

ÉTUDE DE LA DISCONTINUITÉ DE LA PONTE OVULAIRE CHEZ *LITTORINA SAXATILIS* (OLIVI) GASTÉROPODE PROSOBRANCHE GONOCHORIQUE.

par

Catherine Guyomarc'h-Cousin

Laboratoire de Biologie marine, Luc-sur-Mer ; Laboratoire de Zoologie, Caen.

Résumé

En étudiant pendant plusieurs mois les contenus de poches incubatrices de *Littorina saxatilis* femelles, nous avons observé une corrélation entre la présence des premiers stades de segmentation des ovules fécondés et les variations de la température extérieure. L'hypothèse d'un rythme endogène a été posée.

I. - Introduction

Littorina saxatilis, Gastéropode Prosobranchie gonochorique, est vivipare : les œufs, fécondés au sortir du gonoducte par les spermatozoïdes du réceptacle séminal, effectuent leur complet développement dans l'utérus de la femelle, distendu en une poche incubatrice. *In vivo*, les ovules fécondés sont roses, entourés de réserves alimentaires et d'une coque transparente. Le développement spiral conduit à la formation d'une véligère qui s'organise en jeune *L. saxatilis* (Pelseneer, 1911). Les formes juvéniles sont émises au dehors par un canal de ponte reliant la poche incubatrice à la cavité palléale. Elles mesurent alors 0,4 à 0,5 mm.

L'utérus d'une femelle en gestation peut incuber plusieurs centaines d'œufs à tous les stades de développement. En observant les contenus de plusieurs poches incubatrices, nous avons constaté que le stade 1 et les premiers stades de segmentation de l'œuf, 2, 4 et 8, ne se rencontraient qu'épisodiquement. Il était donc intéressant d'étudier quantitativement le phénomène de ponte ovulaire et de rechercher les causes possibles de sa discontinuité : soit présence de rythmes, soit action de différents facteurs écologiques.

II. - Matériel et méthodes

L'ovule fécondé de *Littorina saxatilis* met environ cinq heures pour atteindre le stade 8 à une température extérieure de 20° C. Vingt-quatre heures lui seront nécessaires à 4° C. Donc, en effectuant les prélèvements tous les deux jours, il nous a semblé possible de

compter avec une marge d'erreur négligeable, même en hiver, les stades 1, 2, 4 et 8 comme étant issus de la même séquence de ponte ovulaire et de fécondation.

Nous avons récolté tous les deux ou trois jours, six à sept *Littorina saxatilis* femelles gestantes de 6 à 9 mm de longueur, ainsi que cinq de 12 à 13 mm.

De retour au laboratoire, les animaux recueillis étaient observés immédiatement. La poche incubatrice ouverte, les embryons récoltés étaient comptés. Nous avons relevé les valeurs absolues des différents stades de développement suivants : stade 1, stade 2, stade 4, stade 8,

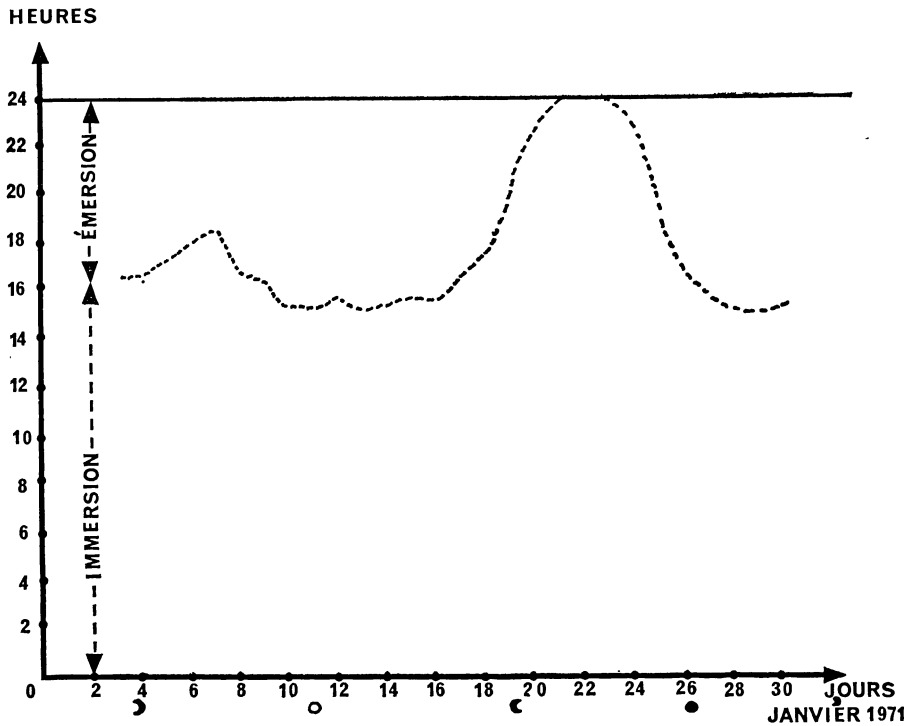


FIG. 1

Temps relatifs d'immersion et d'émersion par 24 heures des populations de *Littorina saxatilis* à la Roque-Mignon, pendant un mois.

stade 12 à gastrula, larve véligère, sans coquille ou coquille dépigmentée, larve véligère avec coquille pigmentée, larve mobile sortie de la coque de l'œuf.

Les peuplements de *Littorina saxatilis* étudiés sont situés dans la partie supérieure de la zone médiolittorale de l'estran sur une zone de blocs provenant de l'érosion d'un petit plateau rocheux de la zone médiolittorale moyenne : la Roque-Mignon près de Luc-sur-Mer. Ils sont émergés deux fois par 24 heures. La figure 1 représente les temps relatifs d'émersion et d'immersion de ces populations pendant un cycle lunaire. Placées à un niveau hypsométrique de 3,50 m par rapport au zéro des cartes marines, elles ne sont constamment immer-

gées qu'aux marées de faible coefficient, soit inférieur à 40. Aux marées supérieures, le temps d'émersion est important et l'action des facteurs atmosphériques est grande. Nous avons étudié les corrélations possibles entre les cycles de ponte et les facteurs externes suivants :

- température de l'air,
- pression atmosphérique,
- insolation et nébulosité.

III. - RÉSULTATS

1) Fréquence absolue et relative des stades de développement

Le nombre absolu de stades 1 observés varie de 1 à 15 avec un optimum de 11. Quand les phénomènes de ponte ovulaire et de fécondation existent, ils portent donc sur une dizaine d'ovules. Nous avons d'ailleurs observé exceptionnellement des chapelets d'œufs au même stade de développement : ainsi, 11 gastrulas en ligne et accolées, provenant donc d'une même ponte. On peut en conclure que, pour une poche incubatrice contenant 150 embryons, environ 15 séquences de ponte ont été nécessaires.

Lorsque tous les stades de développement sont présents, leurs pourcentages respectifs sont de l'ordre de :

— stades 1, 2, 4, 8	1 à 25 p. 100
— stade 12 à gastrula	10 à 30 p. 100
— larve véligère sans coquille	10 à 40 p. 100
— larve véligère avec coquille	50 à 70 p. 100
— larve mobile sans coque de l'œuf	1 à 10 p. 100

Le faible pourcentage de larves mobiles sans coque laisse à penser que ces formes juvéniles sont émises dès la rupture de la coque les entourant. Celle-ci peut d'ailleurs être causée par l'ouverture de la poche incubatrice nécessaire à l'observation, ce qui augmenterait les résultats.

2) Présence des stades jeunes de segmentation

Cette étude a été poursuivie du 12 novembre au 15 décembre 1971 et du 16 janvier au 24 mai 1972. Pour chaque prélèvement, nous avons calculé une moyenne de valeurs absolues des stades 1, 2 ; des stades 1, 2, 4 et 8. Cette valeur a été reportée pour 10 individus. La figure 2 exprime les variations de fréquence du stade 1 et des stades jeunes de segmentation, en fonction du temps.

Les relevés des moyennes journalières des températures de l'air sous abri montrent une grande concordance entre les résultats obtenus (Fig. 2 et 3). Ainsi, l'arrêt de la ponte du 28 janvier au 2 février 1972 correspond à une chute de température de 10° entre le 27 et le 30 janvier. De même, le 10 février où un ralentissement de la ponte fait suite au refroidissement enregistré le 8 et le 9 février.

Le fait que, comme les stades 2, 4, 8, les stades 1 soient absents lors de ces baisses de température, fait penser à une action de ce facteur sur la ponte ovulaire. L'action des variations thermiques semble telle que 85 p. 100 des pics de fréquence de stades jeunes de segmentation correspondent à des élévations de la température de l'air. On peut observer que ce sont les fluctuations de la température

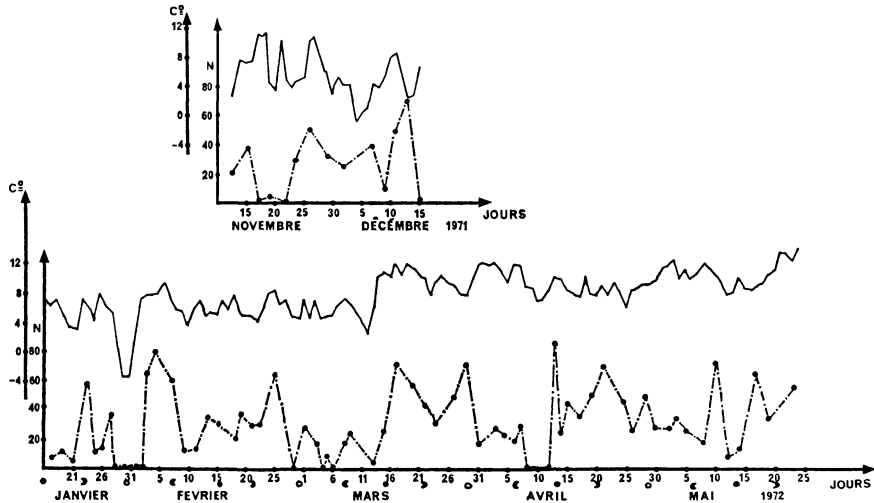


FIG. 2

- — · — · Fréquence des stades 1, 2, 4, 8, de segmentation de l'œuf de *Littorina saxatilis* en fonction du temps, pour 10 femelles de 6 à 9 mm de longueur.
- Relevé des moyennes journalières des températures de l'air sous abri.

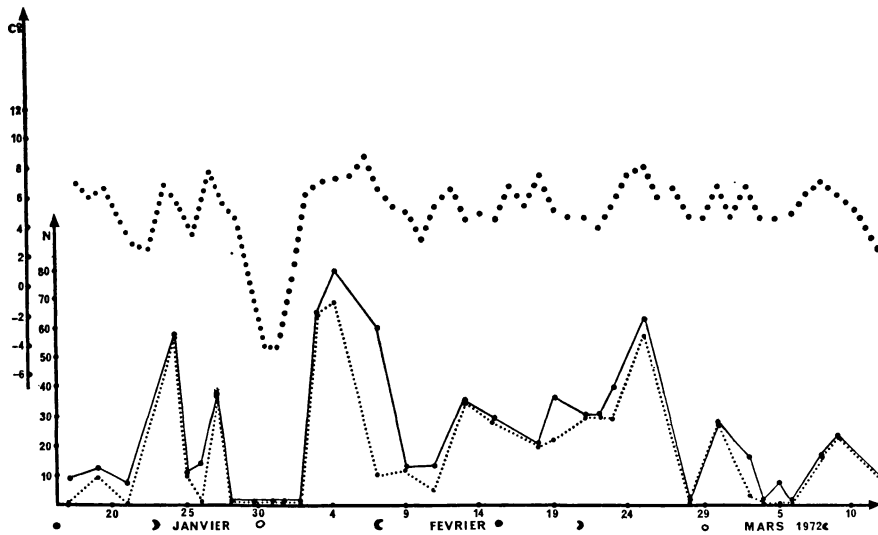


FIG. 3

- Fréquence des stades 1, 2, de segmentation de l'œuf de *Littorina saxatilis* en fonction du temps.
- Fréquence des stades 1, 2, 4, 8.
- Relevé des moyennes journalières des températures de l'air sous abri.

qui sont importantes et non un seuil déterminé en deçà duquel la ponte serait inhibée. Ainsi, une température de 7° C peut correspondre à un ralentissement de la ponte ovulaire, quand elle fait suite à un refroidissement (23-24 mars 1972) ou à une augmentation, quand elle est issue d'un réchauffement (8-9 mars 1972).

L'action de ces variations thermiques est rapide, avec au plus un jour de décalage. L'heure de la basse mer et celle du minimum de température enregistré, généralement nocturne, peuvent en augmenter ou diminuer l'effet. De même, la température de l'eau de mer doit renforcer cette action ou s'opposer. Les variations, beaucoup plus difficiles à évaluer sur la côte, suivent néanmoins celles de la température de l'air avec une latence variable suivant l'heure de la basse mer.

L'étude des autres facteurs atmosphériques n'a pas donné de résultats concluants.

IV. - DISCUSSION

Chez les Prosobranches, le type de développement larvaire est variable suivant les espèces et en relation avec les conditions écologiques. Il y a décroissance du nombre d'espèces à développement larvaire, remplacées par des espèces vivipares ou à développement direct pélagique, de l'équateur aux pôles et suivant la profondeur. Elles sont remplacées par des espèces vivipares ou à développement direct (Thorson in Mileikovsky, 1971). Dans nos régions, 67 p. 100 des Prosobranches présentent un développement larvaire pélagique (Thorson, 1965). Dans le genre *Littorina*, Woodward (1909) a montré la corrélation existant entre le type de développement larvaire des différentes espèces et les caractéristiques de leurs peuplements. Mileikovsky (1971) apporte quelques exemples modérant la rigueur de cette règle.

L'action des facteurs écologiques et, plus particulièrement, de la température, se retrouve chez *Littorina littorea* où la période de reproduction se décale d'été en hiver suivant les stations froides ou tempérées. Berry (1961) a mis en évidence, chez *L. saxatilis*, un gradient de fécondité chez les femelles suivant le niveau de l'estran où elles se trouvent.

De nombreux rythmes ont été mis en évidence chez les animaux marins du système littoral.

Chez *Littorina neritoides* supralittoral, la femelle libère ses capsules ovigères suivant un rythme de 15 jours correspondant aux marées syzygiales. Ce rythme semble endogène puisqu'il est conservé en conditions d'émersion continue (Lysaght, 1941, Sacchi et Testard, 1971).

Chez *Littorina littorea*, un rythme diurne et une périodicité liée aux marées de la consommation d'oxygène ont été mis en évidence (Sandeén, Stephens, Brown, 1954) ; Newell, Pye, Ahsanullah (1971) ont montré que l'activité de la radula, chez *L. littorea*, est proportion-

nelle à la durée de l'immersion, cette espèce se nourrissant de préférence pendant cette phase de la marée. Pour Bohn (1904), *Littorina rudis* montre une périodicité de vie active et de vie ralentie en relation avec les marées. Korringa (1947) a répertorié plusieurs cas de synchronisation entre le rythme de reproduction d'organismes marins et la séquence des vives et mortes eaux.

Chez d'autres espèces, l'interférence de deux rythmes, l'un diurne (24 h), l'autre lié aux marées (12,4 h) donne naissance à un cycle semi-lunaire de 14,8 jours (Naylor, 1958, Cloudsley-Thompson, 1961). Pour Brown, Fingerman, Sandeen et Webb (1953), un rythme endogène, plutôt que l'action des facteurs de l'environnement, serait responsable d'une telle périodicité dans la nutrition et la reproduction.

Dans notre cas, la présence de bouffées de stades jeunes de segmentation suggérait l'existence d'un ou de plusieurs rythmes.

1) Cycle de reproduction

Sur les côtes normandes, *Littorina saxatilis* n'a pas de cycle de reproduction annuel bien défini comme *Littorina littorea* qui s'y reproduit de décembre à juin (Cousin, 1971). A chaque récolte, nous avons trouvé des femelles en gestation et d'autres en phase de repos sexuel. Parfois, une poche incubatrice contenait moins d'une dizaine d'embryons, tous aux premiers stades de segmentation ; d'autres avaient un pourcentage élevé d'embryons avec coquille pigmentée. Ces deux états de début et de fin de cycle de reproduction ont été écartés de nos résultats. On peut en conclure que, si l'espèce se reproduit toute l'année, chaque femelle présente une ou plusieurs phases actives.

D'après Bergerard (1970), il existerait une grande variation entre les différentes populations. Certaines présentent un pourcentage élevé de femelles en gestation, d'autres sont composées d'animaux en repos sexuel. Ces variations seraient en rapport avec les conditions écologiques.

Au cours de notre étude, les résultats trouvés furent identiques pour les femelles de 6-9 mm et pour celles de 12-13 mm, d'un an plus âgées. Il ne semble donc pas y avoir de différences entre les générations.

2) Rythmes infradiens

Les résultats obtenus ne montrent pas de corrélation entre la présence des stades 1 et des stades jeunes de segmentation de *Littorina saxatilis* et les séquences des vives et mortes eaux. De même, un cycle de 14,8 jours, résultant des cycles diurne et mensuel, n'est pas remarquable.

Sans tenir compte de l'effet important de la température, on peut observer que l'intervalle de temps le plus souvent rencontré entre deux pics successifs de ponte, est de cinq jours et qu'il ne semble pas correspondre à celui des pics de température (Fig. 4). Les prélèvements n'étant effectués que tous les deux ou trois jours, on ne peut conclure qu'à un rythme possible de 4 à 6 jours.

Une autre hypothèse peut être avancée : le 28 février, où aucun

stade n'a été observé, correspond à une baisse de température de 4° C. Cette variation précédemment rencontrée n'a pas donné lieu à un tel arrêt (22 février). On peut donc considérer qu'un autre facteur entre en jeu, comme la fin d'un cycle. La coïncidence des actions de différents rythmes et agents a été décrite (Brown, Marguerite, Webb et Brett, 1959) ; (Brown, Fingerman, Sandenn et Webb, 1953).

Du 2 au 28 février, la ponte aurait duré 26 jours. On retrouve une telle séquence du 13 février au 8 mars et du 12 avril au 8 mai où l'arrêt est indépendant de la température. Nous pouvons donc avoir

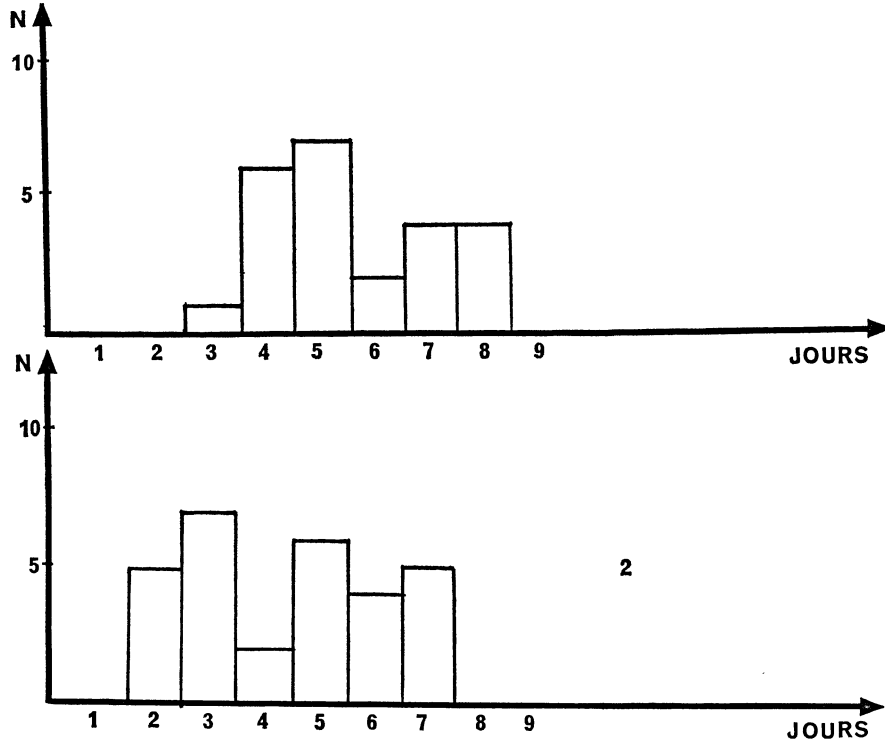


FIG. 4

- 1 : Fréquence des intervalles de temps entre deux pics de ponte (stades 1, 2).
- 2 : Fréquence des intervalles de temps entre deux pics de température.

un cycle de ponte de 26 ± 2 jours. Dans chacune de ces bouffées, on peut dénombrer 5 pics, donnant alors un rythme de 4 à 6 jours, hypothèse précédemment posée.

En comparant les pics des stades jeunes embryonnaires en valeur absolue et leur pourcentage par rapport à la totalité de la poche incubatrice, on peut soupçonner un autre cycle (Fig. 5). De grands pourcentages de stades jeunes s'observent tous les 22 ± 2 jours alors que d'autres pontes se trouvent gommées par l'abondance des stades en fin de développement. Ceci pourrait être dû à la durée du développement embryonnaire : en effet, les œufs de *Littorina obtusata* dont le développement est direct, ont une vie embryonnaire de 3 semaines (Delsman in Pelseener, 1935). Un rythme de l'émission des formes

juvéniles, qui reste à démontrer, pourrait également être responsable de ce phénomène.

La culture en milieu stérile du complexe gonade - tractus génital a permis d'observer, chez *L. saxatilis*, des stades 1 et le début de leur développement (Cousin, sous presse). Nous pourrions, par cette méthode, étudier la possibilité d'un cycle endogène.

De nombreux auteurs ont interprété la périodicité bien définie de la reproduction chez certaines espèces comme un mécanisme assurant les meilleures chances de fécondité, par concentration des gamètes. On peut penser qu'une telle pression sélective n'a pu agir dans le cas de *Littorina saxatilis* dont la femelle garde, dans un réceptacle séminal, les spermatozoïdes provenant d'accouplements précédents.

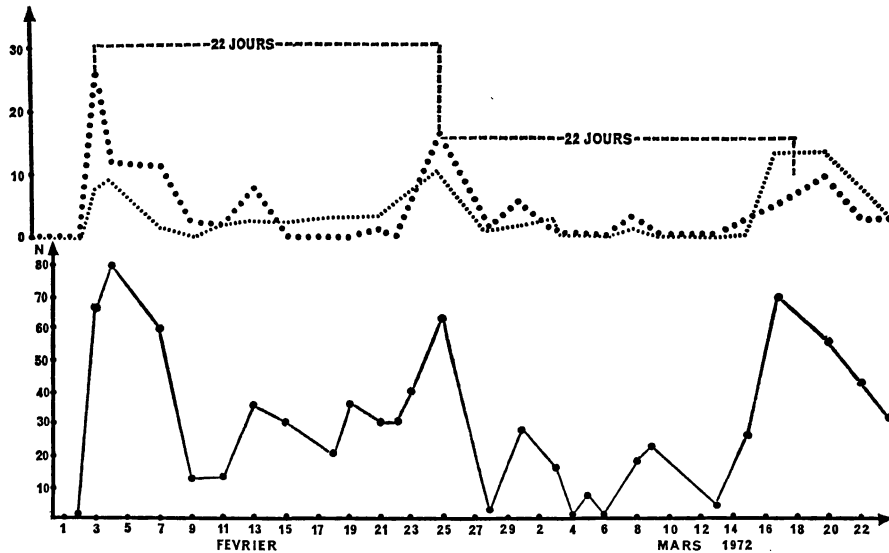


FIG. 5

Valeur moyenne en pourcentage de l'ensemble des stades 1, 2, 4, 8, de segmentation de l'œuf de *Littorina saxatilis* en fonction du temps.

••••• Chez *L. saxatilis* femelle de 7-8 mm.

..... Chez *L. saxatilis* femelle de 8-9 mm.

———— Fréquence des stades 1, 2, 4, 8, de segmentation de l'œuf de *Littorina saxatilis* en fonction du temps.

3) Facteurs écologiques - Température

Contrairement à de nombreux Mollusques marins, *Littorina saxatilis* semble eurytherme quant à son cycle sexuel, puisque la population se reproduit toute l'année. Par contre, nous avons montré l'importance de la température sur la ponte ovulaire et la fécondation.

Les mauvaises conditions atmosphériques et, plus particulièrement les basses températures, sont létales pour de nombreux embryons de Mollusques marins à développement pélagique. Les types de développement direct et surtout la viviparité offrent une grande protection contre les variations thermiques (Lützen in Mileikovsky, 1971). Chez

Littorina saxatilis, les mécanismes modulant la ponte ovulaire en corrélation avec les fluctuations thermiques de l'environnement sont une garantie supplémentaire pour le bon développement des œufs pondus.

Conclusions

1. Chez *Littorina saxatilis* femelle, en période de reproduction, le phénomène de ponte ovulaire porte sur une dizaine d'ovules. Fécondés et entourés de réserves alimentaires et d'une coque, ils effectuent leur développement dans l'utérus de la femelle.

2. Les œufs fécondés, ainsi que les premiers stades de segmentation, se rencontrent de façon discontinue dans le temps.

3. Les variations du phénomène de ponte ovulaire semblent nettement liées aux fluctuations thermiques ambiantes. La température n'interviendrait alors pas en valeur de seuil.

4. L'hypothèse d'une périodicité de 4-6 jours étant posée, aucun rythme en relation avec les marées ou semi-lunaire n'a pu être démontré.

5. L'étude en conditions thermiques constantes, soit en aquarium, soit en cultures, permettra de mettre en évidence la présence d'un rythme endogène.

Summary

We have observed during several months, the contents of incubation sacs in *Littorina saxatilis* females in gestation period. The discontinuous presence of stage I and of the first segmentation stages of fecundated ovules shows a true parallelism with variations of air temperature; Cooling is synchronous with slackening, and at times, with an interruption of laying ovule.

The hypothesis of an endogenous rhythm has been considered.

Zusammenfassung

Wir haben mehre Nonate lang den Inhalt von weiblichen Gebärmüttern der *Littorina saxatilis* während der Schwangerschaft untersucht. Das unstete Auftreten der Stadien I sowie der ersten Furchungsstadien der befruchteten Eizellen entspricht weitgehend den Schwankungen der Lufttemperatur: bei Abkühlung ist als Synchronerscheinung das Nachlassen bzw der Stillstand des Eierlegens festzustellen.

Die Hypothese eines endogenen Rhythmus wurde aufgestellt.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BERGERARD, J., 1971. — Cycle sexuel annuel de *Littorina saxatilis*. *Haliotis*, 1, 1.
- BERRY, A.J., 1961. — Some factors affecting the distribution of *Littorina saxatilis*. *Journ. Anim. Ecol.*, 30, 1, pp. 27-45.
- BOHN, G., 1904. — Périodicité vitale des animaux soumis aux oscillations du niveau des hautes mers. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 139, pp. 610-611.
- BROWN, F.A.JR., MARGUERITE, H., WEBB, H., BRETT, W., 1959. — Exogenous timing of solar and lunar periodisms in the metabolism of the mud snail, *Ilyanassa* (= *Nassarius*) *obsoleta*, in laboratory constant conditions. *Gunm. J. Med. Sc.*, 8, pp. 233-242.

- BROWN, F.A.JR., FINGERMAN, M., SANDEEN, M.I., WEBB, H.M., 1953. — Persistent diurnal and tidal rhythms of color change in the fiddler crabs, *Uca pugnax*. *J. Exp. Zool.*, 123, pp. 29-60.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.M., 1961. — Rhythmic activity in animal physiology and behaviour. Acad. Press. London.
- COUSIN, C., 1971. — Introduction à l'étude histologique et cytologique de l'organogénèse et du cycle de l'appareil génital chez deux Gastéropodes Prosobranches gonochoriques : *Littorina littorea* et *Littorina saxatilis*. Thèse. Caen.
- KORRINGA, P., 1947. — Relations between the moon and periodicity in the breeding of marine animals. *Ecol. Monogr.*, 17, 3, pp. 349-381.
- LYSAGHT, A.M., 1941. — The biology and Trematodes parasites of the Gastropod *Littorina neritoides* L. on the Plymouth breakwater. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 25, pp. 41-80.
- MILEIKOVSKY, S.A., 1971. — Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation. *Mar. Biol.*, 10, 3, pp. 193-213.
- NAYLOR, E., 1958. — Tidal and diurnal rhythms of locomotory activity in *Carcinus maenas* (L.) *J. Exp. Biol.*, pp. 35-602.
- NEWELL, R.C., PYE, V.I., AHSANULLAH, M., 1971. — Factors affecting the feeding rates of the wrinkle *Littorina littorea*. *Mar. Biol.*, 9, 2, pp. 138-144.
- PELSENEER, P., 1911. — Recherches sur l'embryologie des Gastéropodes. *Mem. Acad. Roy. Belgique Cl. Sc.*, 2, 3, pp. 1-167.
- PELSENEER, P., 1935. — Essai d'Ethologie Zoologique d'après l'étude des Mollusques. *Acad. Roy. Belgique Sci.*, Bruxelles.
- SACCHI, C.F., TESTARD, P., 1971. — Ecologie animale. Doin éd., Paris.
- SANDEEN, M.I., STEPHENS, G.C., BROWN, F.A. Jr., 1954. — Persistent daily and tidal rhythms of oxygen consumption in two species of marine snails. *Physiol. Zool.*, 27, pp. 350-356.
- THORSON, G., 1965. — The distribution of benthic marine mollusca along the N.E. atlantic shelf from Gibraltar to Murmansk. *Proc. First European Malacological Congr. 1962*, pp. 5-25.
- WOODWARD, B.B., 1909. — Darwinism and malacology. *Proc. Malac. Soc. London*, 8, pp. 272-286.