure de l'Elorn sont les causes d'une turbidité considérable de l'eau (moins d'un mètre de visibilité au fond) et de l'envasement progressif du site.

Malgré la faible profondeur, la flore n'est constituée que d'algues de petites dimensions.

Les mesures de salinité au fond, réalisées au cours des prélèvements, varient entre 33,5‰ en janvier et 35,1‰ en août. L'influence des eaux douces de la rivière proche apparaît donc peu marquée.

#### 1.2.1.2. Les prélèvements

Aux échantillons mensuels de 30 individus, se sont ajoutées des pêches supplémentaires en juin, juillet et août, afin de mieux caractériser la période de ponte. La température de l'eau est mesurée au fond sur le site.

Le trajet entre la zone de prélèvement et le laboratoire dure entre une et deux heures. A leur arrivée, les ormeaux sont placés en attente dans un bac à circulation d'eau de mer non thermorégulée dont la température est d'environ 1°C supérieure à celle observée sur la zone d'échantillonnage. L'étude des mollusques prélevés est effectuée le lendemain, soit entre 20 et 30 heures après la pêche.

Malgré la longue durée de l'émergence, aucune émission de gamètes n'a été notée dans la nuit qui suivait la pêche contrairement aux observations de KOIKE (1978) qui considérait ce stress comme un bon moyen de déclencher la ponte.

#### 1.2.1.3. Le traitement des échantillons

Chaque individu est mesuré et pesé. Après la dissection sont relevés les poids de la coquille, du pied et des viscères situés en arrière du coeur qui constituent l'appendice conique (l'estomac, la glande digestive et la majeure partie de la gonade). L'estomac est vidé par pression avant la pesée.

Afin de préciser les transferts énergétiques internes associés au cycle sexuel de chaque individu, les indices suivants ont été calculés :

$$A = \frac{\text{Poids de l'appendice conique}}{(\text{longueur de la coquille})^3}$$

$$A' = \frac{\text{Poids du muscle columellaire}}{(\text{longueur de la coquille})^3}$$

La partie postérieure de l'appendice conique est fixée au liquide de Bouin pour la mesure de l'indice gonadique, la détermination précise du sexe et l'étude histologique (cette dernière ne concerne que la moitié des ormeaux prélevés, soit 210 individus).



#### 1.2.1.4. Etude de la croissance dans le milieu naturel

La croissance des différentes espèces d'ormeaux dans le milieu naturel a donné lieu à de nombreux travaux utilisant différentes techniques.

La détermination des classes d'âge par l'analyse de la distribution des tailles est utilisable pour les espèces à croissance rapide et courte saison de ponte (NEWMAN, 1968 ; POORE, 1972 ; SHEPHERD et HEARN, sous presse).

Pour quelques espèces il est possible de déterminer l'âge par la mesure des anneaux d'arrêt de croissance pendant l'hiver ou la saison de reproduction (SAKAI, 1960, 1962a, b ; KOJIMA *et al.*, 1977). Il est cependant fréquemment difficile de distinguer ces anneaux de ceux relevant des perturbations subies par l'animal (BOLOGNARI, 1953) ; de plus, FORSTER (1967) remarque leur absence occasionnelle chez quelques individus.

Pour la plupart des espèces, les données sur la croissance sont obtenues par marquage (CROFTS, 1929 ; COX, 1962 ; LEIGHTON et BOOLOOTIAN, 1963 ; LEIGHTON, 1968 ; TUTSCHULTE, 1976 ; WRIGHT, 1975). Les résultats sont parfois confortés par l'une des techniques précédemment citées (FORSTER, 1967 ; HAYASHI, 1977 ; SHEPHERD et HEARN, sous presse).

Il n'était pas possible d'entreprendre, dans le cadre de cette étude, une opération de marquage nécessairement vaste et longue, ou l'étude des structures de taille de la population qui suppose le prélèvement répété de grands nombres d'individus.

Le choix s'est donc porté sur l'étude des anneaux d'arrêt de croissance observés sur les coquilles des ormeaux prélevés. Compte tenu des observations de FORSTER (1967), l'âge d'un individu ne peut pas être évalué de façon fiable par le simple comptage de ses anneaux. Cependant on peut admettre l'hypothèse que la répartition des anneaux accidentels est indépendante de l'âge de l'animal et que, de même, l'absence de marque hivernale peut se produire de façon aléatoire et qu'enfin les anneaux d'hiver sont les plus fréquents.

Sur 630 individus, les dimensions de la coquille au moment de la formation de chacun des 7 premiers anneaux sont mesurées de la manière indiquée figure 5 à l'aide d'un pied à coulisse.

Les mesures sont classées en 7 groupes en fonction du rang de l'anneau par rapport à l'apex de la coquille.

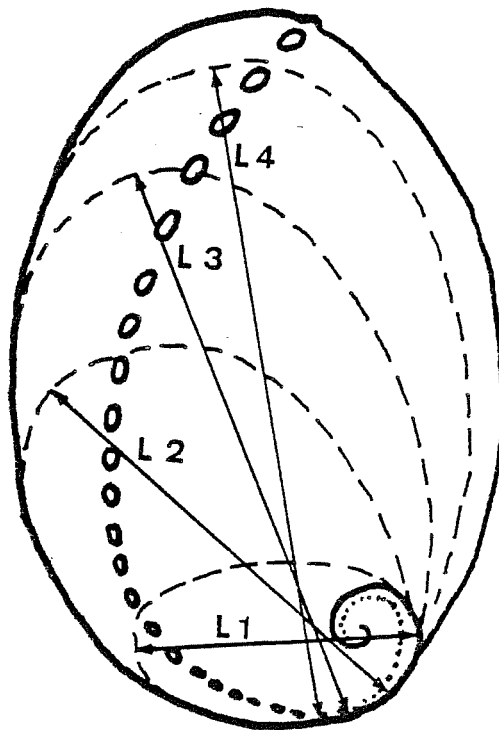


FIGURE 5 - Schéma montrant la méthode utilisée pour mesurer les dimensions des anneaux.

## 1.2.2. LE CONDITIONNEMENT DES REPRODUCTEURS

### 1.2.2.1. Technologie des élevages

L'unité de conditionnement est destinée à tester l'influence de la température sur la maturation de l'ormeau.

Elle est constituée de 6 groupes de deux bacs d'élevage de 500 litres associés à un bac de chauffage cylindrique de 500 litres (fig. 6). La circulation de l'eau (fig. 7) est assurée par une pompe débitant 200 l/h dans chaque bac d'élevage. Un léger excès d'eau fraîche (environ 450 l/h au total) est distribué dans le bac de chauffage, de manière à isoler les deux lots d'élevage. Les liaisons entre les évacuations de chaque bac d'élevage et le bac de chauffage permettent le fonctionnement en circuit fermé et évitent tout accident en cas de variation importante du débit de la distribution générale.

Afin de disposer d'une série de températures constantes, il est nécessaire de supprimer l'influence des variations saisonnières en contrôlant la température de la source d'eau. L'eau de la distribution générale est thermorégulée à 10°C par passage dans un échangeur à plaques de titane de 21 000 Kcal/h de puissance totale (soit par exemple 3 m<sup>3</sup>/h d'eau à 10°C à partir d'une source à 17°C). Le fluide réfrigérant est de l'eau douce glycollée à 6,5°C produite par la centrale technique du Centre Océanologique de Bretagne (C.O.B.).

Dans chaque groupe, un thermomètre à contact de mercure (précision  $\pm 0,1^\circ\text{C}$ ), installé dans un des deux bacs d'élevage, commande un relais à thyristor qui actionne un discontacteur tétrapolaire relié à une ou deux résistances chauffantes protégées de 2 KW plongeant dans le bac de chauffage. En pratique, cet appareillage a permis d'obtenir une température constante à 0,2°C près.

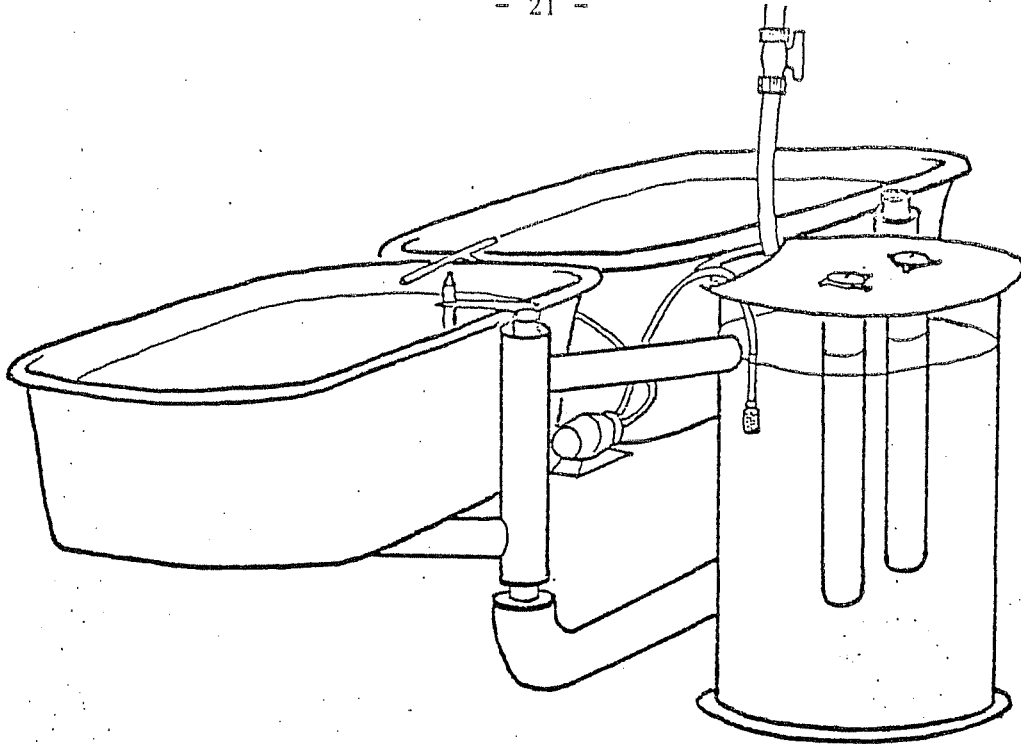


Fig. 6 - Vue d'ensemble d'une unité de conditionnement.

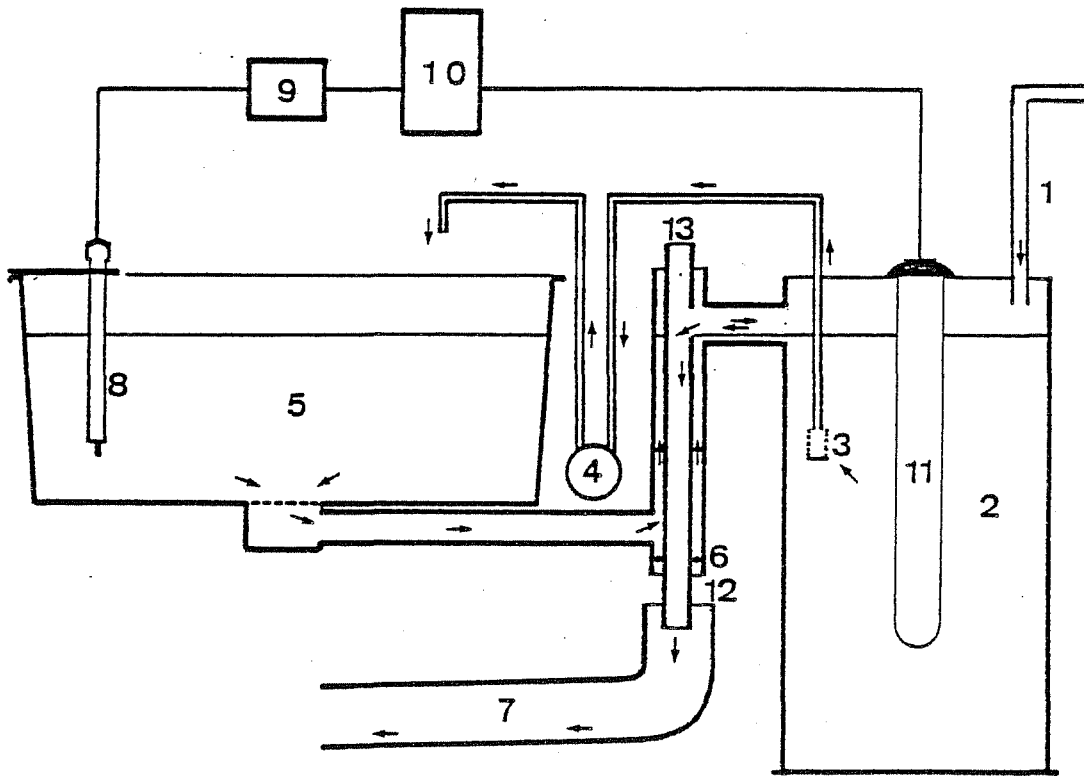


Fig. 7 - Unité de conditionnement de géniteurs. (Schéma, un bac représenté)

- |                                       |   |
|---------------------------------------|---|
| 1. Arrivée d'eau réfrigérée (450 l/h) | 8. Thermomètre à contact de mercure       |
| 2. Bac de chauffage                   | 9. Relais à thyristor                     |
| 3. Crépine d'aspiration               | 10. Discontacteur tétrapolaire            |
| 4. Pompe (450 l/h)                    | 11. Thermoplongeur (2 KW)                 |
| 5. Bac d'élevage                      | 12. Fenêtre de récupération de nourriture |
| 6. Joint d'étanchéité                 | 13. Surverse amovible coulissante         |
| 7. Evacuation                         |   |

Deux groupes n'ont pas été dotés du système de thermorégulation secondaire afin de contrôler l'effet du froid sur la sexualité. Du fait de la puissance limitée de l'échangeur à plaques et des échanges thermiques avec l'atmosphère du hall d'aquaculture (18-20°C), le dernier mois de l'expérience est marqué par le passage progressif de 10 à 10,5°C de la température dans ces bacs.

Un des deux groupes maintenus à 10°C est obscurci au moyen d'une feuille de plastique noir tendue sur les bords des bacs. Les cinq autres séries sont éclairées en permanence par des luminaires étanches. L'intensité lumineuse mesurée au niveau de l'eau est égale à 1 500 lux, elle est donc maintenue dans la limite des 2 000 lux définie par KIM et CHO (1976) pour l'obtention d'une bonne maturation chez *H. discus hannai*.

Par mesure de sécurité, l'installation n'est pas complètement isolée de la lumière du jour. Une bâche opaque est néanmoins disposée au-dessus de l'unité et pend jusqu'au sol, d'un côté, et jusqu'au bord des bacs de l'étage supérieur, de l'autre ; l'appareillage électrique reste à découvert. Dans ces conditions, l'intensité lumineuse parasite due au soleil est d'environ 50 lux par beau temps. Il y a donc un cycle photique, mais d'importance minime (3,3 % d'amplitude journalière au maximum).

#### 1.2.2.2. Mise en place du protocole expérimental

Les ormeaux destinés aux expériences de conditionnement ont été prélevés sur le Banc du Corbeau en même temps que l'échantillon de 30 individus de l'étude du cycle sexuel dans la nature ; celui-ci constitue donc le point initial de l'expérience. Aucune sélection de taille n'est effectuée au cours du prélèvement.

Les animaux sont répartis au hasard en lots de 40 individus dans les 12 bacs de l'unité. Les ormeaux blessés à la capture sont remplacés par des animaux de taille sensiblement égale durant les 15 premiers jours.

La température relevée au début de l'expérience dans tous les bacs d'élevage est de 9,7°C. Elle est ensuite amenée au niveau requis pour chaque série par une augmentation de 2°C par jour.

#### 1.2.2.3. Le contrôle de la maturation

Trois individus sont prélevés au hasard dans chaque lot expérimental toutes les trois semaines au début et avec un intervalle d'un mois pour les deux derniers points. Les ormeaux sont disséqués et traités de la même façon que dans l'étude de la population naturelle. L'évolution de l'indice gonadique est suivie dans le temps et en relation avec le nombre de degrés-jours écoulés.

Le nombre des animaux sacrifiés est volontairement réduit afin de maintenir un stock de reproducteurs aussi important que possible pour les essais de ponte et la production de larves destinées à l'écloserie d'Argenton.

#### 1.2.2.4. La croissance des reproducteurs

Afin d'éviter le déclenchement intempestif de la ponte, la croissance n'a pas été suivie par des mensurations successives mais contrôlée uniquement à la fin de l'expérience. Les résultats sont donc des données globales qui ne renseignent pas sur les variations de la cinétique de croissance pendant la maturation et, notamment, sur un ralentissement possible à un moment ou un autre de l'expérience.

La longueur des ormeaux dans les différentes séries expérimentales va de 30 à 108 mm ; l'évaluation de la croissance en longueur, par simple différence entre les tailles moyennes du début et de la fin de l'expérience, est donc sans signification.

L'influence du régime alimentaire sur la coloration de leur coquille est une particularité des Haliotidae bien connue (LEIGHTON, 1961 ; SAKAI, 1962b; OLSEN, 1968 ; SHIBUI, 1972 ; MAZURIER, 1975). Les ormeaux provenant du milieu naturel sont de couleur brune, soumis à un régime alimentaire essentiellement composé de *Palmaria palmata* ils secrètent une coquille rouge. L'accroissement individuel peut donc être évalué sans marquage par la mesure de la différence entre la longueur de la coquille brune et la longueur totale en fin d'expérience. Les mesures sont effectuées de la même façon que pour l'étude des anneaux de croissance dans la nature (fig. 5).

Les paramètres de l'équation de Von Bertalanffy sont déterminés par la méthode des accroissements instantanés :

$$\frac{\Delta L}{\Delta t} = k \left( L_{\infty} - \frac{L_0 + L_t}{2} \right)$$

Les intervalles de temps étant égaux, l'exploitation des données pour le calcul de la droite de régression est facilitée par l'utilisation des résultats bruts de l'accroissement  $\Delta L$ . Pour que le facteur  $k$  ainsi obtenu puisse être comparé à celui évalué dans la nature, il est nécessaire de le rapporter à la durée d'un an, généralement utilisée, en le multipliant par le facteur :

$$X = \frac{365}{\text{Nombre de jours de l'expérience}}$$

L'influence de la température sur le taux de croissance est évaluée par la comparaison des droites de régression par la méthode des ellipses selon CONAN (1978) dont les propriétés ont été exposées par GROS (1979) (le programme d'analyse sur calculatrice Hewlett-Packard est de G. CONAN). Afin de disposer d'un nombre de données suffisant, l'étude est effectuée par séries et non par lots.

#### 1.2.2.5. La consommation individuelle de nourriture

L'algue *Rhodomenia palmata* est distribuée entière chaque jour, en excès. Afin de maintenir l'excédent de nourriture aussi faible que possible et éviter ainsi l'accumulation dans les élevages de matériel en décomposition, le poids de la nourriture offerte est apprécié à l'oeil d'après les données des jours précédents ; les restes sont laissés dans le bac.

La quantité de nourriture consommée est contrôlée par périodes de 10 jours au moment du nettoyage de l'installation. L'excédent d'algues est récupéré sur un tamis de 10 mm de vide de maille placé dans la fenêtre de récupération (fig. 6).

Le poids total ingéré par animal est égal à la différence entre le poids total des algues distribuées et le poids des algues excédentaires divisé par le nombre d'animaux du lot et le nombre de jours écoulés.

Les parois des bacs éclairés se sont rapidement recouvertes d'une importante microflore. L'apport nutritif qu'elle constitue pour les ormeaux n'a pas été évalué.

#### 1.2.2.6. Pontes et élevages larvaires

La détermination du moment de la pleine maturité sexuelle a été tentée par le déclenchement de la ponte sur des échantillons prélevés chaque semaine après le 50e jour d'expérience. La méthode utilisée dérive de la technique exposée par KOIKE (1978) et pratiquée à l'écloserie d'Argenton. Elle consiste en une émersion associée à un choc thermique.

Les géniteurs sont brossés et mis au sec pendant 45 minutes dans une salle thermostatée à 25°C. Les mâles sont alors placés dans des récipients de plastique de 10 litres, les femelles dans des bacs tronconiques de 50 l, en eau de mer aérée par un bullage léger, à 18°C. Après 15 minutes, la température est portée à 24°C par changement d'eau. Les bacs sont recouverts d'une bâche de plastique qui les protège de la lumière. La température décroît ensuite progressivement par échange thermique avec l'atmosphère du Hall d'Aquaculture à 19°C.



L'émission des gamètes se produit entre 1 et 5 heures après la stimulation, les mâles précèdent généralement les femelles d'une ou deux heures.

Après la ponte, les femelles sont enlevées des bacs et le nombre des ovules est évalué par le comptage de 5 échantillons de 5 ml.

Les fécondations sont obtenues par addition de quelques millilitres de sperme au volume total.

Après une heure de contact, les oeufs sont concentrés à l'aide d'un siphon muni d'une soie de 25  $\mu$  de vide de maille et remis en suspension dans de l'eau filtrée à 0,2  $\mu$ . La même opération est renouvelée deux fois afin d'éliminer les spermatozoïdes excédentaires.

Le taux de fécondation est évalué deux heures après celle-ci par le comptage de la proportion d'oeufs en cours de développement (théoriquement stade 2 et stade 4 blastomères à ce moment) dans un échantillon total de 200. Le taux d'éclosion est obtenu par le rapport du nombre de larves écloses 30 heures après la fécondation sur le nombre d'ovules du départ.

### 1.3. L'ETUDE DES JUVENILES D'ECLOSERIE

#### 1.3.1. TECHNOLOGIE DE LA PRODUCTION

L'écloserie d'Argenton et son fonctionnement n'ayant pas fait jusqu'à présent l'objet d'une publication, il importe de présenter brièvement les installations et les techniques d'élevage mises au point par J.P. FLASSCH. Un rapport technique détaillé est actuellement en préparation (FLASSCH, comm. pers.).

### 1.3.1.1. L'écloserie d'Argenton

Elle se compose de deux bâtiments dont l'un abrite le compresseur d'air et un groupe électrogène, et l'autre contient les structures d'élevage (fig. 8 et 9). L'installation est dépendante d'un bassin de 3 665 m<sup>2</sup> en communication avec la mer par deux vannes.

La distribution de l'eau pompée dans le vivier se fait en deux étapes :

- A l'extérieur, une première pompe alimente le bâtiment en eau neuve filtrée sous pression sur sable ; une dérivation assure l'alimentation par le fond d'un bac cylindroconique de stockage d'algues macrophytes récoltées sur l'estran ;
- La seconde pompe est chargée de la distribution de l'eau à l'intérieur du bâtiment à partir d'un bac mélangeur qui reçoit l'eau neuve et les eaux usées chaudes.

En routine, les débits sont de 3 m<sup>3</sup>/h pour l'eau neuve et 8 à 10 m<sup>3</sup>/h pour le recyclage thermique. Le mélange d'eau est filtré sur sable et thermostaté à  $\pm 1^\circ\text{C}$  au niveau d'un échangeur à plaques de titane avant d'être distribué dans les bacs d'élevage.

Les structures d'élevage proprement dites comprennent :

- Une salle de production d'algues phytoplanctoniques dont l'installation et le fonctionnement sont basés sur les techniques de culture en gaines plastiques mises au point au Centre Océanologique de Bretagne (FLASSCH, 1978).
- Une batterie mobile composée de récipients cylindroconiques de 20 litres pour la ponte et l'incubation des oeufs et de 2 réservoirs de polyéthylène de 300 litres pour l'élevage larvaire.
- Une série de 24 bacs parallélépipédiques de 2 x 0,5 x 0,35 m (ligne M) destinés à la fixation et à l'élevage des postlarves de la métamorphose à 6-8 mois d'âge. Ils sont aérés au moyen de cannes de verre branchées par aiguilles hypodermiques sur une canalisation d'air comprimé faite d'un tuyau à vide.

Bâtiment existant mais non utilisable  
pour les élevages du fait de sa vétusté

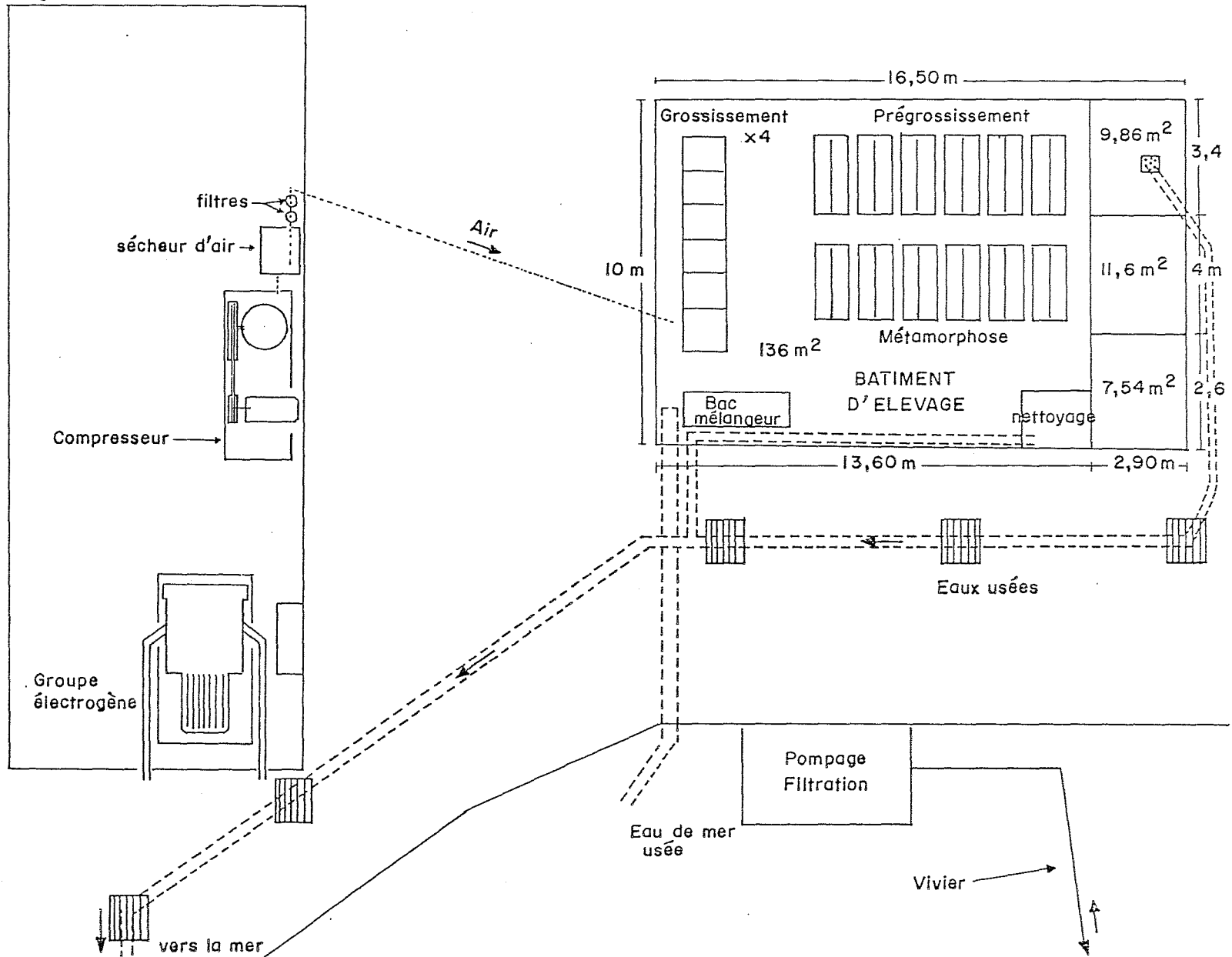


Fig. 8 - Plan général des installations de l'écloserie.

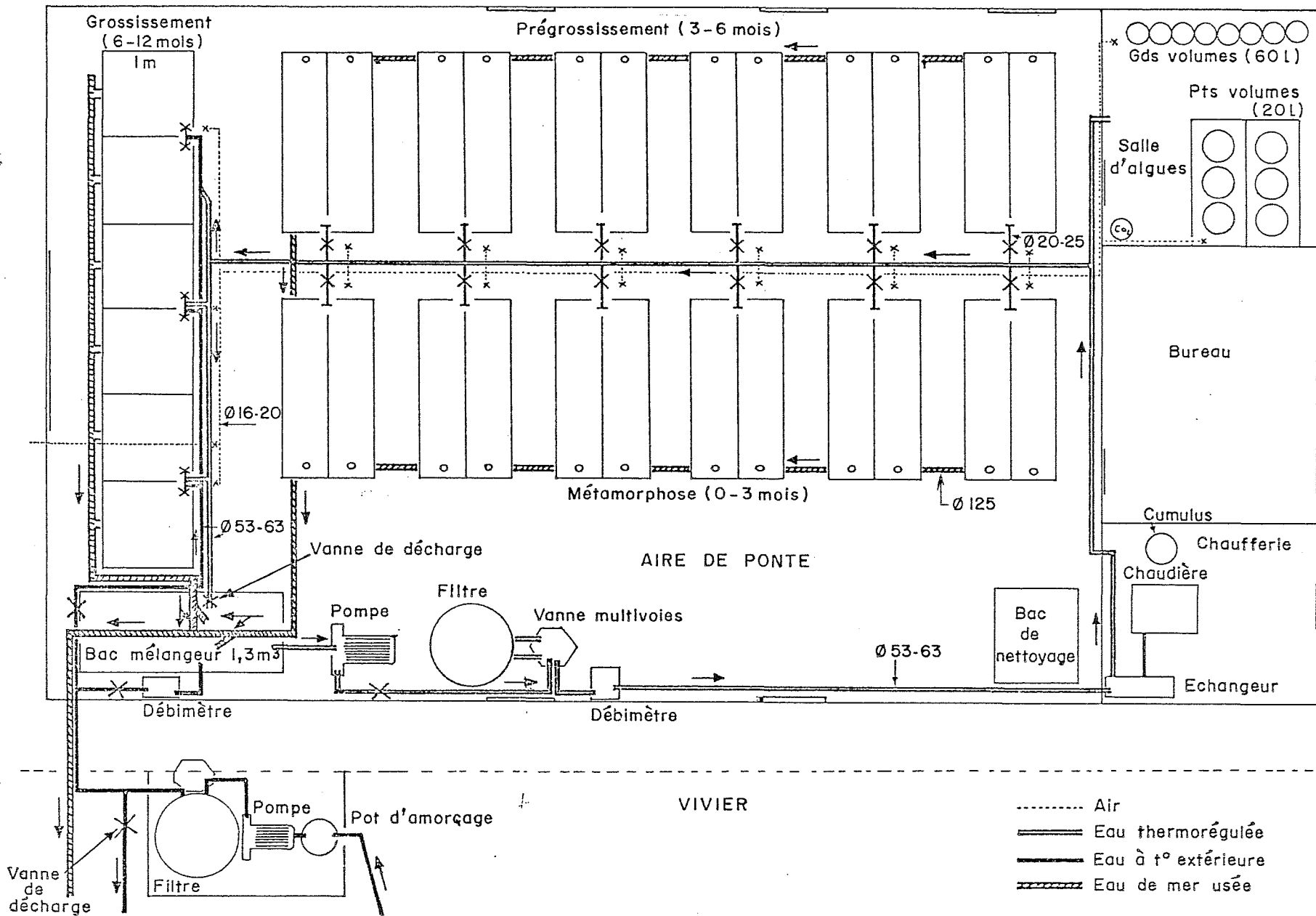


Fig. 9 - Plan détaillé du bâtiment.

- Un groupe de 24 bacs de 1 x 1 x 0,13 m, superposés par 4 (ligne G). Cette installation est prévue pour le prégrossissement des juvéniles de 6 mois à 1 an. Elle peut fonctionner par admission directe de l'eau du pompage extérieur, de l'eau thermorégulée, ou encore par mélange des deux, la température est alors réglée manuellement. Une canalisation d'air comprimé permet, en cas de besoin, d'établir un bullage dans les élevages, mais elle n'est pas utilisée en production normale.

### 1.3.1.2. La production des juvéniles

#### 1.3.1.2.1. L'élevage larvaire

Les techniques utilisées sont décrites par FLASSCH *et al.* (1974) et KOIKE (1978). La ponte est déclenchée par émergence puis choc thermique en volumes de 20 litres. Après éclosion, seules les larves véligères nageant en surface sont transférées dans un bac de 300 litres où elles ne sont pas nourries.

Pendant la phase larvaire, les larves mortes ou nageant sur le fond sont éliminées par siphonnage, les 4/5 du volume d'eau sont renouvelés deux fois par jour.

Lorsque la sole pédieuse est bien développée, les larves sont réparties dans les bacs de métamorphose à raison de 40 000 à 50 000 par lot.

#### 1.3.1.2.2. L'élevage postlarvaire et des juvéniles

Les juvéniles étudiés dans le présent travail ont été produits suivant deux techniques d'élevage. Le choix de l'origine des animaux utilisés est fonction des disponibilités au début de l'expérience.

- L'élevage sur collecteurs verticaux :

Il s'agit d'une technique inspirée des méthodes japonaises (FLASSCH *et al.*, 1974 ; FLASSCH et WOITELLIER, 1977 ; KOIKE, 1978). Les larves véligères se fixent sur des collecteurs verticaux en P.V.C. transparent colonisés par l'algue unicellulaire *Platymonas suecica*. Cette dernière, progressivement remplacée par une population naturelle de diatomées benthiques, sert de nourriture de base au cours de la métamorphose (durée environ 45 jours) et au début de la phase juvénile.

Lorsque les animaux ont atteint 4 à 5 mm, ils sont enlevés des collecteurs et sont élevés sur le fond des bacs où sont disposés des abris de P.V.C. Le phytoplancton est remplacé par l'algue macrophyte *Rhododymenia palmata*, hachée mécaniquement ; la profondeur d'eau est réduite à 15 cm.

Le rendement par bac est en moyenne de 2 900 ormeaux de 6 mois (surface des collecteurs : 10,6 m<sup>2</sup>), mais les résultats sont très variables (0 à 11 000) du fait de l'instabilité de la culture d'algues phytoplanctoniques.

Pendant les 6 mois de l'élevage, les bacs sont éclairés en permanence à 2 000 lux, la température est de 17 ± 1°C.

- L'élevage à séquence d'aliments composés :

Les véligères se fixent directement sur les parois des bacs d'élevage colonisées par *Platymonas suecica*. Le niveau de l'eau est progressivement diminué jusqu'à 15 cm.

Entre le 15<sup>e</sup> et le 100<sup>e</sup> jour d'âge, les postlarves se nourrissent d'un aliment composé (21 % de protéines) complémenté par la population algale qui se développe dans le bac. La suite de l'élevage se fait sur *Rhododymenia palmata*.

Cette technique est plus facilement contrôlable. La production moyenne est supérieure (4 000 ormeaux par bac) et la variabilité est plus faible (1 500 à 7 000 individus par m<sup>2</sup>).

### 1.3.1.2.3. Le prégrossissement de 6 mois à 1 an

Dès le 5e mois, les animaux ayant dépassé 10 mm de longueur sont sélectionnés et installés dans les bacs de prégrossissement. Ils sont nourris chaque jour de pièces de *Rhodynemia palmata* dont la taille est augmentée avec celle des ormeaux. Le débit d'eau thermorégulée est d'environ 250 l/h. Les bacs ne sont pas éclairés directement mais l'ambiance lumineuse se maintient entre 100 lux la nuit et 300 lux le jour, du fait de l'éclairage de la ligne M proche et de la lumière solaire entrant par les fenêtres. La fréquence de nettoyage des bacs est de deux par semaine.

## 1.3.2. TECHNIQUES D'ELEVAGES PARTICULIERES AUX EXPERIENCES SUR LES JUVENILES

### 1.3.2.1. Les expériences sur la densité d'élevage et l'intensité lumineuse

Elles ont été conduites dans les installations de prégrossissement de l'écloserie d'Argenton. La conduite des élevages est identique à celle en usage dans le cadre de la production, mais des luminaires au néon type "Lumière du jour" sont installés entre les bacs d'élevage. L'intensité d'éclairement est réglée au moyen de caches de plastique opaque collés sur les vasques.

### 1.3.2.2. L'étude de l'influence de la photopériode

L'expérience est menée dans 8 des 28 bacs d'une installation du Hall d'Aquaculture du C.O.B. conçue par GIRIN (1978). Elle est destinée à l'élevage des postlarves de *Solea solea* L. en circuit semi-fermé (10 % de

renouvellement horaire du volume total). La partie restante a été périodiquement utilisée dans ce but pendant le déroulement de l'expérience sur l'ormeau mais sans jamais atteindre les charges théoriquement admissibles.

La plus grande partie des eaux usées provenant des élevages passe dans un filtre biologique à tuyaux de plastique alvéolés, à la sortie duquel elle est reprise par une pompe, filtrée sous pression sur sable, et envoyée dans un réservoir situé à 5 mètres de hauteur. Elle est alors mélangée aux eaux neuves thermorégulées à 18°C (fig. 10). L'eau est ensuite distribuée par gravité dans les élevages. La température relevée dans les bacs est de  $19 \pm 1^\circ\text{C}$ , du fait des échanges thermiques avec l'atmosphère du Hall et de la chaleur des luminaires.

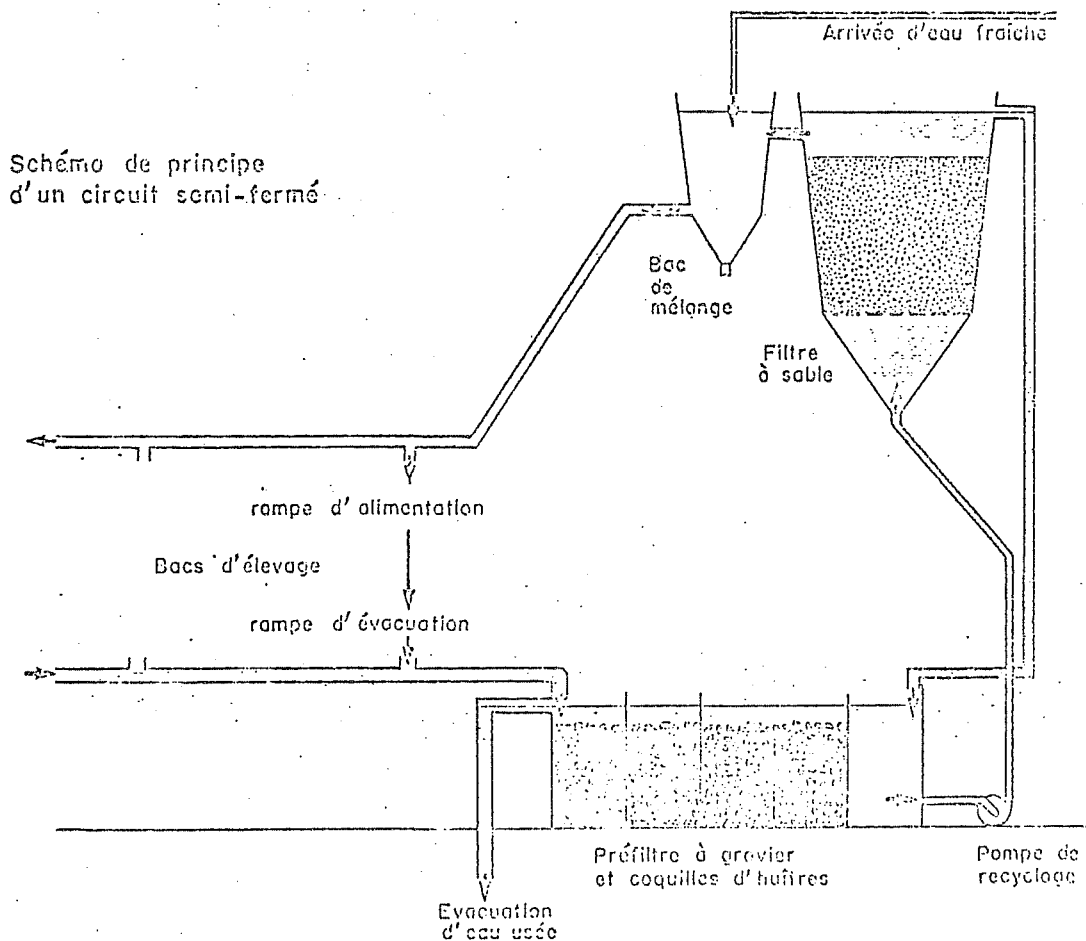


Fig. 10 - Schéma de principe d'un circuit semi-fermé conçu pour l'élevage de la larve et du juvénile de sole. Il comprend la rampe d'évacuation des eaux, le préfiltre biologique, le filtre à sable qui est ouvert ici, le bac de mélange avec l'eau fraîche et la rampe d'alimentation en eau recyclée partiellement (GIRIN, 1978).



Les bacs d'élevage de 60 litres (fig. 11) sont ceux décrits par FUCHS (1979), mais la grille d'évacuation, au fond, et le trop-plein de sécurité ne sont pas équipés d'une soie de 180 microns de vide de maille. Le niveau de l'eau est réglé par la position d'une surverse mobile constituée d'un tuyau souple accroché au bord du bac. La vidange est effectuée par décrochage de cette surverse. Le débit d'eau est de 80 l/h, le réglage par pince de MOHR en est repris périodiquement.

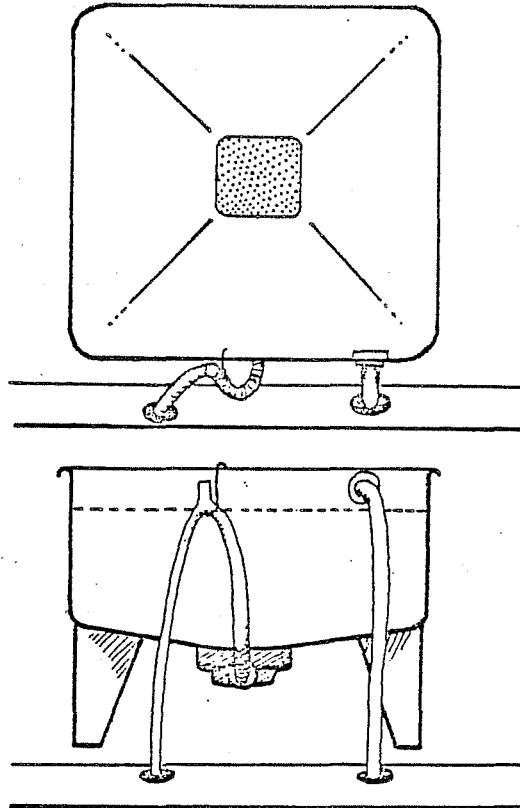


Fig. 11 - Bac de 60 litres en position d'utilisation.

Ces bacs sont installés par groupe de deux dans des enceintes closes dotées d'un éclairage type "Lumière du jour" de 1 500 lux (à la surface de l'eau). Dans les différentes séries expérimentales, la photopériode est programmée à l'aide d'une horloge de commande.

Des cannes de verre insufflent de l'air comprimé dans chaque bac sur la grille d'évacuation pour éviter le colmatage de celle-ci par les algues. Chaque bac reçoit 8 abris de P.V.C. développant au total  $0,16 \text{ m}^2$ .

### 1.3.2.3. Expérience sur la sexualisation artificiellement retardée

L'expérience s'est déroulée en deux étapes successives :

▪ Dans un premier temps, les ormeaux sont maintenus à l'obscurité dans les installations de l'écloserie d'Argenton. La conduite de l'élevage est identique à celle en usage pour le prégrossissement, à deux exceptions près :

- les bacs ne sont nettoyés qu'une fois par quinzaine ;
- des cannes de verre insufflent de l'air comprimé dans les bacs d'élevage.

▪ La seconde partie de l'expérience est menée dans le Hall d'Aquaculture du C.O.B. Les ormeaux sont placés dans des bacs de 1 m<sup>2</sup> (200 litres) alimentés par deux conduites d'eau de mer non filtrée ; dans la première, la température suit les variations du milieu naturel, dans la seconde elle est maintenue à 24°C.

Dans les bacs concernés, la température est fixée à 18°C par mélange des eaux de chaque source. Les températures doivent être régulièrement contrôlées du fait des variations naturelles et surtout des variations de débit sur l'une ou l'autre des lignes dues au colmatage des vannes par la grande quantité des impuretés véhiculées par l'eau.

Ce réglage manuel ne permet pas de fixer précisément le renouvellement de l'eau en volume et dans le temps. Le débit total a cependant été maintenu entre 300 et 500 l/h dans tous les lots étudiés.

L'installation n'est pas dotée d'un éclairage propre ; c'est donc dans l'ambiance lumineuse du Hall que sont conduits les élevages. Celui-ci est éclairé par des fenêtres et par les luminaires installés au plafond, à 5 m au-dessus des bacs d'élevage. L'intensité lumineuse est très variable et dépend des conditions météorologiques : elle est cependant toujours inférieure aux 1 000 lux mesurés au début du mois de juillet, à midi, par beau temps, les tubes au néon étant allumés.

La photopériode suit les variations naturelles, soit 9 h de jour au début de l'expérience, et elle atteint 16 h d'éclairement en juillet.

## CHAPITRE 2

---

RÉSULTATS SUR LES ADULTES

## 2 - RESULTATS SUR LES ADULTES

### 2.1. ETUDE DE LA POPULATION DU MILIEU NATUREL

#### 2.1.1. LA CROISSANCE

Les résultats des mensurations des anneaux d'arrêts de croissance sont consignés dans le tableau 1 et présentés sous forme d'histogramme dans la figure 12.

Le tableau 2 indique la longueur correspondant au mode de la distribution de chaque anneau :

Rang de l'anneau	1	2	3	4	5	6	7
Position du mode (mm)	17	41	55	67	75	80	87

TABLEAU 2 - Position du mode de chacun des histogrammes de taille des anneaux.

Ces résultats sont analysés par la méthode de FORD-WALFORD (tableau 3 et fig. 13), soit en tenant compte du premier anneau (solution 1), soit en le rejetant (solution 2) pour tenir compte des observations de FORSTER (1967) qui note que le modèle de VON BERTALANFFY ne s'applique pas à l'anneau pour les tailles inférieures à 40 mm.

Solution	Coefficient de corrélation	K	L $\infty$
1	0,9959	0,333	97,0
2	0,9951	0,250	105,1

TABLEAU 3 - Paramètres de l'équation de Von Bertalanffy obtenus par la méthode de Ford-Walford,

POSITION mm	ANNEAU N°						
	1	2	3	4	5	6	7
8	3						
10	14						
12	35						
14	81						
16	117						
18	82						
20	62						
22	28						
24	21						
26	10	2					
28	6	8					
30		18					
32	2	24					
34		42					
36	1	53	1				
38	1	66					
40		81	2				
42		62	4				
44		50	8				
46		25	15				
48		37	28	1			
50		14	50	3			
52		8	57	4			
54		5	75	5			
56		2	55	16			
58			52	13	2		
60		1	39	35	4		
62		3	25	47	3		
64			16	46	7	2	
66			15	52	12	2	
68			4	39	20	2	
70			4	27	24	6	1
72				29	31	10	
74				18	38	8	1
76				8	27	13	1
78				9	26	16	5
80				3	15	25	6
82				4	8	12	7
84				1	12	10	10
86				1	2	6	14
88					4	15	9
90					2	4	4
92					1	2	2
94					1	1	4
96						1	2
98						1	2

TABLEAU 1 - Anneaux d'arrêt de croissance mesurés et répartis suivant leur rang sur la coquille.

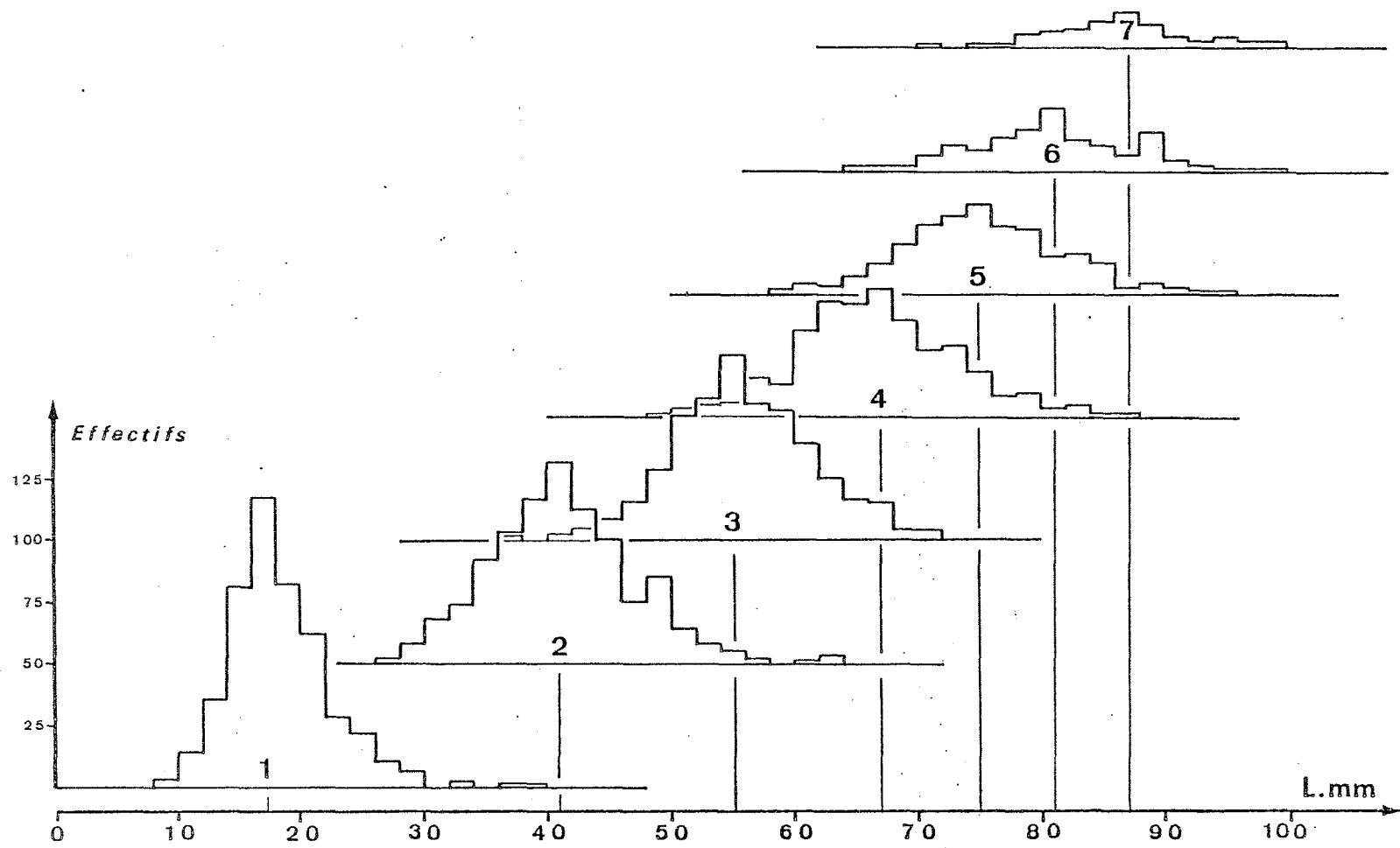


Fig. 12 - Histogramme de taille des anneaux mesurés, répartis d'après leur rang par rapport à l'apex de la coquille.

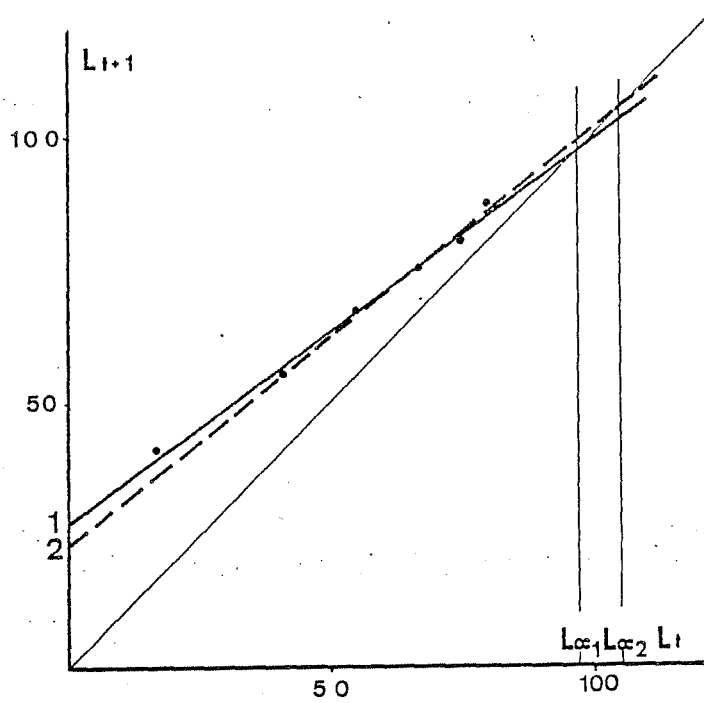


Fig. 13 - Diagramme de Ford-Walford appliqué aux modes des distributions des anneaux. La solution 2 ne prend pas en compte le premier point.

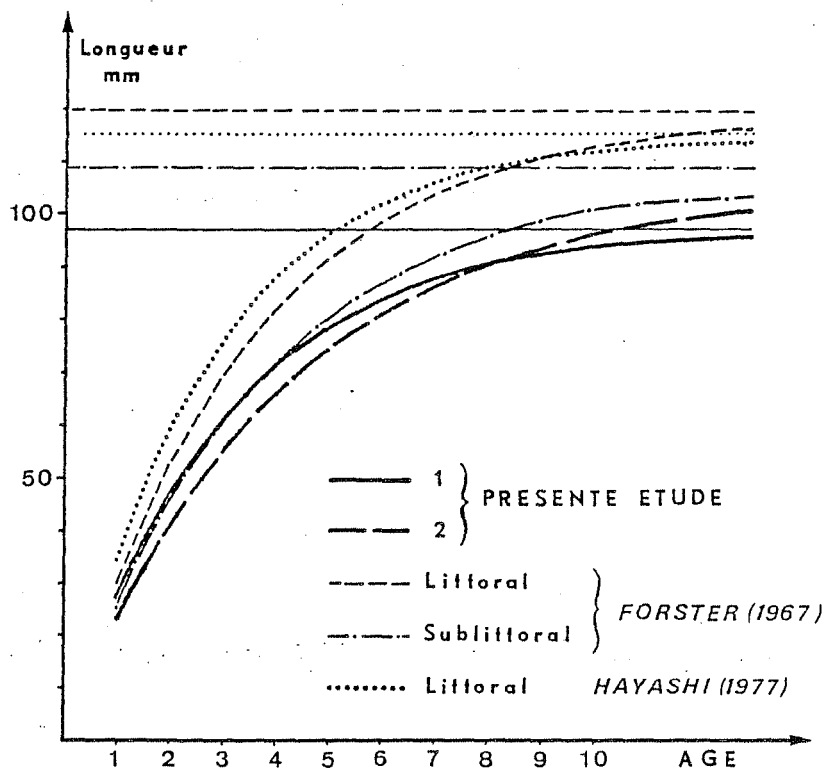


Fig. 14 - Comparaison des différents paramètres disponibles sur la croissance de l'ormeau.

Les coefficients de corrélation, très proches de 1, permettent de conclure que les anneaux apparaissent à des intervalles de temps réguliers au cours de la croissance et que celle-ci s'ajuste bien au modèle de Von Bertalanffy. Il n'y a pas lieu de rejeter dans cette étude la mesure du premier anneau.

Les valeurs de  $L_{\infty}$  sont relativement faibles, surtout dans la solution 1, mais le traitement effectué ne prend pas en compte la grande dispersion des données. En outre, sur 418 ormeaux prélevés sur le banc du Corbeau, seuls 13 individus faisaient plus de 10 cm de longueur et aucun ne dépassait 11 cm.

Enfin l'homogénéité de ces résultats concernant une population sublittorale avec les données de la littérature (tableau 4, fig. 14) confirme que les anneaux d'arrêt de croissance permettent d'évaluer la croissance, quoique la méthode ne soit pas parfaitement fiable au niveau individuel.

TYPE DE POPULATION	<i>Présente étude</i>		<i>FORSTER, 1967</i>		<i>HAYASHI, 1977</i>
	SUBLITTORALE (solution 1)	SUBLITTORALE (solution 2)	LITTORALE	SUBLITTORALE	LITTORALE
K	0,33	0,25	0,29	0,27	0,36
$L_{\infty}$	97,0	105,1	119,2	108,4	115,0

TABLEAU 4 - Comparaison des paramètres de croissance obtenus sur le banc du Corbeau avec les données de la littérature.

Les résultats tendent à confirmer les conclusions de FORSTER sur la variabilité spatiale de la croissance. La zone intertidale apparaît mieux adaptée au grossissement des ormeaux, peut-être à cause de la plus faible infestation par les éponges perforantes du genre *Cliona* (FORSTER, 1967), ou à cause de la plus grande quantité de nourriture disponible (HAYASHI, 1977). Un élément qui tend à accréditer la dernière thèse est l'observation par



SAKAI (1962c) d'une forte corrélation positive entre les récoltes de *Undaria pinnatifida*, l'algue préférée par *H. discus hannai*, et le taux de croissance de cet ormeau selon les années. La différence entre les deux populations pourrait donc plutôt provenir chez *H. tuberculata* de la plus grande quantité d'algues disponibles à faible profondeur.

### 2,1.2, LE SEX-RATIO

Sur l'ensemble des animaux prélevés au cours de l'étude et dont la gonade a été observée (418 observations à la loupe binoculaire dont 210 vérifiées sur préparation histologique), le sexe est identifiable quelle que soit la période de l'année par la structure en filaments des tubules mâles ou en lames couvertes d'ovocytes de trabécules femelles.

Contrairement aux observations de GIRARD (1972), la gonade des sujets de taille inférieure à 56 mm ne paraît pas redevenir indifférenciée en hiver en Rade de Brest (46 animaux répondant à ce critère ont été pêchés entre octobre et février).

Le cumul des 14 prélèvements donne un total de 216 mâles et 202 femelles, soit un taux de masculinité de 51,7 %. Dans l'hypothèse de proportions égales de chaque sexe, le  $\chi^2$  observé est égal à 0,47 pour 1 degré de liberté. La proposition apparaît donc pleinement justifiée pour la population globale.

Cependant, si l'on compare la distribution des tailles des mâles à celle des femelles (fig. 15), le taux de masculinité apparaît peu homogène par classes de tailles et l'hypothèse d'un taux de 50 % de mâles, quelle que soit la longueur, doit être rejetée au seuil de 5 % (tableau 5).

L'intervalle de confiance du pourcentage observé dans la classe 70-80 est, au seuil de 5 %, borné à 53 et 70 % ; c'est la seule classe qui peut être considérée comme ayant un taux de masculinité différent de 50 %.

Ces données apparaissant difficiles à interpréter, elles devront être complétées par des informations sur la croissance, la mortalité et l'hypothétique changement de sexe.

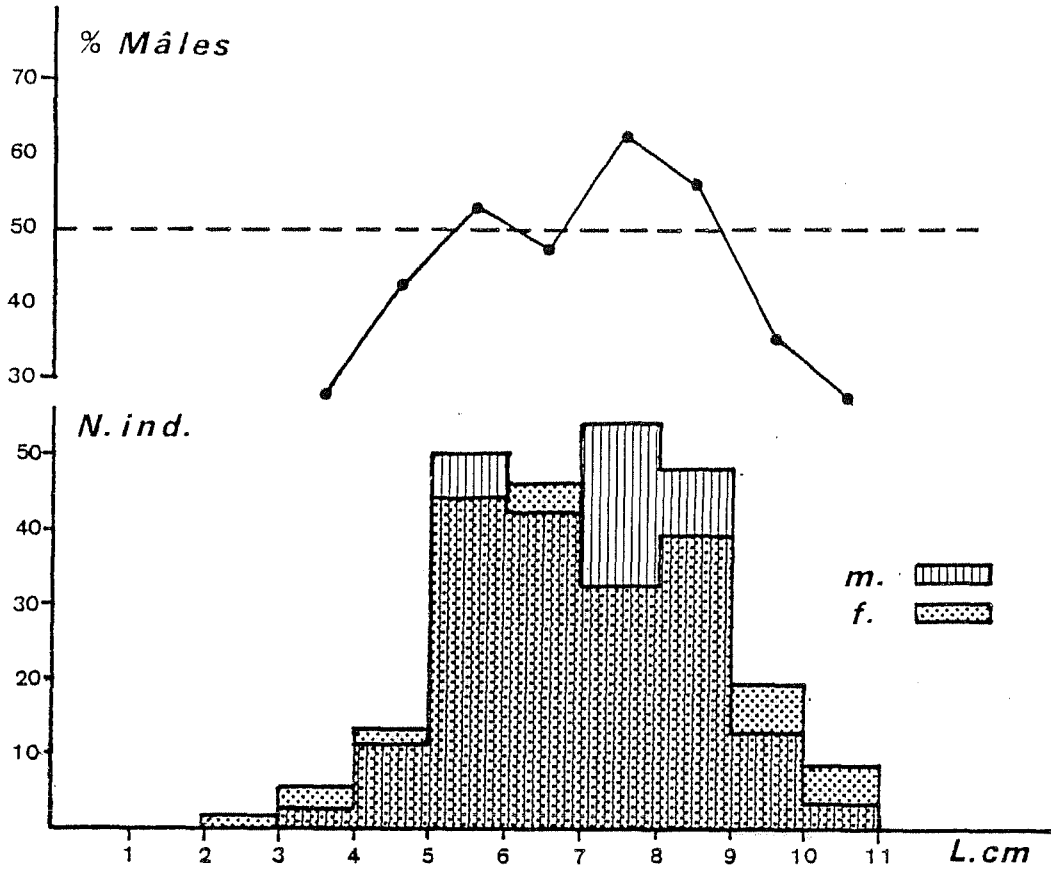


Fig. 15 - Répartition par taille des mâles et des femelles et sex-ratio en fonction de la taille.

CLASSES DE TAILLES (mm)	< 50	50-60	60-70	70-80	80-90	> 90	TOTAL
Nombre de mâles	13	44	42	54	48	15	216
Nombre de femelles	18	40	46	32	39	27	202
Totaux par classe	31	84	88	86	87	42	418
Taux de masculinité	41,9	52,4	47,7	62,8	55,2	35,7	51,7
TEST d'HETEROGENEITE	$\chi^2 = 10,61$		d.d.l. = 5				
HYPOTHESE DES POURCENTAGES EGAUX	$\chi^2 = 11,12$		d.d.l. = 5				
$\chi^2$ THEORIQUE AU SEUIL DE 5 %	= $\chi^2 = 11,07$						

TABLEAU 5 - Analyse de la distribution du taux de masculinité en fonction de la taille.

### 2.1.3. LES ASPECTS HISTOLOGIQUES DU CYCLE SEXUEL

La structure de la gonade et les cellules de la lignée germinale apparaissent strictement conformes aux descriptions de CROFTS (1929) et GIRARD (1972). Ces auteurs ne signalent cependant pas l'existence des fibres musculaires dans le tissu conjonctif de la paroi externe de la gonade, dans les tubules et les trabécules. Ces fibres remarquées dans la couche conjonctive sous-épithéliale par YOUNG et DE MARTINI (1970) et LEE (1974) sont colorées en rouge vif par le trichrome de Masson ; elles pourraient participer à l'expulsion des gamètes en se contractant pendant la ponte (HAYASHI, 1977). BOLOGNARI (1953) décrit une formation de tissu conjonctif lâche à la pointe de l'appendice conique et lui attribue l'origine des protogonies. Ce rôle n'apparaît pas clairement dans les échantillons étudiés, ce qui tend à confirmer les remarques faites au début de cet exposé sur le développement anatomique de la gonade juvénile.

#### 2.1.3.1. Le cycle sexuel mâle

Les variations quantitatives des différentes cellules de la lignée germinale sont résumées dans la figure 16.

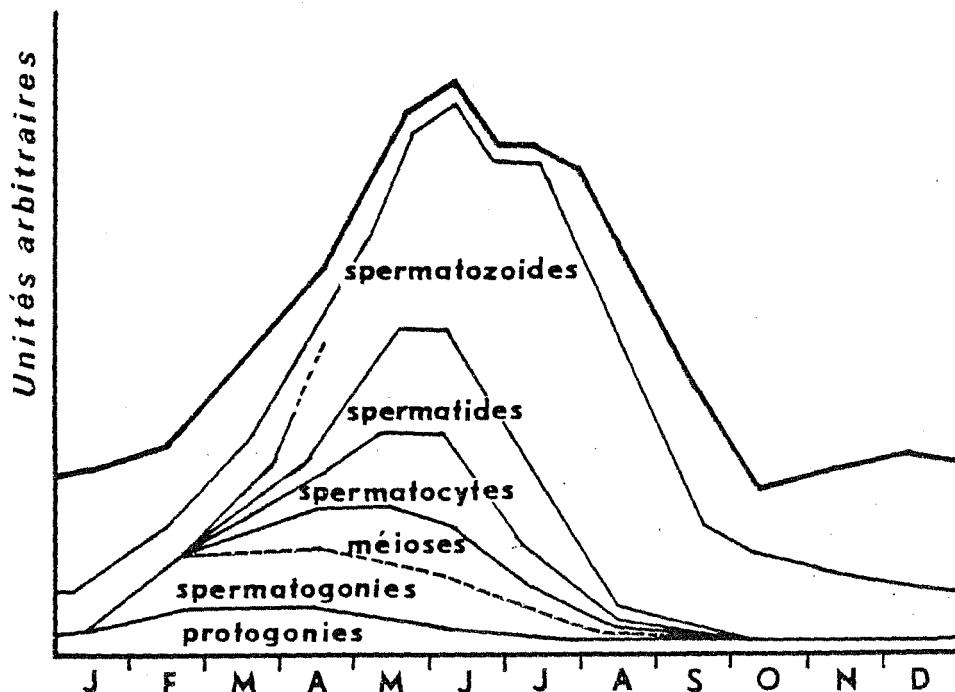


Fig. 16 - Variation de la composition de la gonade mâle au cours du cycle sexuel (la proportion de spermatozoïdes a été volontairement réduite : à la maturité sexuelle, ceux-ci représentent près de 80 % de la surface des coupes histologiques). La courbe enveloppe est l'indice gonadique moyen des échantillons de 30 ormeaux.

Le développement, sur les parois des tubules, des protogonies qui deviennent rapidement des spermatogonies commence en janvier : le repos sexuel semble donc interrompu dès l'augmentation de la longueur des jours. La lumière de la gonade contient encore fréquemment des spermatozoïdes produits au cours du cycle précédent ; ils sont associés à de nombreux amœbocytes.

En avril les autres cellules de la lignée germinale deviennent nombreuses à l'exception des spermatozoïdes encore peu abondants. La gamétogénèse apparaît plus active près de la paroi externe de la gonade, les produits qui après la méiose se détachent des tubules, tendent à s'accumuler dans la lumière autour de la glande digestive.

En juin et juillet la proportion de spermatozoïdes atteint son maximum. Leur expulsion commence en juillet, elle se poursuit jusqu'en septembre et coïncide avec le ralentissement de la gamétogénèse.

En octobre, la plus grande partie des gamètes a été émise, les tissus de soutien de la gonade apparaissent plus épais. Les fibres musculaires qui étaient étirées et disposées parallèlement dans les tubules et la paroi de la gonade apparaissent plus courtes et de forme sinueuse. Les tubules au départ rectilignes et perpendiculaires à la paroi externe de la gonade ont une allure contournée et s'allongent entre la couche épithéliale et la glande digestive.

La vidange de la gonade est presque toujours incomplète, mais la quantité résiduelle de spermatozoïdes n'apparaît pas liée à la taille des individus. Pendant le repos sexuel, d'octobre à janvier, la glande est constituée des tubules enchevêtrées portant les protogonies et les cellules accessoires qui sont majoritaires en nombre, sauf en janvier. Le nombre des spermatozoïdes tend à régresser par phagocytose.

### 2.1.3.2. Le cycle sexuel femelle

L'évolution des ovocytes au cours du cycle est présentée dans la figure 17. Leur croissance commence dès janvier, ils atteignent la moitié de leur développement en avril et arrivent à maturité en juin et juillet.

Le deuxième prélèvement de juillet (non représenté) marque l'arrêt de l'initiation de la vitellogénèse ; la répartition de la taille des ovocytes est sensiblement identique à celle du prélèvement d'août mais les cellules mûres sont en moyenne plus nombreuses. Il apparaît donc que l'activité de la gonade diminue avec la décroissance de la longueur du jour.

Le deuxième prélèvement d'août confirme la régression du nombre d'ovocytes arrivés à maturité observée dans les deux prélèvements qui l'encadrent. La ponte paraît donc se produire entre juillet et septembre.

En octobre, la gonade ne contient plus que de rares ovocytes mûres piégés dans la lumière et associés à de nombreux amoebocytes. Ils disparaîtront au cours de l'automne pendant lequel les jeunes ovocytes produits en été n'évoluent pas, malgré les températures encore élevées.

### 2.1.4. ACQUISITION DE LA MATURITE SEXUELLE

Les renseignements apportés dans les paragraphes précédents permettent de préciser l'âge des ormeaux à la première émission de gamètes. Tous les animaux observés sont sexués, la taille des plus petits est de 30 mm environ, soit près d'un an d'âge.

La différenciation sexuelle des ormeaux se produit donc au cours de l'hiver ou du printemps de leur première année : ils sont âgés à ce moment de 7 à 9 mois et ont en moyenne 17 mm de longueur. Leur première reproduction a lieu au cours de l'été : ils sont alors âgés d'un an.

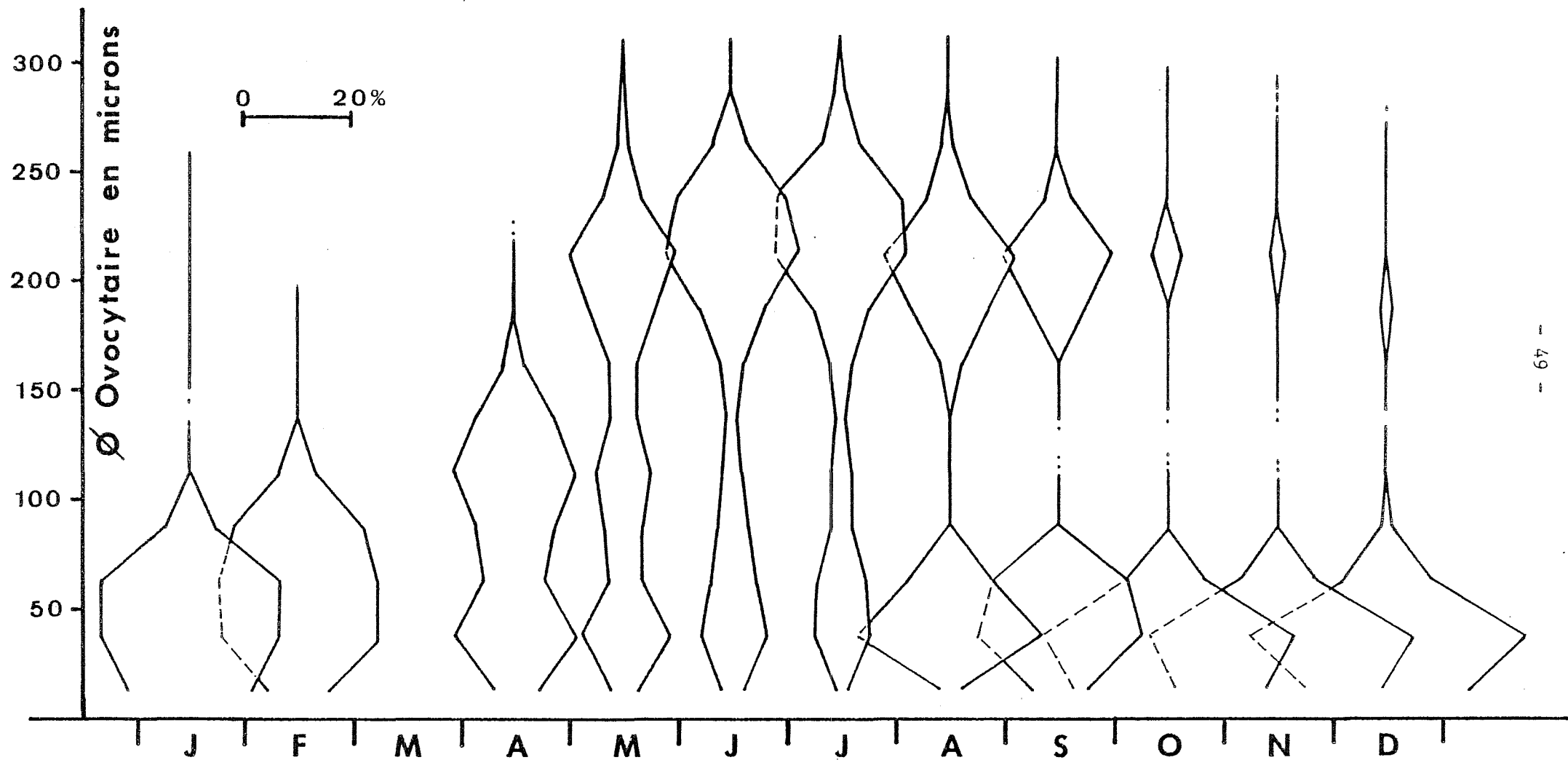


Fig. 17 - Variations de la taille des ovocytes au cours du cycle annuel. (Les prélèvements supplémentaires de juin, juillet et août ne sont pas représentés).

### 2.1.5. RELATION ENTRE LA TAILLE DES ORMEAUX ET LA VALEUR DE L'INDICE GONADIQUE

GIRARD (1972) et HAYASHI (1977) font état d'une relation entre la valeur de l'indice gonadique et la taille des individus de moins de 70 mm sur les Glénan et de moins de 90 mm à Guernesey. Les gros individus étant rares sur le Banc du Corbeau (10 % de plus de 90 mm), il est nécessaire de préciser la taille minimale pour laquelle l'indice gonadique est indépendant de la longueur de l'ormeau. Les valeurs de l'indice gonadique des animaux prélevés en mai et juin sont donc portées sur la figure 18 en fonction de leur taille : seuls deux points se détachent du nuage qui apparaît ; ils correspondent à deux femelles de 28 et 31 mm dont les ovocytes ont une taille approximativement identique à celle des cellules des individus prélevés en même temps.

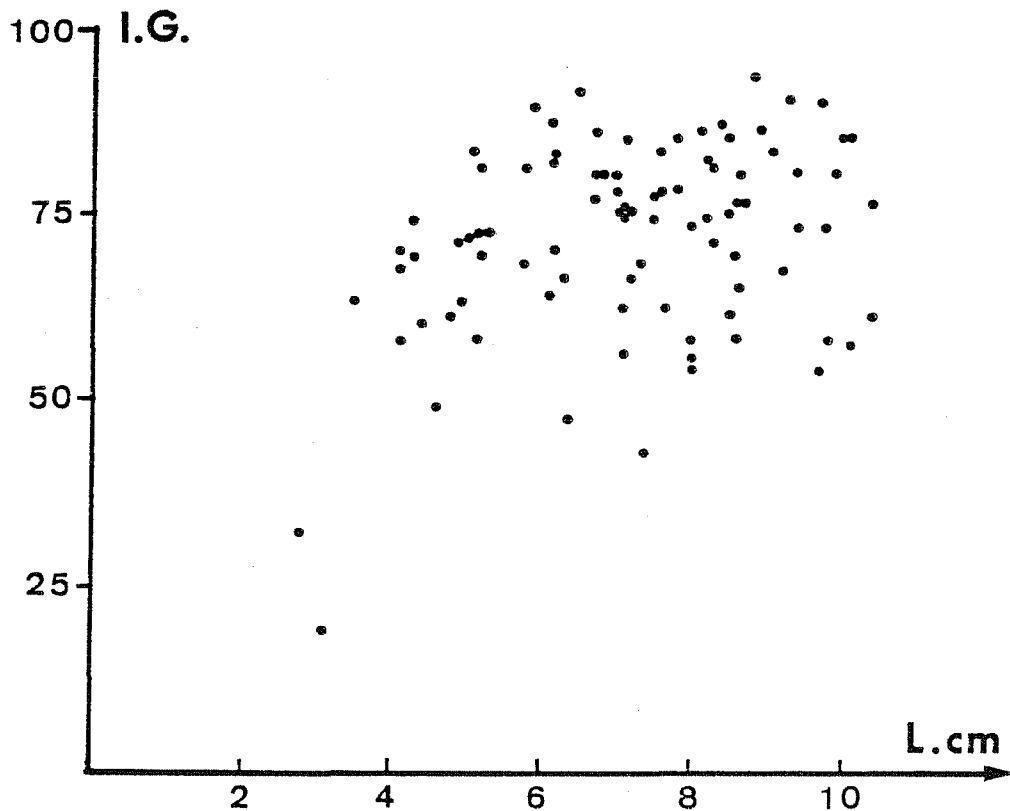


Fig. 18 - Relation entre la valeur de l'indice gonadique et la taille des individus (prélèvements de juin et juillet).

Il apparaît donc qu'en Rade de Brest, dès que les ormeaux atteignent 40 mm environ, la valeur de l'indice gonadique est indépendante de la longueur de la coquille, tout au moins pour ce qui concerne la mesure effectuée ici. En effet, les travaux de HAYASHI (1977) montrent que la valeur de l'indice gonadique est plus nettement liée à la taille lorsqu'elle est estimée sur des sections proches de la base de l'appendice conique, au niveau de l'apex de la coquille. Par contre, il ne semble pas que ces différences tiennent à une activité reproductrice moins intense chez les jeunes, mais à la plus faible extension anatomique de la gonade vers la région céphalique chez ceux-ci. Les deux phénomènes semblent participer de deux mécanismes distincts, puisque l'extension reste incomplète en Rade de Brest chez des animaux de deux ans qui ont pourtant déjà pondu au moins une fois.

#### 2.1.6. L'ETUDE DU CYCLE SEXUEL PAR LA METHODE DE L'INDICE GONADIQUE

L'exploitation des données cumule les mesures effectuées sur les gonades de chaque sexe car il apparaît dans la littérature que les valeurs de l'indice des mâles et des femelles se superposent quelle que soit l'espèce ou la saison (NEWMAN, 1967 ; YAHATA et TAKANO, 1970 ; GIRARD, 1972 ; HAYASHI, 1977). Ce regroupement permet d'affiner l'analyse de la répartition des indices en travaillant sur un plus grand nombre d'observations à la fois.

La figure 16 montre que l'indice gonadique retrace fidèlement les variations de la composition cellulaire de la gonade, mais apporte des précisions supplémentaires (fig. 19) sur le début de la période de ponte difficile à appréhender par l'observation des coupes histologiques.

En mai, les données sont bien groupées autour de l'indice 73 %, mais, dès le premier prélèvement de juin, la dispersion augmente. Un mâle présente un indice faible (43 %), la couleur beige de la gonade et sa flaccidité ont permis de conclure à une éjaculation récente.



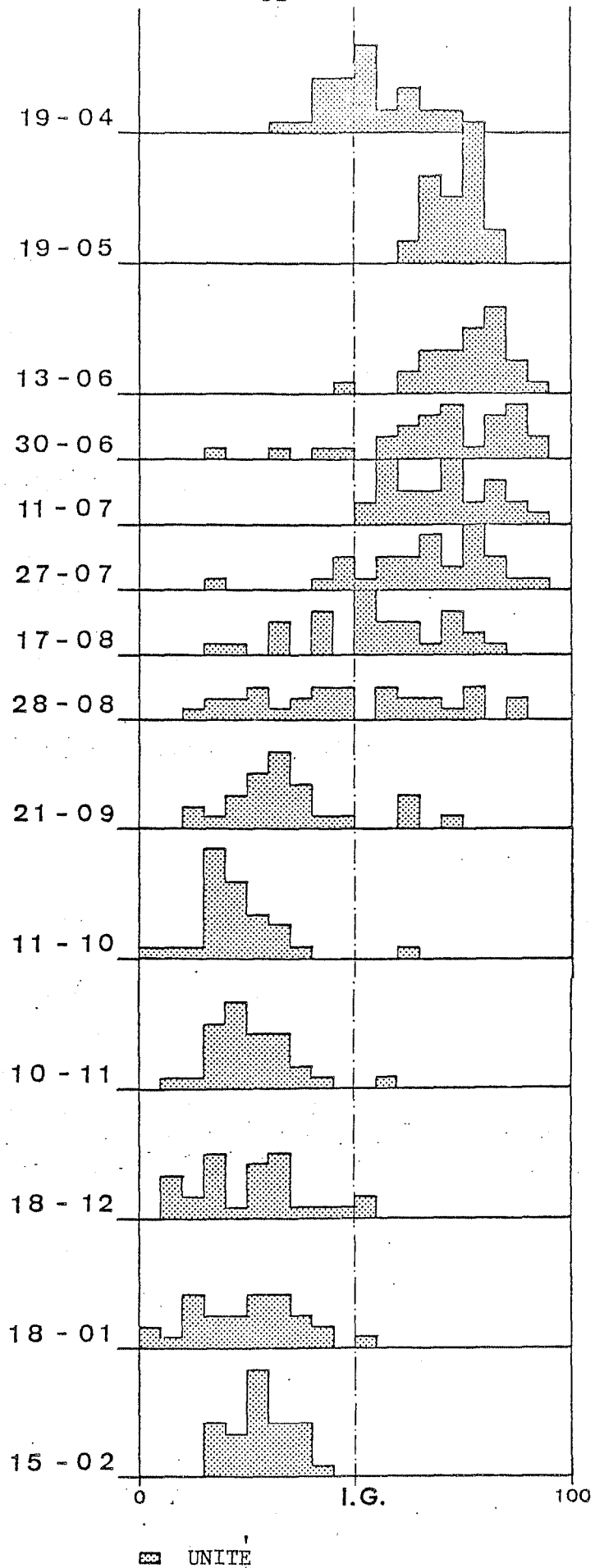


Fig. 19 - Distribution des valeurs de l'indice gonadique dans les différents échantillons.

Au deuxième prélèvement de juin, la dispersion est encore plus importante, la période de ponte a vraiment commencé (il faut faire abstraction des deux valeurs les plus basses qui correspondent aux deux jeunes individus déjà signalés dans le précédent paragraphe).

Au cours des deux mois qui suivent les valeurs observées de l'indice diminuent progressivement et en ordre dispersé. Il faut attendre le mois de septembre pour qu'un nouveau regroupement s'amorce autour de l'indice 30 %. Les gamètes sont donc émises de façon séquencée tout au long de la période de reproduction qui commence en juin, atteint son intensité maximale en juillet et août et se termine en septembre.

Pendant les derniers mois de l'année, les indices gonadiques restent groupés dans leur majorité mais environ 5 % des individus qui n'ont pas évacué la totalité de leurs gamètes se maintiennent à des valeurs fortes malgré une certaine régression des indices observée au cours du temps.

#### 2.1.7. LES FACTEURS METABOLIQUES DANS LA REPRODUCTION

La mise en parallèle des données du tableau 6 (fig. 20) permet de mettre en évidence une relation inverse entre les variations du coefficient de condition du muscle columellaire et celles de l'indice gonadique (coefficient de corrélation linéaire  $r = -0,655$ ). La maturation est donc associée à l'utilisation des réserves contenues dans le muscle et essentiellement constituées de glycogène (OLLEY et THROWER, 1977) comme dans le cas de l'espèce américaine *H. cracherodii* (WEBBER et GIESE, 1969).

Les variations pondérales de l'appendice conique sont, par contre, très bien corrélées avec celles de l'indice gonadique ( $r = 0,906$ ). Pendant le repos sexuel, notamment, le poids relatif de l'appendice conique reste stable comme l'indice gonadique.

DATE DE PRELEVEMENT	TEMPERATURE AU FOND (°C)	PHOTOPERIODE HEURES DE JOUR au 1/10e ± s	INDICES GONADIQUES (%)	COEFFICIENTS DE CONDITION DU MUSCLE COLUMELLAIRE ± s (g.cm <sup>-3</sup> × 10 <sup>4</sup> )	COEFFICIENTS DE CONDITION DE L'APPENDICE GONADIQUE ± s (g.cm <sup>-3</sup> × 10 <sup>4</sup> )
1978					
19 avril	9,4	14	52 ± 10	699 ± 115	160 ± 34
19 mai	12	15,6	73 ± 6	627 ± 110	170 ± 29
13 juin	14,5	16,2	77 ± 8	556 ± 134	209 ± 55
30 juin	14,5	16,2	69 ± 17	578 ± 133	192 ± 64
11 juillet	14,5	16,0	69 ± 11	572 ± 91	191 ± 39
27 juillet	15	15,3	66 ± 16	627 ± 83	170 ± 31
17 août	16	14,3	55 ± 18	566 ± 145	137 ± 28
28 août	16,4	13,6	46 ± 21	544 ± 89	119 ± 40
21 septembre	15,7	12,5	34 ± 14	655 ± 78	134 ± 28
11 octobre	15,3	11	22 ± 11	684 ± 112	126 ± 24
10 novembre	13,8	9,8	25 ± 9	660 ± 112	111 ± 31
18 décembre	9	8,4	28 ± 17	679 ± 144	126 ± 24
1979					
18 janvier	7,5	8,6	25 ± 12	663 ± 123	107 ± 27
15 février	7,8	9,8	28 ± 7	789 ± 153	127 ± 20

TABLEAU 6 - Paramètres écologiques et résultats de l'étude des variations cycliques du poids des organes de l'ormeau (moyennes sur 30 mesures).

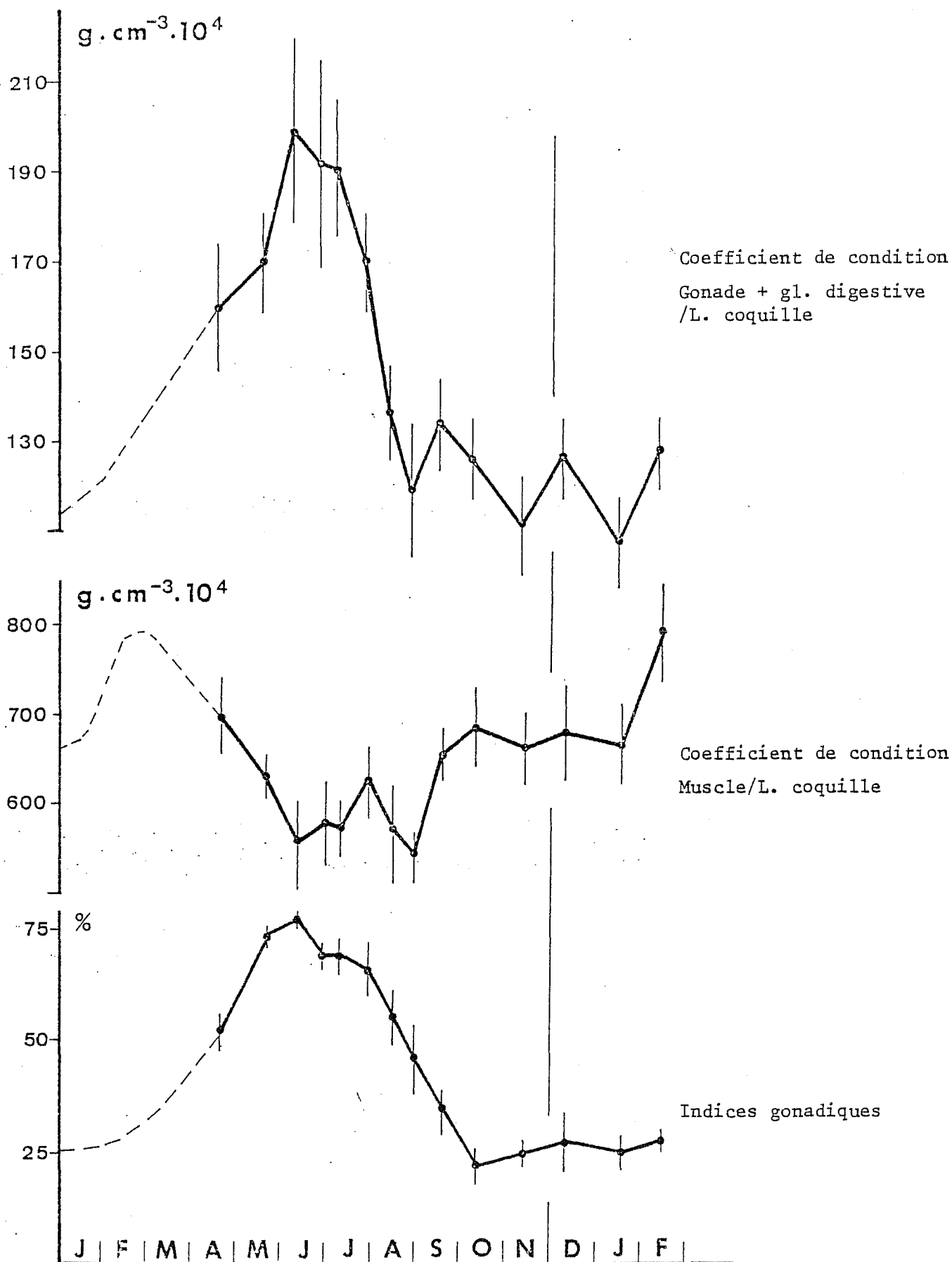


Fig. 20 - Variations des coefficients de condition et de l'indice gonadique. Les barres verticales représentent l'intervalle de confiance de la moyenne au seuil de 95 %.

Le tissu germinatif apparaît donc seul responsable des variations cycliques du poids de l'appendice conique et il n'est pas possible de retenir les conclusions de BOOLOOTIAN *et al.* (1962) concernant *H. cracherodii* et celles de GIRARD (1972) qui s'appliquent à *H. tuberculata*. Ces auteurs, notant la relation inverse entre les volumes de la glande digestive et de la gonade, admettent l'hypothèse que la maturation est liée à l'utilisation de réserves contenues dans l'hépatopancréas. En fait, ces réserves n'apparaissent pas à l'examen des préparations histologiques ; il semblerait plutôt que les variations observées soient dues au fait que les tissus de la gonade mature compriment la glande digestive. Il faut remarquer que l'appendice conique est turgescent à maturité et flasque après la ponte du fait de l'élasticité limitée des téguments externes.

#### 2.1.8. L'ACTION DES FACTEURS EXTERNES

Il a été établi que les principaux événements du cycle sexuel, à savoir les débuts de la gamétogenèse et de la ponte, se produisent respectivement à des dates proches des solstices d'hiver et d'été. Mais si l'on compare les variations de l'indice gonadique avec celles de la longueur du jour (fig. 21), c'est l'ensemble du cycle qui apparaît lié à la photopériode (coefficient de corrélation linéaire  $r = 0,943$ ). Les mêmes conclusions peuvent être tirées des données non publiées de KOIKE recueillies au même endroit en 1976. Par contre, les populations des Glénan et de Guernsey, respectivement étudiées par GIRARD (1972) et HAYASHI (1977), sont nettement soumises à l'influence du cycle thermique de l'eau.

Il est remarquable que les trois sites d'échantillonnage bénéficient de conditions de température très proches les unes des autres, quoiqu'un peu plus élevées en Rade de Brest au printemps en 1976. Cependant si l'on évalue le nombre de degrés-jours nécessaires pour passer du début de

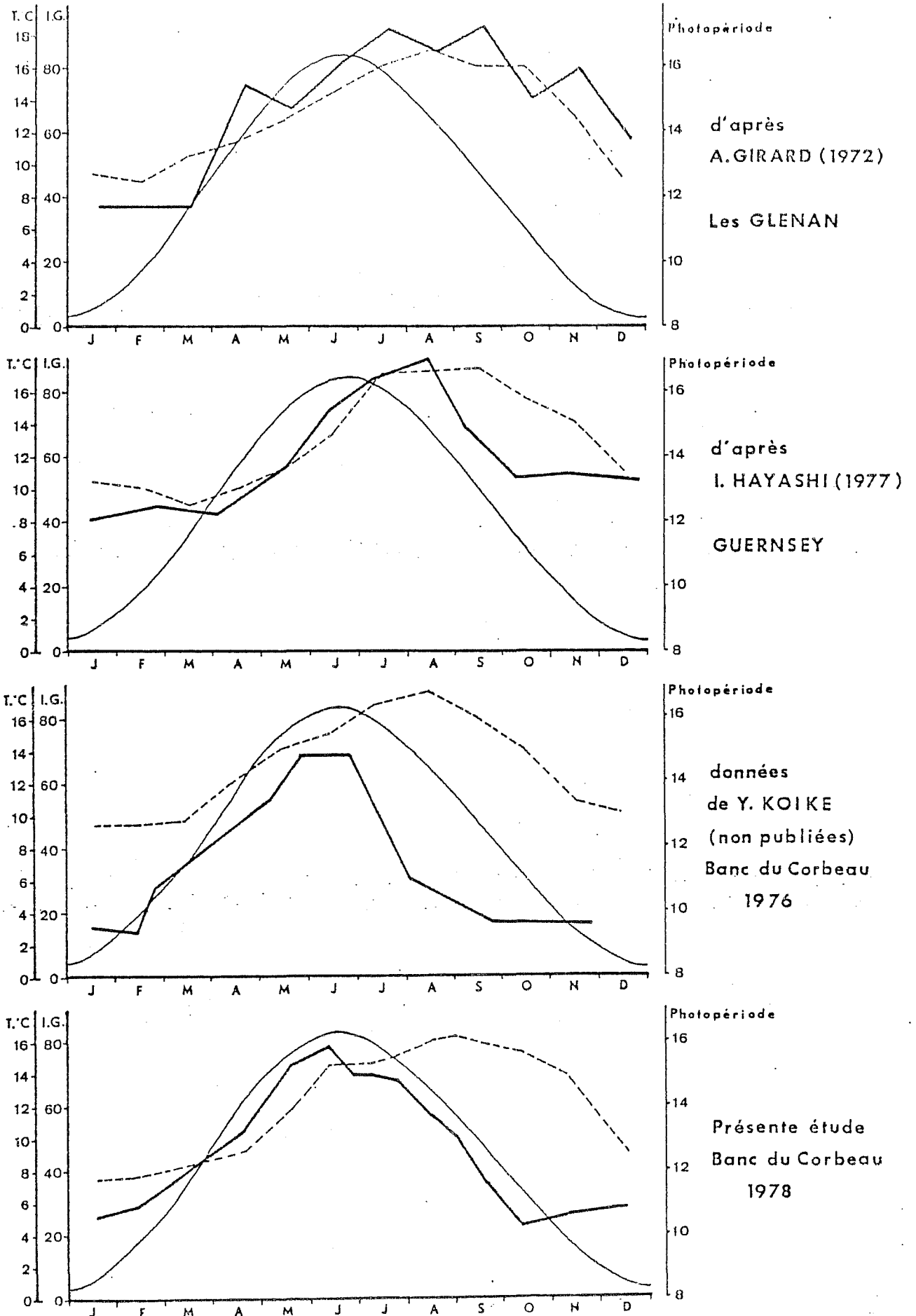


Fig. 21 - Relations entre les valeurs de l'indice gonadique et les conditions écologiques pour diverses populations d'ormeaux. En trait gras : indice gonadique ; trait fin : photopériode ; tirets : température.

l'évolution de l'indice gonadique à la valeur maximale de celui-ci, soit de mars à juillet aux Glénan, d'avril à août à Guernsey et de janvier à juin en Rade de Brest, les résultats apparaissent plus homogènes (tableau 7).

	LES GLENAN	GUERNSEY	BREST 1976	BREST 1978-79
Nombre de degrés-jours	1984	2069	2065	1792

TABLEAU 7 - Energie thermique évaluée en degrés-jours nécessaire à la maturation complète dans la nature.

Il semble donc difficile d'établir lequel de ces paramètres écologiques est responsable du déclenchement du cycle de reproduction par la simple étude de l'indice gonadique.

On remarque cependant dans les travaux de GIRARD (1972) que les ovocytes et la lignée spermatogénétique commencent à évoluer dès janvier, bien que cela ne se traduise pas par une variation de l'indice gonadique. La monographie de HAYASHI (1977) qui ne présente de données que sur les ovocytes, permet les mêmes conclusions. Ce phénomène se produit, en outre, toujours avant que les températures n'augmentent.

Il est donc permis de considérer que c'est de l'augmentation de la longueur des jours que dépend le déclenchement de la maturation, mais qu'ensuite, la température est le facteur limitant.

Il est, en revanche, plus difficile de mettre en évidence une relation étroite entre l'un ou l'autre des facteurs externes et le ralentissement de l'activité gamétogénétique, car s'il se produit dès la fin du mois de juin en Rade de Brest, il n'est vraiment apparent qu'au mois d'août dans les deux autres sites.

Enfin, il ne semble pas que l'émission des gamètes soit conditionnée par des valeurs critiques de la température de l'eau. Contrairement aux obser-

vations de INO (1952) qui remarque que chez l'orveau japonais *H. discus hannai* la reproduction intervient dès que la température de l'eau dépasse 20°C, celle-ci a commencé à 18°C à Guernsey et aux Glénan, mais à 14°C et 14,5°C en Rade de Brest en 1976 et 1978.

Il reste à souligner les notables particularités de la population du Banc du Corbeau qui sont : l'étroite relation entre la longueur des jours et le cycle de reproduction de ces orveaux, le caractère très précoce de leur sexualité. En effet, si l'on trouve aux Glénan et à Guernsey des orveaux indifférenciés de 45 mm, il n'y en a pas en Rade de Brest. De plus, il n'est pas possible de considérer que les plus jeunes animaux différenciés sont sexuellement moins actifs que les plus vieux, alors qu'à Guernsey il apparaît que seuls les orveaux de plus de 70 mm peuvent être considérés comme totalement adultes (HAYASHI, 1977).

Ces dissemblances pourraient provenir de l'action de facteurs écologiques particuliers à la Rade de Brest agissant sur la physiologie d'animaux dotés de potentialités identiques à celles de ceux provenant des autres sites, mais aussi d'un isolement génétique dû à la sélection de génotypes en fonction des facteurs externes. Un pas supplémentaire pourrait être fait en étudiant, d'une part le polymorphisme biochimique de ces populations, et d'autre part, le devenir en élevage des larves qui en sont issues, car, comme le fait remarquer LUBET (1976) : *"La présence de races à l'intérieur de populations à vaste répartition géographique est vraisemblable ; la différence n'est pas grande entre une race physiologique dont le mécanisme adaptatif a une base génétique, une race géographique et un écotype."*



## 2.2. VERIFICATIONS COMPLEMENTAIRES SUR LE TAUX DE MASCULINITE

Si l'on part de l'hypothèse que le taux de masculinité élevé observé en éclosérie est identique à celui des jeunes ormeaux dans le milieu naturel, il faut admettre que, dans la nature, le pourcentage des mâles est sous-estimé, comme il est surestimé dans le cas de *H. ruber* (SHEPHERD et LAWS, 1974), ou qu'il diminue par mortalité différentielle, par croissance différentielle ou encore par changement de sexe.

### 2.2.1. LE COMPORTEMENT DES ADULTES

La mortalité différentielle comme les biais d'échantillonnage doivent être reliés à une différence dans les comportements des mâles et des femelles. En effet, la mortalité autre que par prédation apparaît peu probable car elle est très faible en éclosérie pour les ormeaux de plus de 6 mois (3 à 4 % par an en général), et après cet âge, hormis la reproduction, aucun événement physiologique marquant ne se produit.

La ponte fait courir à l'ormeau un grand risque de prédation puisqu'il recherche des points élevés pour émettre ses gamètes, mais les deux sexes se comportent de façon sensiblement identique à cette occasion. Celle-ci n'est, de plus, pas associée à une augmentation de la mortalité spontanée. Les causes d'une éventuelle chute du nombre des mâles doivent donc être liées à la prédation et, comme il n'y a pas de dimorphisme sexuel, les femelles doivent se protéger plus efficacement que les mâles.

L'espèce étant habituellement considérée comme photophobe, l'étude de la recherche de l'obscurité protectrice doit permettre de vérifier l'existence d'une différence de comportement liée au sexe.

L'expérience a été menée dans un bac à chicanes installé dans une enceinte close, où des cloisons divisent l'espace en 5 compartiments éclairés en permanence par des lampes à incandescence munies de variateurs de voltage (tableau 8). Aucun abri n'est disposé dans le bac.

COMPARTIMENT	INTENSITE LUMINEUSE (LUX)
1	5 000
2	4 000
3	3 000
4	1 500
5	proche de 0

TABLEAU 8 - Conditions lumineuses moyennes par compartiment.

Les 110 ormeaux marqués utilisés se répartissaient comme suit, au début de l'expérience :

	MALES	FEMELLES
Nombre	64	46
Longueurs moyennes	61,9	59,8
Ecart-type	18,6	22,3

Le rapport des variances étant  $F = 1,44$  ( $F_{0,05(64,46)} = 1,57$ ), on ne peut pas les considérer comme différentes et le test de Student est applicable. Ici  $|t| = 0,53$ , cette valeur est inférieure à  $t_{\alpha} = 1,96$  au seuil de 5 % ; les longueurs moyennes ne diffèrent donc pas significativement.

Les animaux sont immergés dans le compartiment le plus éclairé ; au bout de 7 jours, la répartition est contrôlée. Tous les ormeaux sont décollés et replacés dans le premier compartiment. Les résultats des quatre essais réalisés sont présentés dans le tableau 9.

ESSAIS	1		2		3		4	
POSITION	Mâle femelle		Mâle femelle		Mâle femelle		Mâle femelle	
1 (5000 lux)	33	14	35	24	21	17	24	12
2 (4000 " )	1	2	4	3	7	5	4	6
3 (3000 " )	6	5	1	2	1	6	1	1
4 (1500 " )	4	7	7	3	4	1	5	4
5 ( ≈ 0 " )	20	18	12	12	12	6	10	6
TOTAL	64	46	59	44	45	35	44	29
% de MALES	58,2		57,4		56,3		62,8	
$\chi^2$	5,33		0,65		1,39		3,16	

$\chi^2_{0,05} = 9,49$  pour 4 degrés de liberté

TABLEAU 9 - Déplacement des ormeaux vers l'obscurité.  
Les comportements des mâles et des femelles  
ne diffèrent pas significativement au seuil de 5 %.

La forte mortalité observée est due aux manipulations entre chaque essai. Aucun de ceux-ci ne permet de mettre en évidence une différence liée au sexe dans la réponse à l'éclairage. En fait celle-ci est peu importante puisque près de la moitié des animaux n'ont pas quitté le compartiment éclairé à 5 000 lux. Les gros individus semblaient être les plus sédentaires.

Un cinquième essai a été conduit en immergeant les animaux dans le compartiment le moins éclairé : seuls 14 individus sur 70 se sont déplacés vers le 4<sup>e</sup> et le 3<sup>e</sup> compartiment (9 mâles et 6 femelles).

L'hypothèse d'un biais d'échantillonnage apparaît donc exclue et la prédation différentielle peu probable, bien que les données concernent une majorité de gros individus dont le comportement n'est peut-être pas identique à celui des jeunes.

### 2.2.2. COMPARAISON DES CROISSANCES EN ELEVAGE EXTENSIF

SHEPHERD et HEARN (sous presse) ont démontré la croissance plus rapide des femelles de l'espèce *H. laevigata*. Bien que FORSTER (1967) ne fasse pas état d'une telle particularité chez *H. tuberculata*, l'hypothèse a été néanmoins étudiée sur les produits des essais de grossissement pratiqués par FLASSCH dans la zone intertidale. Deux expériences ont pu être ainsi contrôlées.

L'analyse du premier test d'élevage effectué dans des buttes de moellons de carrière sur le parc dit "Ar Pont" en Kerlouan (Finistère) a été envisagée sous l'angle de la recapture et de la croissance globale dans une communication antérieure (COCHARD et FLASSCH, 1979). Le sex ratio au début de l'expérience n'était pas connu de même que les tailles moyennes par sexe. La longueur moyenne à l'immersion était en moyenne égale à 19,3 mm.

La récolte en octobre 1977 de 502 ormeaux après deux ans de séjour dans le milieu naturel a été effectuée sexes séparés. La population se composait alors de 35,8 % de mâles, 35,3 % de femelles, mais 28,9 % des individus n'ont pas pu être classés. La taille moyenne des 67 mâles ( $\bar{L} = 65,18$  ;  $s = 9,41$ ) ne peut pas être considérée comme différente de celle des 65 femelles mesurées ( $\bar{L} = 66,34$  ;  $s = 7,73$ ). En effet les variances étant identiques ( $F = 1,48$  pour  $F_{0,05}(65,65) = 1,51$ ), le résultat du test t appliqué aux données est  $|t| = 0,23$ , donc très inférieur à la valeur théorique de 1,96 au seuil de 5 %.

Un deuxième contrôle a été effectué sur le parc voisin de "Diou Garreg" en Kerlouan en juillet 1979, les ormeaux ayant séjourné 34 mois sur l'estran. Les données de départ présentent les mêmes lacunes. La longueur moyenne était au départ de 20,8 mm. Les 196 ormeaux étudiés étaient sexuellement matures. La population se répartissait en 101 mâles et 95 femelles, soit un taux de masculinité de 51,5 % avec un intervalle de confiance de 7 % au seuil de 5 %.

La longueur moyenne des 66 mâles mesurés était de 52,62 mm ( $s = 10,01$ ) ; les 65 femelles mesuraient 59,24 mm ( $s = 8,86$ ). Le test  $t$  est applicable ( $F = 1,28$ ) :  $t = 3,99$ . La différence des moyennes est donc hautement significative.

Le caractère aléatoire de l'identification du sexe en dehors de la période de maturité sexuelle par la simple observation à travers le manteau a été précisé. Les résultats du premier contrôle sont donc à prendre avec prudence. Les mensurations effectuées en juillet sur des animaux matures sont par contre plus fiables et permettent de considérer que les femelles croissent plus vite que les mâles. Elles peuvent expliquer au moins en partie la distribution du taux de masculinité des sujets âgés récoltés en Rade de Brest.

Par contre le sex ratio évalué après 34 mois sur ces produits d'écloserie est plus proche des données de la littérature que de celles observées dans les élevages. Il est donc nécessaire d'envisager une autre explication que la croissance différentielle à la prépondérance des mâles dans les élevages artificiels.

### 2.3. L'INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LA REPRODUCTION DES ADULTES EN CAPTIVITE

Les ormeaux qui ont été utilisés dans cette expérience ont été prélevés le 15 février 1979 sur le Banc du Corbeau. A cette date, la gamétogénèse avait déjà commencé dans le milieu naturel, l'indice gonadique moyen était égal à 28 % (cf. Etude de la population du milieu naturel et tableau 6.

Le tableau 10 ci-dessous précise les conditions auxquelles sont soumis les lots expérimentaux de 40 individus :

LOTS EXPERIMENTAUX	1-1	1-2	2-1	2-2	3-1	3-2	4-1	4-2	5-1	5-2	6-1	6-2
Température d'élevage °C	10		10		12		14		16		18	
Conditions d'éclairage	Obscurité permanente		1 500 lux en permanence									

TABLEAU 10 - Conditions de température et d'éclairage pendant le conditionnement des reproducteurs.

#### 2.3.1. L'INDICE GONADIQUE

Dans toutes les séries expérimentales, les valeurs de l'indice gonadique moyen mesuré sur 3 individus croissent au cours du temps (tableau 11 et fig. 22). La température ne provoque donc pas de blocage de la gamétogénèse dans la gamme considérée.

En utilisant une échelle pratique d'évaluation de l'état de maturité sexuelle, KIKUCHI et UKI (1974 a et d, 1975) ont montré qu'à température constante, l'évolution de la gonade est linéaire dans le temps pour les espèces japonaises *H. discus hannai*, *H. discus*, *H. gigantea*.

CONDITIONS D'ECLAIREMENT	OBSCURITE PERMANENTE		1 500 LUX EN PERMANENCE									
			10		10		12		14		16	
TEMPERATURE D'ELEVAGE °C	10		10		12		14		16		18	
N° DES BACS	1-1	1-2	2-1	2-2	3-1	3-2	4-1	4-2	5-1	5-2	6-1	6-2
J 21	36,6 (8,4)	42,5 (2,0)	42,2 (11,7)	33,6 (7,1)	42,2 (2,5)	40,7 (12,7)	55,1 (9,6)	61,8 (8,9)	71,2 (10,5)	62,7 (1,6)	69,1 (5,9)	62,7 (10,6)
J 42	40,8 (8,7)	44,3 (4,5)	43,3 (6,7)	45,7 (8,4)	52,4 (4,9)	64,0 (7,2)	70,2 (3,2)	71,0 (10)	79,0 (7,5)	83,0 (3,5)	82,3 (3,8)	82,3 (2,5)
J 67	64,1 (11,4)	58,9 (4,9)	71,9 (3,1)	58,8 (1,7)	78,2 (6,9)	76,2 (5,2)	83,4 (2,3)	84,5 (4,5)	88,6 (4,0)	89,2 (4,4)	88,8 (3,1)	87,5 (2,3)
J 93	74,2 (7,7)	77,6 (4,7)	79,6 (4,3)	72,1 (8,5)	82,1 (4,7)	86,3 (2,2)						
J 119	79,0 (5,2)	80,3 (6,0)	85,0 (3,0)	86,3 (4,9)	91,3 (5,5)	87,7 (2,3)	92,7 (1,5)	91,0 (4,9)				

TABLEAU 11 - Evolution de l'indice gonadique au cours du temps dans chaque lot expérimental.  
(L'écart-type est indiqué entre parenthèses).

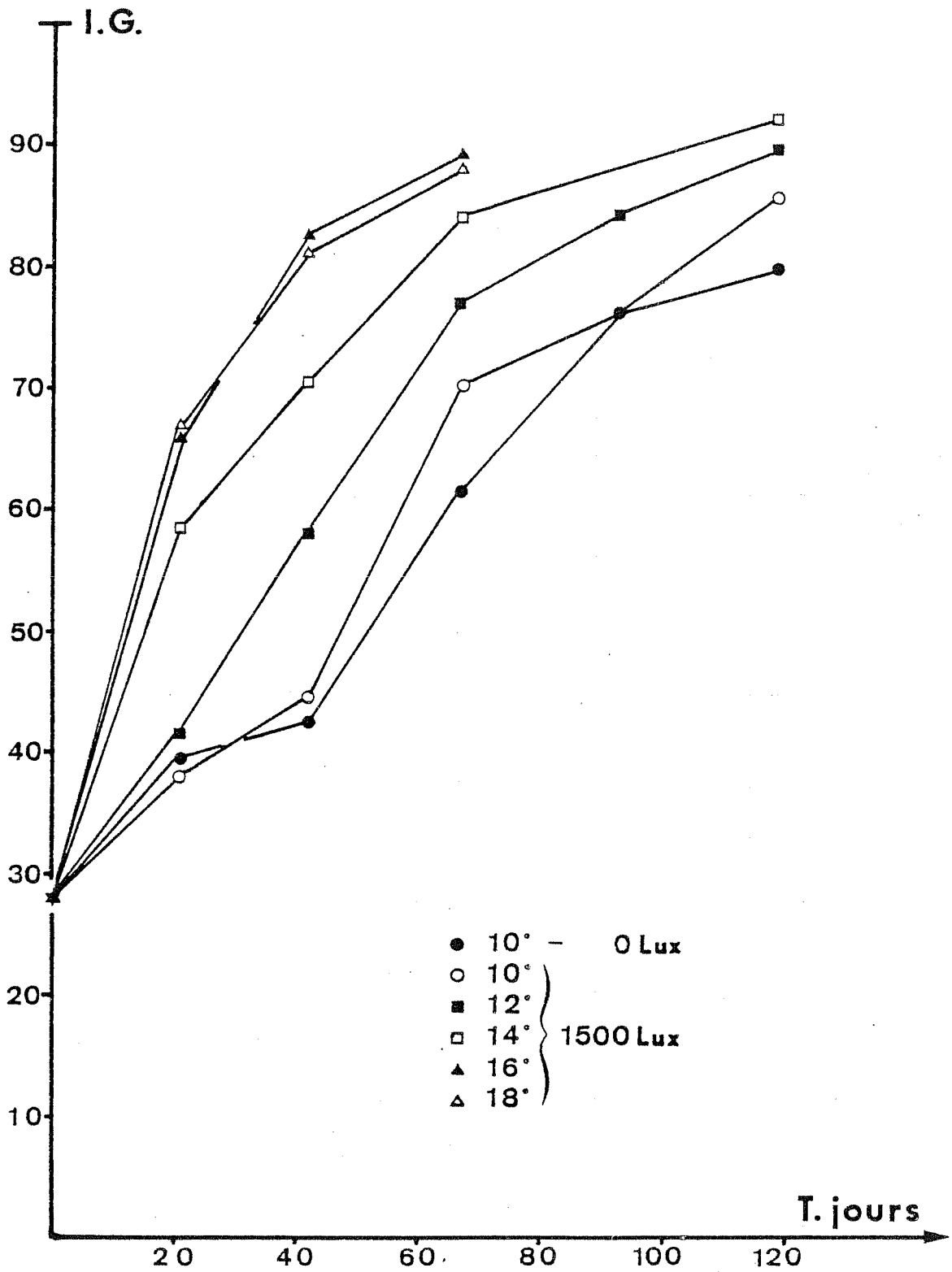


Fig. 22 - Evolution, au cours du temps, de l'indice gonadique dans chaque série expérimentale. Chaque point est la moyenne des indices mesurés sur chacun de ces deux lots expérimentaux.



SERIES TEMPS EN JOURS	1		2		3		4		5		6	
	I.G. moyen	N. degrés- jours	I.G. moyen	N. degrés- jours	I.G. moyen	N. degrés- jours	I.G. moyen	N. degrés- jours	I.G. moyen	N. degrés- jours	I.G. moyen	N. degrés- jours
J 21	39,5	210	38	210	41,5	248	58,5	282	67	312	66	338
J 42	42,5	420	44,5	420	58	500	71	576	81	648	82,5	716
J 67	61,5	670	70,5	670	77	800	84	920	89	1 048	88	1 166
J 93	76	930	76	930	84	1 112	—	—	—	—	—	—
J 119	79,5	1 190	85,5	1 190	89,5	1 424	92	1 648	—	—	—	—

TABEAU 12 - Relation entre l'Indice Gonadique moyen par série et le nombre de degrés-jours.  
(I.G. de départ = 28 pour 30 mesures).

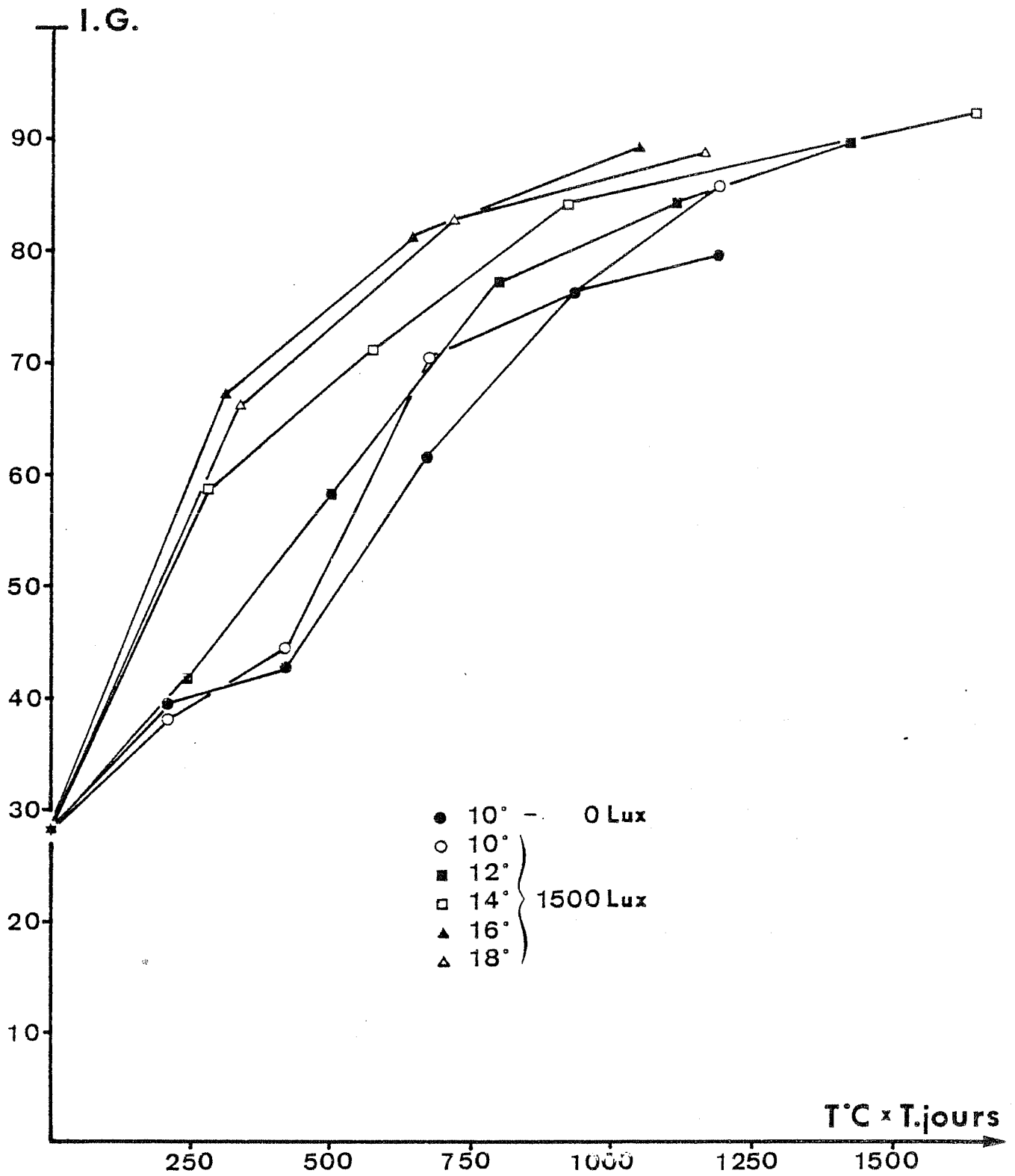


Fig. 23 - Evolution de l'indice gonadique en fonction de l'énergie thermique reçue évaluée en nombre de degrés-jours.

La méthode de contrôle utilisée ici pour *H. tuberculata* ne fait apparaître une évolution linéaire que dans les séries maintenues à 12°C. A 10°C, l'augmentation de l'indice paraît présenter deux phases : elle est lente pendant les 40 premiers jours et s'accélère ensuite.

L'étude de l'évolution de la glande génitale en fonction de l'énergie thermique reçue évaluée par le calcul du nombre de degrés-jours (tableau 12, fig. 23) ne permet pas de dégager une relation simple entre ces deux paramètres, même après transformation des données (logarithmique, arc sinus (IG)).

Les courbes paraissent cependant se répartir en deux groupes : le premier comprend les 3 séries élevées à 10 et 12°C dont l'évolution approximativement linéaire apparaît directement limitée par l'énergie thermique reçue. Le second se compose des élevages à 14, 16 et 18°C, où la croissance de la gonade est limitée par un autre facteur qui est lui-même en relation avec la température.

La croissance de la gonade est optimale à 16°C.

Si l'on compare les séries 1 et 2 élevées à 10°C, mais la première étant maintenue à l'obscurité, l'analyse ne fait ressortir aucune différence dans l'évolution de l'indice gonadique au cours du temps (tableau 13). L'éclaircissement n'a pas d'action sur la vitesse de développement de la gonade.

SOURCE DE VARIATION	SOMME DES CARRÉS	DEGRES DE LIBERTE	VARIANCE	F	TEST
Entre séries (1 & 2)	231,6	3	77,2	1,62	N.S.
Temps	13 855,44	4	4618	96,87	Hautement Significatif
Interaction	838,5	12	69,77	1,46	N.S.
Résiduelle	1 907,0	40	47,67		
TOTAL	21 452	59	363,59		
		$F^3_{40}$ (0,05)	2,84		
		$F^4_{40}$ (0,001)	5,70		
		$F^{12}_{40}$ (0,05)	2,00		

TABLEAU 13 - Analyse de la variance des mesures de l'indice gonadique réalisées sur les séries 1 et 2. L'éclaircissement n'a pas d'action significative (5 %) sur la vitesse de la maturation des adultes du milieu naturel.

### 2.3.2. L'ETUDE HISTOLOGIQUE DE LA MATURATION

L'étude des coupes histologiques des 75 échantillons de gonades prélevés au cours de l'expérience ne permet de mettre en évidence aucun phénomène anormal de la gamétogénèse mâle ou femelle et confirme la relation étroite existant entre la mesure de l'indice gonadique et l'activité de la glande génitale. Dans les séries 1 et 2 maintenues à 10°C, les spermatozoïdes n'apparaissent que dans les échantillons du troisième prélèvement J 67, confirmant ainsi la phase de "latence" remarquée dans l'évolution de l'indice gonadique.

Toutes les autres coupes montrent des gonades en développement dont les caractéristiques sont semblables à celles de la population naturelle au printemps. Les ormeaux qui peuvent être considérés comme matures, ne présentent, cependant, aucun signe de l'arrêt prochain de l'activité gamétogénétique : les mâles ont une lignée spermatogénétique ininterrompue et tous les types cellulaires sont bien représentés, les gonades femelles contiennent un stock important d'ovocytes mûrs mais la poursuite de la vitellogénèse est attestée par la présence de près de 10 % d'ovocytes mûrs. *à confirmer*

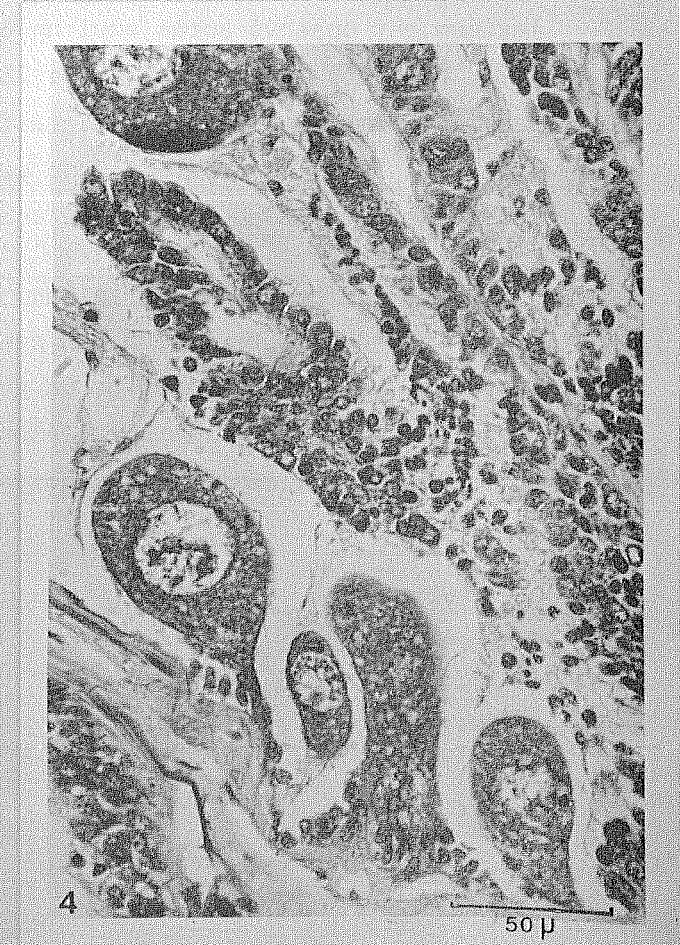
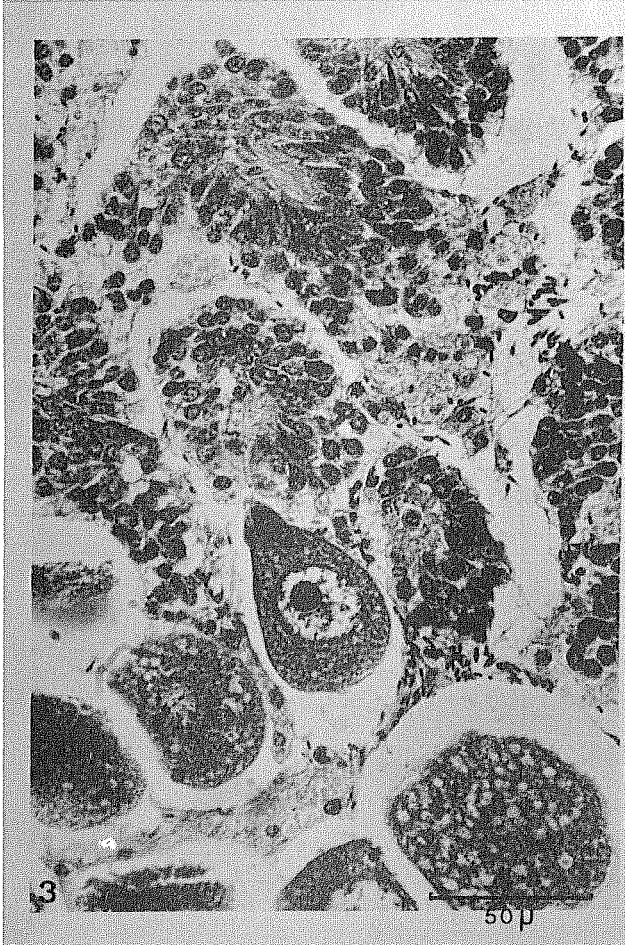
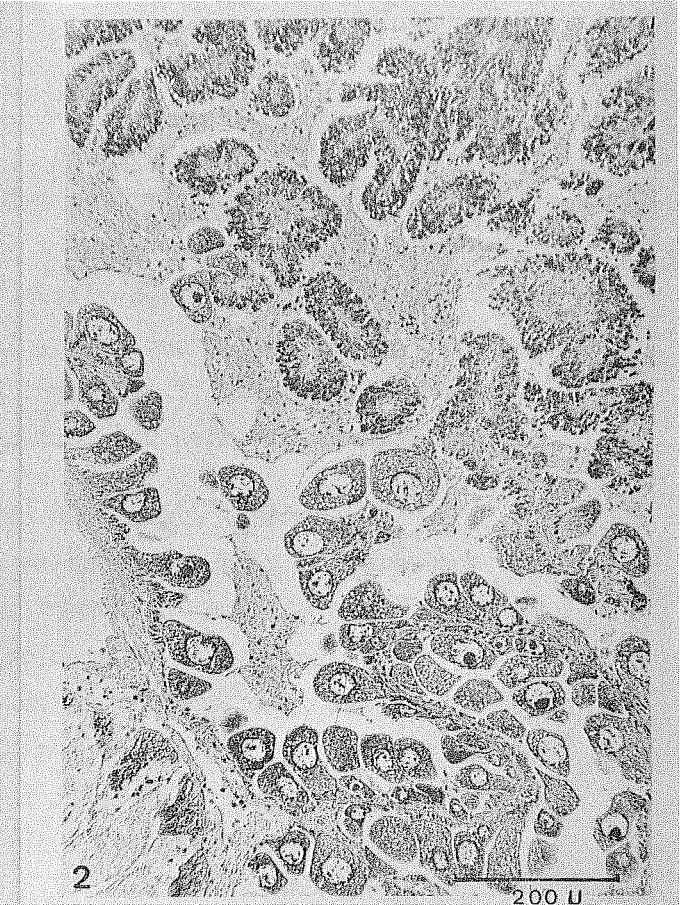
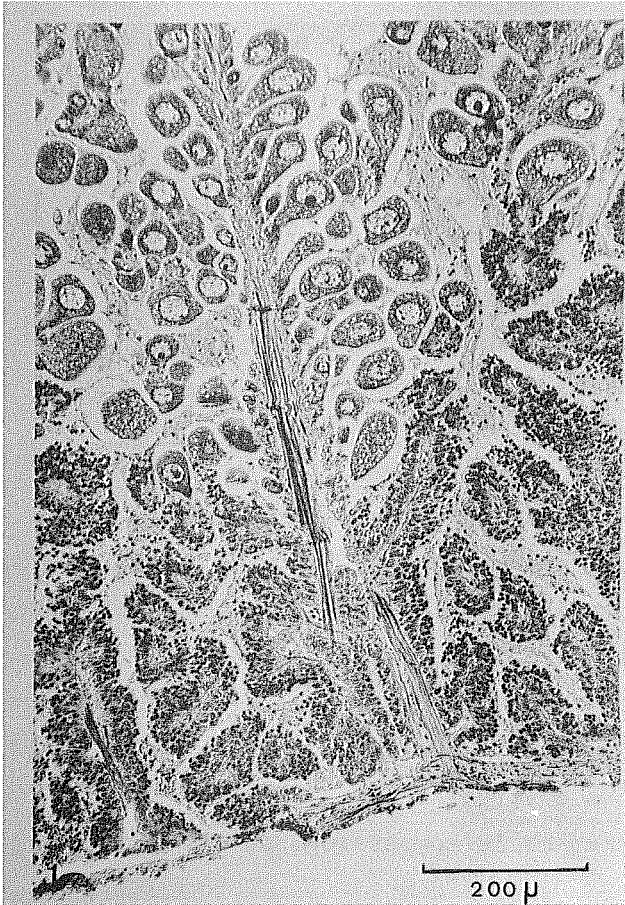
L'échantillonnage a en outre révélé l'existence dans les lots 1-1 et 1-2 (10°C) de deux hermaphrodites, de 90 et 87 mm respectivement, dont la particularité n'apparaissait pas aux dissections effectuées au Jour 21 et au Jour 42. Un troisième individu bisexué de 72 mm, à maturité sexuelle, a été identifié dans le lot 4-1, par la présence de taches foncées (ovocytes mûrs de taille normale) sur le fond blanc de la gonade (spermatozoïdes normaux). Il s'agissait dans tous les cas d'un hermaphrodisme en mosaïque conforme aux descriptions de MURAYAMA (1935) et de GIRARD (1972). (Planche II).

PLANCHE II

---

Coupe transversale de la gonade d'un hermaphrodite simultané en gamétogénèse.  
Coloration : trichrome de Masson ; épaisseur : 3  $\mu$

- 1 & 2. Vue d'ensemble : la partie mâle est à la face externe de la gonade.
3. Un ovocyte se développe sur un tubule en spermatogénèse. Quelques spermatozoïdes sont présents dans la lumière.
4. Ovocyte en vitellogénèse enraciné sur un trabécule.  
En haut à droite : partie mâle, la spermatogénèse est active.



### 2.3.3. L'ALIMENTATION DES ORMEAUX PENDANT LA MATURATION

En période de maturation, les manipulations des reproducteurs sont réduites au minimum, c'est pourquoi, au cours de l'expérience, la quantité de nourriture ingérée (*P. palmata*) ne peut pas être reliée au poids moyen, mais seulement au nombre des individus.

Les données présentées dans le tableau 14 permettent de conclure à une augmentation générale du poids moyen des ormeaux au cours de l'expérience. La variabilité de l'accroissement pondéral entre les lots est indépendante des conditions d'élevage, elle est probablement due aux divers prélèvements effectués au hasard pour le contrôle de l'état de maturité sexuelle. Les poids moyens des ormeaux sont cependant suffisamment proches pour que l'on puisse admettre que les écarts de consommations observés entre les différentes séries sont dûs, pour l'essentiel, à l'influence de la température sur le métabolisme.

La consommation (tableau 15, fig. 24) paraît présenter deux phases : ascendante au début, elle décroît avec l'approche de la maturité sexuelle. Le maximum est observé après environ 80 jours d'élevage à 10°C, vers 70 jours à 12°C, 50 jours à 14°C, et, entre 25 et 40 jours, à 16 et 18°C. Dans tous les cas, le sommet de la courbe est atteint au moment où l'indice gonadique est proche de 70 %. Il apparaît donc que les besoins alimentaires diminuent avec le ralentissement de l'activité anabolique de la gonade.

Il faut noter enfin que, dans les lots maintenus à 10°C, la consommation de nourriture évolue peu pendant les 40 premiers jours de l'expérience. Le retard dans l'évolution de la gonade, observé dans ces lots, par la mesure de l'indice gonadique et par l'étude des coupes histologiques, est donc associé à des besoins alimentaires moindres.

LOTS EXPERIMENTAUX	POIDS MOYENS DE DEPART (en g) (40 individus)	POIDS TOTAL FINAL (en g)	NOMBRE FINAL	POIDS MOYENS FINAUX (en g)	Δ P MOYEN
1-1	86	2 398	25	96	10
1-2	85	2 129	22	97	12
2-1	84	2 071	22	94	10
2-2	79	1 742	22	79	0
3-1	83	2 366	22	108	28
3-2	86	2 007	23	97	11
4-1	87	1 748	17	103	16
4-2	70	1 096	13	84	14
5-1	76	1 126	14	80	4
5-2	82	2 006	20	100	18
6-1	74	1 378	15	92	18
6-2	83	1 639	16	102	19

TABLEAU 14 - Contrôle des poids moyens des ormeaux au début et à la fin de l'expérience.

LOTS	1-1	1-2	2-1	2-2	3-1	3-2	4-1	4-2	5-1	5-2	6-1	6-2
TEMPS EN JOURS												
17	0,84	0,81	0,79	0,74	0,90	0,80	2,03	2,00	2,88	2,76	3,51	3,56
27	1,12	0,97	1,07	1,05	1,33	1,40	2,17	2,15	3,02	3,11	3,82	3,80
37	1,16	0,85	0,91	1,00	1,51	1,58	2,27	2,00	3,17	3,35	2,92	3,03
47	1,18	1,05	1,32	1,20	1,70	1,77	2,30	2,27	2,71	2,81	2,41	2,32
57	1,56	1,25	1,69	1,58	1,92	2,17	2,26	2,32	3,34	3,24	3,34	2,81
67	1,58	1,60	1,74	1,45	2,31	2,14	2,18	1,93	2,95	2,85	2,42	2,30
77	1,65	1,62	1,98	1,67	2,06	2,04	2,00	2,02	2,99	2,41	2,54	2,15
87	1,59	1,67	1,81	1,41	1,96	1,93	1,97	1,95	2,56	2,17	2,40	2,14
97	1,47	1,66	1,69	1,39	1,60	1,63	1,54	1,96	2,09	2,12	2,19	1,89
107	1,42	1,35	1,43	1,28	1,40	1,42	-	-	-	-	-	-
117												

TABLEAU 15 - Consommation journalière individuelle de nourriture en grammes de *Palmaria palmata* fraîche.



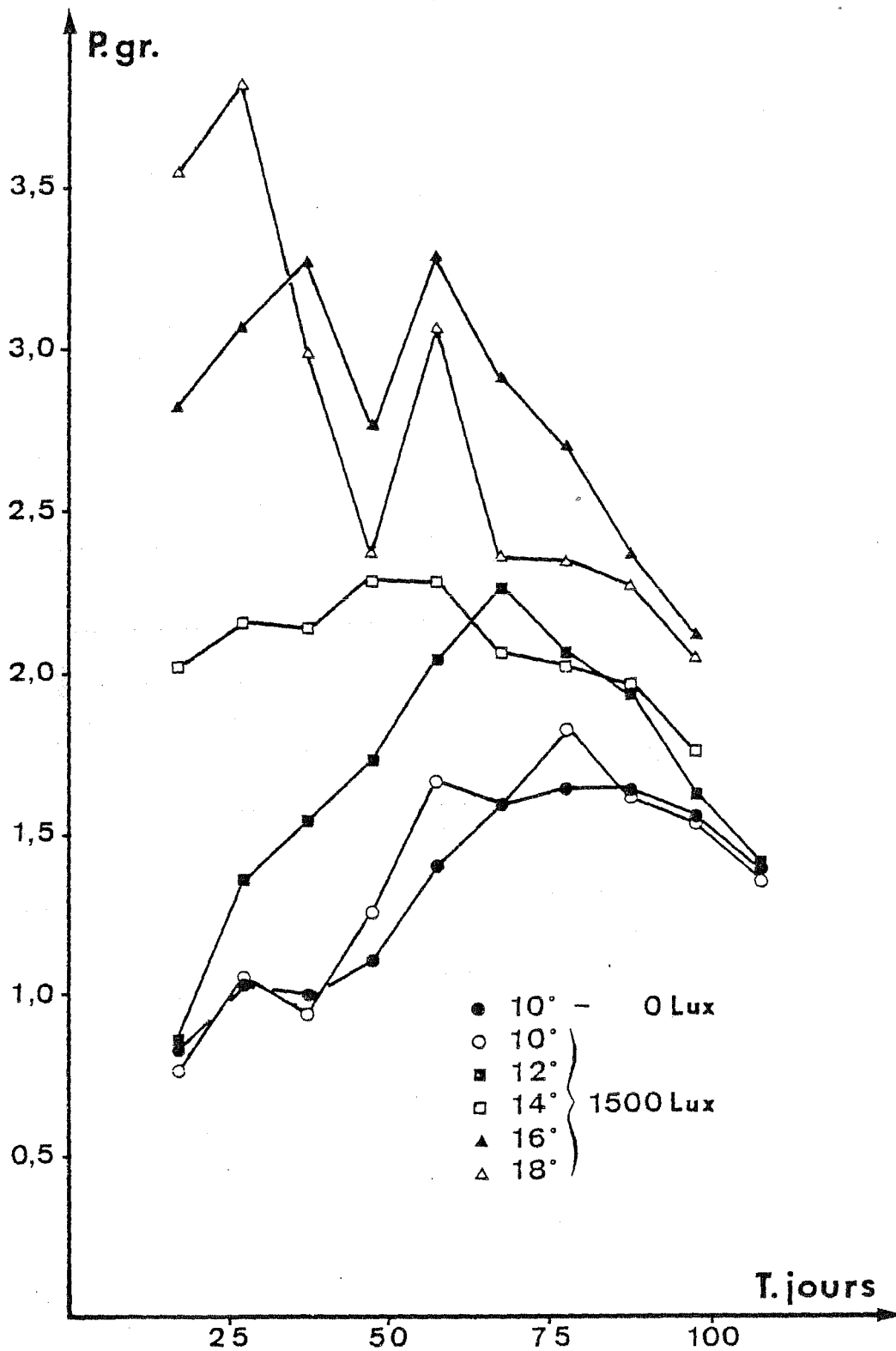


Fig. 24 - Evolution, au cours du temps, de la consommation individuelle journalière de nourriture, en grammes, de *Palmaria palmata* fraîche.

2.3.4. L'UTILISATION DES RESERVES METABOLIQUES PENDANT LA MATURATION

Alors que dans le milieu naturel le cycle de reproduction est associé à l'utilisation des réserves de glycogène contenues dans le pied (cf. § 2.1.7), celles-ci ne paraissent pas varier au cours de l'expérience (tableau 16). Les évaluations du "coefficient de condition musculaire" restent proches de la valeur de départ  $789 \cdot 10^{-4} \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ , déterminée en février sur un lot de 30 ormeaux. Ainsi, quelles que soient les conditions de température, la quantité de nourriture consommée a suffi à l'élaboration des produits sexuels sans pour cela mobiliser toute l'énergie disponible des animaux.

LOTS \ TEMPS EN JOURS	1-1	1-2	2-1	2-2	3-1	3-2	4-1	4-2	5-1	5-2	6-1	6-2
21	900 (60)	817 (186)	573 (45)	803 (127)	853 (78)	790 (35)	787 (87)	750 (144)	837 (172)	683 (106)	817 (51)	813 (144)
42	907 (135)	85 (62)	676 (192)	910 (168)	827 (137)	820 (62)	813 (81)	920 (86)	653 (297)	883 (119)	730 (65)	767 (68)
67	887 (91)	830 (66)	903 (92)	707 (86)	897 (140)	790 (87)	803 (35)	837 (81)	917 (81)	977 (113)	947 (95)	960 (173)
93	933 (25)	863 (76)	857 (23)	903 (159)	1003 (101)	823 (22)						
119	956 (133)	817 (121)	753 (67)	823 (230)	743 (65)	780 (87)	887 (132)	953 (201)				

TABLEAU 16 - Coefficients de condition musculaire (A) mesurés sur les échantillons au cours de l'expérience de conditionnement des reproducteurs.

$$A = \frac{\text{Poids du muscle (g)} \times 10^4}{(\text{longueur de la coquille (cm)})^3}$$

### 2.3.5. LA CROISSANCE DES REPRODUCTEURS

La bande colorée en rouge par *Palmaria palmata* était dans presque tous les cas limitée à son bord interne par un anneau semblable à ceux qui ont permis de donner une estimation de la croissance de l'ormeau dans le milieu naturel. Il n'y avait pas d'anneau visible à l'intérieur de la boucle elle-même.

L'analyse des données d'accroissement au cours des 115 jours de l'expérience est présentée dans le tableau 17. Les axes majeurs sont représentés figure 25 et comparés par la méthode des ellipses de CONAN (1978), figure 26. Il n'est pas possible de mettre en évidence une différence entre la croissance à 16 et 18°C, mais les résultats apparaissent toutefois meilleurs à 16°C ; il est donc possible de considérer cette température comme optimale pour la croissance des adultes en élevage.

ECLAIREMENT			1 500 LUX				0 LUX	
TEMPERATURE D'ELEVAGE			18°	16°	14°	12°	10°	10°
N			31	32	31	45	44	47
$\Sigma x$			2 310	2 473	2 376	3 649	3 439	3 709
$\Sigma x^2$			175 938	195 240	185 891	300 907	273 686	302 700
$\Sigma xy$			13 631	15 576	9 646	8 850	6 065	8 101
$\Sigma y^2$			1 479	1 874	832	518	316	639
$\Sigma y$			194	215	134	118	85	123
AXE MAJEUR REDUIT	Pente		- 0,267	- 0,322	- 0,261	- 0,204	- 0,176	- 0,178
	Limites de confiance à 95 %	L1	- 0,216	- 0,258	- 0,199	- 0,168	- 0,143	- 0,156
		L2	- 0,330	- 0,403	- 0,341	- 0,247	- 0,216	- 0,203
	Ordonnée à l'origine		26,14	31,61	24,30	19,14	15,68	16,65
AXE MAJEUR	Pente		- 0,213	- 0,249	- 0,162	- 0,146	- 0,120	- 0,156
	Limites de confiance à 95 %	L1	- 0,276	- 0,331	- 0,242	- 0,190	- 0,160	- 0,182
		L2	- 0,152	- 0,169	- 0,084	- 0,103	- 0,081	- 0,131
	Ordonnée à l'origine		22,11	25,91	16,72	14,50	11,32	14,94

TABLEAU 17 - Analyse de la croissance par la méthode des accroissements instantanés.

$$N = \text{Nombre d'ormeaux mesurés} ; x = \frac{L_0 + L_t}{2} ; y = \Delta L.$$

Les pentes sont égales à  $K\Delta t$  de l'équation de Von Bertalanffy.

Bien que la pente de la droite d'accroissement des lots à 10°C à l'obscurité (1) soit supérieure à celle du lot élevé à 10°C et à 1 500 lux (2), il n'est pas possible de conclure que l'éclairage permanent a une action défavorable sur la croissance.

L'influence de la température sur la vitesse de croissance de l'ormeau est résumée figure 27. Ces résultats sont obtenus sur une période d'environ quatre mois (119 jours) ; pour qu'ils soient comparables à ceux évalués sur les populations naturelles, il est nécessaire de diviser la pente  $K = k\Delta t$  par le temps, soit 0,326 ans. Les paramètres de l'équation de Von Bertalanffy ainsi obtenus sont présentés dans le tableau ci-dessous :

ECLAIREMENT	1 500 LUX					0 LUX
	18	16	14	12	10	10
TEMPERATURE °C						
k	0,654	0,764	0,497	0,448	0,368	0,479
$L_{\infty}$	103,8	104,1	103,2	99,3	94,3	95,8

TABLEAU 18 - Influence de la température sur les paramètres de l'équation de Von Bertalanffy.

Les coefficients k sont toujours supérieurs à ceux du milieu naturel (cf. tableau 4, § 2.1.1), bien que la température moyenne y soit d'environ 12°C. Il paraît donc possible de conclure que, contrairement aux observations de SAKAI (1962d) pour *H. discus hannai*, et de PAUL *et al.* (1977) pour *H. kamtchatkana*, chez *H. tuberculata* la reproduction interfère peu avec la croissance et, de plus, que le principal facteur limitant la croissance dans le milieu naturel est la quantité de nourriture disponible plutôt que la température de l'eau.

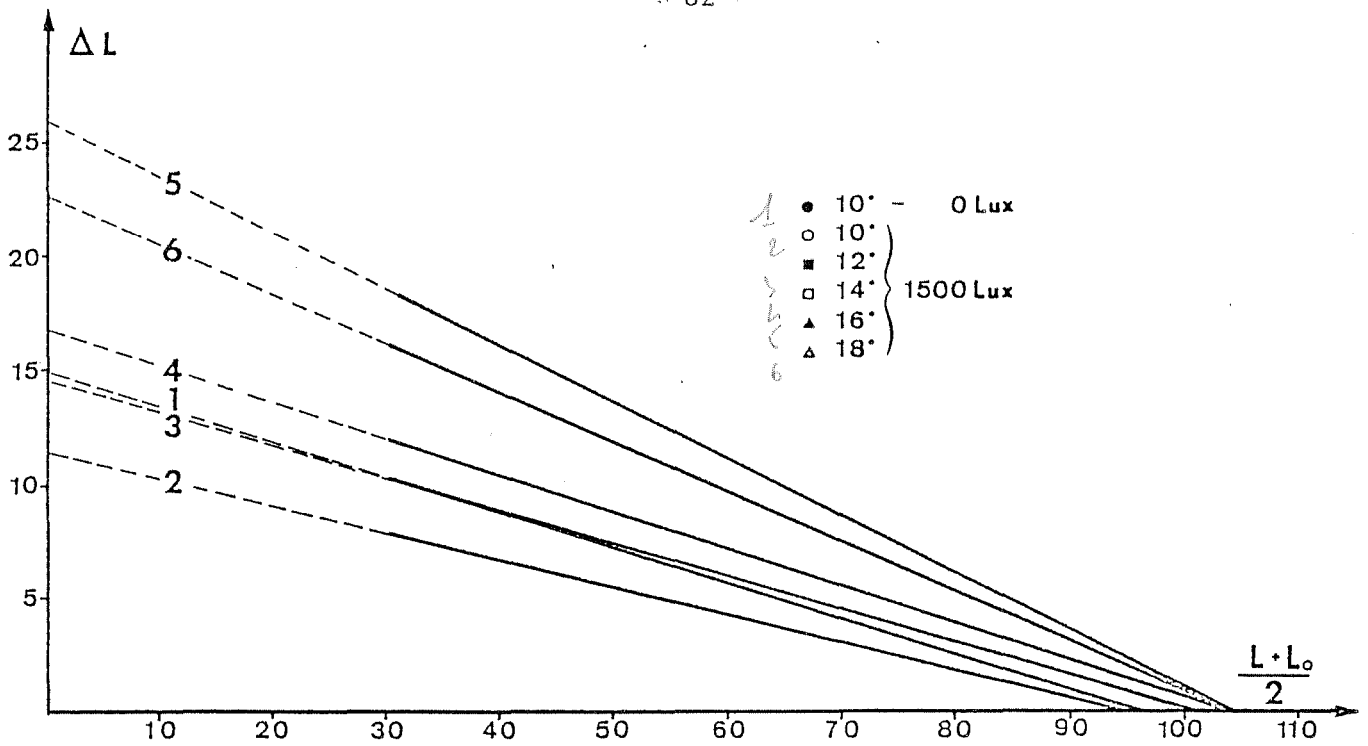


Fig. 25 - Droites d'accroissement instantané pour chaque série expérimentale (1 (10°C) : obscurité permanente ; 2 (10°C), 3 (12°C), 4 (14°C), 5 (16°C) et 6 (18°C) : 1 500 lux 24 h/24).

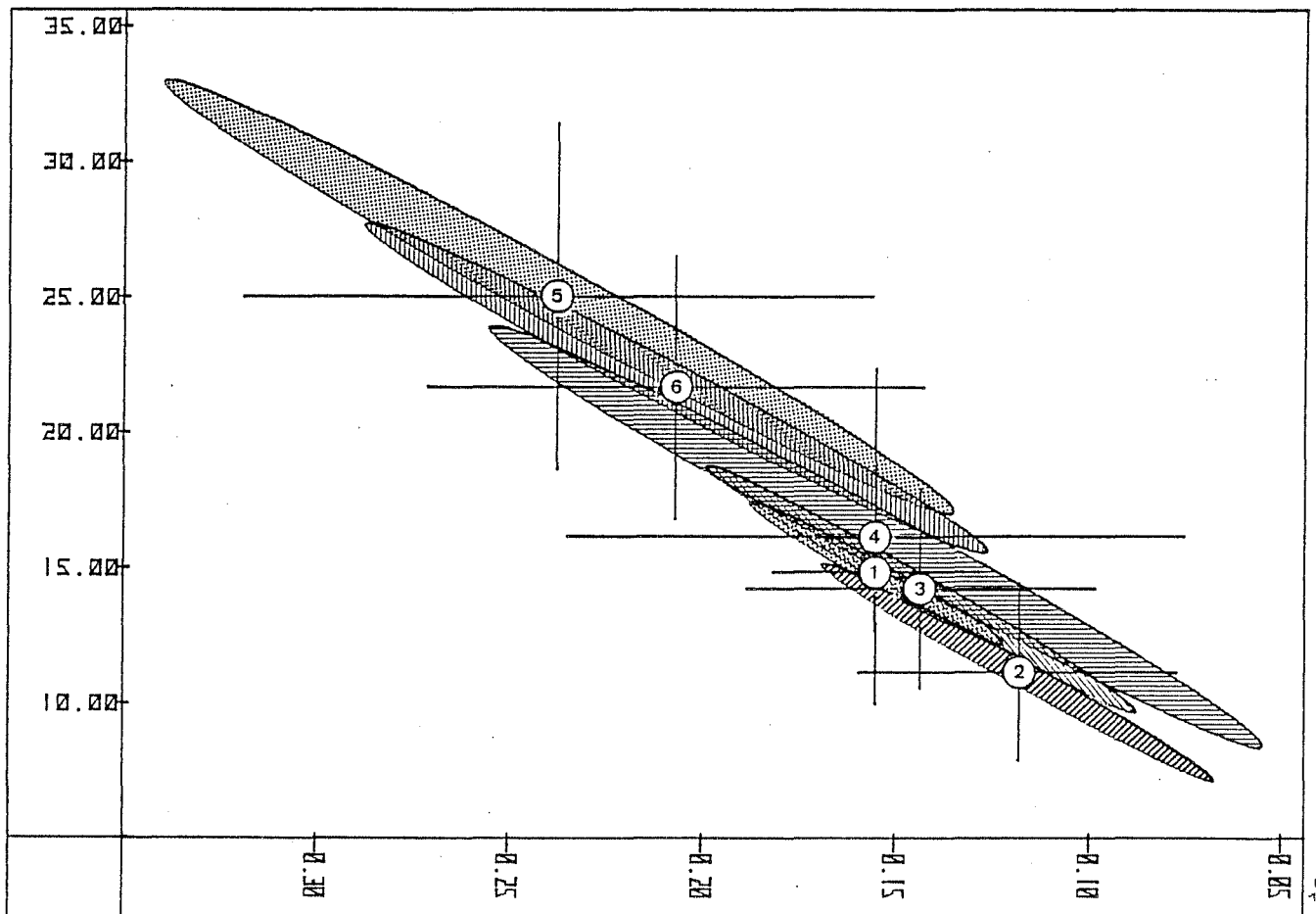


Fig. 26 - Comparaison des droites d'accroissement instantané par la méthode des ellipses de CONAN (1978). Les pentes sont en abscisse, les ordonnées à l'origine sont en ordonnée. Les droites diffèrent significativement (95 %) lorsque les ellipses ne se coupent pas.

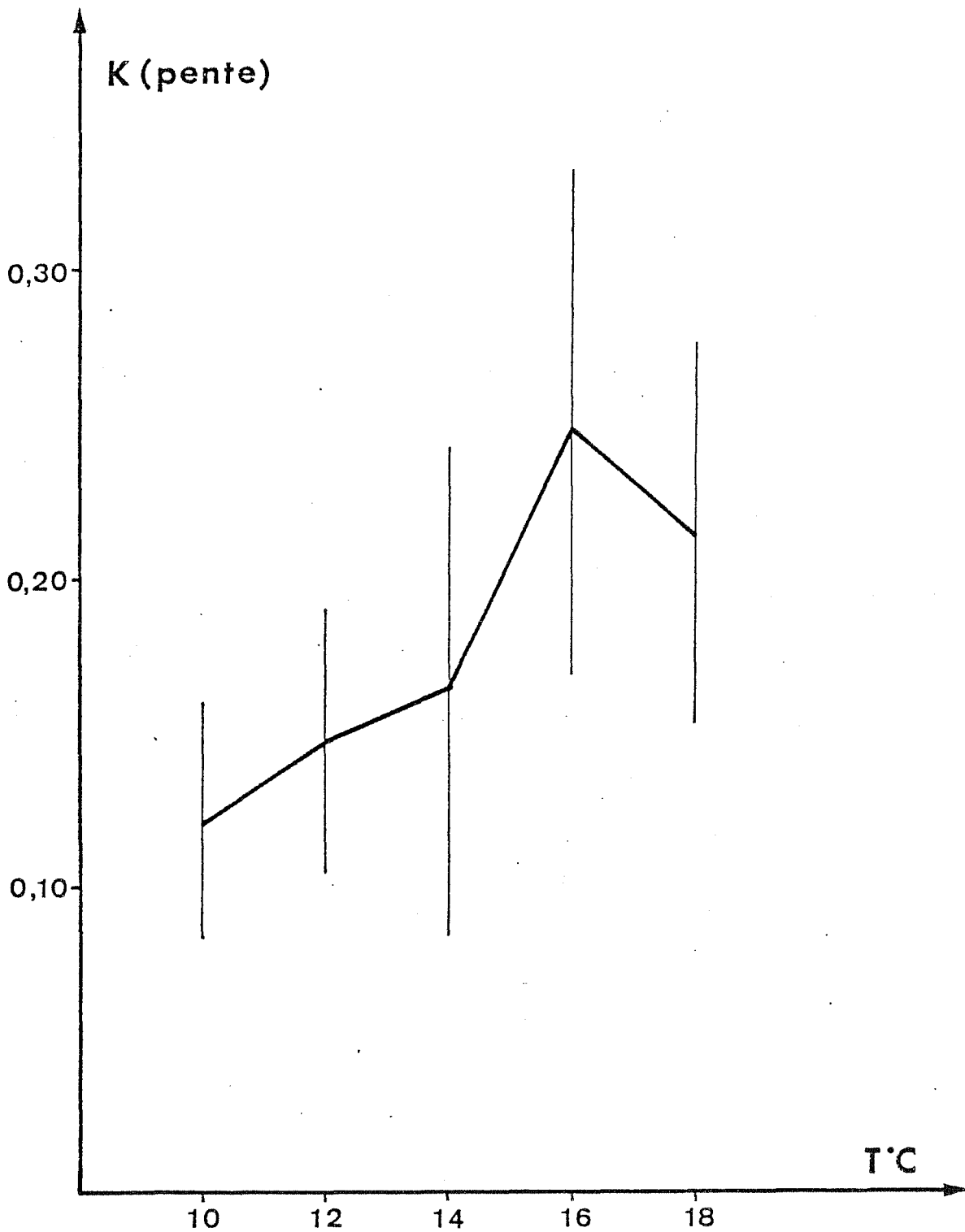


Fig. 27 - Influence de la température sur le coefficient de croissance de l'équation de Von Bertalanffy (pour 119 jours).

### 2.3.6. LA MATURITE SEXUELLE

Les différents essais de déclenchement de l'émission des gamètes (tableau 19) n'ont pas permis de tirer des conclusions sur la date de maturité sexuelle.

L'émission des spermatozoïdes est plus facile que celle des ovules mais elle peut se produire bien avant que l'indice gonadique moyen ait atteint une valeur supérieure à 85 % ; on en a observé, en effet, dès les 50 et 57 jours d'expérience, dans les lots élevés à 14°C, alors que l'indice de ces lots n'était alors que d'environ 80 %.

Le sperme contenait en général très peu de cellules anormales mais sa faible durée de vie (KIKUCHI et UKI, 1974c), jointe au décalage d'environ deux heures entre les éjaculations et les pontes, contribue vraisemblablement à l'obtention de très faibles taux de fécondation. En outre, à part au premier essai, les ovocytes émis comportent de 50 à 80 % de formes anormales (fig. 28).

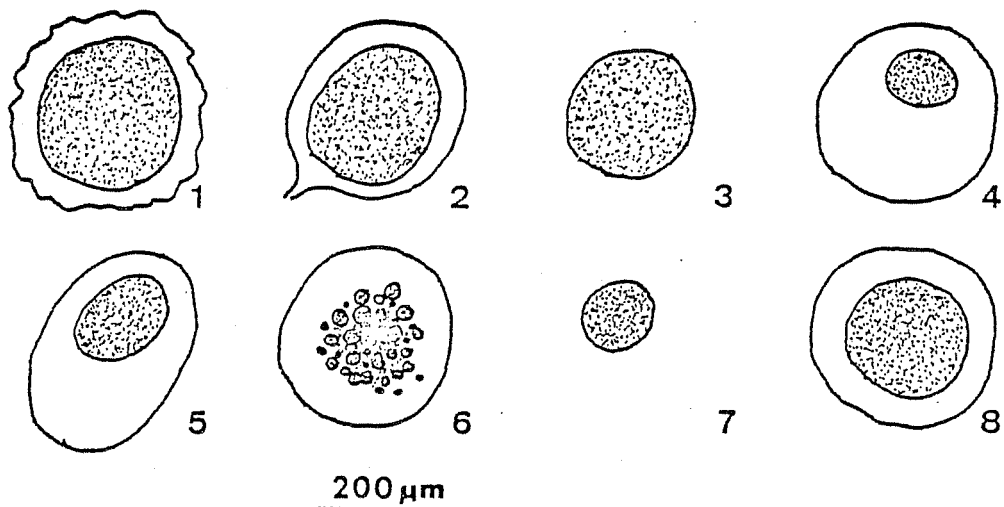


Fig. 28 - Principales formes anormales d'ovocytes et ovocyte normal (8).  
Les formes 1 et 3 sont fécondables.

DATE DE L'ESSAI : Nombre de jours après le début de l'expérience	LOTS D'ORIGINE	T° de CONDITION- NEMENT	NOMBRE D'INDIVIDUS STIMULES		EMISSION DE GAMETES		NOMBRE D'OVULES EMIS	TAUX DE FECONDATION (%)	TAUX D'ECLOSIONS NORMALES (%)	TAUX D'ECLOSIONS ANORMALES (%)
			MALES	FEMELLES	MALES	FEMEL.				
50	6-1	18	2	2	1		3.50 10 <sup>6</sup>	97	94	< 1
	6-2	18	2	2	1	1				
	5-1	16	2	2	1					
	5-2	16	2	2						
	4-1	14	2	2	1					
	4-2	14	2	2						
57	6-1	18	2	2	2	1	0.43 10 <sup>6</sup>	< 5	0	4
	6-2	18	2	2	1	1	1.40 10 <sup>6</sup>	84	75	5
	5-1	16	2	2	1	1	0.76 10 <sup>6</sup>	< 1	0	0
	5-2	16	2	2	1					
	4-1	14	2	2						
	4-2	14	2	2	1					
65	6-1	18	2	1	2					
	6-2	18	2	1	1					
	5-1	16	2	1	2					
	5-2	16	2	1						
79	6-1	18	2	2	1	1	1.42 10 <sup>6</sup>	40	28	6
	6-2	18	2	2		1	1.43 10 <sup>6</sup>	89	78	3
	5-1	16	2	2	1	1	0.63 10 <sup>6</sup>	36	29	6
	5-2	16	2	2						
85	4-1	14	2	2	1	1	1.64 10 <sup>6</sup>	10	0	8
	4-2	14	2	2	1					

TABLEAU 19 - Récapitulatif des essais de déclenchement de l'émission des gamètes. Les taux de fécondation et d'éclosion sont calculés par rapport au nombre d'ovules émis.



La présence de cellules pédonculées (2) et d'autres de petite taille (7) semble indiquer que ces ovocytes ont été arrachés des trabécules avant leur libération normale. De plus, un grand nombre d'ovocytes éclatés était visible dès l'émission. La violence du stress utilisé pour le déclenchement de la ponte paraît devoir être invoquée. L'emploi d'autres techniques de stimulation plus douces, telles que l'eau de mer irradiée aux rayons ultraviolets (KIKUCHI et UKI, 1974b) ou d'une solution d'eau oxygénée (MORSE *et al.*, 1976, 1977), eut sans doute donné des résultats plus faciles à interpréter, quoique la dernière technique ait paru dangereuse pour la survie des reproducteurs (FLASSCH, Comm. pers.). L'injection d'extraits ganglionnaires (YAHATA, 1973) pourrait aussi être envisagée malgré sa complexité qui rend sa mise en oeuvre peu pratique en éclosérie.

Il semble enfin que les conditions extrêmement stables de l'expérience aient conduit à un blocage de la ponte ; celui-ci n'est levé que quelques jours après leur modification :

- Une ponte spontanée a été observée dans les lots élevés à 18°C au 90<sup>e</sup> jour de l'expérience (1 620 degrés-jours), 5 jours après un arrêt de 24 heures de l'éclairage de ces bacs.
- 8 ormeaux encore matures de la série 6 (18°C) et 11 de la série 5 (16°C) ont été envoyés après 106 jours d'expérience à l'éclosérie d'Argenton pour le début d'un nouveau cycle de production. Les stimulations de ponte n'ont pas donné de résultats mais, conservés à 20°C, ils ont tous pondu au bout de 4 jours, soit pour respectivement 1 988 et 1 776 degrés-jours.
- 8 individus de la série 4 (14°C) envoyés à l'éclosérie et traités comme précédemment au 118<sup>e</sup> jour, ont pondu après 6 jours, soit pour 1 772 degrés-jours.
- Enfin, la thermorégulation primaire a subi au 180<sup>e</sup> jour un arrêt pendant lequel la température est montée à 17°C. Dans les bacs élevés à 12°C et 10°C qui contenaient encore des reproducteurs, l'émission des gamètes ne s'est produite qu'après 6 jours à cette température dans les séries 2 (10°C) et 3 (12°C), soit pour 1 902 et 2 262 degrés-jours. Aucune ponte n'a été observée dans la série 1 maintenue à l'obscurité à 10°C.

Les pontes des ormeaux conditionnés à 14°C qui ont eu lieu à l'éclosion ont pu être comparées à celles d'animaux fraîchement prélevés dans le milieu naturel (Anse de Sainte-Anne du Portzic) et qui ont émis leurs gamètes le même jour.

Près de 50 % des ovules pondus par ces derniers présentaient eux aussi les malformations 1 et 3 (fig. 28), celles-ci ne peuvent donc être imputées aux conditions d'élevage.

Il n'est pas possible de tirer de ces observations une évaluation très précise de la durée de la maturation, mais il faut cependant noter que dans tous les cas les pontes massives se sont produites pour un nombre de degrés-jours proche des estimations effectuées au cours de l'étude de la population naturelle. Les mesures de l'indice gonadique ne constituent donc pas en élevage un critère suffisant pour l'estimation de la maturité sexuelle car elles cessent d'évoluer avant que la maturation ne soit complète. Il paraît enfin raisonnable de retenir que la durée de la maturation est de l'ordre de 1 800 degrés-jours mais il est probable que ce chiffre varie en fonction de la température de conditionnement, du fait de l'absence d'une relation linéaire entre la vitesse de maturation et la température.

CHAPITRE 3

---

LA SEXUALITÉ DES JEUNES ORMEAUX  
D'ÉCLOSERIE

### 3 - LA SEXUALITE DES JEUNES ORMEAUX

#### D'ECLOSERIE

L'étude de la sexualité des ormeaux dans le milieu naturel ne permet pas d'expliquer les phénomènes sexuels et, notamment, les valeurs élevées du taux de masculinité des ormeaux élevés artificiellement. Les causes de ces manifestations précoces de la sexualité doivent donc être recherchées dans les conditions mêmes de l'élevage artificiel à caractère intensif.

Le développement de la gonade est l'utilisation, à d'autres fins que la croissance, de l'énergie apportée aux jeunes ormeaux. A taille finale égale des naissains, la diminution des coûts de production passe par la suppression de cette dépense énergétique dont les conséquences peuvent être une augmentation de la consommation de nourriture ou la diminution de la vitesse de croissance.

Pour l'essentiel, les expériences se sont déroulées dans le cadre même de la production de l'écloserie. La priorité a donc été donnée à l'étude des facteurs pouvant agir sur la sexualité mais sans avoir une influence directe et marquée sur la vitesse de croissance. Le rôle de l'éclairement (intensité lumineuse et photopériode) a tout d'abord été étudié, de même que la densité d'élevage (nombre d'ormeaux par bac d'un mètre carré) dans les limites autorisées par la gestion rationnelle d'un élevage intensif. Le rôle de la température n'a été étudié qu'en dernier lieu ; la quantité et la qualité de la nourriture offerte n'ont pas été étudiées car elles supposent une remise en cause des techniques d'élevage (*R. palmata* distribuée *ad libitum*) qui dépasse très largement le propos de cette étude.

### 3.1. OBSERVATIONS PRELIMINAIRES

#### 3.1.1. HISTOLOGIE DE LA GONADE DES JEUNES ORMEAUX

Les observations ont porté sur 20 individus de 10 à 20 mm de largeur, produits artificiellement. Toutes les gonades étudiées avaient une apparence identique à celle des animaux du milieu naturel au printemps. La lignée spermatogénétique a abouti à la formation de nombreux spermatozoïdes normaux et, de même, les femelles ont produit des ovocytes qui, à maturité, se sont détachés des trabécules. Les observations de POTREL (1978) sur un matériel de même origine, conduisent elles aussi à la conclusion que la structure et le fonctionnement de ces gonades sont identiques à celle des adultes.

Chez les bivalves, la sexualité juvénile est un phénomène général (LUCAS, 1973 ; BADINO, 1978) ; elle se définit, par rapport à la sexualité adulte, par son caractère fugace et le plus souvent abortif, le petit nombre de cellules sexuelles produites et la structure de la gonade elle-même qui diffère de celle des adultes. Cette sexualité juvénile n'est pas signalée chez les Gastéropodes et, de plus, aucun des critères qui la caractérisent ne peut être appliqué aux jeunes ormeaux d'écloserie. Il apparaît donc que ces manifestations de la sexualité, bien que précoces, sont le fait d'animaux sexuellement adultes. Le terme de juvénile ne doit donc s'appliquer qu'aux individus non sexués.

Il n'a pas été observé de traces du développement transitoire d'ovocytes avant l'apparition des premiers tubules mâles définitifs comme le décrit HAYASHI (1977). Par contre, une femelle présentait une zone de lyse où, entre des ovocytes mûrs, subsistaient quelques spermatozoïdes associés à des amoébo-cytes ; les tubules qui les auraient produits n'apparaissaient pas sur la coupe. Cet animal qui, à l'échantillonnage, avait été remarqué comme hermaphrodite par la présence d'une petite tache blanche sur l'ovaire, pourrait donc avoir subi une inversion du sexe dans le sens mâle-femelle supposé par BOLOGNARI (1953) pour *H. lamellosa*, mais en sens opposé à celui considéré comme probable par GIRARD (1972) pour *H. tuberculata*. Cependant, la gonade n'ayant pas été étudiée

dans sa totalité par des coupes sériées, l'hypothèse d'un hermaphrodisme accidentel simultané ne peut pas être rejetée.

### 3.1.2. LA STABILITE DU CARACTERE MALE

BOLOGNARI (1953), étudiant la sexualité de *H. lamellosa*, espèce très proche de *H. tuberculata* (GAILLARD, 1959), avait émis l'hypothèse de la possibilité pour une partie des mâles de se transformer en femelles. GIRARD (1972) observant un individu bisexué de 55 mm, avait considéré qu'il s'agissait d'un cas d'hermaphrodisme successif progyné.

Les forts taux de masculinité évalués en écloserie pourraient donc diminuer par changement de sexe. Le passage de la phase mâle à la phase femelle paraissant le plus probable, 500 mâles âgés de 7 mois et de 18 mm de longueur moyenne ont été sélectionnés et suivis pendant 18 mois par l'observation de leur gonade à des intervalles d'environ 2 mois. La température de l'eau suivait les variations du milieu naturel.

Les gonades des ormeaux sélectionnés étaient au départ à tous les stades de leur développement, depuis l'aspect d'un voile blanc à la face interne de l'appendice conique jusqu'au gonflement caractéristique de la maturité sexuelle. Deux hermaphrodites simultanés ont été découverts dans le lot d'origine.

Dans les semaines qui ont suivi la sélection des mâles, aucune femelle n'a été identifiée dans le lot, la détermination à l'oeil apparaît donc fiable en écloserie.

Aucune inversion du sexe n'a été observée au cours des 18 mois de l'expérience. Pendant les 9 premiers mois, les gonades étaient de couleur ivoire et bien développées. Quelques cas d'émission de spermatozoïdes actifs ont été remarqués, mais l'ensemble de la population n'a éjaculé qu'après une émergence accidentelle de 2 heures en automne.

Un deuxième incident analogue a provoqué la perte de 200 individus au début de l'hiver. Pendant cette saison, l'identification difficile du sexe due à la couleur verte des gonades au repos, a pu faire penser à une évolution dans le sens femelle, mais à la fin du printemps, tous les ormeaux, à nouveau matures, étaient mâles, leur longueur moyenne était de 34 mm.

Les deux hermaphrodites simultanés, reconnus au dessin particulier des taches foncées des parties femelles sur le fond blanc du testicule, n'ont pas évolué vers l'un ou l'autre des sexes, la répartition des plages respectivement mâles et femelle n'a pas varié.

## 3.2. INFLUENCE DE L'ECLAIREMENT ET DE LA DENSITE D'ELEVAGE SUR LA SEXUALITE

### 3.2.1. PROTOCOLE EXPERIMENTAL

Cette première expérience, visant surtout à déterminer les facteurs responsables de l'activité sexuelle des jeunes ormeaux, a été menée dans les installations de prégrossissement de l'écloserie d'Argenton. La conduite des élevages était identique à celle en usage dans le cadre de la production.

Les bacs ont été isolés entre eux et de la lumière du jour par des bâches de plastique noir opaques, dans chacun d'eux un nombre identique d'abris développant au total 0,7 m<sup>2</sup>, constitués de portions de tube de PVC coupé dans le sens de la largeur, a été disposé.

L'étude a été menée sur des animaux âgés de 6 mois constituant les têtes de lot de plusieurs élevages sur collecteurs verticaux et déjà installés dans les bacs où l'expérience s'est déroulée. L'homogénéité de la population de départ a été obtenue par mélange du contenu des différents bacs puis redistribution en lots de 3 000 et 1 000 individus. Les conditions d'élevage, propres à chaque lot expérimental, sont présentées dans le tableau 20.

Les pourcentages de juvéniles, de mâles et de femelles, ont été évalués chaque quinzaine par l'observation de la gonade de 200 individus. Le taux de masculinité a été établi par la proportion des mâles dans le total des animaux sexués observés.

Le poids moyen individuel a été obtenu chaque quinzaine par la pesée globale d'un lot de 100 ormeaux.

La croissance en longueur a été suivie par la mesure mensuelle au 1/10<sup>e</sup> de mm de la plus grande dimension de la coquille de 40 individus.

L'influence du sexe sur la vitesse de croissance a été recherchée par la comparaison des tailles des différentes catégories (non sexuées, mâles, femelles) au début et en fin d'expérience.



3.2.2. RESULTATS

Les résultats des mesures effectuées sur les différents lots expérimentaux sont présentés dans le tableau 20 ci-dessous :

LOTS		1	2	3	4	5	6	7	8
Nombre d'individus par bac d'1 m <sup>2</sup>		3 000	3 000	3 000	3 000	1 000	1 000	1 000	1 000
Intensité lumineuse (lux)		0	500	500	1 000	0	500	500	1 000
Période journalière d'éclairage (h)		-	24	18	18	-	24	18	18
TEMPS (jours)	PARAMETRES								
0	$\bar{L} \pm s$	14,24 ± 1,89	15,14 ± 2,63	14,52 ± 2,48	13,78 ± 2,17	14,8 ± 2,19	14,58 ± 2,09	14,64 ± 2,24	14,98 ± 1,90
	P.I.	0,41	0,49	0,47	0,42	0,49	0,45	0,47	0,49
	% J	66	46	60	52	55	49,5	51	46,5
	S.R.	82,3	83,3	80	89,6	83,3	91,1	83,7	83,2
15	P.I.	0,65	0,69	0,68	0,57	0,76	0,62	0,66	0,74
	% J	37	39,5	43	39,5	36,5	44,5	39	31
	S.R.	83,3	80,5	82,7	76,9	78	80,2	83,6	82,4
30	$\bar{L} \pm s$	16,45 ± 2,44	16,81 ± 2,66	16,04 ± 3,28	16,24 ± 2,9	18,38 ± 3,43	18,26 ± 2,41	17,93 ± 2,27	19,03 ± 2,47
	P	0,71	0,68	0,72	0,70	1,02	0,94	0,87	1,06
	% J	32	24	28,5	33	37,5	13,5	21,5	25
	S.R.	82,4	74,3	80,4	85,1	69,6	67,6	77,7	74
45	P	1,06	0,91	0,85	0,87	1,29	1,29	1,21	1,36
	% J	39,5	14,5	24	24	43,5	16	8	15,5
	S.R.	83,5	73,7	65,8	73,0	85,84	73,8	73,9	72,2
60	$\bar{L} \pm s$	18,85 ± 3,2	19,30 ± 2,51	19,40 ± 2,32	19,10 ± 2,41	22,07 ± 2,85	21,03 ± 2,95	21,03 ± 2,67	21,41 ± 2,21
	P	1,07	1,04	1,04	0,94	1,51	1,47	1,43	1,47
	% J	41,5	14	13	18	44,5	9	6	10,5
	S.R.	78,6	73,8	75,3	78,7	78,4	75,4	70,2	80,4

TABLEAU 20 - Protocole expérimental et résultats.

$\bar{L} \pm s$  = Longueur moyenne et écart-type sur 40 individus  
 P.I. = Poids moyen individuel par pesée totale de 100 ormeaux.  
 % J = Pourcentage de juvéniles  $\frac{m}{m+f}$   
 S.R. = Taux de masculinité  $\frac{m}{m+f}$  } sur un lot de 200 ormeaux.

### 3.2.2.1. La sexualisation (fig. 29)

Elle apparaît soumise à la fois aux conditions d'éclairement et à la densité d'élevage.

Après 30 jours d'élevage, il se produit un blocage de la sexualisation dans les lots 1 et 5 élevés à l'obscurité, la longueur moyenne des ormeaux est à ce moment de 16,5 mm. Le nombre d'animaux apparemment sexués commence ensuite à décroître. Les réponses des autres séries qui sont élevées à la lumière sont très semblables ; il n'est pas possible de préciser les rôles respectifs de l'intensité lumineuse et de la photopériode sur la vitesse d'apparition d'adultes dans les populations, ni lequel de ces facteurs est responsable du blocage de la sexualité dans les lots 1 et 5.

D'autre part, dans les trois derniers prélèvements, les quatre lots élevés à forte densité (1, 2, 3, 4) contiennent toujours une proportion d'ormeaux sexués plus faible que celle de leurs homologues à 1 000 individus par m<sup>2</sup>. L'activité sexuelle ne paraît donc pas stimulée par effet de groupe dans les conditions d'élevage intensif, mais elle est au contraire diminuée par celui-ci vraisemblablement du fait de la baisse de qualité du milieu associée aux fortes densités.

### 3.2.2.2. Le taux de masculinité (fig. 30)

Il semble peu influencé par les conditions d'élevage car au bout de 2 mois d'expérience, aucune différence significative n'apparaît entre les lots ( $\chi^2 = 5,365$  pour 7 degrés de liberté, soit une probabilité de différence inférieure à 50 %).

Par contre, si le sex-ratio décroît au cours du temps pour atteindre 76 % en moyenne en fin d'expérience, cela ne signifie pas que ce taux de masculinité deviendra identique à celui observé dans la nature (51,7 %) car le pour-

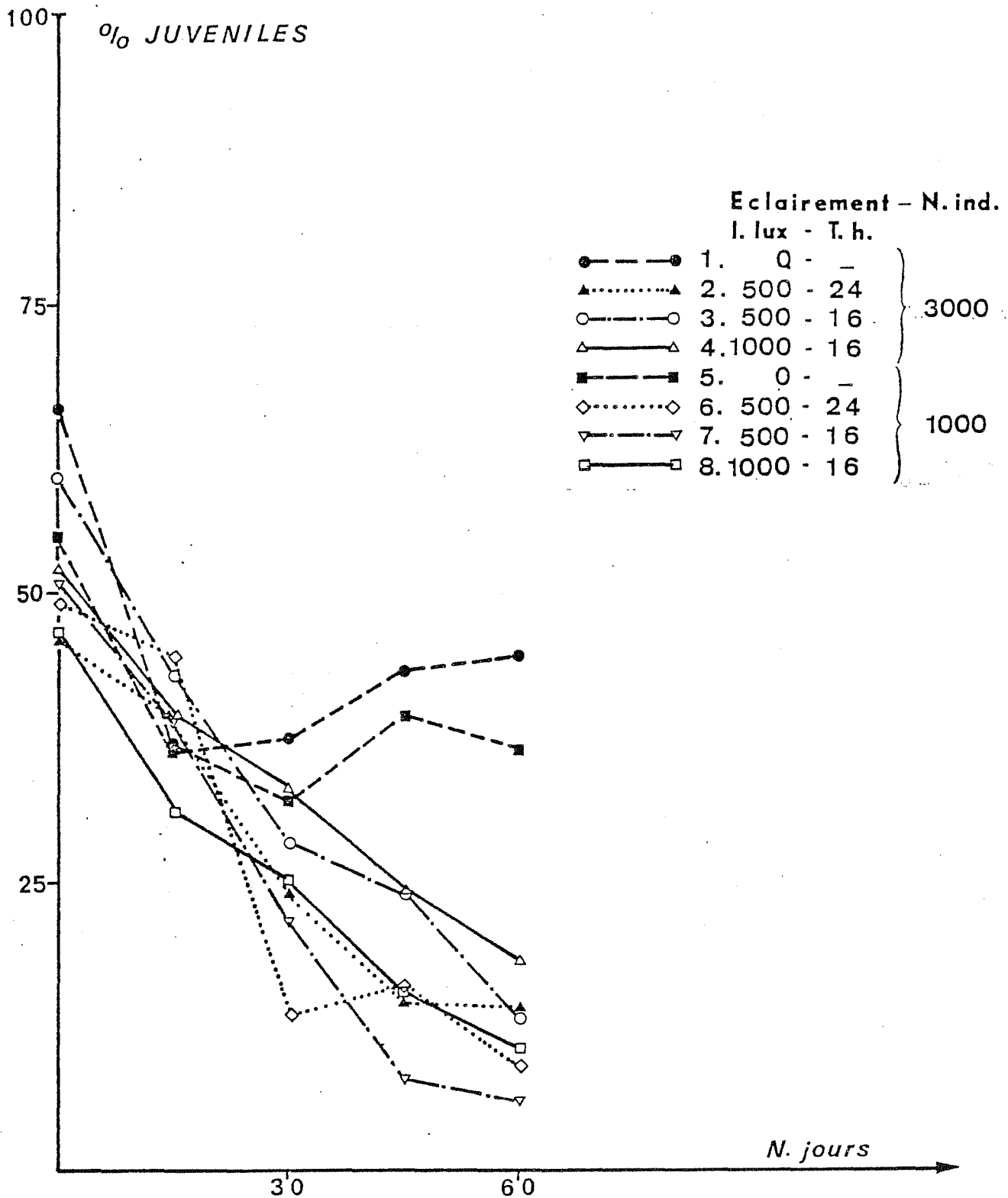


Fig. 29 - Influence de la densité d'élevage et des conditions d'éclairage sur la sexualisation (échantillons de 200 individus).

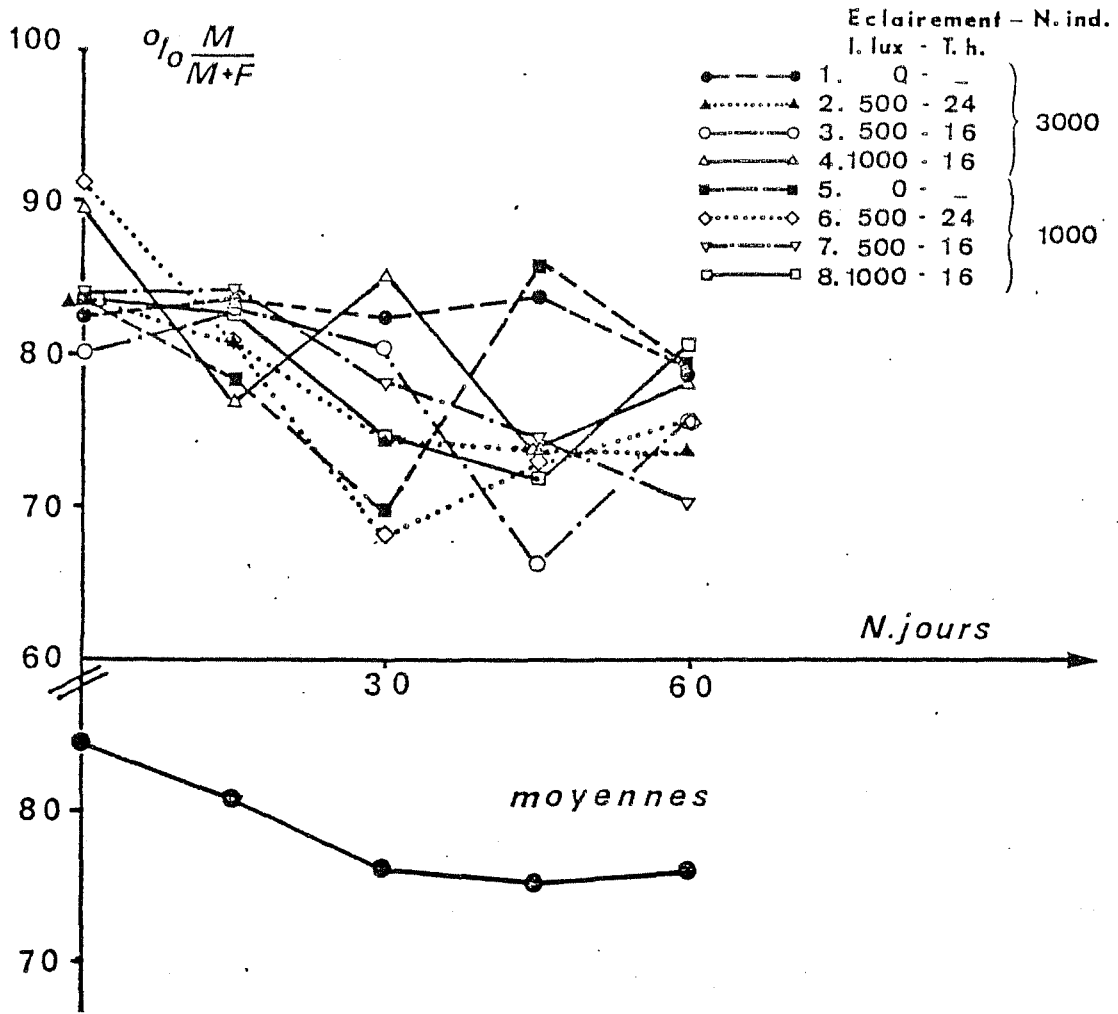


Fig. 30 - Evaluations du taux de masculinité effectuée dans chaque lot expérimental et évolution de la moyenne générale au cours du temps.

centage des mâles dans le total des animaux contenus dans les six bacs éclairés (2, 3, 4, 6, 7 et 8) est de 66,75 % en moyenne à la fin de l'expérience ; le taux de masculinité de cette population d'élevage sera donc au moins égal à cette valeur. L'expérience souligne donc l'importante différence entre la sexualité en élevage et dans le milieu naturel.

### 3.2.2.3. La croissance (fig. 31 et 32)

L'étude des figures montre que les lots expérimentaux se séparent en deux groupes, le premier est constitué des lots à 3 000 individus par m<sup>2</sup> (1, 2, 3, 4), le second des lots à 1 000 individus par m<sup>2</sup> (5, 6, 7, 8). La comparaison par une analyse de variance à deux facteurs des données de longueurs au Jour 60, montre que seule la densité d'élevage influence la croissance (tableau 21).

SOURCE DE VARIATION	SOMME DES CARRES	DEGRES DE LIBERTE	VARIANCE	F
Entre densités d'élevage	458,4	1	458,4	56,35
Entre conditions d'éclairage	7,3	3	2,43	0,30
Interaction	41,9	3	13,99	1,72
Résiduelle directe	2 536	312	8,13	
TOTAL	3 044	319		
$F_{\infty}^1 \ 0,001 = 10,83$				
$F_{\infty}^3 \ 0,05 = 2,60$				

TABLEAU 21 - Analyse de variance à deux facteurs des données de longueur en fin d'expérience. La densité d'élevage a une influence hautement significative sur la croissance en longueur, les conditions d'éclairage n'agissent pas de façon significative au seuil de 5 % sur la croissance.

Il apparaît donc que la réduction de l'activité sexuelle n'entraîne pas une croissance supérieure des ormeaux et donc que les besoins en énergie, qui sont supérieurs pour les animaux sexuellement actifs, sont couverts par l'alimentation. La croissance mensuelle a été égale à 2,3 mm en moyenne dans les lots 1, 2, 3, 4 (3 000 ind./m<sup>2</sup>) et à 3,4 mm pour les lots 5, 6, 7, 8 (1 000 ind./m<sup>2</sup>).

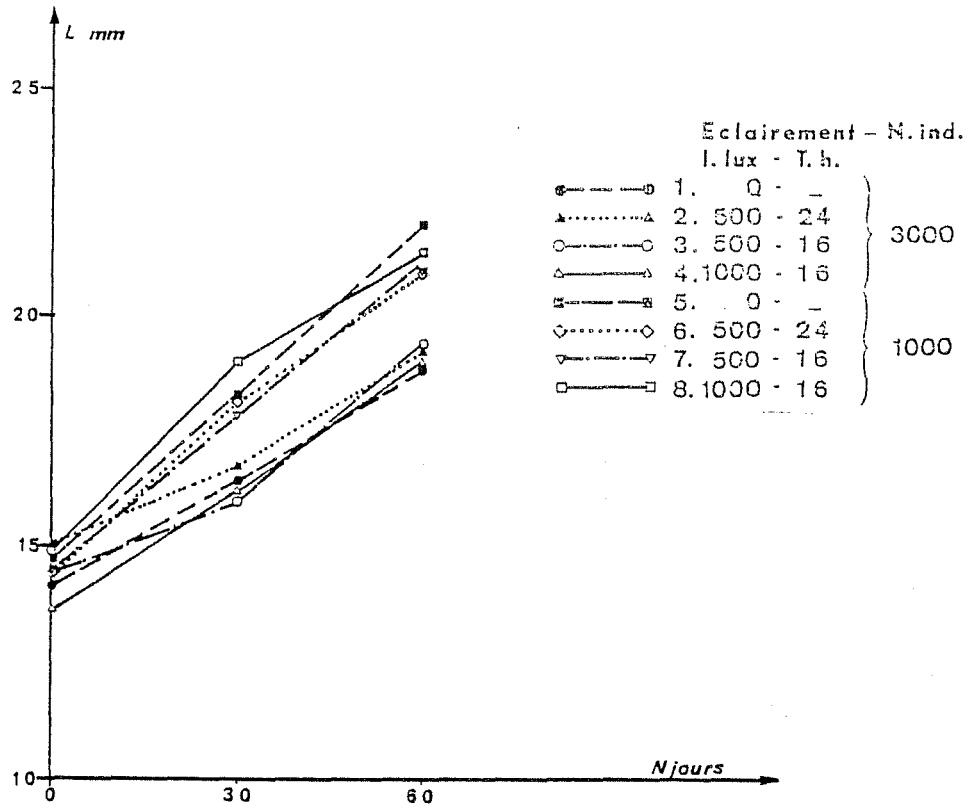


Fig. 31 - Influence de la densité d'élevage et des conditions d'éclairage sur la croissance en longueur (échantillons de 40 individus).

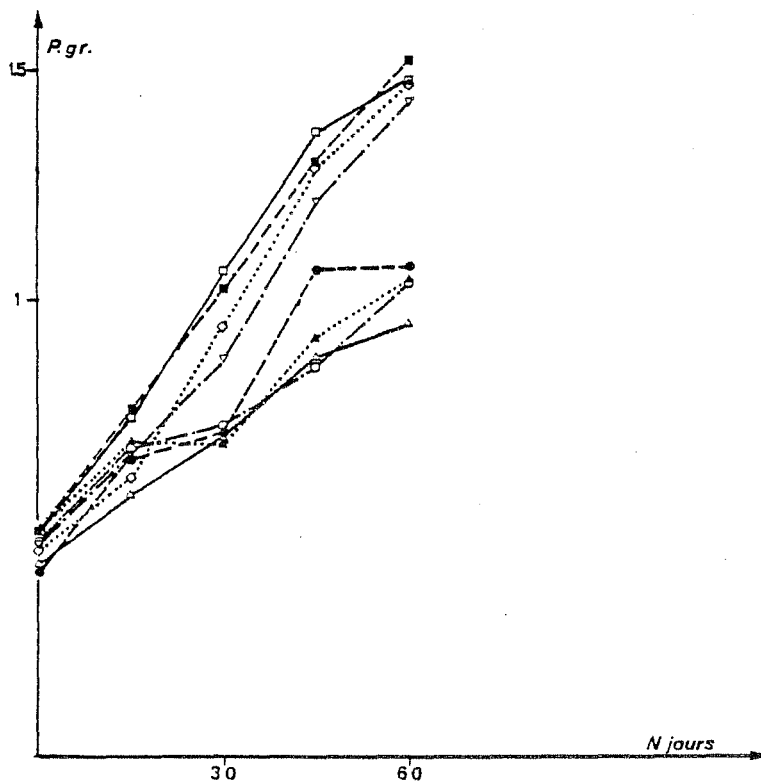


Fig. 32 - Influence de la densité d'élevage et des conditions d'éclairage sur la croissance en poids (poids moyens individuels obtenus par pesée globale d'échantillons de 100 ormeaux).

### 3.2.2.4. La taille de sexualisation

Au début de l'expérience, tous les mâles mesurés faisaient plus de 10 mm de longueur, les femelles plus de 12,5 mm, les plus petits juvéniles mesuraient 6,5 mm. Il en vient que les femelles étaient significativement plus grandes que les mâles (écart réduit  $\epsilon = 4,43$ ) qui avaient eux-mêmes une longueur supérieure à celle des juvéniles ( $\epsilon = 7,29$ ) (tableau 22).

Après 60 jours d'élevage, ces longueurs moyennes n'étaient plus significativement différentes (tableau 23), tous les ormeaux ayant dépassé les tailles minimales de sexualisation. Il ne semble donc pas que les croisances de chaque catégorie (mâles, femelles, juvéniles) diffèrent de manière significative pour l'intervalle de temps considéré. Le décalage dans l'apparition des sexes pourrait jouer un rôle dans la décroissance du taux de masculinité signalée dans le paragraphe précédent.

	JUVENILES	MALES	FEMELLES
$\bar{X} = \bar{L}$ mm	13,95	15,19	16,56
s	2,242	1,873	1,916
$\epsilon X$	4645,3	3842,0	743,5
$\epsilon X^2$	66470,0	59225,4	12445,7
N	333	253	45

Données statistiques sur la répartition des tailles par sexe au jour = 0

SOURCE DE VARIATION	SOMME DES CARRES	d.d.l.	VARIANCE	F
Entre groupes	393	2	196,5	45,59
Résiduelle	2 706	628	4,31	
TOTAL	3 099	630		
$F_{\infty}^2 \ 0,001 = 6,91$				

Analyse de variance

TABLEAU 22 - Comparaison des longueurs moyennes au début de l'expérience.

	JUVENILES	MALES	FEMELLES
$\bar{X} = \bar{L}$ mm	18,51	19,51	19,48
s	2,822	3,171	2,360
$\epsilon X$	536,9	1892,0	643,0
$\epsilon X^2$	10163,0	37869,0	12708,0
N	29	97	33

Données statistiques, bacs 1, 2, 3 et 4 (3 000 ind./m<sup>2</sup>)

SOURCE DE VARIATION	SOMME DES CARRES	d.d.l.	VARIANCE	F
Entre groupes	23,07	2	11,535	1,32
Résiduelle	1367,6	156	8,766	
TOTAL	1390,5	158		
$F_{\infty}^2 0,05 = 3,00$				

Analyse de variance, bacs 1, 2, 3 et 4

	JUVENILES	MALES	FEMELLES
$\bar{X} = \bar{L}$ mm	21,04	21,42	22,11
s	3,532	2,563	2,423
$\epsilon X$	463,0	2292,0	597,0
$\epsilon X^2$	10006,0	49792,0	13353,0
N	22	107	27

Données statistiques, bacs 5, 6, 7 et 8 (1 000 ind./m<sup>2</sup>)

SOURCE DE VARIATION	SOMME DES CARRES	d.d.l.	VARIANCE	F
Entre groupes	15	2	7,5	1,04
Résiduelle	1111	153	7,26	
TOTAL	1126	155		
$F_{\infty}^2 0,05 = 3,00$				

Analyse de variance, bacs 5, 6, 7 et 8

TABLEAU 23 - Comparaison des tailles moyennes par sexe en fin d'expérience.



### 3.3. INFLUENCE DE L'INTENSITE LUMINEUSE

#### 3.3.1. PROTOCOLE EXPERIMENTAL

Seuls 3 000 jeunes ormeaux de plus de 10 mm étaient disponibles au début de l'expérience. 1 500 individus âgés de 11, mois étaient les queues de lot d'un élevage sur aliments composés et 1 500 étaient les plus gros d'une série élevée sur collecteurs verticaux commencée 5 mois plus tôt. Les tailles moyennes de ces deux lots étant identiques, les animaux ont été mélangés répartis en 6 lots de 500 ormeaux. Le tableau 24 ci-dessous résume les conditions d'éclairément auxquelles sont soumis les lots expérimentaux.

LOTS N°	INTENSITE LUMINEUSE (Lux)	DUREE QUOTIDIENNE D'ECLAIREMENT (Heures)
1	0	—
2	500	24
3	50	16
4	500	16
5	3 000	16
6	3 000	16

TABLEAU 24 - Protocole de l'expérience.

Le bac n° 6 ne contenait au départ aucun abri de PVC, afin de constituer une situation extrême de l'éclairément. Mais, la recherche d'un abri étant très active à cette taille, les ormeaux se concentraient hors de l'eau pendant le jour, risquant ainsi une mortalité par assèchement. Il a donc été jugé préférable, au bout de quelques jours, d'installer dans ce bac le même nombre de collecteurs (surface totale 0,35 m<sup>2</sup>) que dans les autres. Le lot n° 6 a donc été soumis aux mêmes conditions que le n° 5.

La sexualisation et le taux de masculinité ont été évalués par l'observation bimensuelle de 200 ormeaux, le poids moyen individuel par pesée globale de ces 200 individus.

La croissance en longueur a été suivie par la mesure au 1/10e de millimètre de 30 ormeaux, toutes les quatre semaines.

Aux quatrième, cinquième et sixième mois de l'expérience, des échantillons de 30 individus ont été prélevés pour la mesure de l'indice gonadique. Les observations sur les différents lots ont été comparées deux à deux par un test de Kruskal et Wallis.

En fin d'expérience, le sexe de tous les individus restants a été contrôlé, le poids moyen individuel a été établi d'après leur poids total. La mortalité a été calculée par la différence entre le nombre d'animaux mis en élevage, diminué des échantillons prélevés, et le nombre d'animaux restant.

### 3.3.2. RESULTATS

#### 3.3.2.1. La sexualisation (tableau 25 et fig. 33)

TEMPS EN JOURS	LOTS EXPERI- MENTAUX					
	N° 1 0 LUX —	N° 2 500 LUX 24 h/24	N° 3 50 LUX 16 h/24	N° 4 500 LUX 16 h/24	N° 5 3000 LUX 16 h/24	N° 6 3000 LUX 16 h/24
0	85,0	85,0	85,0	85,0	85,0	85,0
14	74,5	80,5	80,0	73,5	75,0	78,0
28	67,5	65,5	63,5	62,0	67,5	72,0
42	—	—	—	—	—	—
56	62,5	63,5	57,5	51,5	65,0	65,5
70	70,0	49,9	49,0	45,5	60,0	53,5
84	65,0	52,0	43,0	49,0	49,0	51,5
98	77,0	43,5	42,0	41,0	44,0	49,5
112	78,0	39,5	28,0	32,5	40,0	38,5
126	77,5	24,0	24,5	21,5	22,0	28,5
140	79,0	15,0	20,0	19,0	17,5	22,5
154	71,0	11,0	12,0	12,2	24,0	17,0
168	64,0	11,0	8,0	8,0	9,0	12,0
182	42,0	6,0	10,0	3,0	4,0	11,0
196	50,2	8,6	4,0	5,3	5,1	7,7

TABLEAU 25 - Evolution au cours du temps du pourcentage de juvéniles dans chacun des lots expérimentaux. Chaque point représente 200 observations, sauf au Jour 196, où la totalité des ormeaux a été contrôlée.

Dans tous les lots éclairés, la vitesse d'apparition d'animaux sexués est d'environ 10 % par mois, elle n'est modifiée par les conditions d'élevage que dans le lot n° 1, maintenu à l'obscurité. Cette évolution peut être décrite en quatre phases distinctes :

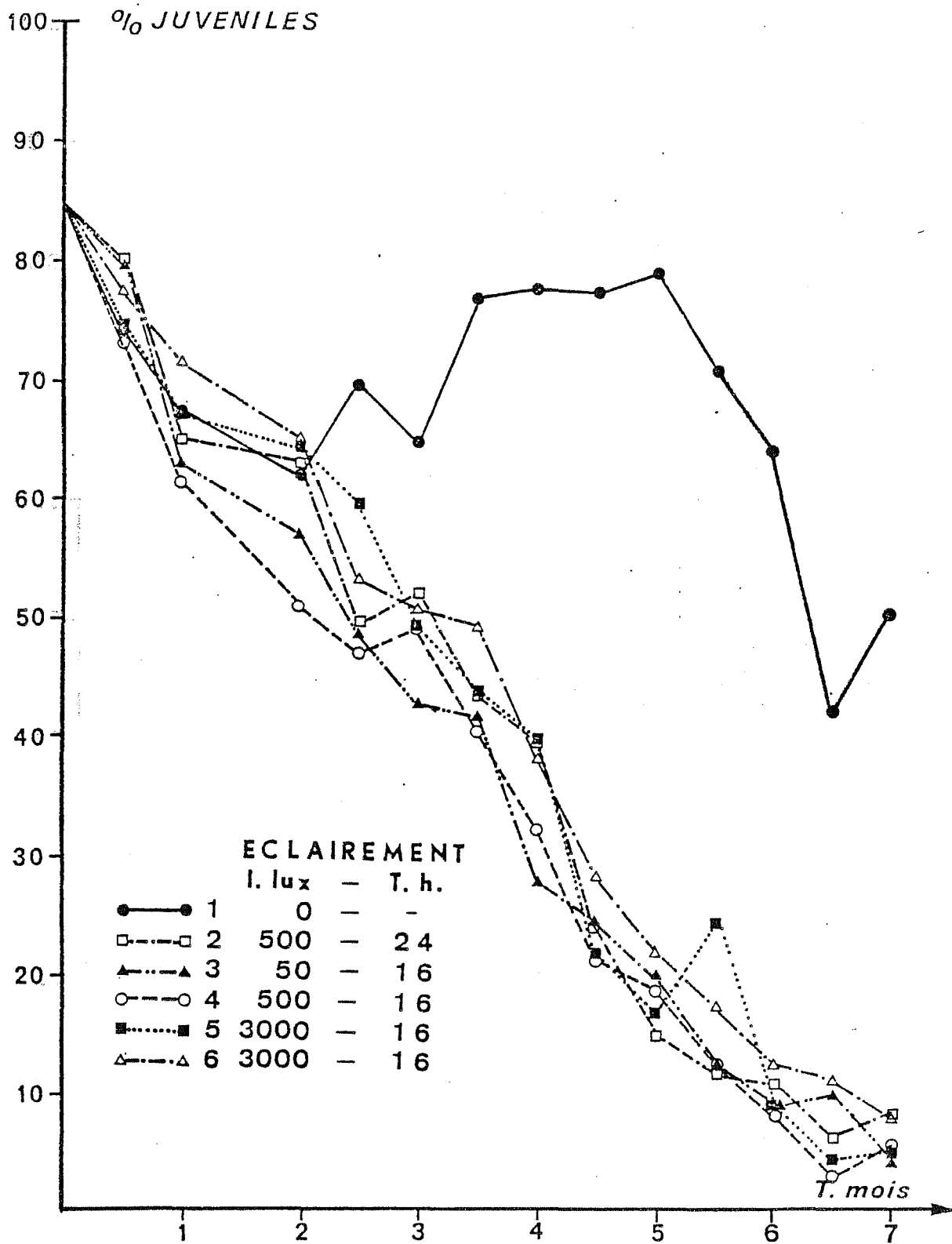


Fig. 33 - Influence de l'éclairage sur la sexualisation (pourcentages de juvéniles évalués sur des échantillons de 200 ormeaux).

- La réaction en l'absence de lumière est précédée d'une phase de latence d'environ 2 mois pendant laquelle l'apparition des adultes se poursuit au même rythme que dans les autres séries.
- Après deux mois d'expérience, la taille moyenne étant alors de 16,3 mm, se produit la "phase de régression" marquée par l'augmentation du pourcentage d'animaux apparemment non sexués.
- Le taux de juvéniles se stabilise ensuite à une valeur proche de celle du départ, cette phase dure environ deux mois. Les ormeaux passent de 18 à 24 mm de longueur pendant cette période.
- Après 5 mois à l'obscurité, le blocage de la sexualité semble levé : le pourcentage de juvéniles recommence à décroître. Il faut donc considérer qu'après cette période, l'activité sexuelle est indépendante de la lumière et des conditions d'éclairement ; un facteur interne doit donc être pris en compte.

### 3.3.2.2. Le taux de masculinité (tableau 26 et fig. 34)

TEMPS EN JOURS	LOTS EXPERI- MENTAUX					
	N° 1 0 LUX —	N° 2 500 LUX 24 h/24	N° 3 50 LUX 16 h/24	N° 4 500 LUX 16 h/24	N° 5 3000 LUX 16 h/24	N° 6 3000 LUX 16 h/24
0	93,3	93,3	93,3	93,3	93,3	93,3
14	96,1	79,5	95,0	96,2	94,0	95,5
28	92,3	85,5	84,9	90,8	83,1	80,4
42	—	—	—	—	—	—
56	89,0	78,0	82,3	87,6	75,7	88,4
70	93,3	78,2	78,4	84,4	83,7	77,4
84	90,0	83,3	76,3	77,5	78,4	82,7
98	91,3	78,8	75,9	83,9	81,2	79,4
112	94,7	70,2	77,7	83,0	79,0	78,9
126	91,1	75,7	74,1	72,6	73,4	74,1
140	90,5	72,3	78,1	71,0	72,9	73,0
154	86,2	73,0	75,0	73,9	74,7	73,5
168	91,1	74,2	73,9	76,0	66,3	70,5
182	89,7	74,4	74,4	77,0	77,9	79,8
196	83,0	73,8	70,9	66,0	67,0	70,2

TABLEAU 26 - Evolution du taux de masculinité au cours du temps en fonction des conditions expérimentales. Les évaluations ont été effectuées sur des échantillons de 200 jeunes ormeaux, sauf au Jour 196, où la totalité des ormeaux a été contrôlée.

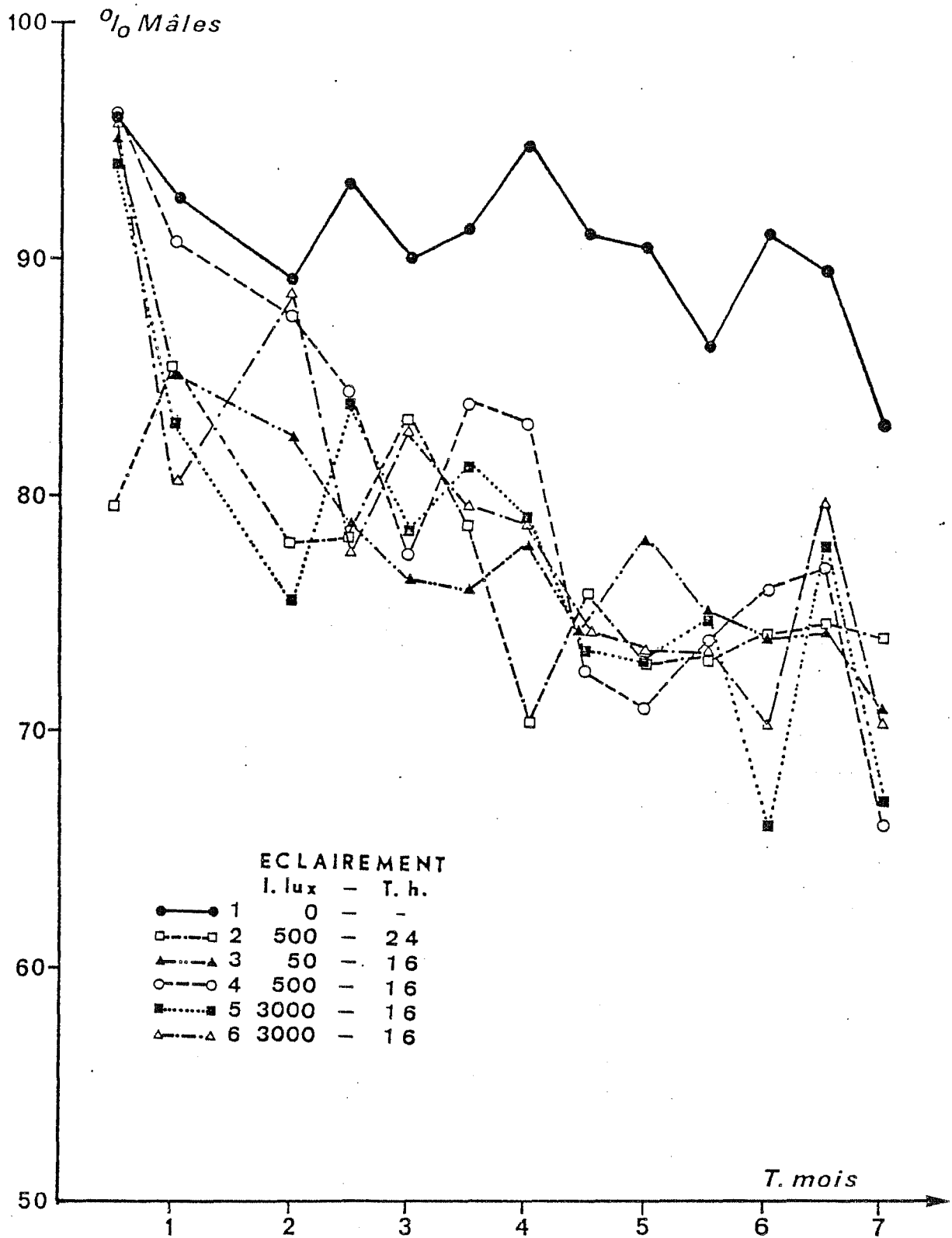


Fig. 34 - Evolution des taux de masculinité au cours du temps (évaluations sur 200 individus).

Pendant la presque totalité de l'expérience, le taux de masculinité dans le lot n° 1 reste proche de la valeur de départ, il ne commence à décroître qu'après la levée du blocage de la sexualité.

Dans les autres lots, le sex-ratio diminue constamment. La longueur minimale observée est encore ici de 10 mm pour les mâles, et de 12,5 mm pour les femelles. Ces tailles sont dépassées par plus de 95 % des ormeaux dès le quatrième mois de l'expérience et pendant les trois derniers mois, le taux de masculinité passe de 77,8 à 69,6 % en moyenne. Il faut admettre que, pendant cette période, les chances qu'un ormeau devienne femelle sont supérieures à celles qu'il a de devenir mâle et donc que cette probabilité varie dans le temps ou avec la taille des ormeaux.

En fin d'expérience on compte 1 064 mâles sur un total de 1 621 ormeaux dans les lots éclairés (tableau 27).

Le véritable taux de masculinité de cette population d'élevage composée pour moitié d'ormeaux de 13 mois et pour moitié d'ormeaux de 18 mois sera au moins égal à 65,6 %, même si l'on admet que tous les ormeaux encore indifférenciés sont des femelles en puissance. Ce chiffre étant identique à celui obtenu à la fin de l'expérience précédente, il peut être admis que la sexualité ne varie pas avec l'âge des ormeaux puisque dans celle-ci ils n'étaient âgés que de 8 mois.

Il faut enfin remarquer la présence de 4 hermaphrodites simultanés parmi les 1 665 ormeaux sexués, soit une proportion totale de 2,4 %.

SERIES EXPERIMENTALES	MALES		FEMELLES		JUVENILES		HERMAPHRODITES	N TOTAL	MORTA- LITE %
	N	%	N	%	N	%			
1	119	41	24	8	144	50	-	287	15
2	217	67	77	24	28	9	1	323	7
3	237	68	97	28	14	4	-	348	2
4	206	65	96	30	17	5	-	319	8
5	201	63	98	31	16	5	3	318	8
6	203	65	86	27	24	8	-	313	9

TABLEAU 27 - Détail de la répartition des sexes dans les lots expérimentaux en fin d'expérience (J 196) et mortalité totale par bac (déduction faite des échantillons prélevés).

### 3.3.2.3. Les mesures de l'indice gonadique

La figure 35 montre l'évolution au cours du temps de l'indice gonadique moyen des animaux sexués de chaque lot expérimental.

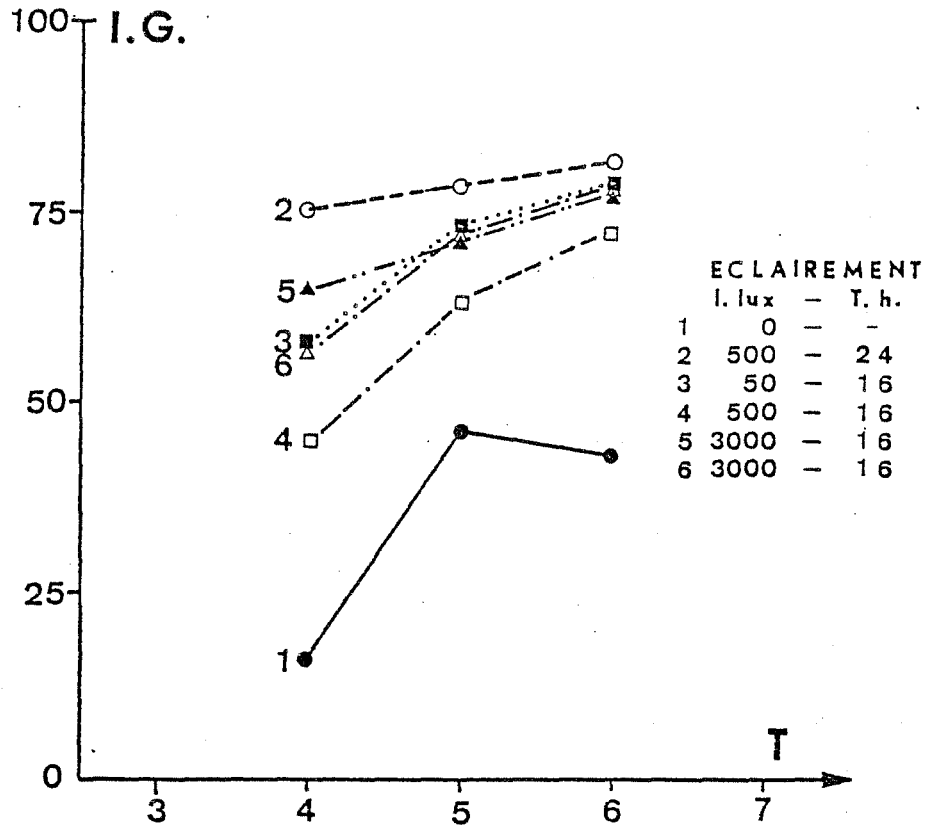


Fig. 35 - Evolution au cours du temps de l'indice gonadique moyen de chaque lot expérimental.

Les populations statistiques, représentées par les mesures de l'indice gonadique, n'obéissent pas à des lois normales, car les ormeaux sur lesquels sont effectuées les évaluations se sont sexués à des dates différentes pouvant s'écarter de plus de 6 mois. Il est donc nécessaire d'utiliser un test non paramétrique pour comparer les échantillons.

LOTS	INTENSITE LUMINEUSE (LUX)	DUREE D'ECLAIREMENT (HEURES)	J 84					J 112					J 140										
			N MESURES	$\overline{IG}$	6	5	4	3	2	N MESURES	$\overline{IG}$	6	5	4	3	2	N MESURES	$\overline{IG}$	6	5	4	3	2
1	0	-	14	26	XXX	XXX	XXX	XXX	XX	7	46	XXX	XXX	XXX	XXX	-	10	43	XXX	XXX	XXX	XXX	XXX
2	500	24	13	44	-	-	XXX	X		14	63	-	-	X	-	27	72	-	-	X	-		
3	50	16	15	65	-	-	X			20	71	-	-	-		25	77	-	-	-			
4	500	16	21	75	XX	-				26	75	-	-			23	81	-	-				
5	300	16	17	56	-					17	56	-				21	78	-					
6	3 000	16	20	58						23	73					21	78						

TABLEAU 28 - Comparaison des indices gonadiques par le test de Kruskall et Wallis.

Le signe indique une différence    - non significative     $\alpha > 0,05$

  X significative             $\alpha < 0,05$

  XX très significative     $\alpha < 0,01$

  XXX hautement significative  $\alpha < 0,001$



Le test de Kruskal et Wallis, appliqué aux trois échantillons successifs de chaque lot expérimental, a permis de conclure à des différences significatives au seuil de 5 % dans les lots 2, 3, 4, 5 et 6. Les mesures effectuées sur le lot n° 1 ne diffèrent pas significativement entre elles. Les évaluations de l'indice gonadique étant en moyenne supérieures au dernier prélèvement, il apparaît que l'indice croît de façon significative au cours du temps dans tous les lots, sauf dans le n° 1, bien que dans ce cas, le petit nombre des mesures puisse être invoqué.

Pour chaque date de prélèvement, les comparaisons deux à deux des échantillons de chaque lot expérimental (tableau 28) montrent que le lot n° 1 est toujours significativement différent des autres. Le blocage de la sexualisation s'accompagne donc d'un blocage de l'activité de la gonade car les indices relevés sont faibles (successivement 26, 46 et 43 % en moyenne), bien que les ormeaux concernés soient toujours sexués depuis plus de 2 mois.

Il apparaît en outre une différence significative systématique entre les prélèvements réalisés dans les bacs 2 et 4 soumis à la même intensité lumineuse (500 lux) mais à des photopériodes différentes (24 et 16 heures d'éclairement quotidien respectivement). Le lot n° 2, éclairé en permanence, présente un indice moyen inférieur à celui du n° 4, les vitesses de sexualisation étant identiques ; l'éclairement permanent apparaît donc moins favorable à la croissance de la gonade et donc à la maturation des jeunes ormeaux.

Les lots éclairés 16 heures par jour, mais à des intensités lumineuses différentes (3, 4, 5 et 6) ne présentent pas de différences significatives au seuil de 5 % dans les deux derniers prélèvements ; le développement de la gonade paraît donc peu influencé par l'intensité lumineuse d'éclairement dans la gamme considérée.

### 3.3.2.4. La croissance (tableaux 29, 30 et fig. 36)

Pendant les trois premiers mois de l'expérience, la croissance des ormeaux du bac n° 1 élevés à l'obscurité apparaît supérieure à celle des autres lots. Il en résulte une hétérogénéité des variances, significative au seuil de 5 %, aux jours 56 et 84 (tableau 31). Ensuite, par contre, la vitesse de croissance du lot n° 1 diminue et à partir du quatrième mois (J 112) celui-ci ne diffère des autres lots qu'au jour 168. Au bout de 7 mois d'expérience, les conditions d'élevage n'ont eu aucun effet significatif sur la taille moyenne finale des jeunes ormeaux : la croissance mensuelle moyenne était de 2,19 mm.

TEMPS EN JOURS	0	28	56	84	112	140	168	196
$F_{174}^5$	0,79	1,59	3,76	2,48	2,00	0,83	3,37	0,86
$F_{\infty}^5 (0,05) = 2,21$								

TABLEAU 31 - Comparaison des tailles moyennes par un test F (hétérogénéité des variances) pour chaque date de prélèvement. Une hétérogénéité significative (5 %) apparaît aux Jours 56, 84 et 168.

A l'examen des poids moyens individuels (tableau 30), il apparaît que dans les lots 5 et 6 le poids des ormeaux est systématiquement inférieur à celui des autres lots. Il semble donc que l'intensité d'éclaircissement de 3 000 lux ne permette pas à ces ormeaux de s'alimenter normalement, au moins pendant le jour, mais, bien qu'ils soient toujours plus maigres, leur croissance en longueur ne paraît pas affectée.

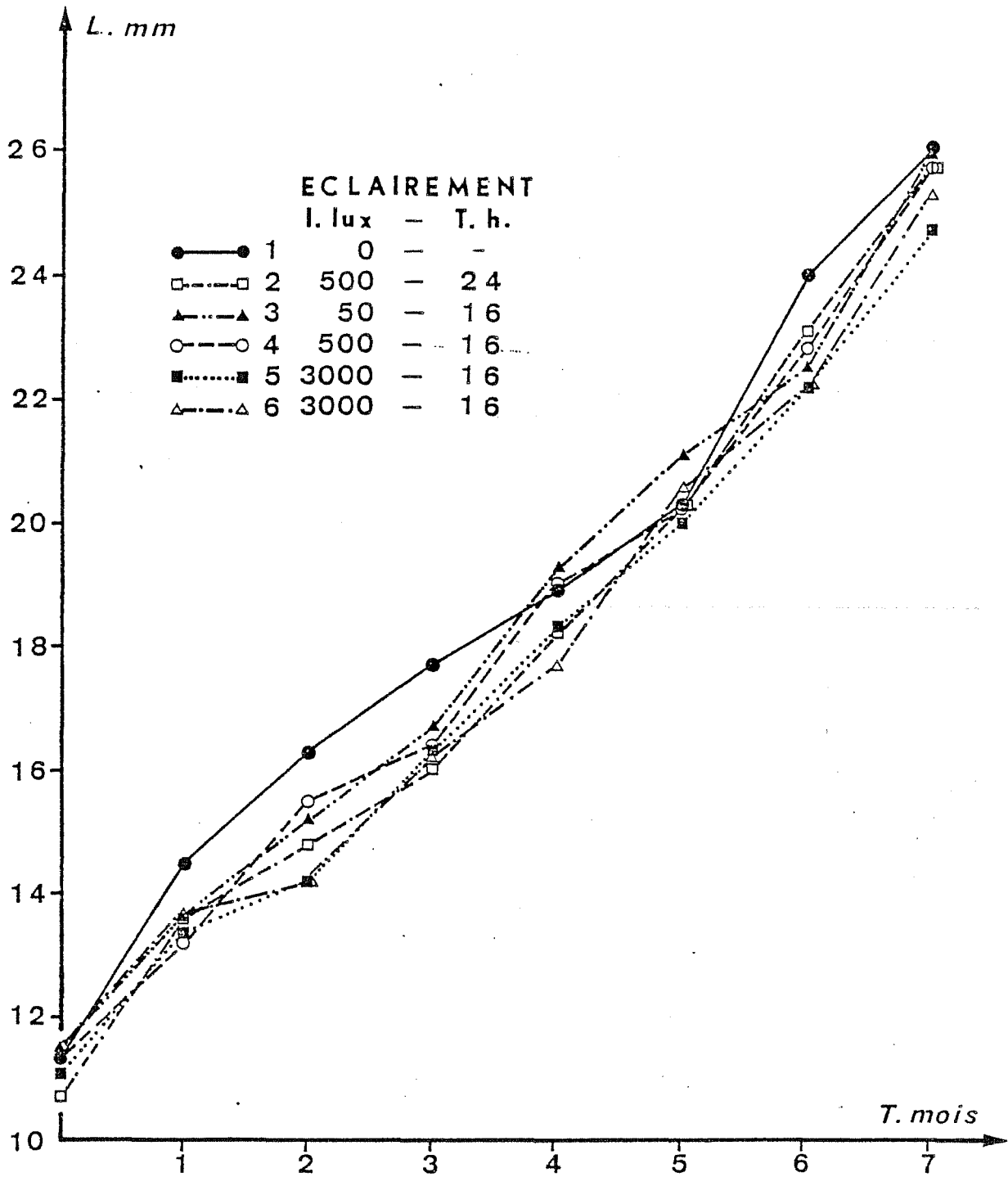


Fig. 36 - Influence de l'éclairage sur la croissance en longueur (échantillons de 30 individus).

TEMPS EN JOURS	LOTS EXPERIMENTAUX					
	N° 1 0 lux -	N° 2 500 lux 24 h/24	N° 3 50 lux 16 h/24	N° 4 500 lux 16 h/24	N° 5 3000 lux 16 h/24	N° 6 3000 lux 16 h/24
0	11,3 ± 1,62	10,7 ± 2,04	11,5 ± 1,98	11,3 ± 1,78	11,1 ± 1,83	11,5 ± 1,81
28	14,5 ± 2,43	13,6 ± 1,61	13,6 ± 1,76	13,2 ± 1,50	13,4 ± 1,95	13,7 ± 2,18
56	16,3 ± 2,46	14,8 ± 2,02	15,2 ± 2,35	15,5 ± 2,34	14,2 ± 2,25	14,2 ± 2,30
84	17,7 ± 2,15	16,0 ± 2,20	16,7 ± 2,16	16,4 ± 1,56	16,3 ± 2,43	16,2 ± 1,90
112	18,9 ± 2,73	18,2 ± 2,25	17,3 ± 2,14	19,0 ± 2,41	18,3 ± 2,38	17,7 ± 1,95
140	20,3 ± 2,45	20,2 ± 1,97	21,1 ± 2,30	20,2 ± 2,31	20,0 ± 2,19	20,6 ± 2,92
168	24,1 ± 2,07	23,1 ± 2,15	22,5 ± 2,48	22,8 ± 1,88	22,2 ± 1,96	22,2 ± 2,28
196	26,0 ± 3,59	25,6 ± 2,24	25,9 ± 2,40	25,7 ± 2,57	24,7 ± 2,85	25,3 ± 3,00

TABLEAU 29 - Observations sur la croissance en longueur : tailles moyennes par lot  $\bar{L} \pm s$  en mm évaluées sur 30 individus.

TEMPS EN JOURS	LOTS EXPERIMENTAUX					
	N° 1	N° 2	N° 3	N° 4	N° 5	N° 6
0	0,26	0,21	0,27	0,24	0,23	0,25
14	0,34	0,27	0,28	0,30	0,27	0,24
28	0,37	0,39	0,41	0,34	0,31	0,34
42	0,49	0,45	0,45	0,44	0,39	0,43
56	0,53	0,48	0,52	0,49	0,42	0,46
70	0,57	0,53	0,56	0,55	0,49	0,52
84	0,61	0,58	0,59	0,59	0,59	0,54
98	0,71	0,71	0,71	0,73	0,68	0,69
112	-	-	-	-	-	-
126	1,05	1,05	1,09	1,19	0,96	0,96
140	1,28	1,26	1,28	1,29	1,09	1,16
154	1,58	1,58	1,57	1,56	1,36	1,36
168	2,03	1,90	1,78	1,79	1,52	1,53
182	2,09	2,19	1,85	2,09	1,81	1,64
196	2,52	2,31	2,34	2,33	2,19	2,18

TABLEAU 30 - Poids moyens individuels en grammes évalués par pesée globale sur des échantillons de 200 individus.

### 3.4. INFLUENCE DE LA PHOTOPERIODE

#### 3.4.1. PROTOCOLE EXPERIMENTAL

L'expérience a été menée dans l'unité d'élevage en circuit semi-fermé décrite au paragraphe 1.3.2.2. Agés de 12 mois, les ormeaux qui ont été étudiés étaient les queues de série d'un élevage postlarvaire sur aliment composé; au début de l'expérience, 46,5 % des ormeaux étaient sexués. Chaque lot de 217 individus a été nourri *ad libitum* de *R. palmata* hachée grossièrement, distribuée tous les deux jours.

L'intensité d'éclairement était de 1 500 lux, la durée de l'éclairement particulière à chaque lot expérimental est précisée dans le tableau ci-dessous :

N° DU LOT	1-1	1-2	2-1	2-2	3-1	3-2	4-1	4-2
DUREE DE L'ECLAIREMENT JOURNALIER (heures)	24		18		12		6	

Ces ormeaux, pendant l'élevage à l'écloserie, avaient été éclairés en permanence à 2 000 lux ; c'est donc l'effet de la réduction de la période d'éclairement qui a été étudié ici.

La sexualisation et le sex-ratio ont été suivis par l'observation de 100 individus par lot , tous les 14 jours ; en fin d'expérience, tous les ormeaux ont été contrôlés.

La croissance en longueur a été étudiée par des mesures bimensuelles effectuées sur 30 ormeaux.

Du fait du petit nombre d'ormeaux disponibles, la maturation n'a pas été suivie par des mesures de l'indice gonadique qui nécessitent le prélèvement répété de nombreux animaux.

### 3.4.2. RESULTATS

#### 3.4.2.1. La sexualisation (tableau 31 et fig. 37)

La réduction de la période d'éclairement de 24 à 18 heures par jour ne provoque pas de réduction significative de l'activité sexuelle dans la série n° 2 (2-1 et 2-2) ; après 5 mois d'expérience, tous les ormeaux sont sexués dans les séries 1 et 2.

Dans les autres séries (3 et 4), par contre, l'évolution du pourcentage de juvéniles s'apparente aux phénomènes observés dans les élevages à l'obscurité qui ont été précédemment étudiés. Malgré un certain ralentissement de sa vitesse, l'apparition des adultes se poursuit pendant deux mois après le début de l'expérience. La proportion d'adultes décroît ensuite pour revenir, au 98e jour de l'expérience, au niveau de départ dans les lots éclairés 6 heures par jour (45 et 46 %) et à 66 % dans les lots éclairés 12 heures par jour.

La phase de stabilisation, remarquée à l'obscurité, ne se produit pas ici : la sexualisation reprend immédiatement.

Si la chronologie de l'évolution des pourcentages est à peu près identique pour 6 ou 12 heures d'éclairement par jour, dans le dernier cas l'intensité du phénomène est significativement plus faible. L'effet de la photopériode sur la sexualité de l'ormeau paraît donc être une fonction de la longueur du jour : plus celui-ci est court, plus la réaction est importante.

Quelques émissions de gamètes ont été observées au cours de l'expérience dans les séries 1 et 2 éclairées 24 et 18 heures par jour. De plus, le développement de la gonade de la plupart de ces animaux a été tel que celle-ci n'était plus masquée par l'épipodium, même lorsque ces ormeaux, dérangés, tentaient de se protéger en adhérant très fortement aux supports. Dans les séries à jour court, après les deux premiers mois de l'expérience, les gonades étaient toujours moins développées et en repos sexuel, car les testicules étaient de couleur vert clair et les ovaires bruns ou parfois vert olive. Le phénomène

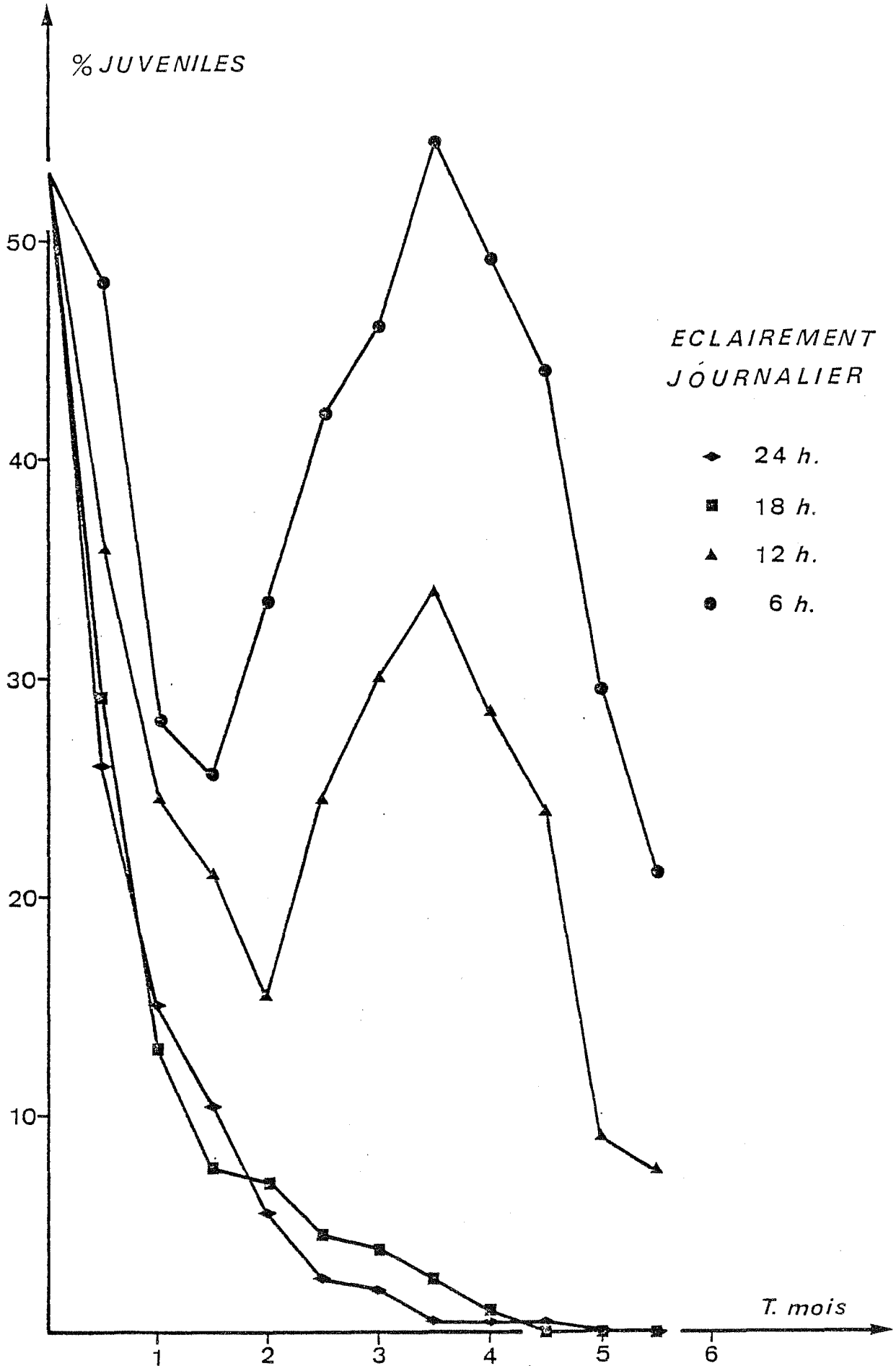


Fig. 37 - Influence de la photopériode sur la sexualisation. Chaque point représenté est la moyenne des évaluations effectuées sur 100 ormeaux des deux lots expérimentaux.

était moins marqué à la fin de l'expérience. Il apparaît donc que la réduction de la longueur des jours provoque l'arrêt de la différenciation sexuelle et, chez les ormeaux sexués, l'arrêt de la gamétogénèse et la régression de la gonade qui va parfois jusqu'à la disparition apparente de celle-ci.

DUREE JOURNALIERE D'ECLAIREMENT (heures)	24		18		12		6	
LOTS	1-1	1-2	2-1	2-2	3-1	3-2	4-1	4-2
TEMPS EN JOURS								
0	53,5	53,5	53,5	53,5	53,5	53,5	53,5	53,5
14	24	28	30	28	30	42	55	41
28	16	14	12	14	19	30	29	27
42	9	12	7	8	16	26	27	24
56	3	8	9	5	16	15	32	35
70	1	4	3	6	24	25	46	38
84	1	3	3	5	27	33	55	37
98	0	1	0	5	34	34	55	54
112	1	0	1	-	24	33	45	53
126	1	0	0	-	16	32	43	45
140	0	0	0	-	8	10	25	34
154	0	0	0	-	6	9	17	25

TABLEAU 31 - Influence de la photopériode sur la sexualisation. Pourcentages de juvéniles apparents évalués sur un échantillon de 200 individus au jour 0, les lots complets au jour 154 et dans l'intervalle sur 100 ormeaux par lot.



3.4.2.2. Le taux de masculinité (tableau 32)

Les taux de masculinité observés pendant l'expérience ne sont pas vraiment comparables, car, dès le jour 14, le test d'hétérogénéité donne une valeur de  $\chi^2$  égale à 15,49, soit une probabilité d'homogénéité inférieure à 0,05 % ( $\chi^2_{0,05} = 14,07$  pour 7 degrés de liberté). Il semble que le hasard de la répartition des ormeaux ait permis la constitution d'un lot très différent des autres, car le n° 3-2 représente à lui seul une valeur de  $\chi^2$  de 11,2 dans ce total.

DUREE JOURNALIERE D'ECLAIREMENT (heures)		24		18		12		8	
TEMPS EN JOURS	LOTS	1-1	1-2	2-1	2-2	3-1	3-2	4-1	4-2
	0		86,0						
14		86,8	86,1	85,7	84,7	82,9	64,8	77,7	79,6
28		88,1	81,6	83,7	87,2	80,2	68,6	71,8	78,1
42		75,8	81,8	75,3	76,1	83,3	62,2	60,2	77,6
56		72,5	80,5	78,0	82,1	86,7	75,4	85,7	83,5
70		81,8	89,7	75,5	80,9	84,4	74,7	87,0	85,5
84		82,8	79,4	78,4	82,1	88,7	70,1	82,2	82,5
98		78,0	82,0	72,7	80,0	89,4	71,2	80,0	91,3
112		76,7	87,0	81,8	-	86,8	62,3	74,5	80,9
126		82,8	82,0	79,8	-	84,5	72,0	83,4	87,3
140		85,0	78,8	77,8	-	85,7	66,7	74,7	89,4
154		71,2	76,2	70,4	-	74,0	54,4	64,4	78,2

TABLEAU 32 - Influence de la photopériode sur le taux de masculinité ( $\frac{100 \times m}{m + f}$ ) évaluée sur un échantillon de 200 individus au jour 0, les lots complets au jour 154 et dans l'intervalle sur 100 ormeaux.

Si l'on excepte le lot responsable de l'hétérogénéité du départ, en fin d'expérience le test appliqué aux six lots restants (1-1, 1-2, 2-1, 3-2, 4-1, 4-2) donne un  $\chi^2$  de 9,44 pour 5 degrés de liberté : il y a homogénéité des taux de masculinité ( $\chi^2_{0,05} = 11,07$ ). Il est donc raisonnable de penser que les conditions d'expérience n'ont pas eu d'influence sur le déterminisme du sexe.

Cette population de 1 292 ormeaux d'élevage, constituée par la somme de tous les lots expérimentaux (tableau 33), contient 66,5 % de mâles et le taux de masculinité observé est de 66,9 %. Ces ormeaux sont âgés de 18 mois. Le pourcentage de mâles étant identique à celui observé dans les expériences précédentes, il se confirme donc que les forts taux de masculinité observés dans les élevages ne sont pas liés à l'âge des animaux.

Les hermaphrodites simultanés étaient au nombre de 4, leur proportion est donc de 3,2 ‰ dans cette population.

LOTS	1-1	1-2	2-1	3-1	3-2	4-1	4-2	TOTAL
Nombre de mâles	136	154	133	125	98	96	118	860
Nombre de femelles	55	48	56	44	82	53	33	371
Nombre d'hermaphrodites	0	1	0	1	0	0	2	4
Nombre de juvéniles	0	0	0	6	9	17	25	57
TOTAL PAR BAC	191	203	189	176	189	166	179	1 292
MORTALITE (%)	12	6	13	19	13	24	18	15

TABLEAU 33.- Composition des lots expérimentaux en fin d'expérience.

### 3.4.2.3. La mortalité

Par suite d'une erreur de manipulation, le lot n° 2-2. a subi une mortalité totale au 104e jour de l'expérience. Dans l'ensemble des lots, la mortalité apparaît aussi élevée (tableau 33) ; elle est égale à 15 % en moyenne et est plus forte dans les lots éclairés 8 heures par jour. La forme des bacs, mal adaptée à l'élevage des ormeaux, paraît devoir être invoquée : malgré le bullage, les algues s'entassaient dans les zones calmes et s'y dégradaient rapidement. Il a été trouvé de nombreux ormeaux morts sous ces amas. Dans les séries à jour court, une partie de la mortalité est due à l'assèchement des ormeaux qui se concentraient hors de l'eau pendant la nuit.

### 3.4.2.4. La croissance (tableau 34)

A la fin de l'expérience, aucune différence significative n'apparaît entre les différents lots expérimentaux : la durée de la période d'éclairage n'a pas d'influence sur la vitesse de croissance. La taille moyenne des ormeaux est passée en 154 jours de 13,2 à 23,3 mm en moyenne, soit une croissance mensuelle de 1,97 mm.

DUREE DE L'ECLAIREMENT (1 500 LUX)	24 h / 24		18 h / 24		12 h / 24		6 h / 24	
	LOTS 1-1	1-2	2-1	2-2	3-1	3-2	4-1	4-2
0	12,3 ± 2,0	-	-	-	-	-	-	-
14	13,4 ± 2,1	12,8 ± 2,2	14,3 ± 2,7	13,2 ± 1,9	13,4 ± 3,1	12,9 ± 1,7	12,5 ± 2,6	12,6 ± 2,4
28	14,4 ± 2,6	14,0 ± 2,2	15,2 ± 2,5	14,6 ± 3,0	14,6 ± 2,7	13,4 ± 2,3	13,3 ± 2,3	13,5 ± 2,7
42	15,8 ± 2,5	17,0 ± 3,5	15,2 ± 2,5	14,5 ± 2,5	15,5 ± 2,9	14,9 ± 2,2	15,5 ± 3,3	15,3 ± 2,6
56	17,1 ± 2,2	17,1 ± 3,1	17,4 ± 2,9	16,7 ± 2,7	17,0 ± 2,6	16,1 ± 2,7	15,8 ± 2,0	15,8 ± 3,1
70	19,3 ± 2,2	19,5 ± 2,6	18,2 ± 2,5	17,7 ± 2,5	17,6 ± 2,9	16,7 ± 2,8	16,7 ± 2,6	17,7 ± 3,4
84	19,1 ± 2,8	19,6 ± 2,2	18,4 ± 2,5	18,0 ± 2,6	18,2 ± 2,8	17,4 ± 1,7	17,6 ± 2,6	18,1 ± 2,2
98	20,0 ± 2,6	20,9 ± 3,0	19,7 ± 2,4	18,7 ± 4,0	19,6 ± 2,6	19,5 ± 2,7	20,4 ± 2,8	20,4 ± 3,1
112	22,0 ± 2,7	21,4 ± 2,5	20,7 ± 2,3	-	22,4 ± 3,15	20,2 ± 2,3	21,3 ± 3,5	21,2 ± 3,2
126	21,7 ± 2,6	22,0 ± 1,9	21,6 ± 2,6	-	23,0 ± 3,1	20,6 ± 2,9	20,2 ± 2,7	21,4 ± 3,1
140	23,1 ± 2,8	23,5 ± 2,9	21,8 ± 2,7	-	22,1 ± 3,2	20,0 ± 2,2	22,3 ± 2,4	22,0 ± 2,9
154	23,5 ± 1,9	23,4 ± 2,3	22,7 ± 2,1	-	24,7 ± 2,2	22,5 ± 3,0	23,0 ± 3,3	23,1 ± 2,6

TABLEAU 34 - Observations sur la croissance en longueur en fonction de la photophase. Longueurs moyennes  $\bar{L} \pm s$  évaluées sur 30 individus.

### 3.5. INFLUENCE DU BLOCAGE DE LA SEXUALITE

Les taux de masculinité très élevés qui ont été observés en écloserie n'apparaissent pas directement liés à l'âge des ormeaux au moment de leur sexualisation ni aux conditions d'éclairement. Les conditions d'élevage, propices au développement de la gonade (température élevée, jours longs), leur permettent cependant de se sexuer dès qu'ils ont atteint la taille de 10 mm environ. Dans le milieu naturel, par contre, lorsque les juvéniles atteignent cette taille, vraisemblablement en automne, les jours courts et la température de l'eau qui décroît ne leur permettent probablement plus de se sexuer. La sexualisation n'intervient qu'avec le retour progressif de conditions favorables, les ormeaux ayant à ce moment une longueur d'environ 17 mm en moyenne. L'expérience a donc eu pour but de déterminer si des conditions de lumière et de température semblables à celles du milieu naturel peuvent avoir une action sur le déterminisme du sexe.

#### 3.5.1. PROTOCOLE EXPERIMENTAL

L'expérience s'est déroulée en deux étapes : la première à l'écloserie, la seconde dans le hall d'aquaculture du Centre Océanologique de Bretagne.

##### 3.5.1.1. La préparation des juvéniles en écloserie

4 000 ormeaux de 6 mois, produits sur aliment composé, ont été maintenus à l'obscurité dans deux bacs d'1 m<sup>2</sup> dans l'écloserie, pendant 4 mois. La température de l'eau a été maintenue à 18°C pendant 3 mois et demis, mais les nécessités de la gestion de l'écloserie ont imposé l'arrêt de la thermorégulation pendant les 15 derniers jours, la température de l'eau était alors de 10°C.

Seule la croissance a été suivie pendant cette préparation. Les mesures de longueur et de poids ont été effectuées une fois par mois sur des échantillons de 30 individus.

Le pourcentage de juvéniles et le taux de masculinité ont été relevés au moment du transfert au C.O.B. et comparés à un lot de 2 000 individus, élevés à la lumière ambiante de l'écloserie (300 lux en permanence), du même âge mais au départ plus petits.

### 3.5.1.2. La population à la fin de la préparation

Après 4 mois d'élevage, le lot éclairé se composait de 64,2 % de mâles, 22,9 % de femelles et 12,9 % de juvéniles. Le taux de masculinité était égal à 73,7 % (1 000 ormeaux ont été contrôlés).

Dans les lots maintenus à l'obscurité, 71 % des 3 960 ormeaux vivants étaient apparemment non sexués ; la différenciation sexuelle a donc été bloquée par ces conditions d'élevage. Les ormeaux sexués étaient apparemment en repos sexuel (gonades mâles parfois transparentes et souvent de couleur verte).

Les croissances ne sont pas strictement comparables, car la taille moyenne des ormeaux élevés à la lumière était, dès le départ, significativement inférieure (au seuil de 5 %) à celle des deux autres lots. Néanmoins, le gain de taille ne semble pas avoir été supérieur à l'obscurité puisqu'à la fin de l'expérience, un seul de ces lots était significativement plus grand que le lot éclairé, au seuil de 5 % (tableau 36).

N JOURS	CONDITIONS D'ELEVAGE PARAMETRES ETUDIES	Obscurité permanente	Obscurité permanente	500 lux permanents
0	$\bar{L} \pm s$ $\bar{P}$	13,16 ± 1,23 0,32	13,81 ± 1,20 0,37	11,60 ± 0,79 0,22
30	$\bar{L} \pm s$ $\bar{P}$	15,55 ± 1,20 0,55	15,64 ± 1,08 0,56	13,51 ± 1,15 0,35
61	$\bar{L} \pm s$ $\bar{P}$	19,40 ± 2,02 1,04	18,77 ± 1,61 0,96	16,02 ± 1,54 0,61
91	$\bar{L} \pm s$ $\bar{P}$	20,88 ± 1,83 1,34	20,37 ± 1,91 1,26	17,52 ± 2,16 0,80
122	$\bar{L} \pm s$ $\bar{P}$	23,14 ± 2,84 1,98	21,48 ± 2,19 1,58	19,33 ± 1,89 1,14
CROISSANCE MENSUELLE MOYENNE		2,18<2,50<2,81	1,67<1,92<2,17	1,68<1,92<2,16

TABLEAU 36 - Observations sur la croissance en longueur ( $\bar{L} \pm s$ , en millimètres) et en poids ( $\bar{P}$ , en grammes) effectuées sur des lots de 30 ormeaux pendant la préparation en éclosérie. La croissance mensuelle moyenne est obtenue par différence entre la longueur de départ et la longueur d'arrivée, l'intervalle de confiance ( $p = 0,90$ ) en prenant les bornes minimales et maximales de l'intervalle de confiance à 95 % des moyennes.

### 3.5.1.3. Deuxième phase de l'expérience

Les 3 960 ormeaux conditionnés à l'obscurité ont été répartis en 5 lots de 792 individus dans l'installation décrite au § 1.3.2.3. et soumis aux conditions d'éclairage et de température définies dans le tableau 37 ci-dessous :

LOTS N°	TEMPERATURE	ECLAIREMENT
1	Conditions naturelles	Conditions du Hall
2	18 ± 2°C	Conditions du Hall
3	18 ± 2°C	Obscurité pendant 6 semaines, puis conditions du Hall
4	18 ± 2°C	Obscurité permanente
5	Conditions naturelles	Obscurité permanente

TABLEAU 37 - Protocole expérimental.

Le tableau 38 précise l'évolution de la température et de la photopériode au cours de l'expérience dans les bacs soumis aux conditions naturelles.

T (JOURS)	0	14	28	42	56	70	84	98	112	126	140
TEMPERATURE (°C)	8,5	8,8	9,2	9,5	10,2	12	13,4	14,4	14,4	14,6	15
DUREE DU JOUR (h)	9 h 30	10 h 30	11 h 20	12 h 20	13 h 30	14 h 30	15 h 15	15 h 40	16 h	16 h	15 h 40

TABLEAU 38 - Valeurs observées des paramètres d'élevage variables pendant l'expérience. L'intensité lumineuse est toujours inférieure à 1 000 lux.

La sexualité et le taux de masculinité ont été suivis par l'observation de la gonade de 100 ormeaux par lot, tous les 14 jours, la croissance en poids par la pesée de ces échantillons. En fin d'expérience, tous les animaux ont été contrôlés et pesés globalement.

La croissance en longueur a été étudiée par la mesure de 30 ormeaux par lot, chaque mois.

3.5.2. RESULTATS

3.5.2.1. La sexualisation (tableau 39 et fig. 38)

A 18°C, l'activation de la sexualité apparaît nettement liée aux conditions d'éclairément : dès qu'ils sont placés à la lumière, les juvéniles des lots 2 et 3 deviennent tous très vite adultes, alors qu'à la même température, le pourcentage de juvéniles évolue peu et ne décroît rapidement qu'après le 70e jour de l'expérience. Des émissions de gamètes ont été observées dans le bac 2 après 3 mois d'élevage et dans le bac 3 après 4 mois.

N° DES LOTS			1	2	3	4	5
TEMPERATURE			Conditions naturelles	18 ± 2°C	18 ± 2°C	18 ± 2°C	Conditions naturelles
PHOTOPERIODE			Conditions naturelles	Conditions naturelles	Obscurité pendant 6 semaines, puis conditions naturelles	Obscurité permanente	Obscurité permanente
TEMPS (JOURS)	T° NATURELLE (°C)	LONGUEUR DES JOURS (heures)					
0	8,5	9 h 30	71	71	71	71	71
14	8,8	10 h 30	69	59	69	72	71
28	9,2	11 h 20	68	38	68	68	73
42	9,5	12 h 20	65	20	71	60	78
56	10,2	13 h 30	66	1	37	58	86
70	12,0	14 h 30	72	0	14	60	80
84	13,5	15 h 15	58	0	3	41	68
98	14,1	15 h 40	40	0	0	17	67
112	14,4	16 h 00	6	0	0	10	23
126	14,6	16 h 00	2	0	0	0	4
140	15,0	15 h 40	0	0	0	1	1

TABLEAU 39 - Evolution des pourcentages de juvéniles apparents au cours du temps. Les évaluations ont été effectuées sur 400 ormeaux au Jour 0 et dans chaque lot expérimental sur la totalité des animaux en fin d'expérience, dans l'intervalle, 100 individus par lot ont été contrôlés.



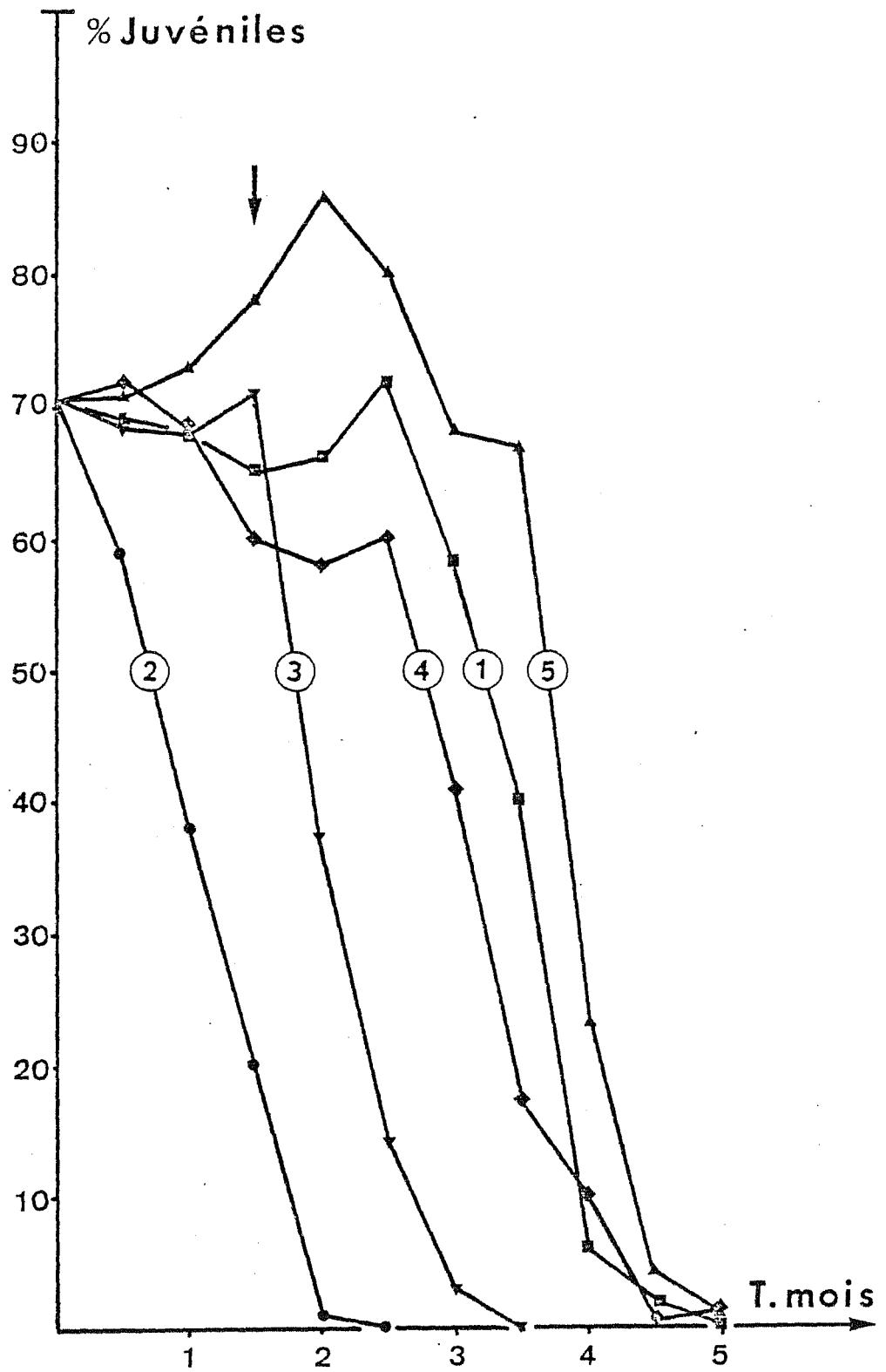


Fig. 38 - Evolution du pourcentage de juvéniles apparents au cours du temps dans chaque lot expérimental. (Protocole : tableau 37).

Malgré des conditions d'éclairement favorables, la proportion de juvéniles reste stable pendant 3 mois dans le bac n° 1 ; lorsque la sexualisation s'amorce, la température est de 12°C et la longueur du jour est de 15 h.

La conjonction des basses températures et de l'obscurité provoque la régression du nombre d'adultes apparents dans le lot n° 5, tant que les températures restent inférieures à 10°C. La sexualité reprend activement au-dessus de cette température, après 56 jours d'élevage.

Il faut cependant remarquer que la sexualisation débute dans tous les lots soumis à des conditions défavorables après environ 7 mois de blocage. Donc, si l'on peut admettre que la sexualisation dépend à la fois de la photopériode et de la température puisqu'elle est moins favorisée par l'éclairement à basse température, il est difficile de rejeter ici l'hypothèse du contrôle hormonal indépendant des facteurs externes dont on observe l'effet dans le lot n° 4.

### 3.5.2.2. Le taux de masculinité (tableau 40)

LOTS TEMPS EN JOURS	1	2	3	4	5
0	70,5	70,5	70,5	79,5	70,5
14	78	75	88	78	72
28	73	78	87	71	79
42	77	63	89	70	62
56	73	60	81	74	60
70	64	59	62	75	75
84	74	62	60	68	69
98	68	57	53	66	64
112	60	54	55	63	68
126	51	57	55	53	51
140	54,17	57,11	55,19	55,41	54,78

TABLEAU 40 - Evolution au cours du temps du taux de masculinité. L'évaluation est effectuée à partir d'observations sur 400 individus au total, au jour 0, sur tous les ormeaux de chaque lot au jour 140, et, dans l'intervalle, sur 100 ormeaux par bac.

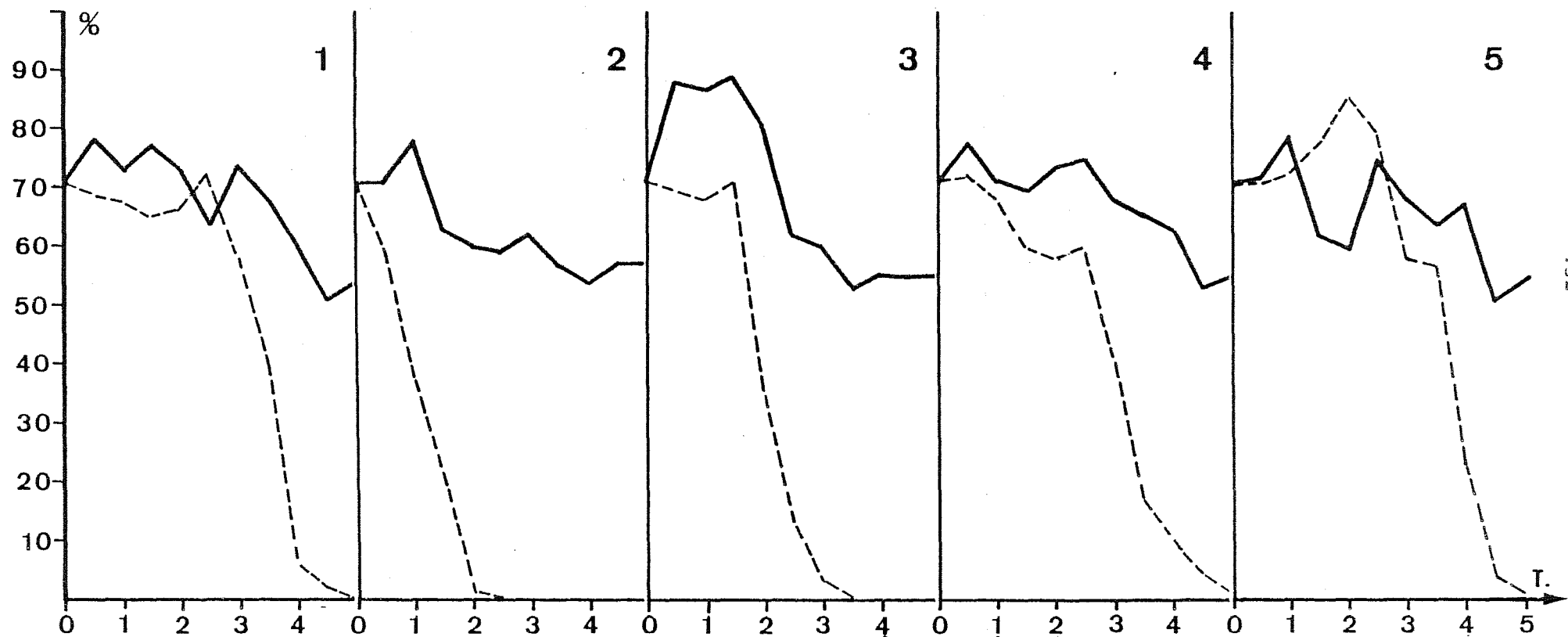


Fig. 39 - Evolution du taux de masculinité (trait gras) évalué sur des échantillons de 100 individus au cours du temps. (Les pourcentages de juvéniles sont représentés en pointillés).

Le sex-ratio reste stable tant que le nombre de juvéniles ne varie pas ; il ne décroît que lorsque ceux-ci deviennent adultes (fig. 39).

En fin d'expérience, les taux de masculinité apparaissent peu différents, le test de  $\chi^2$  (tableau 41) ne permet de déceler aucune hétérogénéité entre les lots au seuil de 5 %, les conditions d'élevage particulières à chaque lot expérimental n'ont donc pas eu d'influence sur le déterminisme du sexe. Cette population de 3 850 ormeaux issue de l'expérience peut donc être considérée de façon globale : elle contient 55,09 % de mâles et le taux de masculinité ( $\frac{m}{m+f}$ ) est de 55,36 %.

LOTS	1	2	3	4	5	TOTAL
Mâles	422	452	415	414	418	2 121
Femelles	357	338	337	333	345	1 710
Hermaphrodites	1			2	1	4
Juvéniles				8	7	15
TOTAUX PAR BAC	780	790	752	757	771	3 850
MORTALITE (%)	12	2	40	35	21	110

TABLEAU 41 - Comparaison des proportions de mâles en fin d'expérience :  
 Test d'hétérogénéité  $\chi^2 = 2,037$  ( $\chi^2_{0,05} = 3,488$  ; d.d.l. = 4).  
 (le test est effectué femelles, hermaphrodites et juvéniles regroupés).

La population finale est très différente de celles généralement observées en éclosérie, en particulier le pourcentage des mâles est très inférieur à celui que contenait le lot servant de témoin pour la préparation en éclosérie (64,2 %).

D'autre part, le pourcentage de mâles diffère très significativement du taux de masculinité observé dans la nature sur le Banc du Corbeau (51,7 %) :  $\chi^2 = 17,85$  ( $\chi^2_{0,001} = 6,635$  ; d.d.l. = 1).

A la fin de la préparation en écloserie le taux de masculinité était égal à 70,5 % et 29 % des ormeaux étaient sexués. Pour 3 850 ormeaux, il y avait donc 787 mâles et 329 femelles, si l'on déduit ces individus de la population finale, il s'avère que 1 334 mâles et 1 381 femelles sont apparus au cours de l'expérience. Le pourcentage de mâles est donc égal à 49,1 % et ce taux n'est plus significativement différent du taux de masculinité de 50 % généralement observé chez les Haliotidés ( $\chi^2 = 0,81$ ). Il est très significativement inférieur (0,01 %) au sex-ratio qui a été observé sur le Banc du Corbeau ( $\chi^2 = 7,01$ ).

Cette expérience permet donc de conclure que =

- Le retard apporté au déclenchement de la sexualité en écloserie conduit à un réajustement du taux de masculinité des populations d'ormeaux élevés artificiellement ;
- Lorsque les juvéniles d'écloserie ont été placés dans des conditions défavorables à la sexualisation, leur sexe n'était pas encore déterminé. Il peut être admis que la détermination du sexe n'intervient que peu de temps avant que la gonade ne soit visible, voire même que le déterminisme du sexe et la différenciation sexuelle sont simultanés.

### 3.5.2.3. La croissance (tableaux 42, 43 et fig. 40, 41)

Pendant le dernier mois de l'expérience, les ormeaux des lots 2, 3 et 4 ont été élevés en eau non thermorégulée à la suite de la rupture au jour 114 de l'échangeur thermique alimentant ces bacs en eau à 24°C.

La croissance en longueur ne paraît affectée par cette baisse de température que dans le lot n° 4, bien qu'un blocage de la croissance pondérale se produise dans les trois lots. Il semble préférable de ne comparer les croissances en longueur que jusqu'au jour 112 de l'expérience.

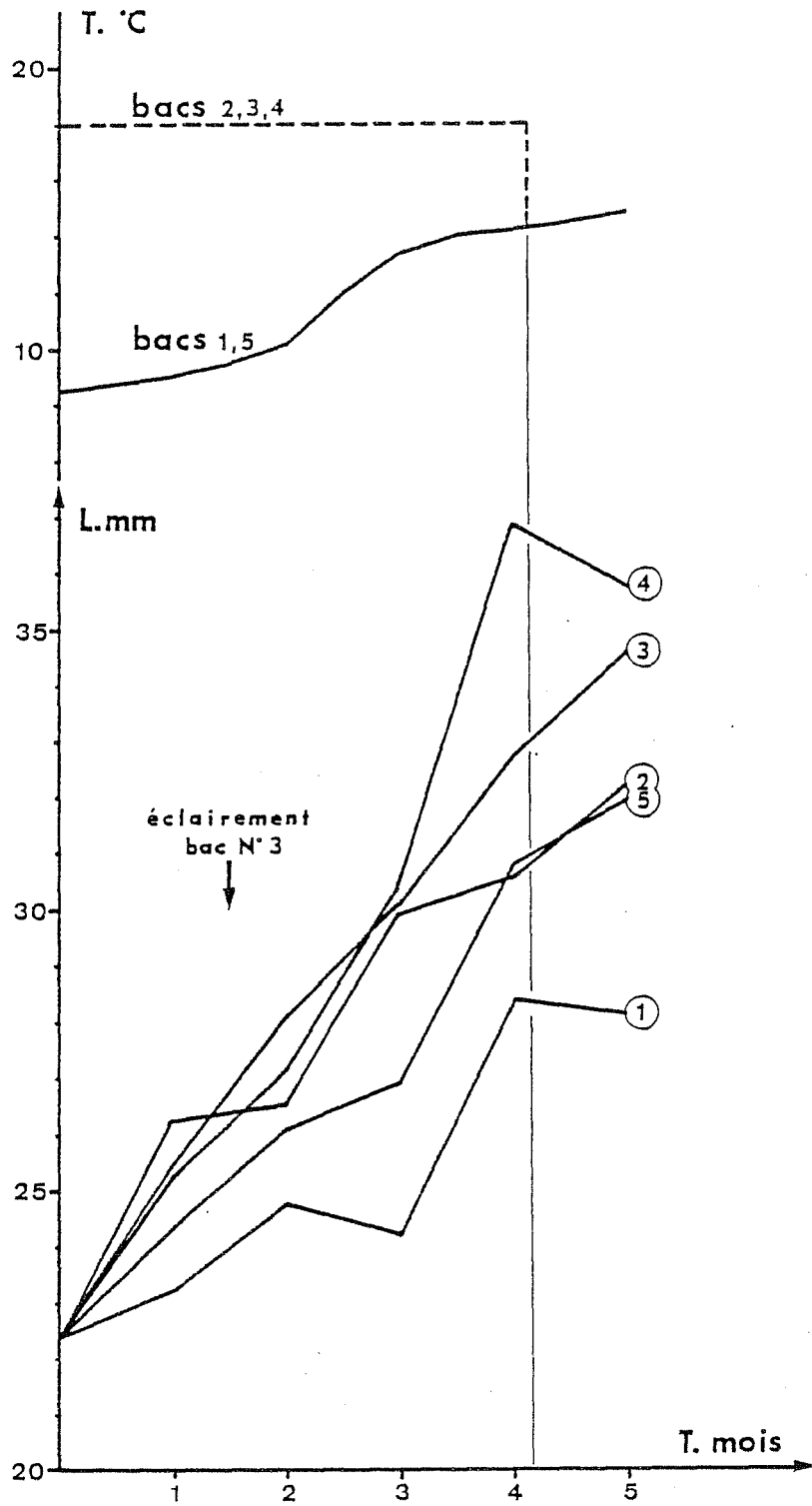


Fig. 40 - Croissance en longueur (échantillons de 30 ormeaux) et évolution de la température au cours du temps.

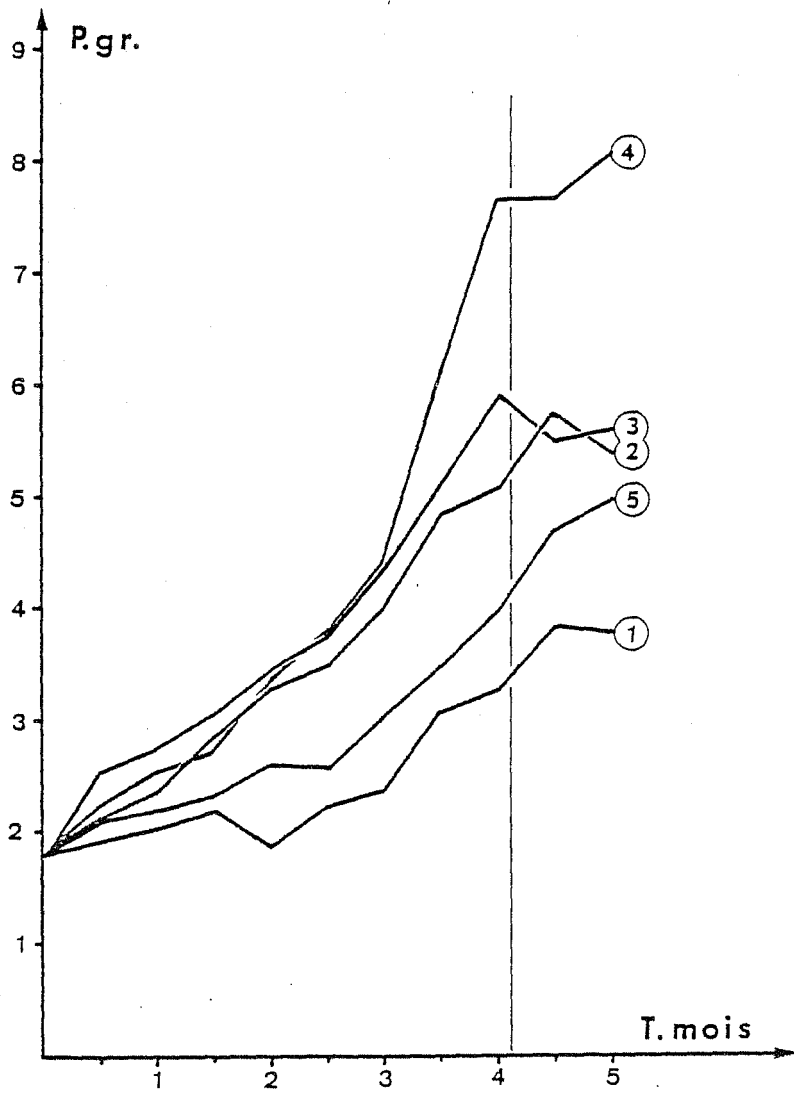


Fig. 41 - Croissance pondérale (par pesée globale d'échantillons de 100 ormeaux).

Alors que, jusqu'au jour 84, les tailles des ormeaux des trois lots ne différaient pas significativement, au jour 112 le test t permet de conclure que les ormeaux du lot n° 4 sont significativement plus grands que ceux du lot n° 3 (au seuil de 5 %), lesquels sont eux-mêmes significativement plus grands que ceux du n° 2. Les observations sur la croissance en poids confirment l'accélération marquée, après 3 mois d'expérience, de la vitesse de croissance dans le lot n°4 élevé à l'obscurité. Les différences paraissent moins nettes entre les lots 2 et 3 et l'évaluation des poids moyens individuels effectuée par pesée totale en fin d'expérience, permet de conclure que ces deux lots ne sont pas vraiment différents.

Les courbes de croissance des lots 1 et 5 qui subissent les variations thermiques naturelles divergent très rapidement, mais la comparaison des longueurs moyennes ne permet de conclure à la taille significativement plus grande des ormeaux du lot n° 5, qu'après le jour 84. En fin d'expérience, le poids moyen des ormeaux du bac n° 5 est très proche de celui constaté pour les lots 2 et 3 qui ont pourtant bénéficié d'une température beaucoup plus élevée.

L'influence des conditions d'éclairement sur la croissance en poids apparaît ici très marquée, car l'élevage à l'obscurité permet d'obtenir des ormeaux d'un poids supérieur de 47 % à 18°C (lot n° 4) et de 32 % dans les conditions naturelles de température (lot n° 5) par rapport aux lots éclairés dans les mêmes conditions de température. Il faut cependant remarquer que ces meilleures performances de croissance ne peuvent pas être associées au blocage de la sexualité, car l'accélération de la croissance paraît se produire au moment même où la sexualisation reprend dans le lot n° 4 à 18°C et avant qu'elle ne soit visible dans le lot n° 5. De même, la différenciation sexuelle et la maturation des ormeaux du lot n° 2, qui se sont produites pendant les 3 premiers mois de l'expérience, n'ont pas ralenti leur croissance pendant cette période, car ce n'est qu'après ces trois mois que des différences de taille significatives au seuil de 5 % ont été observées.



N° DES LOTS	1	2	3	4	5
TEMPERATURE	Conditions naturelles	18 ± 2°C	18 ± 2°C	18 ± 2°C	Conditions naturelles
PHOTOPERIODE	Conditions naturelles	Conditions naturelles	Obscurité pendant 6 semaines, puis conditions naturelles	Obscurité permanente	Obscurité permanente
TEMPS EN JOURS					
0	22,31 ± 2,65	-	-	-	-
28	23,21 ± 2,74	26,28 ± 3,15	25,46 ± 3,11	25,31 ± 2,97	25,40 ± 2,52
56	24,73 ± 2,69	26,51 ± 2,59	28,12 ± 2,96	27,19 ± 3,30	26,10 ± 2,70
84	24,23 ± 3,05	29,95 ± 2,65	30,12 ± 3,06	30,36 ± 3,04	26,92 ± 2,93
112	28,38 ± 2,65	30,54 ± 2,59	32,92 ± 3,77	36,80 ± 5,37	30,70 ± 3,22
140	28,18 ± 2,95	32,15 ± 3,26	34,81 ± 4,29	35,60 ± 4,10	32,08 ± 3,41

TABLEAU 42 - Observations sur la croissance en longueur (moyennes  $\bar{L} \pm s$  évaluées sur 30 ormeaux).

TEMPS EN JOURS	1	2	3	4	5
0	3,78	-	-	-	-
14	1,92	2,13	2,58	2,24	2,11
28	2,01	2,37	2,74	2,54	2,21
42	2,21	2,80	3,04	2,71	2,33
56	1,84	3,27	3,42	3,34	2,63
70	2,22	3,46	3,74	3,76	2,52
84	2,35	3,99	4,34	4,28	3,04
98	3,09	4,84	5,18	6,11	3,47
112	3,25	5,05	5,28	7,69	3,98
126	3,81	5,71	5,53	7,70	4,71
140	3,78	5,32	5,60	8,05	4,98
POIDS TOTAL PAR SAC AU JOUR 140 (en g)	2 949	4 206	4 211	6 096	3 840

TABLEAU 43 - La croissance pondérale (Poids moyens individuels en grammes évalués sur 100 ormeaux). Au Jour 140, le poids moyen est calculé sur le poids total des ormeaux de chaque lot.

CHAPITRE 4

---

DISCUSSION

## 4 - D I S C U S S I O N

### 4.1. La sexualité

Les observations effectuées au cours de cette étude permettent de retenir que :

a) Les différences de comportement des mâles et des femelles de l'espèce *H. ruber* remarquées par SHEPHERD et LAWS (1974) n'ont pas été observées chez *H. tuberculata*. L'hypothèse d'un biais d'échantillonnage ou d'une mortalité différentielle aboutissant à la sous-estimation ou à la réduction du nombre des mâles paraît donc improbable.

b) Il a été mis en évidence que la croissance des femelles était supérieure à celle des mâles dans les essais de grossissement en élevage extensif dans la zone intertidale. Ce fait permet d'expliquer la baisse du taux de masculinité chez les sujets âgés de la population naturelle (longueur supérieure à 80 mm) comme c'est le cas chez *H. laevigata* (SHEPHERD et HEARN, sous presse). Cependant, le sex-ratio de la population d'élevage extensif n'était que de 51,5 % après 34 mois de séjour dans le milieu naturel, donc identique au taux de masculinité évalué sur les échantillons cumulés prélevés sur le Banc du Corbeau (51,7 %), il était par contre très inférieur aux taux de masculinité mesurés en éclosérie (supérieurs à 65 %).

c) La structure et le fonctionnement de la gonade des jeunes ormeaux en éclosérie sont identiques à ceux des ormeaux du milieu naturel qui peuvent être considérés comme adultes. La sexualité en éclosérie correspond à la mise en place d'une gonade fonctionnelle et ne peut donc être rapprochée de la sexualité juvénile définie chez les bivalves par LUCAS (1973).

d) Contrairement aux hypothèses avancées par BOLOGNARI (1953) et GIRARD (1972), des inversions de sexe n'ont pas été observées, ni à l'examen des préparations histologiques, ni dans un lot de 500 mâles qui a été suivi pendant 18 mois. D'autre part, l'hypothèse de HAYASHI (1977) sur l'existence d'un développement transitoire d'ovocytes avant la mise en place de la gonade mâle définitive apparaît peu fondée.

e) En éclosérie, lorsque les conditions d'élevage étaient favorables (18°C, photophases longues), les plus petits mâles mesuraient 10 mm de longueur, les plus petites femelles 12,5 mm. 80 % des ormeaux étaient sexués avant d'avoir atteint 20 mm de longueur moyenne. Le pourcentage des mâles étant d'environ 65 % à la fin des expériences, cette valeur constitue donc une estimation minimale du sex-ratio des populations d'élevage complètement sexuées. Il est apparu que ce fort taux de masculinité n'était dû ni aux fortes densités d'élevage, ni aux conditions d'éclairement (intensité lumineuse), ni à l'âge des ormeaux au moment de leur sexualisation.

f) Au bout de deux mois d'élevage à l'obscurité, ou avec une période d'éclairement réduite à 6 ou 12 heures par jour, le pourcentage de juvéniles cesse de décroître : une diminution marquée de la longueur des jours conduit à un blocage de la sexualisation. Au cours des deux mois qui suivent cet arrêt, la proportion d'ormeaux dont la gonade est visible décroît. La question de savoir si cette régression de la gonade correspond à une dédifférenciation complète ou à un simple repos sexuel n'a pas été étudiée en histologie.

g) Les jeunes ormeaux ( $\bar{L} < 20$  mm au départ) maintenus à l'obscurité pendant plus de 7 ou 8 mois reprennent leur activité sexuelle bien qu'aucun des facteurs externes n'ait changé. Il existe donc un mécanisme régulateur interne responsable de la différenciation sexuelle qui n'est inhibée par les facteurs écologiques que pendant un temps limité.

h) Au cours de la dernière expérience (§ 3.5), la sexualité des jeunes ormeaux a été artificiellement bloquée par l'obscurité pendant 4 à 8 mois suivant les lots. Quelles que soient les conditions dans lesquelles la sexualisation a eu lieu (lumière, température ou facteurs internes seuls), les taux de masculinité obtenus en fin d'expérience ne différaient pas entre eux : le déterminisme du sexe n'est pas soumis aux conditions externes.

Cependant le taux de masculinité final était en moyenne de 55,09 % donc très inférieur à celui du témoin et aux taux habituellement observés en écloserie. De plus, si l'on déduit de ce chiffre les proportions d'individus qui étaient déjà sexués à la fin des quatre premiers mois de l'élevage à l'obscurité, il apparaît que la probabilité qu'un des animaux restants devienne mâle n'était que de 49,1 % dans cette expérience. Enfin, lorsque la sexualisation a repris, la taille moyenne des ormeaux était supérieure à 25 mm, sauf pour un lot dans lequel le taux de masculinité était aussi le plus élevé (57,1 %). Il est donc possible de conclure que le retard apporté au déclenchement de la sexualité a permis un réajustement du taux de masculinité des ormeaux élevés artificiellement et que la détermination du sexe est intervenue pendant l'expérience, vraisemblablement peu avant que la gonade ne soit visible. La taille des animaux au moment de la différenciation sexuelle paraît devoir jouer un rôle considérable dans la masculinisation excessive des ormeaux d'élevage.

#### 4.1.1. LE DETERMINISME DU SEXE CHEZ L'ORMEAU

Définissant le gonochorisme labile, GALLIEN (1973) écrivait :

*" Par gonochorisme labile, nous entendons des organismes qui fonctionnellement sont, à l'état d'adultes, des mâles ou des femelles. Cependant, la différenciation sexuelle peut être infléchiée au cours du développement sous l'action des facteurs épigénétiques du milieu naturel, dans l'un ou l'autre sens. Elle est donc dépendante du milieu. L'état sexuel une fois acquis est en règle générale stable.*

*..., il n'a pas été mis en évidence d'hétérochromosomes réalisant un système homo-hétérogamétique. Cette remarque n'a qu'une valeur très relative, puisque*

la détermination génétique du sexe est fonction des gènes eux-mêmes et pas nécessairement d'une différenciation cytologique visible des chromosomes vecteurs.

Puisque la différenciation sexuelle peut être infléchie sous l'effet de facteurs épigénétiques exogènes, on est amené à concevoir, au moins à titre d'hypothèse de travail, que dans les espèces qui présentent ce caractère, la constitution génétique bisexuée réalise un état proche du point d'équilibre, c'est-à-dire celui où les facteurs sexualisants masculins et féminins ont des activités respectives telles qu'une catégorie ne l'emporte pas d'une manière décisive. Ainsi des effets épigénétiques modifiant l'expression d'une des catégories de gènes à un moment donné du développement, entraînent le sens de la différenciation. Il reste à définir ces facteurs et surtout par quelle voie ils interviennent sur les activités génétiques sexualisantes."

Cette définition s'applique bien au cas de l'ormeau, car l'ensemble des faits qui viennent d'être exposés permet de conclure que l'ormeau est un gonochorique vrai (par opposition au pseudo-gonochorisme défini par BACCI (1965) comme un hermaphrodisme consécutif où la phase transitoire hermaphrodite est très courte) dont la différenciation sexuelle peut être infléchie dans le sens mâle en élevage artificiel. Il faut en outre remarquer que chez *H. cracherodii* il n'y a pas d'hétérochromosomes apparents (MINKLER, 1977).

La différenciation sexuelle paraît être liée à la taille des ormeaux au moment de l'expression des gènes, les facteurs agissant sur la croissance pourraient donc représenter indirectement les facteurs épigénétiques dont parle GALLIEN.

Enfin, il ne semble pas qu'une fois établi, le sexe puisse être modifié car aucun changement de sexe n'a été observé dans le lot de mâles qui a été étudié pendant 18 mois, alors qu'une fraction d'entre eux était des animaux qui en d'autres circonstances seraient devenus femelles.

Le gonochorisme labile permettrait d'expliquer le retour à un taux de masculinité "normal" chez les ormeaux des élevages extensifs en zone intertidale. Les animaux installés en septembre sur le parc à une longueur moyenne de 20 mm ne se seraient tous sexués qu'au printemps suivant, mais à une taille qui favorisait la sexualisation femelle.

Le phénomène expliquerait aussi les variations du taux de masculinité en fonction de la taille qui ont été remarquées sur le Banc du Corbeau. Si après une ponte tardive ou par suite de conditions météorologiques défavorables ayant ralenti la croissance des juvéniles, ceux-ci n'avaient pas atteint une taille suffisante au printemps, la sexualisation mâle pourrait avoir été favorisée et il en aurait résulté l'existence d'une classe d'âge à fort taux de masculinité, comme cela semble être le cas de la classe 70-80 mm (§ 2.1.2.) échantillonnée au cours de cette étude.

Parmi les 980 ormeaux qui ont été capturés en rade de Brest au cours de cette étude et dont la gonade a été examinée, 3 individus hermaphrodites simultanés de 90, 87 et 72 mm de longueur ont été trouvés, soit une proportion de 3,1 ‰. Les deux premiers individus ont été découverts à l'examen des coupes histologiques, le dernier a été identifié par la présence de grandes taches vert foncé formées d'ovocytes mûrs sur le fond ivoire de la gonade mâle.

Dans les élevages, sur 6 792 ormeaux contrôlés, 12 de ces hermaphrodites ont été observés ; le taux était donc de 1,7 ‰.

En outre, 2 hermaphrodites ont pu être examinés à plusieurs reprises : au cours des 18 mois pendant lesquels ils ont été suivis, la répartition des zones mâles et femelles permettant de les distinguer, n'a pas varié.

Enfin, un dernier exemplaire constitue un cas particulier car sa gonade était femelle à l'exception d'une petite tache blanche qui a révélé à l'examen histologique l'existence de spermatozoïdes peu nombreux associés à des amœbocytes mais les tubules qui les avaient produits n'étaient pas visibles sur la coupe.

MURAYAMA (1935) a rapporté la découverte d'un hermaphrodite simultané dont les parties mâles et femelles, formant une mosaïque, étaient bien développées et les éléments reproductifs (ovocytes et spermatozoïdes) ne présentaient rien d'anormal.

GIRARD (1972) a signalé un hermaphrodite de 55 mm parmi 160 cas, les parties mâles et femelles étaient distinctes. Cet auteur en a déduit qu'il s'agissait d'un cas de changement de sexe.

En fait, la stabilité de ce type d'hermaphroditisme en mosaïque a été démontrée ; sa rareté lui confère en outre un caractère accidentel. La conclusion de GIRARD (1972) ne semble donc pas devoir être retenue.

Des cas d'hermaphroditisme accidentel ont été signalés chez les Gastéropodes (FRETTER et GRAHAM, 1962) ; chez les Lamellibranches, CAHOUR et LUCAS (1968) ont décrit un cas d'hermaphroditisme en mosaïque chez *Modiolus barbatus* parmi 2 035 animaux examinés. Ces auteurs donnent une revue détaillée de cas semblables découverts par divers auteurs chez d'autres bivalves gonochoriques : *Placopecten magellanicus* (0,33 à 0,66 ‰), *Mya arenaria* (3 ‰), *Mytilus edulis* (1,2 ‰), *Mytilus galloprovincialis* (1,1 ‰), *Modiolus barbatus* (2 ‰). Selon ces auteurs : "On ne peut pas parler de gynandromorphisme car la dualité sexuelle du soma n'a dans aucun cas été mise en évidence."

Il reste que l'existence de ces hermaphrodites simultanés chez l'ormeau plaide en faveur de l'existence d'une détermination génétique du sexe car il est difficile de concevoir que les protogonies par définition neutres puissent réagir simultanément et en sens opposé, dans des régions bien individualisées à des facteurs hormonaux. Le sexe de l'ormeau aurait donc une base génétique mais, pour certains des animaux d'élevage, le sexe mâle ne serait qu'un état phénotypique venant se superposer au sexe génétique.



#### 4.1.2. LA DIFFERENCIATION SEXUELLE

Les données recueillies par divers auteurs chez les Gastéropodes *Calyptraea sinensis*, *Crepidula fornicata*, *Helix aspersa*, *Viviparus viviparus*, ont amené STREIFF (1972) à considérer que dans son intégralité la différenciation sexuelle de la gonade chez les Gastéropodes relève de deux types de facteurs hormonaux : les uns sont des différenciateurs mâles ou femelles assurant l'apparition des spermatogonies et des ovogonies, les autres sont des facteurs de fonctionnement assurant principalement la multiplication des gonies et la vitellogénèse.

Les méthodes qui ont été utilisées au cours de cette étude ne permettent pas de distinguer la différenciation sexuelle du fonctionnement de la gonade au cours du cycle reproducteur. Cependant le blocage de la sexualisation était toujours associé au repos sexuel des ormeaux différenciés, la sexualisation était toujours suivie de la reprise de la maturation. Les facteurs externes agissent donc à la fois sur les mécanismes hormonaux de la différenciation sexuelle et sur ceux qui régissent le cycle sexuel.

#### 4.1.3. LE CYCLE DE REPRODUCTION

Le cycle sexuel d'un grand nombre d'Haliotidae paraît être sous la dépendance directe des variations saisonnières de température (INO, 1952 ; COX, 1962 ; SHIBUI, 1972 ; KIKUCHI et UKI, 1974a, d ; LEE, 1974 ; PEARSE, 1978). Dans quelques cas, cependant, le cycle est déterminé par les variations de la quantité de nourriture disponible dans le milieu (SHEPHERD et LAWS, 1974). Par contre, aucune démonstration du rôle de la photopériode n'a été faite malgré les indices relevés par WEBBER et GIESE (1969) chez *H. cracherodii*.

Les résultats obtenus au cours de cette étude permettent de préciser les rôles respectifs de chacun de ces facteurs dans le déroulement du cycle reproducteur de *H. tuberculata*, alors que seul le rôle de la température avait pu être envisagé par GIRARD (1972) et HAYASHI (1977).

*La photopériode :*

Pour *H. tuberculata*, l'augmentation de la longueur des jours semble jouer un rôle essentiel dans le déclenchement de la gamétogénèse mâle et de la vitellogénèse.

Dans la nature, la date du déclenchement de celles-ci coïncide avec le solstice d'hiver. En élevage, l'éclairement d'ormeaux précédemment maintenus à l'obscurité induit immédiatement la différenciation sexuelle et la maturation (lorsque la température de l'eau est égale à 18°C). L'activité n'est pas déclenchée à partir d'une durée minimale de la période d'éclairement car elle reprend pour de très courtes durées de jour (moins de 9 h sur 24 en élevage) ; c'est donc de l'augmentation de celles-ci que dépend l'activité reproductrice.

Le rôle de la photopériode dans l'arrêt de la gamétogénèse apparaît plus difficile à mettre en évidence par l'étude de la population naturelle. En élevage, par contre, la diminution de la période d'éclairement induit après un temps de latence l'arrêt total de la sexualisation et la régression de la gonade qui se traduit par la disparition apparente de celle-ci chez certains individus. Le repos sexuel est confirmé par les mesures de l'indice gonadique effectuées sur un lot maintenu à l'obscurité et par la couleur particulière des gonades, de ces ormeaux ou de ceux soumis à des périodes journalières d'éclairement de courte durée (6 ou 12 heures). L'effet de la réduction de la durée d'éclairement est d'autant plus intense que les jours sont courts. Lorsque les ormeaux ne sont jamais éclairés, la sexualité est bloquée pendant 7 à 8 mois, pour 8 heures d'éclairement par jour, le blocage ne dure que 4 mois, et pour 12 heures, l'ampleur du phénomène paraît diminuée bien que la chronologie des différents événements (blocage de la sexualisation, régression du pourcentage d'ormeaux apparemment sexués, reprise de l'activité) soit la même que pour 8 heures d'éclairement quotidien.

La réduction de 24 à 16 heures d'éclairement quotidien n'a pas d'effet sur la vitesse de la sexualisation et serait même favorable à la maturation ainsi qu'en témoignent les mesures de l'indice gonadique du paragraphe 3.3.2.3. Le Chapitre concernant l'influence de la photopériode (3.4), permet des conclusions identiques pour 18 heures d'éclairement.

*La température :*

KIKUCHI et UKI (1974a, 1974d) ont démontré qu'il existe, chez *H. discus hannai* et *H. discus* en milieu contrôlé, une relation étroite entre la vitesse de la maturation et la température de l'eau. Il est ainsi possible d'évaluer directement par le calcul du nombre de degrés-jours le temps nécessaire à l'obtention de la complète maturité sexuelle.

Pour *H. tuberculata*, l'utilisation de cette méthode a permis d'évaluer à 2 065 et 1 792 degrés-jours, la durée des maturations de 1976 et 1978 sur le Banc du Corbeau en rade de Brest, en prenant comme origine des temps le déclenchement de l'activité sexuelle par la photopériode en janvier. Pour obtenir des valeurs similaires d'après les données recueillies par GIRARD (1972) aux Glénan et par HAYASHI (1977) à Guernsey, il a été nécessaire de prendre comme origine des temps le moment où l'indice gonadique commence à croître, soit respectivement mars et avril, à peu près aux dates où les températures de l'eau dépassent 10°C.

D'après les pontes spontanées des reproducteurs captifs (§ 2.3), le chiffre de 1 800 degrés-jours a été retenu comme valeur approchée du temps nécessaire à la maturation, mais il est apparu que la vitesse d'augmentation de l'indice gonadique n'était pas directement proportionnelle à la température de l'eau et qu'à 10°C, l'indice gonadique avait évolué lentement et la gamétogénèse avait été peu active pendant les 40 premiers jours de l'expérience, soit jusqu'à la fin du mois de mars. Donc, en l'absence de données précises sur la date de maturité sexuelle et bien que l'estimation retenue soit en bon accord avec les évaluations précédentes, il n'est pas possible de considérer comme acquis que la durée de la maturation est directement liée aux températures cumulées de l'eau comme dans le cas des espèces japonaises, ou, en d'autres termes, que l'augmentation de l'activité métabolique en fonction de la température est linéaire entre 10 et 18°C chez *H. tuberculata*.

Les juvéniles soumis aux conditions naturelles de température en hiver et au printemps (§ 3.5) n'ont montré des signes visibles d'activité sexuelle que lorsque la température de l'eau a dépassé 10°C. Dans le lot maintenu à l'obscurité, les basses températures ont provoqué l'augmentation du pourcentage de

juvéniles apparents, il y a donc eu une nouvelle régression des gonades au repos sexuel. Dans le lot éclairé, par contre, la proportion d'ormeaux sexués est restée stable et donc, bien que le fait n'ait pas été étudié par l'histologie, il est raisonnable de penser que ces animaux étaient sexuellement actifs bien que le métabolisme ait été très ralenti.

L'influence de la température se limiterait donc à l'accélération des processus métaboliques de la spermatogénèse et de la vitellogénèse mis en jeu dans le cycle reproducteur, mais n'aurait pas d'action sur le déclenchement de ceux-ci. Cependant, seule la connaissance précise de la durée de la maturation à différentes températures permettrait de déterminer le protocole d'un conditionnement contrôlé des reproducteurs dans le cadre de la gestion des installations d'une écloserie.

#### *La quantité de nourriture disponible :*

Dans le milieu naturel, la maturation sexuelle a coïncidé avec la diminution relative du poids du pied, c'est-à-dire probablement avec l'utilisation de réserves contenues dans le muscle et constituées essentiellement de glycogène (OLLEY et THROWER, 1977). Des faits analogues ont été rapportés par WEBBER et GIESE (1969) chez *H. cracherodii*.

Pendant la maturation des reproducteurs captifs qui ont été nourris *ad libitum*, le poids relatif du pied est resté stable. D'autre part, l'activité anabolique a été associée à une augmentation considérable de la consommation de nourriture.

Donc, s'il est *a priori* évident qu'un jeûne prolongé peut avoir des conséquences sur le déroulement de la maturation, il apparaît que chez *H. tuberculata* les effets d'un déficit alimentaire par suite de l'augmentation des besoins ou de la rareté de la nourriture sont atténués, voire évités, par l'utilisation des réserves contenues dans le pied. Chez cette espèce, la quantité de nourriture disponible ne joue pas le rôle fondamental remarqué chez *H. laevigata* et *H. cyclobates* (SHEPHERD, 1973 ; SHEPHERD et LAWS, 1974).

*Les facteurs internes :*

Le fait que les ormeaux maintenus pendant 7 à 8 mois à l'obscurité reprennent une activité sexuelle sans que les conditions expérimentales aient été modifiées, permet de conclure à l'existence d'un déclenchement de la maturation d'origine interne. Un tel mécanisme permettrait d'expliquer que la vitesse de maturation des adultes du milieu naturel maintenus à l'obscurité et à 10°C ne diffère pas de celle des individus éclairés en permanence à 1 500 lux à la même température. Ces facteurs internes se surimposeraient donc à l'activation de la maturation par la photopériode, et tendraient donc à améliorer la synchronisation des phénomènes reproducteurs dans les populations naturelles.

Peu de travaux ont été effectués sur les facteurs hormonaux responsables du fonctionnement de la gonade des ormeaux.

Chez *Nordotis discus* (*Haliotis discus*), YAHATA (1971) a étudié les ganglions cérébroïdes et y a découvert quatre types de cellules nerveuses neurosécrétrices qu'il nomme A, B, C, D, les cellules A devant être séparées en deux "sous-types" AI et AII. Les variations de concentration des neurosécrétions, mises en évidence par leur plus ou moins grande affinité tinctoriale positive pour la fuchsine paraldéhyde, semblaient suivre un cycle annuel synchrone du cycle sexuel atteignant un maximum au moment de la reproduction.

Les ganglions cérébroïdes de l'ormeau ne présentent pas de corps dorsal comme celui décrit chez les Pulmonés, mais il existe une gaine de tissu conjonctif entourant les ganglions et contenant d'abondantes neurosécrétions. Ce tissu pourrait être un organe neurohémal stockant et diffusant le matériel secrété. Cependant il y a accumulation de celui-ci dans le neuropile des ganglions et il ne semble pas qu'il y ait de relations entre ce matériel et celui du tissu conjonctif. Ceci conduit l'auteur à se poser la question de l'existence

de deux organes neurohémaux ou bien d'un stockage temporaire dans le neuro-pile médullaire.

Le même auteur (YAHATA, 1973) a réussi à induire la ponte de *Nor-dotis discus* par injection d'extraits ganglionnaires. Les ganglions viscéraux et pleuropédieux produisent les substances induisant la ponte chez l'ormeau.

MILLER *et al.* (1974) ont étudié plus particulièrement le tissu "juxtaganglionnaire" chez *Haliotis rufescens*. Ils ont montré que le développement de ce tissu va de pair avec la maturation de la gonade. De plus, les cellules semblent se présenter différemment chez les adultes et les juvéniles et, de même, l'ensemble du tissu juxtaganglionnaire situé dorsalement à la base du connectif cérébro-pleural chez les juvéniles s'étend ventralement chez les adultes et à la base des nerfs optiques et tentaculaires.

Une étude en microscopie électronique précise qu'il n'existe pas de conduit suggérant une possible fonction endocrine, par contre, ce tissu baigne dans l'hémolymphe et pourrait être considéré comme un organe cible. Selon ces auteurs, on ne pourrait affirmer encore que les cellules juxtaganglionnaires sont sécrétoires. L'opinion de YAHATA (1971), inconnue de ces auteurs, sur le rôle de ce conjonctif dans le stockage et la diffusion des produits de neuro-sécrétions va dans le même sens.

Le petit nombre de cultures de gonades en association avec la commissure et les ganglions cérébroïdes effectuées par POTREL-LEPERCHOIS (1978) n'a pas permis à cet auteur de mettre en évidence l'existence chez *H. tuberculata* des facteurs cérébraux mitogènes et vitellogénétiques qui a été démontrée chez le mésogastropode *Calyptraea sinensis* par STREIFF (1967) et chez l'archaeogastropode *Patella vulgata* par CHOQUET (1969). Cependant, l'évolution des gonades mâles et femelles en milieu an hormonal lui permet de conclure à la présence nécessaire de facteurs hormonaux pour mener à bien la spermatogénèse et l'ovogénèse.

Chez *Octopus*, à la suite des travaux de WELLS et WELLS (1959, 1969) et de LAUBIER-BONICHON et MANGOLD (1975), il apparaît que la régulation de la maturation sexuelle serait sous la dépendance de deux facteurs, inhibiteur et nerveux d'une part, activateur et hormonal d'autre part, entre le lobe subpédonculé et la glande optique. La lumière jouerait un rôle en stimulant l'élaboration des neurohormones, l'inhibition de la glande optique, provenant du lobe pédonculé, pourrait être levée par la lumière lorsque la phase d'éclairement est optimale, enfin, de l'absence de lumière ou du manque d'information lumineuse résulterait la levée de l'inhibition nerveuse et la maturation précoce.

Les éléments anatomiques et biologiques qui permettent de concevoir, au moins à titre d'hypothèse, l'existence d'un tel reflexe photosexuel chez l'ormeau ont été décrits mais une inhibition nerveuse identique à celle qui a été démontrée chez *Octopus* ne paraît pas devoir être invoquée. Par contre, les réactions à l'augmentation de la photophase laissent supposer la présence d'une stimulation nerveuse de la production des hormones induisant la maturation, lesquelles, pour reprendre le terme de CHOQUET (1969) peuvent être appelées gonadostimulines et pourraient être produites dans les ganglions cérébroïdes.

Un deuxième facteur variant lui aussi en fonction des conditions d'éclairement et dont l'action résulterait en une inhibition des phénomènes reproducteurs doit en outre être envisagé. Il peut être défini comme un "seuil de réceptivité" des animaux aux stimuli externes. Ainsi, des ormeaux éclairés en permanence ayant atteint un seuil de réceptivité très élevé, la réduction de la photophase se traduisant par la diminution de la production des neurohormones conduirait à l'arrêt de l'activité sexuelle. La décroissance plus lente du seuil de réceptivité atteignant son minimum 7 à 8 mois après le passage des ormeaux à l'obscurité, permettrait la reprise de l'activité sexuelle, même en l'absence de lumière. Pour de courtes périodes d'éclairement, la reprise de l'activité interviendrait au moment où le seuil de réceptivité aurait atteint un niveau tel que même une faible production de gonadostimuline suffirait au déclenchement de la maturation.

Dans la nature, un tel mécanisme se traduirait par l'existence de deux cycles, le premier représenté par les variations de la production de gonadostimuline, le second, décalé d'un ou deux mois par rapport au premier, par les variations du seuil de réceptivité. La prépondérance de l'un ou l'autre des facteurs déterminerait l'activation ou l'inhibition des phénomènes reproducteurs.

#### 4.2. Remarques sur la croissance

SAKAI (1962d) et PAUL *et al.* (1976) ont mis en évidence, respectivement chez *H. discus hannai* et chez *H. kantschatskana*, un net ralentissement de la croissance pendant la maturation de ces ormeaux nourris *ad libitum* en captivité.

Chez *H. tuberculata*, la croissance des reproducteurs, optimale à 16°C, est apparue même à 10°C toujours supérieure à celle de ces animaux dans le milieu naturel. Pendant la maturation, la consommation de nourriture a augmenté, atteignant un maximum au moment où l'indice gonadique atteignait 70 %.

De même, les différentes expériences effectuées sur les jeunes ormeaux d'écloserie n'ont pas permis d'observer des différences de croissance entre les ormeaux au repos sexuel (lots maintenus à l'obscurité ou soumis à de courtes périodes d'éclairement) et ceux qui étaient sexuellement actifs (éclairement permanent ou photophases longues). Il apparaît donc que comme pour les adultes captifs l'augmentation des besoins énergétiques associée à la maturation interfère peu avec la croissance ; elle est vraisemblablement couverte par une augmentation de la consommation de nourriture.

Dans le contexte actuel de la production en écloserie, il serait donc avantageux d'effectuer le prégrossissement du naissain à l'obscurité complète



afin de réduire la durée des récoltes d'algues sur l'estran et diminuer ainsi le coût de la main-d'oeuvre utilisée dans ce but. De plus, la plupart des jeunes ormeaux restant, par ce moyen, encore indifférenciée à l'âge d'un an, il serait ainsi possible d'accroître dans les élevages sur le terrain la proportion des femelles dont la croissance est apparue légèrement supérieure à celle des mâles.

Au cours de la dernière expérience, pendant un mois, la croissance des ormeaux à l'obscurité a été très supérieure à celle des animaux éclairés. L'importance de ce phénomène a été considérable puisqu'à 18°C, entre le 84e jour et le 112e jour de l'expérience, la taille moyenne des ormeaux élevés à l'obscurité est passée de 30,36 mm à 36,80 mm, soit une croissance de 6,44 mm en 28 jours; de même le poids moyen individuel, évalué par la pesée globale de 200 individus, est passé de 4,28 à 7,69 g. Dans le même temps, par contre, la croissance en longueur des lots éclairés n'a été que de 0,59 et de 2,8 mm, les poids moyens passant respectivement de 3,99 à 5,05 g et de 4,34 à 5,88 g.

Enfin la croissance des ormeaux soumis aux conditions naturelles de température de l'hiver et du printemps, mais maintenus à l'obscurité, a été telle qu'en fin d'expérience leur taille moyenne (32,08 mm et 4,98 g) était très proche de celle des lots éclairés qui avaient pourtant bénéficié de conditions de température (18°C) beaucoup plus favorables à la croissance.

Il convient de souligner que ces différences de croissance, liées à l'éclairement, n'ont été observées qu'au cours de cette dernière expérience, laquelle s'est déroulée dans des conditions très différentes du schéma habituel de la production à l'écloserie d'Argenton, notamment pour ce qui concerne l'absence de recyclage et de filtration de l'eau. Ainsi, s'il n'est pas possible d'émettre, à partir de ces seules observations, des hypothèses raisonnables sur les mécanismes qui ont permis l'accélération de la croissance des ormeaux maintenus à l'obscurité, il est permis de penser qu'une étude comparée de ces protocoles d'élevage serait de nature à améliorer sensiblement la productivité

des élevages artificiels d'*Haliotis tuberculata* pour deux raisons principales :

- La charge pondérale de 6 kg par mètre carré de bac atteinte au cours de l'expérience était très supérieure à ce qui a pu être obtenu pratiquement à l'écloserie (FLASSCH, comm. pers.).

- La bonne croissance des ormeaux élevés à l'obscurité, mais sans thermorégulation, permet d'envisager une réduction sensible des coûts de chauffage en écloserie.

Il est enfin utile de préciser que la forte turbidité des eaux pompées en rade de Brest entraînait la formation rapide de dépôts vaseux dans les bacs d'élevage. Ceux-ci n'ont pas constitué une gêne pour les ormeaux, car les croisances ont été bonnes et la mortalité faible. Il peut donc être admis que la filtration de l'eau, très coûteuse en énergie, n'est pas nécessaire pendant le prégrossissement.

## CONCLUSION

Au terme de cet exposé, il paraît utile de rappeler les principales conclusions qui ont été retenues.

L'ormeau *Haliotis tuberculata* est un gonochorique véritable dont la différenciation sexuelle, à base génétique, peut être infléchie dans le sens mâle lorsqu'elle intervient chez des individus de petite taille.

La différenciation et la maturation de la gonade dépendent des variations saisonnières de la photophase, mais à ces influences externes, s'ajoutent des facteurs internes dont l'action tend vraisemblablement à améliorer la synchronisation des phénomènes reproducteurs dans le milieu naturel. L'action de la température semble être limitée à l'accélération des processus métaboliques de la maturation.

La sexualité des ormeaux peuplant le Banc du Corbeau en rade de Brest, qui a servi de référence à ce travail, présente des différences notables par rapport à celle des populations qui avaient été étudiées précédemment par GIRARD (1972) et HAYASHI (1977) :

- Précoce, la première reproduction se produit à l'âge d'un an au lieu de deux ou trois aux Glénan et à Guernsey ;

- Le cycle reproducteur est bien corrélé aux variations de la photopériode alors qu'il semble ailleurs lié aux variations saisonnières de la température.

Il est raisonnable de penser que l'étude comparative du polymorphisme biochimique de ces populations et du devenir en élevage de larves qui en proviendraient, serait à même de préciser si ces différences ont une origine génétique ou écologique.

BIBLIOGRAPHIE

---

BIBLIOGRAPHIE

---

- BACCI, G., 1965 - Sex determination.  
Pergamon Press : 306 p.
- BADINO, G., 1979 - Differenziamento della gonade e sessualità giovanile in *Sphaerium corneum* L. (Bivalvia).  
*Atti Soc. Tosc. Sci. Nat. Mem., serie B*, 85 : 251-260
- BOLOGNARI, A., 1953 - Ricerche sulla sessualità di *Haliotis lamellosa* Lam. (Moll. Gast. Pros.).  
*Arch. Zool. Ital.*, 38 : 361-402
- BOOLOOTIAN, R.A., A. FARMANFARMAIAN, & A.C. GIESE, 1962 - On the reproductive cycle and breeding habits of two western species of *Haliotis*.  
*Biol. Bull.*, 122 (2) : 183-193
- CAHOUR, A., & A. LUCAS, 1968 - Sex-ratio et hermaphrodisme accidentel chez *Modiolus barbatus* (L.), Mollusque bivalve.  
*C.R. des Séances de la Société de Biologie*, T. 162 (1) : 221
- CHOQUET, M., 1969 - Contribution à l'étude du cycle biologique et de l'inversion du sexe chez *Patella vulgata* L. (Mollusque Gastéropode Prosobranchie).  
Thèse Doct. Sci. Nat., Lille : 234 p.
- COCHARD, J.C., & J.P. FLASSCH, 1979 - Etat des connaissances sur l'ormeau. Colloque sur l'aquaculture extensive et le repeuplement, Brest, (sous presse).
- CONAN, G.Y., 1978 - Life history, growth, production and biomass modelling of *Emerita analoga*, *Nephrops norvegicus* and *Homarus vulgaris* (Crustacea, Decapoda).  
Ph. D. Thesis, Univ. of California, San Diego.
- COX, K.W., 1962 - California abalone, family Haliotidae.  
*Fish. Bull.*, 118 : 1-113
- CROFTS, D., 1929 - *Haliotis*.  
*L.M.B.C. Memors n° 29, Proc. and Trans. Liverp. Biol. Soc.*, : 174 p.
- FLASSCH, J.P., 1978 - Production d'algues unicellulaires à des fins d'aquaculture.  
*Oceanis*, 4 (1) : 1-12

- FLASSCH, J.P., Y. KOIKE, M. L'HERROUX, & C. AVELINE, 1974 - Production artificielle de naissain de mollusques : *Ostrea edulis*, *Haliotis tuberculata*.  
*Informes tecnicos de Instituto de Investigaciones cientificas*, n° 14
- FLASSCH, J.P., & E. WOITTELLIER, 1977 - L'élevage de l'orveau (*Haliotis tuberculata* L.). I.- Action d'un régime alimentaire d'algues phytoplanctoniques sur la croissance postlarvaire.  
3rd Meeting of the I.C.E.S., Working group on mariculture, *Actes de Colloques, C.N.E.X.O.*, 4 : 287-309
- FORSTER, G.R., 1967 - The growth of *Haliotis tuberculata* : results of tagging experiments in Guernsey.  
*J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 47 : 287-300
- FRETTER, V., & A. GRAHAM, 1962 - British prosobranch mollusks : their functional anatomy and ecology.  
Ray Society, London.
- FUCHS, J., 1979 - Techniques d'élevage larvaire et production intensive de juvéniles chez la sole (*Solea solea* L.).  
Thèse 3è cycle, Univ. Aix-Marseille : 238 p.
- FUJINO, K., 1978 - Genetic studies on the pacific abalone :  
I.- Inbreeding and overdominance as evidenced by biochemical polymorphism in a wild population.  
*Bull. Jap. Soc. of Scientif. Fish.*, 44 (4) : 357-361  
II.- Excessive homozygosity in deficient animal.  
*Bull. Jap. Soc. of Scientif. Fish.*, 44 (7) : 767-770
- GAILLARD, J.M., 1959 - *Haliotis tuberculata*, Systématique et distribution.  
*Bull. Lab. Mar. Dinard*, 44 : 7-11
- GALLIEN, L., 1973 - Différenciation et organogénèse sexuelle des métazoaires.  
Masson et Cie, Paris.
- GIRARD, A., 1972 - La reproduction de l'orveau *Haliotis tuberculata* L.  
*Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 36 : 163-184
- GIRIN, M., 1978 - Méthodes de production des juvéniles chez trois poissons marins : le bar (*Dicentrarchus labrax*), la sole (*Solea solea*) et le turbot (*Scophthalmus maximus*).  
Thèse Doc. Sci. Nat., Univ. Pierre et Marie Curie, Paris : 200 p.
- GROS, P., 1979 - Biologie de *Processa noveli holthuisi* Al-Adhub et Williamson (Crustacea, Decapoda) dans le secteur nord du Golfe de Gascogne.  
*Ann. Inst. Oceanogr.*, Paris, 55 (1) : 45-70

- HAYASHI, I., 1977 - Investigations into the biology and ecology of the ormer, *Haliotis tuberculata* L.  
*Guernsey ormer Fellowship* : 85 p.
- INO, T., 1952 - Biological studies on the propagation of the Japanese abalone (*genus Haliotis*).  
*Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, 5 : 1-102
- INO, T., & K. HARADA, 1961 - On the spawning of abalone in the vicinity of Ibaragi prefecture.  
*Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, 31 : 275-281
- KIKUCHI S., & N. UKI, 1974 a - Technical study on artificial spawning of abalone (*genus Haliotis*).  
I.- Relation between water temperature and advancing sexual maturity of *Haliotis discus hannai* Ino.  
*Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 33 : 69-78
- 1974 b - Technical study on artificial spawning of abalone (*genus Haliotis*).  
II.- Effect of irradiation sea water with U.V. rays on inducing spawning.  
*Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 33 : 79-86
- 1974 c - Technical study on artificial spawning of abalone (*genus Haliotis*).  
IV.- Duration of fertility related to temperature.  
*Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 34 : 73-76
- 1974 d - Technical study on artificial spawning of abalone (*genus Haliotis*).  
V.- Relation between water temperature and advancing sexual maturity of *Haliotis discus* Reeve.  
*Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 34 : 77-85
- KIKUCHI S., & N. UKI, 1975 - Technical study on artificial spawning of abalone (*genus Haliotis*).  
VI.- On sexual maturation of *Haliotis gigantea* (Gmelin) under artificial conditions.  
*Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 35 : 85-90
- KIM, Y., & C. CHO, 1976 - Technical study on the artificial precocious breeding of abalone *Haliotis discus hannai* Ino.  
*Bull. Korean Fish. Soc.*, 9 (1) : 61-68
- KOIKE, Y., 1978 - Biological and ecological studies on the propagation of the ormer *Haliotis tuberculata* Linnaeus.  
I.- Larval development and growth of juveniles.  
*La Mer (Bulletin de la Société franco-japonaise d'Océanographie)*, 16 (3) : 124-136

- KOJIMA, H., Y. NAKAHISA, H. TANIMOTO, & K. ISIBASI, 1977 - A study in the stock of Japanese Black abalone *Haliotis discus discus* in Tokushima prefecture. I.- Growth of shells.  
*Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, 90 : 25-37
- LAUBIER-BONICHON, A., & K. MANGOLD, 1975 - La maturation sexuelle chez les mâles d'*Octopus vulgaris* (Cephalopoda : Octopoda) en relation avec le réflexe photosexuel.  
*Mar. Biol.*, 29 : 45-52
- LEE, T.Y., 1974 - Histological study on gametogenesis and reproductive cycle of abalones of the Korean coasts.  
*Bull. Pusan Fish. Coll.*, 14 (1) : 59-67
- LEIGHTON, D.L., 1961 - Observations on the effect of diet on shell coloration in the red abalone *Haliotis rufescens* Swainson.  
*Veliger*, 4 : 29-32
- LEIGHTON, D.L., 1968 - A comparative study of food selection and nutrition in the abalone, *Haliotis rufescens* Swainson, and the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson).  
Ph. D. Dissertation, Univ. of California, San Diego : 197 p.
- LEIGHTON, D.L., & R.A. BOOLOOTIAN, 1963 - Diet and growth in the black abalone *Haliotis cracherodii*.  
*Ecology*, 44 (2) : 227-238
- LUBET, P., 1976 - Les problèmes de l'espèce dans le règne animal.  
*Mém. Soc. Zool. de France*, 38 (1) : 341-374
- LUCAS, A., 1973 - Sex differentiation and juvenile sexuality in bivalve molluscs.  
*Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 39 (suppl.) : 532-542
- MAZURIER, J., 1975 - Influence des types de nourriture et de la densité d'élevage sur la croissance de *H. tuberculata*.  
Rapport de stage, Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Rennes.
- MILLER, W., R.S. NISHIOKA, & H.A. BERN, 1974 - The "juxtaganglionic" tissue and the brain of the abalone *Haliotis rufescens* Swainson.  
*Veliger*, 16 (2) : 125-129
- MINKLER, J., 1977 - Chromosomes of the black abalone (*Haliotis cracherodii*).  
*Experientia (Suisse)*, 33 (9) : 1143
- MORSE, D.E., H. DUNCAN, N. HOOKER, & A. MORSE, 1976 - An inexpensive chemical method for the control and synchronous induction of spawning and reproduction in molluscan species important as protein-rich food resources.  
Proc. U.N. Symp. Carib. Marine Research, Caracas.



- MORSE, D.E., H. DUNCAN, N. HOOKER, & A. MORSE, 1977 - Hydrogen peroxyde induces spawning in Mollusks with activation of Prostaglandin Endoperoxide synthetase.  
*Science*, 196 : 298-300
- MURAYAMA, S., 1935 - On the development of the Japanese abalone *Haliotis gigantea*.  
*J. Coll. Agric. Tokyo Univ.*, 13 (3) : 227-233
- NEWMAN, G.G., 1967 - Reproduction of the South African abalone *Haliotis midae*.  
*Invest. Rep. Div. Sea Fish. S. Africa*, 64 : 1-24
- OLLEY, J., & S.J. THROWER, 1977 - Abalone - an esoteric food.  
*Advances in Food Res.*, 23 : 143-186
- OLSEN, D., 1968 - Banding patterns of *Haliotis rufescens* as indicators of botanical and animal succession.  
*Biol. Bull.*, 134 (1) : 139-147
- PAUL, A.J., J.M. PAUL, D.W. HOOD, & R.A. NEVÉ, 1977 - Observations on food preferences, daily ration requirements and growth of *Haliotis kamtchatskana* Jonas in captivity.  
*The Veliger*, 19 (3) : 303-309
- PEARSE, J.S., 1978 - Reproductive periodicities of Indo-Pacific invertebrates in the Gulf of Suez.  
IV.- The chitons *Acanthopleura haddoni* Winckworth and *Ornithochiton lyelli* (Sowerby) and the abalone *Haliotis pustulata* Reeve.  
*Bull. of Mar. Sci.*, 28 (1) : 92-101
- POORE, G.C.B., 1972 - Ecology of New Zealand abalones *Haliotis* species (Mollusca : Gastropoda). III.- Growth.  
*N.Z. J. mar. Freshwat. Res.*, 6 (4) : 534-559
- POTREL-LEPERCHOIS, M.C., 1978 - Recherches expérimentales sur la sexualité de l'ormeau *Haliotis tuberculata* L.  
Mémoire de D.E.A. d'Endocrinologie sexuelle comparée, Univ. Caen : 55 p.
- SAKAI, S., 1960 - On the formation of the annual ring on the shell of the abalone *Haliotis discus* var. *hannai* Ino.  
*Tohoku J. Agric. Res.*, 11 : 239-244
- SAKAI, S., 1962 a - Ecological studies on the abalone, *Haliotis discus hannai* Ino.  
I.- Experimental studies on the food habit.  
*Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, 28 : 766-779
- 1962 b - Ecological studies on the abalone, *Haliotis discus hannai* Ino.  
II.- Mutuality among the coloured shell area, growth of the abalone and algal vegetation.  
*Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, 28 : 780-783

- SAKAI, S., 1962 c - Ecological studies on the abalone, *Haliotis discus hannai* Ino.  
III.- Study on the mechanism of production of the abalone in the region of Onagawa Bay.  
*Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, 28 : 891-898
- 1962 d - Ecological studies on the abalone, *Haliotis discus hannai* Ino.  
IV.- Study on the growth.  
*Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, 28 : 899-904
- SHEPHERD, S.A., 1973 - Studies on southern australian abalone (*genus Haliotis*).  
I.- Ecology of five sympatric species (distribution, feeding, predation).  
*Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, 24 : 217-257
- SHEPHERD, S.A., & H.M. LAWS, 1974 - Studies on southern australian abalone (*genus Haliotis*).  
II.- Reproduction of five species.  
*Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, 25 : 49-62
- SHEPHERD, S.A., & W. HEARN, 1979-1980 - Studies on southern australian abalone (*genus Haliotis*).  
III.- Growth of *H. laevigata* and *H. ruber*.  
*Austr. J. mar. Freshwat. Res.*, (sous presse).
- SHIBUI, T., 1972 - On the normal development of the eggs of japanese abalone, *Haliotis discus hannai* Ino, and ecological and physiological studies of its larvae and young.  
*Bull. Iwate Pref. Fish. Exp. Stat.*, 2 : 1-69
- SINCLAIR, M., 1963 - Studies on the paua, *Haliotis iris* Martyn in the Wellington district, 1945-1946.  
*Zool. Publ. Vict. Univ. N.Z.*, 35 : 16
- STEPHENSON, T.A., 1924 - Note on *Haliotis tuberculata*.  
*J. Mar. Biol. Assoc.*, XIII (2) : 480-495
- STREIFF, W., 1967 - Etude endocrinologique du déterminisme du cycle sexuel chez un Mollusque hermaphrodite protandre *Calyptraea sinensis*.  
III.- Mise en évidence par culture *in vitro* de facteurs hormonaux conditionnant l'évolution de la gonade.  
*Annales d'endocrinologie*, Paris, 28 (5) : 641-666
- STREIFF, W., 1972 - Analyse expérimentale de la différenciation sexuelle chez les Mollusques gastéropodes.  
*Cours et documents de Biologie*, 3 : 79-126

- TUTSCHULTE, T., 1976 - The comparative ecology of three sympatric abalones.  
Ph. D. dissertation, Univ. of California, San Diego : 335 p.
- WEBBER, H.H., & A.C. GIESE, 1969 - Reproductive cycle and gametogenesis in the black abalone *Haliotis cracherodii* (Gastropoda : Prosobranchia).  
*Mar. Biol.*, 4 : 152-159
- WELLS, M.J., & J. WELLS, 1959 - Hormonal control of sexual maturity in *Octopus*.  
*J. Exp. Biol.*, 36 : 1-33
- WELLS, M.J., & J. WELLS, 1969 - Pituitary analogue in the *Octopus*.  
*Nature*, London, 222 : 293-294
- WRIGHT, M.B., 1975 - Growth in the black abalone, *Haliotis cracherodii*.  
*The Veliger*, 18 (2) : 194-199
- YAHATA, T., 1971 - Demonstration of neurosecretory cells in the cerebral ganglion of the abalone, *Nordotis discus* Reeve.  
*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 22 (3) : 207-214
- YAHATA, T., 1973 - Induced spawning of abalone (*Nordotis discus* Reeve) injected with ganglionic suspensions.  
*Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, 39 (11) : 1117-1122
- YAHATA, T., & K. TAKANO, 1970 - On the maturation of the gonad of the abalone *Haliotis discus hannai*.  
I.- A comparison of the gonadal maturation of the abalones from Matsumae and Rebun in Hokkaido.  
*Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 21 (3) : 193-203
- YOUNG, J.S., & J.D. DE MARTINI, 1970 - The reproductive cycle, gonadal histology, and gametogenesis of the red abalone, *Haliotis rufescens* (Swainson).  
*Calif. Fish Game*, 56 : 298-309
- Anonyme, 1978 - Etude des marchés du bar, de la daurade, de la langoustine, de l'ormeau en France.  
Ecole Supérieure de Commerce et d'Administration des entreprises de Brest, juillet 1978.