



HAL
open science

**MATURATION DES GONADES ET CYCLE
SAISONNIER DES LARVES CHEZ A. LIXULA, P.
LIVIDUS ET P. MICROTUBERCULA TUS
(ECHINIDES) À VILLEFRANCHE-SUR-MER**

Lucienne Fenaux

► **To cite this version:**

Lucienne Fenaux. MATURATION DES GONADES ET CYCLE SAISONNIER DES LARVES CHEZ A. LIXULA, P. LIVIDUS ET P. MICROTUBERCULA TUS (ECHINIDES) À VILLEFRANCHE-SUR-MER. Vie et Milieu , 1968, pp.1-52. hal-02951956

HAL Id: hal-02951956

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02951956v1>

Submitted on 29 Sep 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**MATURATION DES GONADES
ET CYCLE SAISONNIER DES LARVES
CHEZ *A. LIXULA*, *P. LIVIDUS*
ET *P. MICROTUBERCULATUS* (ECHINIDES)
À VILLEFRANCHE-SUR-MER**

par Lucienne FENAUx

Station Zoologique, 06 - Villefranche-sur-Mer

SOMMAIRE

INTRODUCTION.

I. RÉCOLTE DU MATÉRIEL ET MÉTHODES DE TRAVAIL.

II. MATURATION ET CYCLE SAISONNIER DES LARVES CHEZ *A. lixula* (L.).

- 1) Synonymie. Répartition et écologie de l'adulte.
- 2) Maturation des *Arbacia* : évolution de l'indice gonadique et du pourcentage de maturité.
- 3) Cycle saisonnier des larves planctoniques.
- 4) Périodes de pontes.
- 5) Ecologie des larves après la ponte : croissance des échinoplutés et succession des différents stades dans le temps, répartition en profondeur.

III. MATURATION ET CYCLE SAISONNIER DES LARVES CHEZ *P. lividus* (Lmk).

- 1) Synonymie. Répartition et écologie de l'adulte.
- 2) Maturation des *Paracentrotus* : évolution de l'indice gonadique et du pourcentage de maturité.
- 3) Cycle saisonnier des larves planctoniques.
- 4) Périodes de pontes.
- 5) Ecologie des larves après la ponte : croissance des échinoplutés et succession des différents stades dans le temps, répartition en profondeur.

IV. MATURATION ET CYCLE SAISONNIER DES LARVES CHEZ *P. microtuberculatus* (Blv.).

- 1) Synonymie. Répartition et écologie de l'adulte.
- 2) Maturation des *Psammechinus* : évolution de l'indice gonadique, état de maturité des gonades.
- 3) Cycle saisonnier des larves planctoniques.
- 4) Périodes de ponte.

V. DÉTERMINISME DE LA PONTE CHEZ *A. lixula*, *P. lividus* ET *P. microtuberculatus*.

VI. RÉSUMÉS.

VII. BIBLIOGRAPHIE.

Les publications relatives à l'embryologie et au développement larvaire des Echinodermes sont nombreuses mais, à l'exception d'annotations faites sur les mois au cours desquels la fécondation artificielle est possible, les renseignements sur les conditions naturelles de la ponte sont rares. Les recherches effectuées dans ce but ont été orientées, jusqu'à présent, vers l'analyse de l'évolution de la maturation des gonades. Les premiers travaux de MOORE (1934, 1935, 1937) sur *Echinus esculentus*, ont été suivis de quelques autres effectués sur des Echinodermes du Pacifique, de la région des Antilles et de la Floride. La maturation des oursins de la faune méditerranéenne-atlantique est encore peu connue.

Le deuxième aspect de l'étude de la reproduction de ces Echinides, le cycle saisonnier d'apparition de leurs larves planctoniques, est inconnu. Les études qualitatives et quantitatives du plancton ne donnent, généralement, que des indications sur la présence des types de larves : échinoplutés, ophioplutés, auricularia et bipinnaria.

Or, ces deux types de recherches, menées parallèlement, peuvent renseigner sur les modalités de la reproduction. C'est dans ce but que nous avons suivi de façon régulière, à Villefranche-sur-Mer, la maturation des gonades et le cycle saisonnier des échinoplutés de trois Echinides : *Arbacia lixula*, *Paracentrotus lividus*, *Psammechinus microtuberculatus*. Deux notes préliminaires, l'une sur les cycles saisonniers des larves planctoniques de *A. lixula*, l'autre sur les modalités de la reproduction chez cet oursin, ont été publiées (FENAUX, 1962 et 1966). Dans cet article, une étude plus détaillée, portant sur des observations plus étendues sera faite.

Les oursins et les larves planctoniques ont été récoltés à Villefranche. Nous décrirons tout d'abord les lieux de pêches et les méthodes de travail employées. L'évolution annuelle des glandes génitales et le cycle saisonnier des larves seront ensuite analysés. Nous envisagerons, en dernier lieu, le rôle des facteurs physico-chimiques du milieu ambiant sur le déclenchement de la ponte.

I. — RÉCOLTE DU MATÉRIEL ET MÉTHODES DE TRAVAIL

1. RÉCOLTE DES ECHINIDES ET ÉTUDE DE LEUR MATURATION

Les récoltes ont eu lieu aux emplacements 6 et 7 indiqués sur la figure 1 et dans l'herbier de Posidonies situé en face de la Station Zoologique.

A. lixula a été récolté deux fois par mois aux emplacements 6 (janvier-décembre 1964; mars 1965 - juin 1966) et 7 (janvier-décembre 1964); *P. lividus* deux fois par mois à l'emplacement 7 (juin-novembre 1964), à l'emplacement 6 deux fois par mois (juin-novembre 1964) puis quatre fois par mois (mars 1965 - juin 1966); *P. microtuberculatus* deux fois par mois à l'herbier de Posidonies (avril 1965 - mai 1966) situé face à la Station zoologique.

Pour étudier la maturation, deux techniques ont été utilisées : l'observation des variations saisonnières de deux paramètres, indice gonadique et pourcentage de maturité, l'examen des coupes histologiques des gonades.

a) Indice gonadique.

C'est le rapport, multiplié par 100, du volume (en millilitres) des gonades mesuré par déplacement du liquide contenu dans une fiole jaugée, au poids humide (en grammes) de l'oursin (LASKER et GIESE, 1954).

$$\text{I.G.} = \frac{\text{volume des gonades (ml)}}{\text{poids humide de l'oursin (g)}} \times 100.$$

Ce paramètre a été déterminé, dans chaque expérience, pour 20 oursins. Ces lots ont montré une assez grande variation de l'indice gonadique, semblable à celle observée par GIESE (1959a) pour *Strongylocentrotus purpuratus*. La majorité des valeurs est cependant groupée dans des limites relativement étroites. Il est possible de calculer un indice gonadique moyen mensuel significatif, ce que confirme l'intervalle de confiance à 95 %.

* A Madame G. QUELART pour son aide technique, à Monsieur C. RAIMOND pour le matériel qu'il nous a ramené au cours de ses plongées, nous adressons nos très vifs remerciements.

b) Pourcentage de maturité.

C'est le pourcentage d'oursins mûrs trouvés dans les lots mensuels de 40 *A. lixula* et *P. mitotuberculatus* et 80 *P. lividus*. En fait, il existe tout au long de l'année chez *A. lixula* un pourcentage élevé de mâles mûrs, pourcentage qui chez *P. lividus* n'est, sauf au cours de l'été, jamais inférieur à 50 %. Quant aux femelles, des variations assez importantes s'observent suivant les saisons. Le problème de la maturation chez ces deux espèces est donc surtout celui de la maturation des femelles. C'est uniquement cet aspect qui a été envisagé, plus loin, pour ces deux oursins.

c) Examen histologique.

En plus de la détermination de l'indice gonadique et du pourcentage de maturité, de nombreux examens histologiques ont été pratiqués sur des gonades fixées aux liquides de Bouin, de Carnoy et de Halmi. Les inclusions à la paraffine, coupées à 7 microns d'épaisseur, ont été colorées de manière à obtenir une localisation topographique. La coloration combinée la plus fréquente a été faite avec l'hématoxyline de Groat, le bleu Alcyan, le Cleveland.

2. RÉCOLTE ET DÉTERMINATION DES LARVES

Pour étudier les cycles saisonniers des larves, 1 100 pêches planctoniques ont été pratiquées dans cinq stations :

- Sur la côte est : 1) face au Sémaphore de la presqu'île du Cap Ferrat (station appelée dans le texte « Sémaphore » et représentée sur la figure 1 par le trajet 1); 2) face à la plage de Passable (trajet 3);
- Au fond de la baie : 3) aux Marinières (trajet 4);
- Sur la côte ouest : 4) face à la Station Zoologique, au-dessus d'un herbier de *Posidonia oceanica* (station appelée « Herbier » et représentée par le trajet 2); 5) de la Pointe de la Rascasse à celle du Gatton (trajet 5).

Des pêches planctoniques ont été pratiquées 2 à 3 fois par semaine, à 5 mètres de profondeur, au Sémaphore (août 1960 - avril 1964) et à l'Herbier (avril 1961 - avril 1964). En août, septembre et octobre 1961, les récoltes ont été effectuées soit chaque jour soit tous les deux jours. Il en a été de même aux Marinières du 15 juin au 20 juillet 1967. Le filet, dont nous donnons plus loin les caractéristiques, a été trainé un quart d'heure au ralenti du bateau. Chaque pêche a été accompagnée d'un relevé de température de l'eau de mer. Les trois autres stations n'ont été visitées qu'occasionnellement, afin de compléter les données du Sémaphore et de l'Herbier.

Pour récolter des larves à des niveaux plus profonds, des pêches planctoniques ont été effectuées à l'entrée de la rade, au Point B (mai 1962 - avril 1964), environ trois fois par mois au-dessus de fonds de 80 mètres environ; en mer ouverte, au Point A (mai 1963 - mai 1964), environ deux fois par mois. Les pêches du Point B ont été pratiquées aux paliers suivants : 2 pêches consécutives de 10 à 0 m, une aux autres

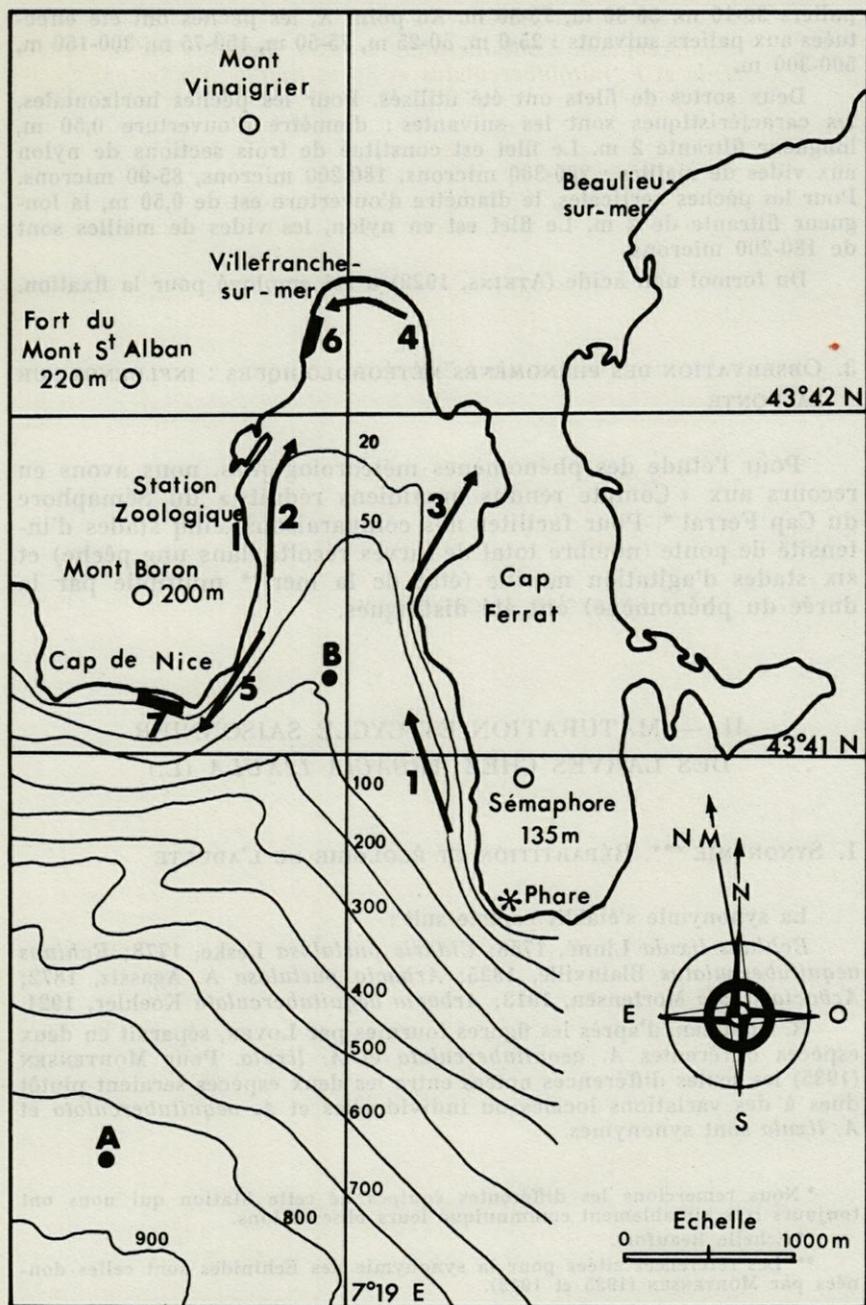


FIG. 1. — Carte de la baie de Villefranche-sur-Mer.

paliers 30-10 m, 50-30 m, 75-50 m. Au point A, les pêches ont été effectuées aux paliers suivants : 25-0 m, 50-25 m, 75-50 m, 150-75 m, 300-150 m, 500-300 m.

Deux sortes de filets ont été utilisés. Pour les pêches horizontales, les caractéristiques sont les suivantes : diamètre d'ouverture 0,50 m, longueur filtrante 2 m. Le filet est constitué de trois sections de nylon aux vides de mailles : 280-300 microns, 180-200 microns, 85-90 microns. Pour les pêches verticales, le diamètre d'ouverture est de 0,50 m, la longueur filtrante de 2 m. Le filet est en nylon, les vides de mailles sont de 180-200 microns.

Du formol non acide (ATKINS, 1922) a été employé pour la fixation.

3. OBSERVATION DES PHÉNOMÈNES MÉTÉOROLOGIQUES : INFLUENCE SUR LA PONTE

Pour l'étude des phénomènes météorologiques, nous avons eu recours aux « Compte rendus quotidiens réduits » du Sémaphore du Cap Ferrat *. Pour faciliter nos comparaisons, cinq stades d'intensité de ponte (nombre total de larves récolté dans une pêche) et six stades d'agitation marine (état de la mer ** multiplié par la durée du phénomène) ont été distingués.

II. — MATURATION ET CYCLE SAISONNIER DES LARVES CHEZ *ARBACIA LIXULA* (L.)

1. SYNONYMIE ***. RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE DE L'ADULTE

La synonymie s'établit comme suit :

Echinus lixula Linné, 1758; *Cidaris pustulosa* Leske, 1778; *Echinus aequituberculatus* Blainville, 1825; *Arbacia pustulosa* A. Agassiz, 1872; *Arbacia lixula* Mortensen, 1913; *Arbacia aequituberculata* Koehler, 1921.

R. KOEHLER, d'après les figures fournies par LOVEN, séparait en deux espèces différentes *A. aequituberculata* et *A. lixula*. Pour MORTENSEN (1935) les seules différences notées entre les deux espèces seraient plutôt dues à des variations locales ou individuelles et *A. aequituberculata* et *A. lixula* sont synonymes.

* Nous remercions les différentes équipes de cette Station qui nous ont toujours très aimablement communiqué leurs observations.

** Echelle Beaufort.

*** Les références citées pour la synonymie des Echinides sont celles données par MORTENSEN (1935 et 1943).

Le genre *Arbacia* comprend six espèces localisées surtout en Amérique, *A. lixula* est la seule qui vit en Méditerranée. Elle y aurait pénétré à l'époque post-glaciaire et son implantation a été progressive. A l'heure actuelle, elle est connue dans tout le bassin occidental de cette mer, mais n'a pas encore été signalée dans la partie orientale. La limite approximative de son aire de répartition en Méditerranée, serait une ligne reliant les côtes yougoslaves et égyptiennes (fig. 2).

Sur les côtes méditerranéennes françaises, l'extension numérique d'*A. lixula* a pu être suivie dans deux régions : Banyuls-sur-Mer et Marseille. Dans la région de Banyuls, des relevés faunistiques de PRUVOT (1895 et 1897), seul le dernier mentionne la présence de cet oursin. En 1950, PETIT, DELAMARE DEBOUTTEVILLE et BOUGIS constatent qu'au cours des trente dernières années, *A. lixula* est devenu abondant, peut-être même plus abondant que *P. lividus*. A Marseille, KEMPF (1962) essaie de déterminer si l'implantation progressive de *A. lixula* s'est faite au détriment de *P. lividus*. Il rappelle que MARION en 1883 signalait que cette espèce était peu abondante à Marseille.

En dehors de la Méditerranée, *A. lixula* existe en Atlantique. Il est connu au Maroc, en Guinée, en Côte de l'Or, en Angola, à Madère, aux Canaries, au Vénézuéla et au Brésil; par contre, au nord du détroit de Gibraltar, sur les côtes du Portugal et dans le Golfe de Gascogne il est inconnu (MORTENSEN, 1935; TORTONESE, 1965). Pour MORTENSEN (1935),

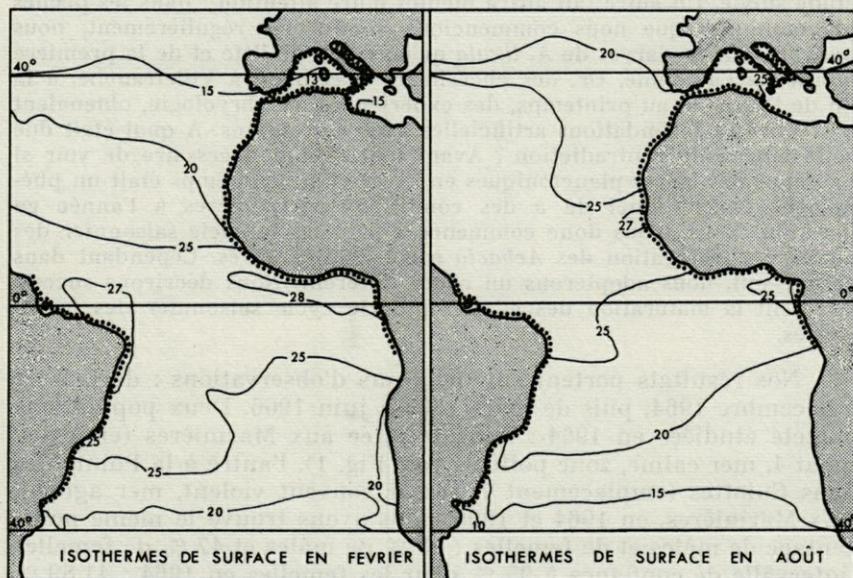


FIG. 2. — Température et répartition (en pointillé) de *A. lixula* en Atlantique et Méditerranée. Isothermes de surface des mois de février et août d'après SVERDRUP *et alii*, 1946.

les *Arbacia* des côtes africaines appartiendraient à une variété : *A. lixula* var. *africana*. Pour TORTONESE (1965), il y aurait en fait trois formes différentes localisées l'une en Méditerranée, la seconde aux côtes atlantiques africaines, la troisième au Brésil. L'extension de ces différentes variétés est limitée à des régions où la température de l'eau de mer en surface n'est pas inférieure à 10 °C, au cours des mois les plus froids (fig. 2).

A. lixula est une espèce littorale que l'on trouve, le plus souvent, fixée à des parois rocheuses verticales. La limite supérieure de son étagement est en général de 1 à 2 m au-dessous du niveau de l'eau, la densité maximum est atteinte aux environs de 3 mètres (KEMPF, 1962). Les captures les plus profondes se situent entre 30 et 40 mètres en Méditerranée (CHERBONNIER, 1958), à 50 mètres en Atlantique (TOMMASI, 1966). Cette espèce peut subir une forte insolation (TORTONESE, 1965). Elle se nourrit d'algues calcaires, surtout de *Lithophyllum incrustans* qu'elle broûte jusqu'à la roche (KEMPF, 1962).

2. MATURATION DES *Arbacia*

Lorsque nous avons commencé, à Villefranche, nos recherches sur la reproduction des oursins, *A. lixula* nous a tout de suite intéressé car la densité des populations et la facilité des récoltes favorisaient une étude suivie. Un autre fait attira bientôt notre attention : dans les pêches planctoniques que nous commençons à effectuer régulièrement, nous ne trouvions les larves de *A. lixula* qu'au cours de l'été et de la première moitié de l'automne. Or, des chercheurs effectuant, à Villefranche, à la fin de l'hiver et au printemps, des expériences d'embryologie, obtenaient d'excellentes fécondations artificielles avec ces oursins. A quoi était due cette apparente contradiction ? Avant tout il était nécessaire de voir si l'absence des larves planctoniques en hiver et au printemps était un phénomène exceptionnel dû à des conditions particulières à l'année en question. Nous avons donc commencé à préciser le cycle saisonnier des larves. La maturation des *Arbacia* a été étudiée après. Cependant dans ce qui suit, nous adopterons un ordre différent. Nous décrirons successivement la maturation des adultes puis le cycle saisonnier des larves émises.

Nos résultats portent sur deux ans d'observations : de janvier à décembre 1964, puis de mars 1965 à juin 1966. Deux populations ont été étudiées en 1964 : l'une récoltée aux Marinières (emplacement 4, mer calme, zone polluée, voir Fig. 1), l'autre à la Pointe des Sans Culottes (emplacement 7, ressac souvent violent, mer agitée). Aux Marinières, en 1964 et 1965, nous avons trouvé le même pourcentage de mâles et de femelles : 53 % de mâles et 47 % de femelles (intervalle de confiance à 95 % pour les femelles en 1964 : 41,89 % et 52,11 % ; en 1965 : 41,35 % et 52,60 %). Le traitement statistique de ces données montre que la supériorité des mâles n'est qu'apparente. Par contre, à la Pointe des Sans Culottes, en 1964 cette pré-

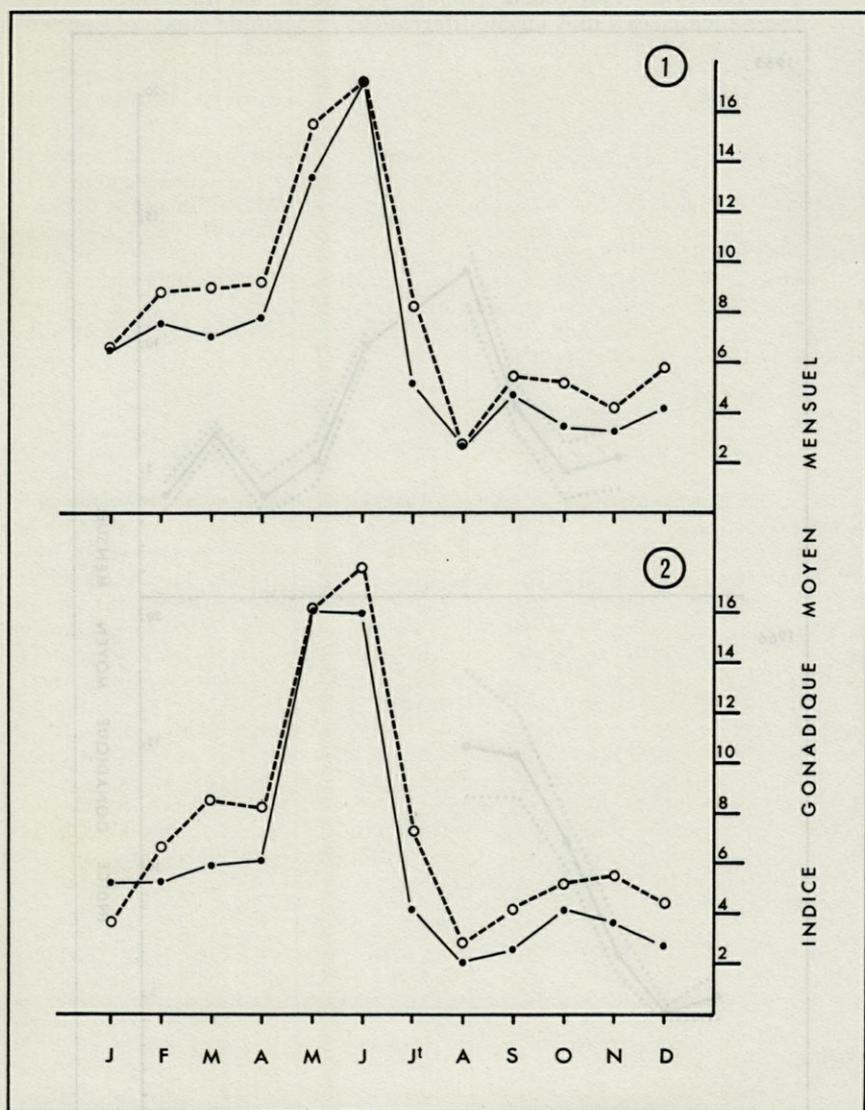


FIG. 3. — Evolution de l'indice gonadique moyen mensuel des mâles et des femelles de *A. lixula* aux Marinières (1) et à la Pointe des Sans-Culottes (2) au cours de l'année 1964.

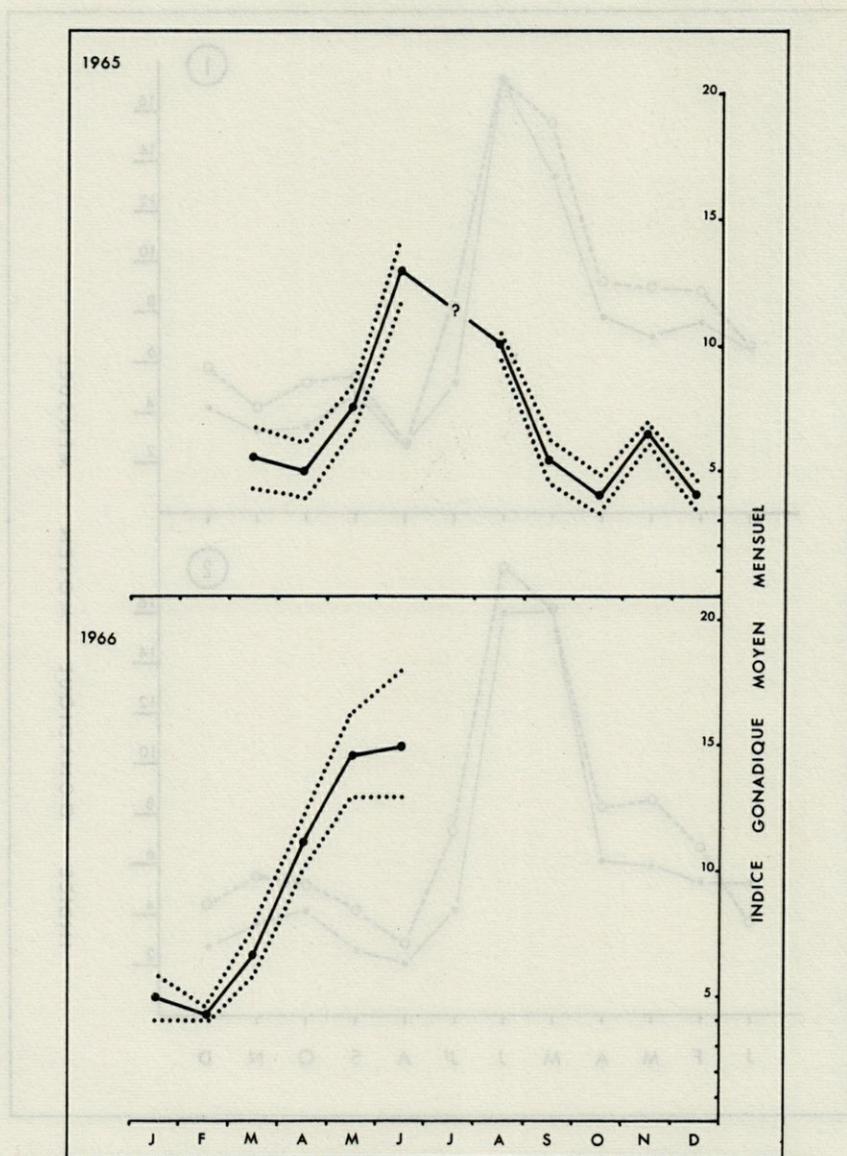


FIG. 4. — Evolution de l'indice gonadique moyen mensuel de *A. lixula* aux Marinières en 1965 et 1966. En pointillé : intervalle de confiance à 95 %.

dominance est réelle. Sur 409 oursins examinés, il y avait 61 % de mâles et 39 % de femelles (intervalle de confiance à 95 % pour les femelles : 33,63 % et 44,37 %). Enfin, aucun oursin hermaphrodite n'a été récolté.

a) *Evolution de l'indice gonadique*

L'indice gonadique étudié ici représente celui des mâles et des femelles. Une étude séparée des mâles et des femelles montre, en effet, que l'indice gonadique moyen évolue de la même façon dans les deux cas (Fig. 3).

1964. Aux Marinières comme à la Pointe des Sans Culottes, le schéma est le même (Fig. 3). L'indice gonadique croît lentement du mois de janvier au mois d'avril. Un fort accroissement a lieu à partir de mai et un maximum est atteint en juin. Une chute brutale se produit en juillet, continuée en août. L'indice gonadique reprend des valeurs un peu plus élevées en septembre (Marinières) et octobre (Pointe des Sans Culottes).

1965. Aux Marinières (Fig. 4), après des oscillations de faible amplitude en mars et avril, l'indice gonadique, comme en 1964, subit un fort accroissement en mai et juin. Au cours de juillet, aucune observation n'a été faite. L'on peut admettre cependant que la chute observée en juillet 1964 s'est reproduite en juillet 1965. En effet les résultats obtenus au cours du mois d'août, montrent que l'indice gonadique, faible au cours de la première quinzaine, augmente beaucoup au cours de la deuxième quinzaine (I.G. = 5,5 pour la première quinzaine; I.G. = 15,4 pour la deuxième quinzaine). A cause de ce relèvement, l'indice gonadique moyen mensuel est relativement élevé. Cet accroissement dure peu, en septembre et octobre la courbe s'infléchit à nouveau.

1966. Une autre phase de grand accroissement s'observe dès le mois d'avril et un maximum est atteint en juin (Fig. 4).

b) *Variations du pourcentage de maturité*

1964. Le pourcentage de maturité des femelles aux Marinières, est élevé du mois de février au mois de juin (Fig. 5). Comme l'indice gonadique, il décroît en juillet et août. A partir de septembre, sa courbe représentative redevient ascendante, mais présente une chute en octobre comme l'indice gonadique.

A la Pointe des Sans Culottes (Fig. 5), l'évolution est la même.

1965. Aux Marinières, le pourcentage de femelles mûres augmente de mars à juin. Il diminue ensuite progressivement jusqu'en décembre; toutefois, comme pour l'indice gonadique, la courbe marque un ressaut au mois de novembre.

1966. La courbe est ascendante et, dès le mois de février près de 50 % de femelles sont mûres. Le maximum est atteint dès le mois d'avril. La chute est amorcée en juin.

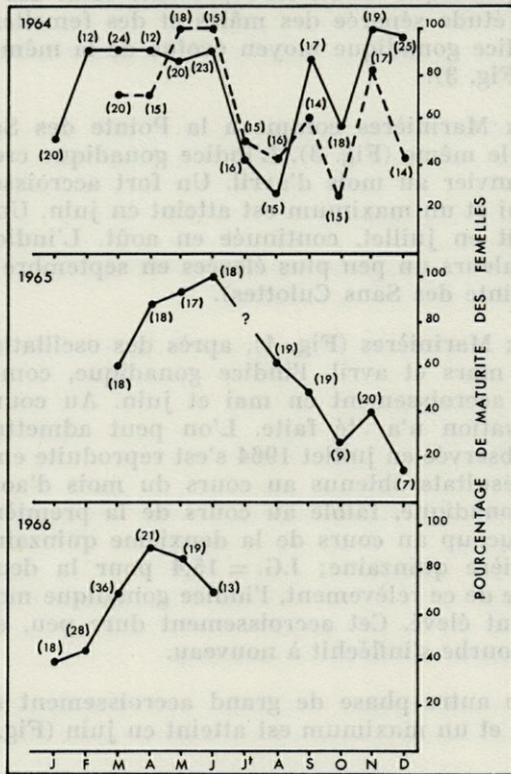


FIG. 5. — Evolution du pourcentage de maturité des femelles de *A. lixula* aux Marinières (courbe en traits pleins) et à la Pointe des Sans-Culottes (courbe en traits discontinus). Chiffres entre parenthèses : nombre de femelles examinées.

c) Résumé du cycle annuel de maturation

Les résultats obtenus au terme de deux ans d'observations, montrent l'existence d'un cycle annuel de variations bien défini,

subissant peu de modifications, que l'on peut décomposer en quatre périodes :

1) de mars à juin, l'indice gonadique subit un grand accroissement et la plupart des oursins sont capables de produire, après fécondation artificielle, des larves viables.

2) à partir de la mi-juin ou de juillet, l'indice gonadique et le pourcentage de maturité diminuent brutalement, cette régression s'observe jusqu'en août.

3) à partir de septembre, la courbe de l'indice gonadique présente quelques fluctuations; on observe des accroissements de brève durée toutefois inférieurs à ceux de juin.

4) de novembre à février, l'indice gonadique augmente lentement. Pour la courbe du pourcentage de maturité la partie ascendante commence plus tard, au mois de janvier.

3. CYCLE SAISONNIER DES LARVES

Nous avons, sur le graphique de la Figure 6, représenté le nombre moyen mensuel de larves trouvé dans les pêches effectuées au *Sémaphore* et à l'*Herbier*. Les échinoplutés d'*A. lixula* apparaissent soit au début, soit à la mi-juin. Leur nombre est faible au mois de juin, il s'élève au cours de juillet et août, puis diminue progressivement. En novembre, les larves sont encore abondantes, mais à la fin de ce mois ou au début de décembre elles deviennent de plus en plus rares et finissent par disparaître.

Il y a donc au cours de l'année opposition entre deux périodes, l'une, hiver et printemps, caractérisée par l'absence d'échinoplutés dans le plancton, l'autre, été et automne, où elles sont présentes. En effet, au cours de nos quatre années d'observations nous avons seulement trouvé : au mois de janvier, un échinoplutés au stade XII bras réduit au squelette larvaire (il s'agit probablement d'une larve provenant des dernières pontes de l'automne qui ne s'est pas métamorphosée), en février et mars 1962 et 1964, quatre larves à IV bras, deux larves à VI bras et deux larves à X bras qui indiquent l'existence de pontes très restreintes.

Au point B, les échinoplutés apparaissent, comme au *Sémaphore* et à l'*Herbier*, à partir de juin et disparaissent en novembre.

Au point A, au cours de l'année 1963, nous avons trouvé également des larves, du mois de juin au mois de novembre.

Les résultats des pêches verticales effectuées dans ces deux stations montrent donc une répartition saisonnière identique à celle observée dans les stations de l'intérieur de la rade.

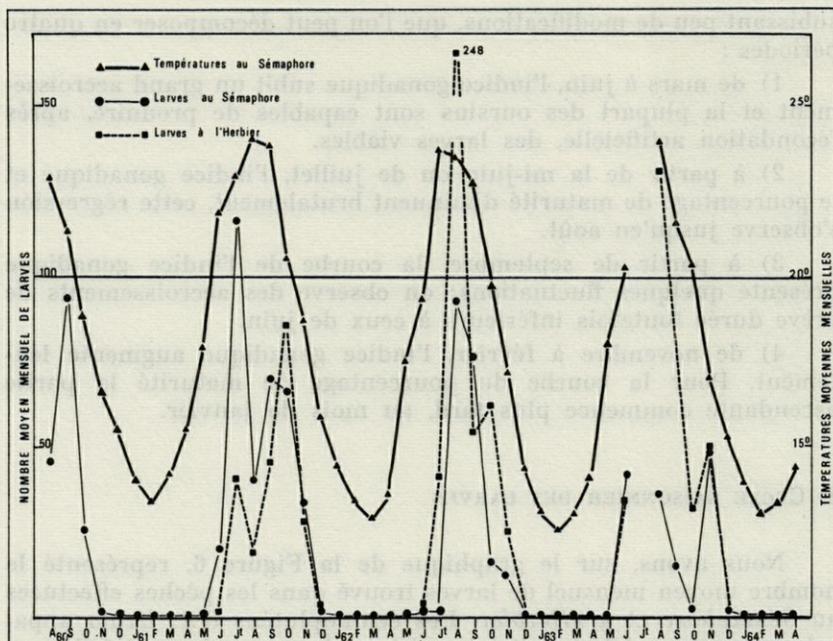


FIG. 6. — Cycle saisonnier des larves planctoniques de *A. lixula* aux Marinières (août 1960 - avril 1964) et à l'Herbier (avril 1961 - avril 1964).

4. PÉRIODES DE PONTES

En comparant les variations saisonnières de l'indice gonadique et du pourcentage d'oursins mûrs à celles des larves planctoniques, nous pouvons conclure qu'à Villefranche la période de maturité, pour la majorité des *Arbacia* (60 à 100 %), s'étend de mars à juin. Pendant cette période, il n'y a guère d'émissions de produits sexuels. Une ponte généralisée est déclenchée au début de l'été et d'autres pontes secondaires ont encore lieu jusqu'en novembre. La période de plus grande abondance pour les larves planctoniques est l'été (juillet-septembre).

Les pontes sont donc abondantes au cours des mois les plus chauds de l'année.

5. ECOLOGIE DES LARVES APRÈS LA PONTE

a) Croissance des échinoplutés et succession des différents stades dans le temps

Des larves provenant de fécondations artificielles réalisées aux températures de 15, 20 et 25 °C ont, à la fin de la phase endotrophe,

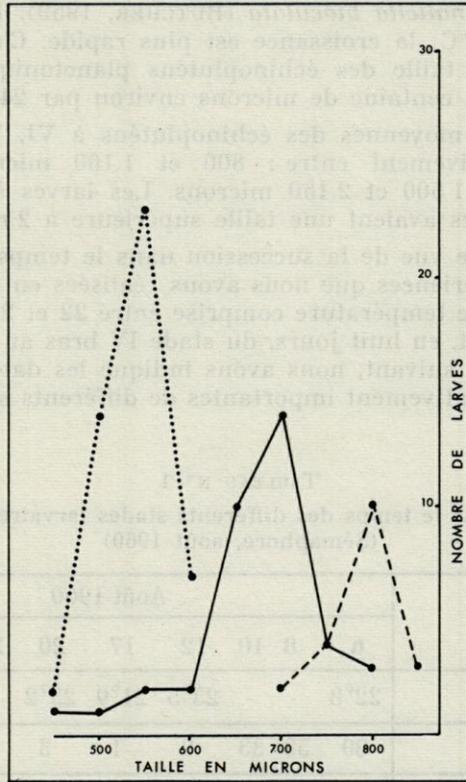


FIG. 7. — Accroissement de taille des larves planctoniques à IV bras de *A. lixula* (6, 8, 10 août 1960). Courbe en pointillé : taille des larves récoltées le 6 août, courbe en traits pleins : taille des larves du 8 août, courbe en traits discontinus : taille des larves du 10 août.

des tailles moyennes respectives de 320, 370 et 430 microns (BOUGIS, communication personnelle). L'ensemble squelettique mesuré est constitué de la baguette somatique et de la baguette post-orale.

Des pêches pratiquées soit chaque jour (juillet 1967), soit tous les deux jours (août 1960), nous ont permis de suivre l'accroissement de taille des larves planctoniques à IV bras. Le 6 août 1960, la taille moyenne était de $538 \pm 5,6$ microns (température de l'eau de mer $22,5^\circ\text{C}$). Du 6 au 10 août, elle est passée à 786 ± 10 microns (Fig. 7). L'accroissement a été d'environ 75 microns les deux premiers jours, 50 microns ensuite. Un accroissement du même ordre de grandeur a été retrouvé « in vitro » (BOUGIS, 1967) et dans une expérience que nous avons réalisée en juin 1967, en nourrissant les larves avec des cultures d'une algue monocellulaire de l'ordre des

Volvocales : *Dunaliella bioculata* (BUTCHER, 1959). Pour une température de 28 °C; la croissance est plus rapide. C'est ainsi qu'en juillet 1967, la taille des échinoplutés planctoniques récoltés a augmenté d'une centaine de microns environ par 24 heures.

Les tailles moyennes des échinoplutés à VI, VIII et X bras varient respectivement entre : 800 et 1 100 microns, 1 300 et 1 500 microns, 1 500 et 2 150 microns. Les larves à XII bras qui ont été mesurées avaient une taille supérieure à 2 mm.

Au point de vue de la succession dans le temps des différents stades, des expériences que nous avons réalisées en laboratoire ont montré qu'à une température comprise entre 22 et 23 °C, les larves nourries passent, en huit jours, du stade IV bras au stade VI bras. Dans le tableau suivant, nous avons indiqué les dates d'apparition de quantités relativement importantes de différents stades larvaires (Tableau 1).

TABLEAU N° 1

Succession dans le temps des différents stades larvaires de *A. lizula* (Sémaphore, août 1960)

Jours	Août 1960								
	6	8	10	12	17	20	22	27	31
Température	22°8	-	-	23°5	21°9	23°2	-	23°0	23°0
Stade à IV bras	80	58	33	9	1	3	3	14	-
Stade à VI bras	-	2	14	1	8	-	-	3	1
Stade à VIII bras	-	-	6	-	13	-	-	3	9
Stade à X bras	-	2	-	-	5	2	-	-	-
Stade à XII bras	-	-	-	-	1	2	-	-	8
Fin de métamorphose	-	-	-	-	-	-	-	-	19

En considérant la taille des larves du 6 août (Fig. 7), on peut admettre qu'elles avaient atteint le stade échinoplutés (fin de la phase endotrophe) depuis 48 heures environ. Le nombre des larves à IV bras diminue au cours des jours suivants tandis que celles à VI et VII bras passent par un maximum le 10 et le 17 août. Il s'agit vraisemblablement d'échinoplutés de la même population. Donc un intervalle de six jours s'est écoulé entre l'apparition des larves à IV et VI bras, ce qui est comparable avec les temps requis pour les échinoplutés élevés en laboratoire dans des conditions

de température voisines mais où les apports alimentaires sont certainement moins efficaces.

b) Répartition en profondeur

Au point B, les pêches effectuées entre 0 et 10 mètres ont été doublées pour pouvoir comparer les différents traits entre eux. Dans le Tableau 2, nous avons indiqué le nombre de larves récoltées aux différentes profondeurs au cours des mois de juin, août à novembre 1962 et 1963.

Le nombre plus élevé d'échinoplutés récoltés en 1962 est dû à une pêche particulièrement riche effectuée en août. Quoiqu'il en soit, les deux premières couches sont les plus pourvues; notons aussi que la plus profonde, 50 - 75 mètres, est un peu plus riche que celle comprise entre 30 et 50 mètres (Fig. 8).

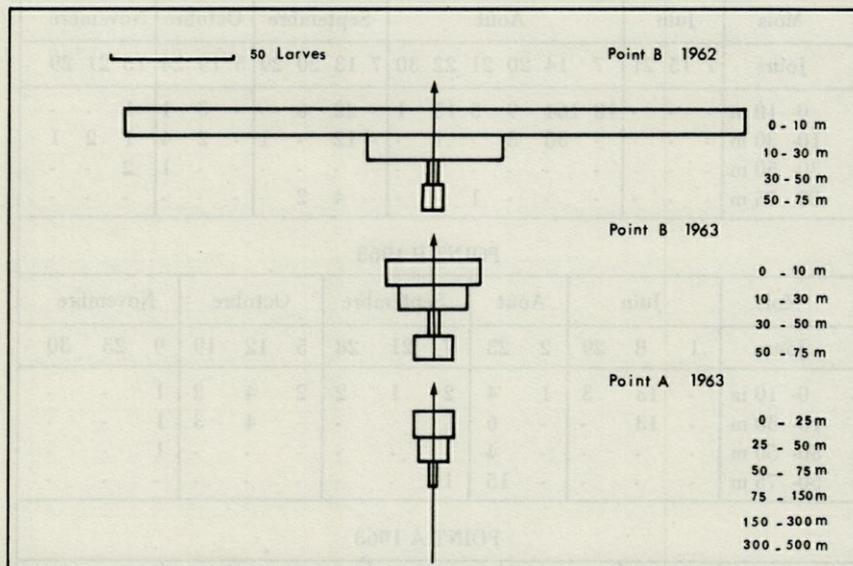


FIG. 8. — Répartition en profondeur des larves de *A. lixula* aux Points B et A.

Point B (1962) : juin, août-novembre; 19 pêches.

Point B (1963) : juin, août-novembre; 15 pêches.

Point A (1963) : juin, août-novembre; 10 pêches. Corrections faites en fonction de la longueur des traits.

Au point A, les pêches effectuées dans les trois premières couches sont comparables, la longueur des traits étant la même. On constate une diminution progressive du nombre d'échinoplutés

planctoniques, diminution observée entre 75 et 300 mètres, si l'on tient compte des corrections à apporter avec la longueur des traits. Mais la couche de 300 à 500 m est légèrement plus riche. Or aux points B et A, les échinoplutés rencontrés dans les couches les plus profondes sont généralement des stades à petit nombre d'appendices, IV à VIII bras, et non, comme on pourrait le supposer, des larves en fin de métamorphose, rendues plus lourdes par la présence du jeune imago, la réduction des appendices larvaires et la cilia-ture. Ces larves, même si elles parviennent à se métamorphoser, ne trouveront pas de biotope adéquat pour leur fixation.

TABLEAU N° 2

Répartition des larves de *A. lixula* en profondeur, aux Points B et A

POINT B 1962																			
Mois	Juin			Août					Septembre			Octobre		Novembre					
Jours	7	15	21	7	14	20	21	22	30	7	13	20	29	5	19	24	15	21	29
0- 10 m	-	-	-	18	164	9	5	15	1	-	22	6	-	-	3	1	1	-	-
10- 30 m	-	-	-	-	30	3	-	1	-	-	12	-	1	-	2	4	1	2	1
30- 50 m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-
50- 75 m	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	4	2	-	-	-	-	-	-	-
POINT B 1963																			
Mois	Juin			Août		Septembre			Octobre			Novembre							
Jours	1	8	29	2	23	7	21	28	5	12	19	9	23	30					
0- 10 m	-	13	3	1	4	2	1	2	2	4	2	1	-	-					
10- 30 m	-	13	-	-	6	1	-	-	-	4	3	1	-	-					
30- 50 m	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	1	-	-					
50- 75 m	-	-	-	-	15	1	-	-	-	-	-	-	-	-					
POINT A 1963																			
Mois	Juin		Août		Septembre		Octobre			Novembre									
Jours	22		3	7	4	20	1	16	30	13	27								
0- 25 m	5	-	-	1	5	-	-	-	-	5	-								
25- 50 m	7	-	-	1	-	-	-	-	-	4	-								
50- 75 m	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1								
75-150 m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-								
150-300 m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-								
300-500 m	-	-	-	-	2	4	-	-	-	-	-								

III. — MATURATION ET CYCLE SAISONNIER DES LARVES CHEZ *PARACENTROTUS LIVIDUS* (Lmck)

1. SYNONYMIE. RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE DE L'ADULTE

La synonymie s'établit comme suit :

Echinus lividus Lamarck, 1816; *Toxopneustes lividus* A. Agassiz et Desor, 1846; *Strongylocentrotus lividus* A. Agassiz, 1872-1874; *Paracentrotus lividus* Mortensen, 1903.

Cet oursin, signalé dans l'Atlantique depuis l'Irlande jusqu'au Rio de Oro, aux Açores, aux Canaries, est également connu dans toute la Méditerranée.

Il vit entre 0 et 80 mètres.

En Méditerranée, on le trouve sur des parois rocheuses, dans des prairies de Posidonies, sur des fonds à *Peyssonnelia polymorpha* (CARPINE, 1958). Sur les concrétions coralligènes, *P. lividus* ronge la couche de Lithothamniées sur quelques centimètres d'épaisseur et forme ainsi une loge (LAUBIER, 1966). Le même phénomène a été observé sur des falaises littorales (PROUHO, 1887; CHERBONNIER, 1958; LAUBIER, 1966).

2. MATURATION DES *Paracentrotus*

a) *Evolution de l'indice gonadique*

Aux *Marinières*, les oscillations de la courbe sont nombreuses au cours d'une même saison et même au cours d'un mois; elles ont cependant peu d'amplitude (Fig. 9). On peut toutefois diviser le cycle des variations en quatre parties : au printemps, l'indice gonadique augmente et prend parfois des valeurs très élevées (fin mai 1965). Puis commence une seconde période où les oursins ont des indices gonadiques faibles. Au cours de l'été, la courbe se relève progressivement et prend des valeurs moyennes avant de subir une deuxième chute en septembre. En automne, elle reste en plateau peu élevé; il en est de même en hiver mais l'indice gonadique est un peu plus fort. Nous avons représenté sur la figure 11 une courbe moyenne calculée d'après les données des années 1964, 1965 et 1966.

A la *Pointe des Sans Culottes*, au cours de l'été et de l'automne 1964, les oscillations de la courbe ont été de faible amplitude. Toutefois on observe un relèvement en août suivi d'une chute en septembre, analogue à celle observée aux *Marinières* (Fig. 10).

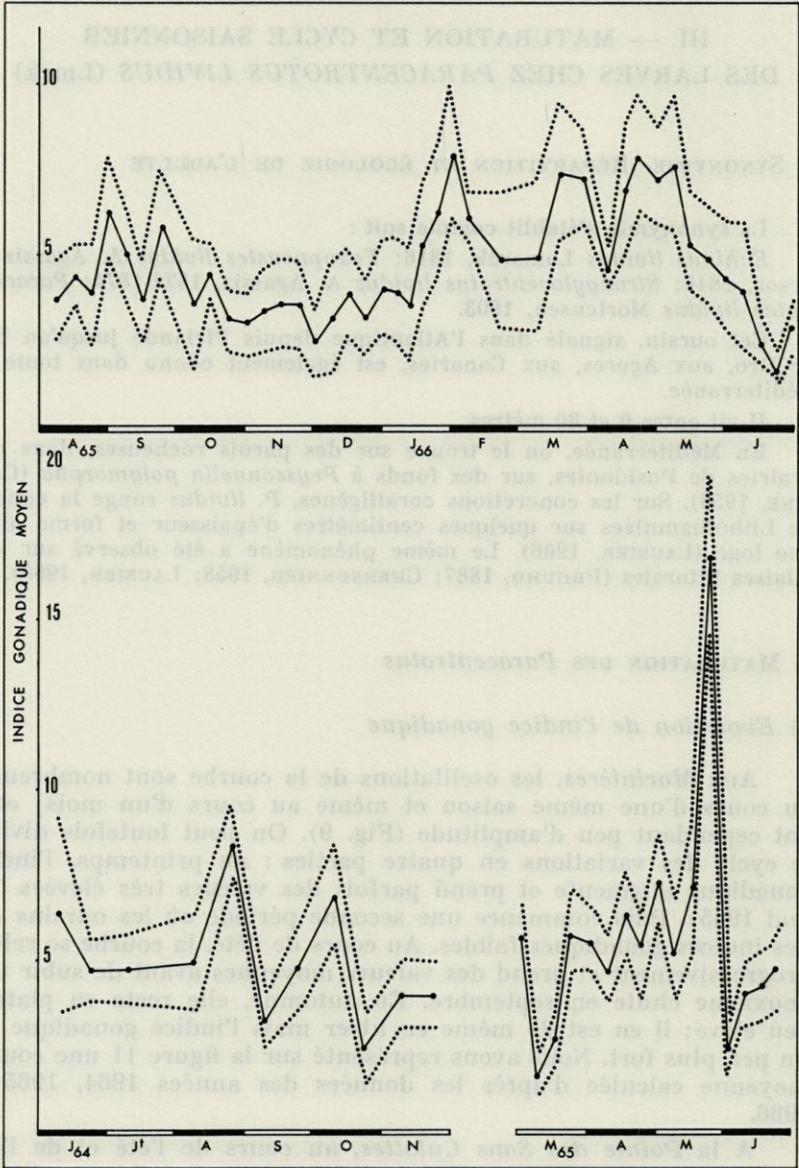


FIG. 9. — Evolution de l'indice gonadique moyen de *P. lividus* aux Mari- nières (juin 1964 - juin 1966). En pointillé : intervalle de confiance à 95 %.

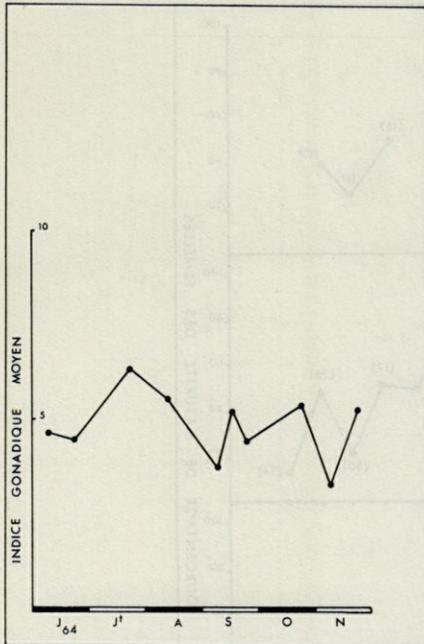


FIG. 10. — Evolution de l'indice gonadique moyen de *P. lividus* à la Pointe des Sans-Culottes (juin-novembre 1964).

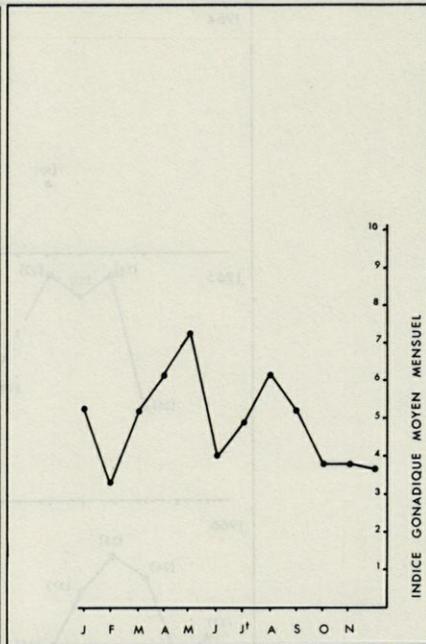


FIG. 11. — Courbe moyenne de l'indice gonadique chez *P. lividus*.

b) Variations du pourcentage de maturité

Au printemps, le pourcentage de femelles mûres est élevé, mais dès la fin de cette saison, il diminue brutalement (Fig. 12). Ce pourcentage n'a pas été déterminé pour le mois de juillet : en 1964, trop peu de femelles ont été récoltées, en 1965 aucune récolte n'a été pratiquée. Cependant au cours des années précédentes, le pourcentage de fécondations artificielles réussies a toujours été très faible. En septembre, le pourcentage de maturité des femelles est de 50 % environ, il diminue à nouveau à la fin de septembre et en octobre. Au cours de l'automne, il reste faible mais, en hiver, il prend des valeurs plus fortes.

c) Résumé du cycle annuel de maturation

La reproduction de *P. lividus* à Villefranche, peut être divisée en plusieurs périodes. Dans la première, hiver et printemps, l'indice gonadique et le pourcentage de maturité des femelles sont élevés

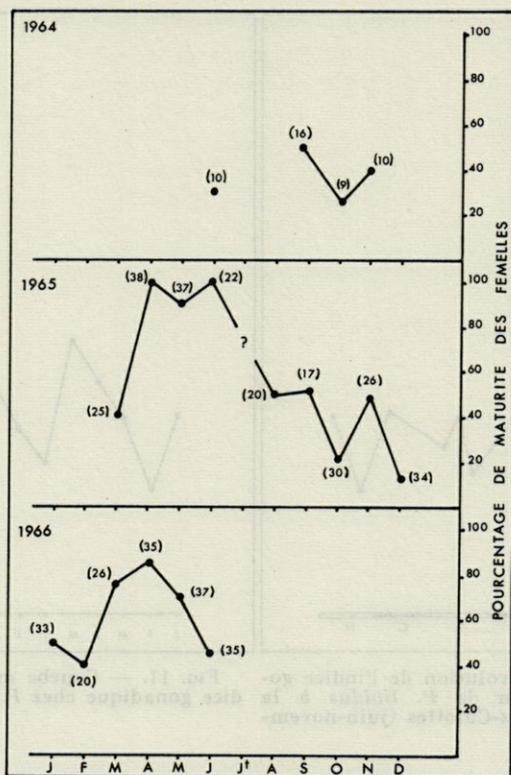


FIG. 12. — Evolution du pourcentage de maturité des femelles de *P. lividus* aux Marinières. Chiffres entre parenthèses : nombre de femelles examinées.

et passent parfois par des valeurs très fortes (mai 1965). Dans la seconde, qui commence dès la fin du printemps, on observe une régression brutale de ces deux paramètres. Au cours de la troisième, fin de l'été, début de l'automne, l'indice gonadique et le pourcentage de maturité subissent un accroissement de faible durée puis régressent à nouveau.

3. CYCLE SAISONNIER DES LARVES

Au *Sémaphore* et à l'*Herbier*, on trouve des larves planctoniques presque toute l'année. Deux périodes de pontes massives peuvent toutefois être distinguées à la fin du printemps et au début de l'automne.

A la fin du printemps, cette période d'abondance est de très courte durée : une quinzaine de jours environ. Du fait de sa brièveté, son existence n'est pas toujours nettement visible sur les graphiques représentant les moyennes mensuelles. Il en est ainsi, par exemple, en 1961. L'examen des résultats, pêche par pêche, nous a montré que les larves étaient rares ou absentes des différents prélèvements effectués au cours du mois de mai. Le 31 mai, à l'Herbier, un grand nombre de très jeunes échinoplutéus de *P. lividus* étaient récoltés. Les pêches effectuées 13 jours plus tard, indiquaient que le phénomène était déjà terminé.

La seconde période d'abondance, celle de l'automne, se prolonge pendant 2 à 3 mois.

Ces périodes d'abondance sont sensiblement les mêmes au Sémaphore et à l'Herbier (Fig. 13).

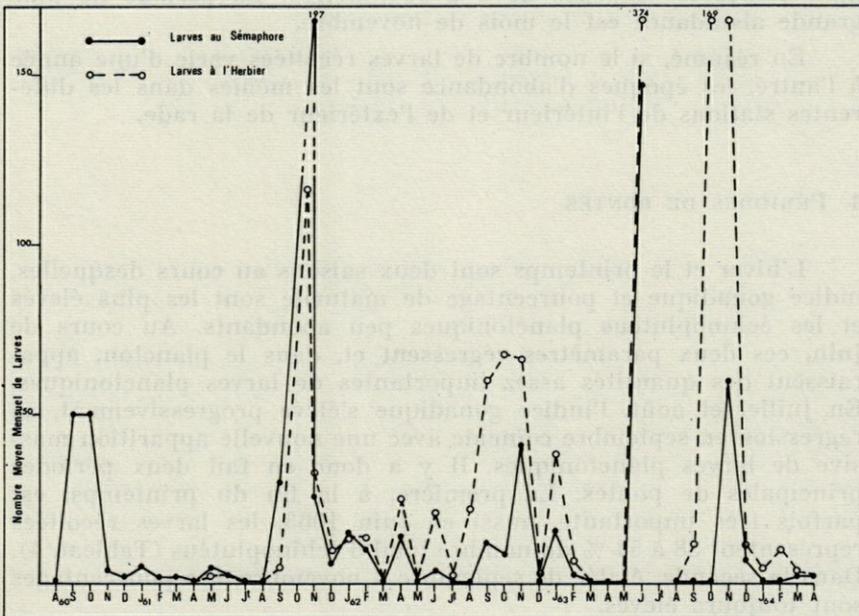


FIG. 13. — Cycle saisonnier des larves de *P. lividus* au Sémaphore (août 1960 - avril 1964) et à l'Herbier (avril 1961 - avril 1964).

En ce qui concerne le *point B*, les larves ont été trouvées également presque toute l'année, sauf en mai et juillet. Les périodes d'abondance sont aussi la fin du printemps et l'automne (Tableau 3).

TABLEAU N° 3

Nombre moyen mensuel de larves de *P. lividus* au Point B

Mois	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
1962					0	1	-	2	15	13	13	1
1963	-	-	1	-		69	-	-	3	105	7	1
1964	1	1	2	2								

Au point A, dans les pêches effectuées 2 fois par mois à 5 m de profondeur, de mars à mai 1963, nous n'avons pas trouvé d'échinoplutés de *P. lividus*. En juin, toutes les couches prospectées entre 0 et 300 mètres étaient riches en larves. Elles sont absentes en juillet, août et septembre. Enfin, du mois d'octobre 1963 au mois d'avril 1964, des larves, peu nombreuses, ont été récoltées dans toutes les couches de 0 à 500 mètres. La période de plus grande abondance est le mois de novembre.

En résumé, si le nombre de larves récoltées varie d'une année à l'autre, les époques d'abondance sont les mêmes dans les différentes stations de l'intérieur et de l'extérieur de la rade.

4. PÉRIODES DE PONTES

L'hiver et le printemps sont deux saisons au cours desquelles, indice gonadique et pourcentage de maturité sont les plus élevés et les échinoplutés planctoniques peu abondants. Au cours de juin, ces deux paramètres régressent et, dans le plancton, apparaissent des quantités assez importantes de larves planctoniques. En juillet et août, l'indice gonadique s'élève progressivement, sa régression en septembre coïncide avec une nouvelle apparition massive de larves planctoniques. Il y a donc en fait deux périodes principales de pontes. La première, à la fin du printemps, est parfois très importante, aussi en juin 1963, les larves récoltées représentent 38 à 54 % du nombre total d'échinoplutés (Tableau 4). Dans la seconde, étalée de septembre à novembre, ces pourcentages sont toujours élevés.

La ponte du printemps ne correspond pas à celle de jeunes *P. lividus* dont la maturation serait tardive. L'étude de l'évolution de l'indice gonadique moyen de trois classes d'oursins de poids compris entre 10 et 30 grammes, 31 et 60 grammes, 61 et 90 grammes au cours du printemps 1965, le montre bien. L'indice gonadique moyen s'accroît considérablement en mai. Pour les premières classes (Fig. 14) ces valeurs sont presque doublées. La courbe représentant

TABLEAU N° 4

Comparaison des deux périodes de ponte de *P. lividus* au Sémaphore, à l'Herbier et au Point B en 1962 et 1963

	1962		1963		
	Sémaphore	Herbier	Sémaphore	Herbier	Pt B.
$\frac{\text{Nombre total de larves récoltées}}{\text{Nombre total de pêches effectuées}}$	928/108	2,182/102	2,530/111	8,543/111	582/33
Ponte de juin.					
a) $\frac{\text{Nombre de larves récoltées}}{\text{Nombre de pêches effectuées}}$	41/10	210/10	1,371/10	3,741/10	223/3
b) % par rapport au total d'échinoplutés	4 %	9 %	54 %	43 %	38 %
Ponte des mois de septembre à novembre					
a) $\frac{\text{Nombre de larves récoltées}}{\text{Nombre de pêches effectuées}}$	500/29	1,805/29	714/34	4,007/34	351/11
b) % par rapport au total d'échinoplutés	53 %	82 %	28 %	46 %	60 %

les variations des oursins de la troisième classe, plus aplatie, a été établie pour un nombre restreint de *Paracentrotus*. En juin, une régression brutale s'observe pour les oursins de petite et moyenne taille, les valeurs atteintes par l'indice gonadique moyen des *Paracentrotus* de la troisième classe sont également diminuées.

5. ECOLOGIE DES LARVES APRÈS LA PONTE

a) Croissance des larves planctoniques et succession des différents stades dans le temps

Les échinoplutés, obtenus par fécondation artificielle et élevés au laboratoire à la température de 16 °C, ont, au stade IV bras, une taille moyenne de 480 microns. Des conditions de température peu différentes se sont trouvées réalisées dans la mer, au début de novembre 1963. Au cours de cette période, la température a été de l'ordre de 17,5 à 18 °C et, l'examen des larves récoltées dans différentes stations à l'intérieur de la baie, a montré qu'il s'agissait, très probablement, d'une population homogène. Des pêches ont été effectuées les 4, 6 et 8 novembre 1963. Le 4 novembre, la taille moyenne était de $527,50 \pm 3,50$ microns et le 8 de 680 ± 5 microns (Fig. 15).

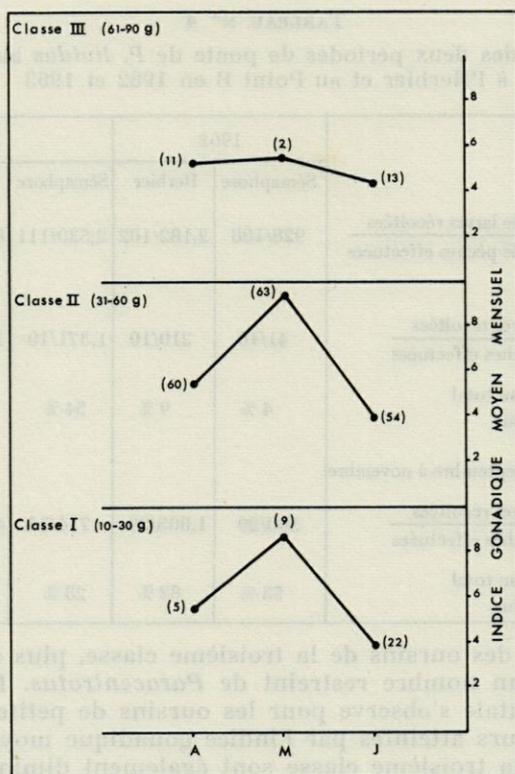


FIG. 14. — Evolution de l'indice gonadique moyen mensuel de trois classes de *P. lividus* (avril, mai, juin 1965). Chiffres entre parenthèses : nombre d'oursins examinés.

Les échinoplutés à VI bras, apparus plus tard, mesuraient 750 microns et ceux à VIII bras, 1 100 microns environ.

La succession dans le temps des différents stades larvaires de *P. lividus* a été suivie, presque jour par jour, en octobre 1961 (Tableau 5).

Du 2 au 5 octobre, des échinoplutés, peu nombreux, appartenant à tous les stades larvaires ont été récoltés. Du 6 au 8, l'agitation violente de la mer n'a pas permis d'effectuer des pêches planctoniques, mais le 9, les larves à IV bras étaient abondantes. Le 14, ce sont les échinoplutés à VI bras qui prédominent : ils appartiennent vraisemblablement à la population de larves apparue le 9 octobre. Donc, à une température de 22 °C, les larves nouvellement écloses forment en six jours une nouvelle paire d'appendices, intervalle de temps identique à celui trouvé pour celles de *A. lixula*

TABLEAU N° 5

Succession dans le temps des différents stades larvaires de *P. lividus*
(Herbier, octobre 1961)

		Octobre 1961												
Jours		2	3	4	5	9	10	11	12	14	16	17	19	20
Température		23°0	23°0	22°9	22°9	22°4	22°4	22°4	22°2	22°2	22°3	22°0	15°3	15°6
Stade à IV bras		8	5	9	15	354	341	124	488	82	11	4	2	-
Stade à VI bras		1	1	1	-	10	13	11	8	300	165	84	2	-
Stade à VIII bras		2	-	2	-	-	2	2	5	10	32	77	-	-
Stade avec épau- lètes ciliées		-	-	3	-	1	-	-	-	8	13	22	-	-

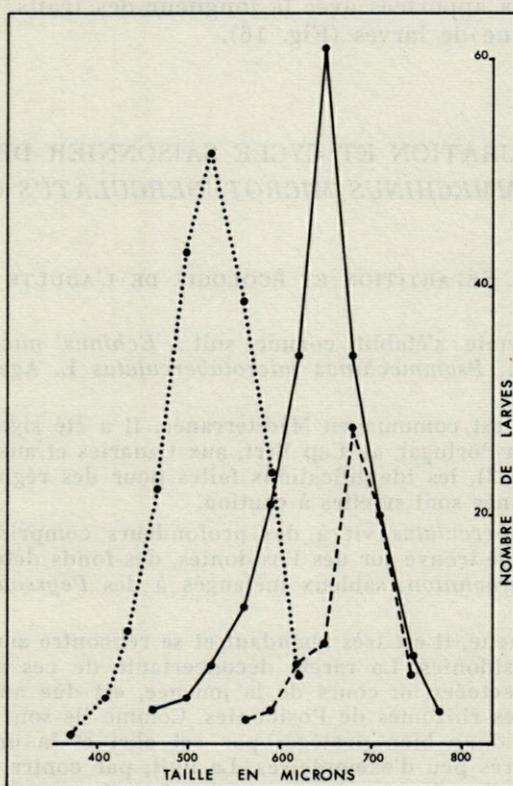


FIG. 15. — Accroissement de taille des larves planctoniques à IV bras de *P. lividus* (4, 6, 8 novembre 1963). Courbe en pointillé : taille des larves récoltées le 4 novembre; courbe en traits pleins : taille des larves du 6 novembre; courbe en traits discontinus : taille des larves du 8 novembre.

se développant à 23 °C (voir Tableau 1). Enfin, l'abondance des échinoplutés à VIII bras dans les pêches effectuées le 16 et le 17 octobre, montre que l'acquisition de la quatrième paire d'appendices pré-oraux est aussi très rapide.

b) Répartition avec la profondeur

Au point B, la couche la plus riche en larves est celle de 0 - 10 m. La densité diminue ensuite progressivement avec la profondeur (Fig. 16).

Au point A, les deux premières couches sont les plus riches en larves. La densité en échinoplutés diminue ensuite avec la profondeur et la couche la plus profonde, 300 - 500 m, compte tenu des corrections apportées avec la longueur des traits, est pratiquement dépourvue de larves (Fig. 16).

IV. — MATURATION ET CYCLE SAISONNIER DES LARVES CHEZ *PSAMMECHINUS MICROTUBERCULATUS* (Blainville)

1. SYNONYMIE. RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE DE L'ADULTE

La synonymie s'établit comme suit : *Echinus microtuberculatus* Blainville, 1825; *Psammechinus microtuberculatus* L. Agassiz et Desor, 1846.

Cet oursin est commun en Méditerranée. Il a été signalé également sur les côtes du Portugal, au Cap Vert, aux Canaries et aux Açores. Pour MORTENSEN (1943), les identifications faites pour des régions en dehors de la Méditerranée sont sujettes à caution.

P. microtuberculatus vit à des profondeurs comprises entre 0 et 100 mètres. On le trouve sur des Posidonies, des fonds détritiques, coralligènes, à *Halarachnion*, sableux mélangés à des *Peyssonnelia* (TORTONESE, 1965).

A Villefranche, il est très abondant et se rencontre surtout dans des prairies de Posidonies. La rareté déconcertante de ces animaux, dans les récoltes effectuées au cours de la journée, est due au fait qu'ils se placent entre les rhizomes de Posidonies. Comme ils sont de très petite taille, ils sont donc bien protégés par cet abri et la drague ne peut ramasser que très peu d'exemplaires. La nuit, par contre, ils remontent le long des feuilles de ces phanérogames et sont, par conséquent, plus faciles à capturer.

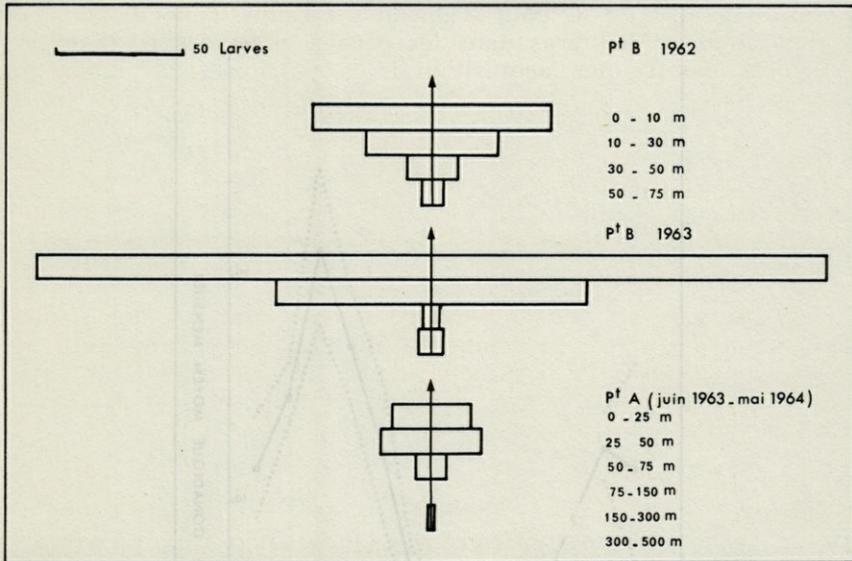


Fig. 16. — Répartition en profondeur des larves de *P. lividus* aux Points B et A.

Point B (1962) : mai, juin, août-décembre; 24 pêches.

Point B (1963) : janvier-juin, août-décembre; 30 pêches.

Point A : juin 1963, août 1963 - mai 1964; 19 pêches.

2. MATURATION DES *Psammechinus*

Les récoltes d'oursins ont eu lieu de mars 1965 à mai 1966. Le calcul de l'indice gonadique moyen a été effectué à partir de mai 1965.

a) Evolution de l'indice gonadique moyen

En mai et juin 1961, l'indice gonadique a des valeurs moyennes. Du mois d'août au mois d'octobre, sa courbe représentative décroît et passe par un minimum en octobre. A partir de novembre commence une période d'accroissement qui atteint un maximum en mars 1966. Enfin, en avril, la courbe s'infléchit et les valeurs de mai sont du même ordre que celles trouvées en mai 1965 (Fig. 17).

b) Etat de maturité des gonades

Le pourcentage d'oursins mûrs, très élevé en avril 1966, décroît brutalement en mai (Fig. 18). Pendant tout l'été ce pourcentage

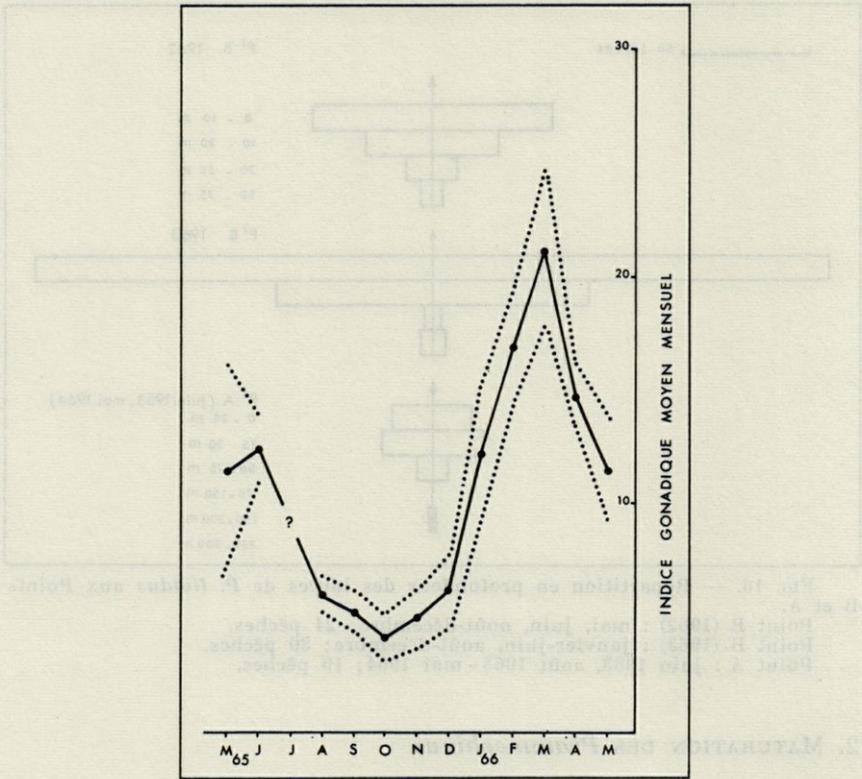


FIG. 17. — Evolution de l'indice gonadique moyen mensuel chez *P. microtuberculatus* (mai 1965 - mai 1966). En pointillé : intervalle de confiance à 95 %.

reste faible : le nombre d'oursins se trouvant au stade 5, stade d'après ponte, devient de plus en plus élevé et parvient à un maximum en octobre. Le pourcentage de maturité est nul chez les femelles pendant tout l'automne, au mois de novembre chez les mâles. Tous les oursins examinés au cours de ce mois se trouvaient au stade 1. Mais la gamétogenèse a lieu rapidement et, au mois de janvier 1966, 50 % de mâles sont mûrs. Ce pourcentage de maturité sera atteint par les femelles, un mois plus tard.

c) Résumé du cycle annuel de maturation

L'analyse de l'évolution annuelle de l'indice gonadique et des variations saisonnières du pourcentage de maturité montrent que c'est au cours de l'hiver que la maturation est atteinte. La ponte

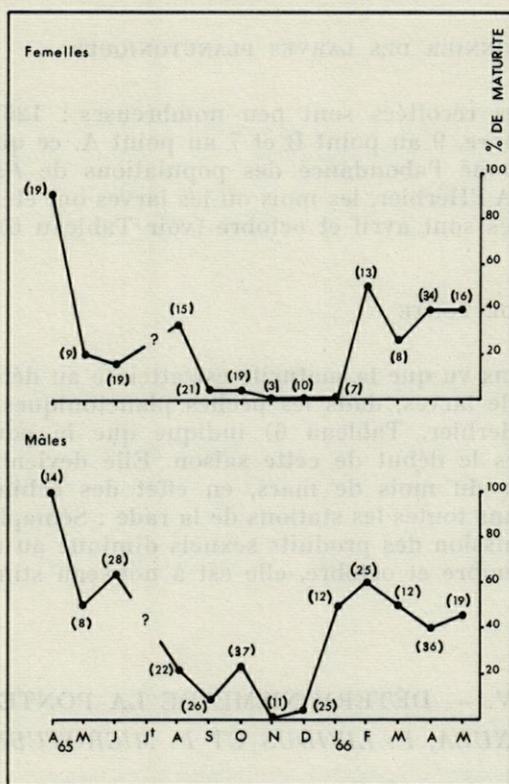


FIG. 18. — Evolution du pourcentage de maturité des femelles et des mâles chez *P. microtuberculatus*. Chiffres entre parenthèses : nombre d'oursins examinés.

est déclenchée à la fin de l'hiver ou au début du printemps et se prolonge en été. Une période de repos sexuel commence à la fin de l'été.

TABLEAU 6

Présence des larves de *P. microtuberculatus* au Sémaphore, à l'Herbier, aux Points B et A.

Mois	J	F	M	A	M	J	J'	A	S	O	N	D
Sémaphore	-	-	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-
Herbier	+	+	+	++	+	+	-	-	+	++	-	-
Point B	-	-	+	-	+	+	-	+	-	-	-	-
Point A	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-

3. CYCLE SAISONNIER DES LARVES PLANCTONIQUES

Les larves récoltées sont peu nombreuses : 126 à l'Herbier, 24 au Sémaphore, 9 au point B et 7 au point A, ce qui est surprenant étant donné l'abondance des populations de *Psammechinus* dans la rade. A l'Herbier, les mois où les larves ont été relativement plus fréquentes sont avril et octobre (voir Tableau 6).

4. PÉRIODES DE PONTE

Nous avons vu que la maturité est atteinte au début de l'hiver. La présence de larves, dans les pêches planctoniques, dès le mois de janvier (Herbier, Tableau 6) indique que la ponte est aussi déclenchée dès le début de cette saison. Elle devient plus importante à partir du mois de mars, en effet des échinoplutés ont été récoltés dans toutes les stations de la rade : Sémaphore, Herbier, Point B. L'émission des produits sexuels diminue au cours de l'été mais en septembre et octobre, elle est à nouveau stimulée.

V. — DÉTERMINISME DE LA PONTE

CHEZ *A. LIXULA*, *P. LIVIDUS* ET *P. MICROTUBERCULATUS*

Chez *A. lixula*, *P. lividus* et *P. microtuberculatus*, une ponte se traduit par une régression brutale de l'indice gonadique accompagnée d'une apparition importante, dans le plancton, de larves au stade IV bras. Nous comparerons nos résultats avec les travaux, peu nombreux, qui apportent des indications sur la maturation des gonades et le cycle d'apparition des larves de ces trois oursins (tableau n° 7). Cette confrontation nous donnera les bases d'une discussion sur le déterminisme de la ponte.

Avant cette discussion, précisons le sens de deux termes utilisés. Nous avons vu que chez *A. lixula* et *P. lividus*, il existe, toute l'année, des femelles mûres capables de donner, après fécondation artificielle, des échinoplutés viables. Nous avons noté également que c'est au cours d'une période plus restreinte, limitée à quelques mois, que cet état de maturité est atteint par la majeure partie de la population. C'est cette période plus restreinte qui correspond en fait à la *période de maturité* d'une population déterminée; celle beaucoup plus étendue qui englobe les phénomènes de pré-maturation, de

TABLEAU 7

Comparaison des périodes de maturité, de reproduction et des cycles saisonniers des larves planctoniques de *A. lixula*, *P. lividus*, *P. microtuberculatus*.

Mois	J	F	M	A	M	J	Jt	A	S	O	N	D	
<i>A. lixula</i>													
Villefranche s/mer	-----					+	++	++	++	+	+	±	
Naples (LO BIANCO, 1909)	-----												
Messine (MORTENSEN, 1898)	-----										+	+	+
<i>P. lividus</i>													
Villefranche s/mer	+	±	±	±	±	±	++	±	±	+	++	++	
Rovinj (KEČKEŠ, 1966)	-----												
Naples (RUNNSTRÖM, 1936)	-----												
Alger (ROSE, 1926)	+	+	+	-----									
Arcachon (LUBET, 1953)	+			-----									
<i>P. microtuberculatus</i>													
Villefranche s/mer	±	+	+	++	+	+	±	±	+	++	-----		
Trieste (MORTENSEN, 1898)	-----				+	+	-----						
Naples (RUNNSTRÖM, 1936)	-----												

En traits pleins : période de maturité des oursins. Présence des larves planctoniques : ++ très abondantes, ± rares.

maturation et de ponte sera appelée sous le nom plus général de *période de reproduction*.

A. lixula, à Naples et à Villefranche, donne de bonnes fécondations artificielles toute l'année, le pourcentage d'oursins mûrs étant plus élevé, à Villefranche, de mars à juin. Dans cette localité, les larves planctoniques font leur apparition au début de l'été. A Messine, elles ont été récoltées en automne (MORTENSEN, 1898) et à Alger (ROSE, 1926) elles sont absentes des pêches effectuées de décembre à avril. Il semble donc que dans la Méditerranée occidentale, il n'y a pas de ponte au cours de l'hiver et du printemps.

P. lividus, à Naples, est mûr de novembre à mai (KOEHLER, 1916; RUNNSTRÖM, 1936). Dès mai, la production des cellules sexuelles cesse,

cependant un petit nombre d'oursins donne, au cours de l'été, de bonnes fécondations artificielles. Pour ces deux auteurs, en septembre et octobre, une autre catégorie d'oursins parvient à maturité. KOEHLER (1916) conclut que, dans l'ensemble, la synchronisation de la maturation est disparate. A Villefranche, l'évolution est tout à fait comparable, mais à Rovinj (KEČKEŠ, 1966) la période de repos sexuel est décalée vers l'automne. Enfin, à Roscoff (NEEFS, 1938), le maximum d'activité sexuelle a lieu en été. Les larves planctoniques ont été signalées au printemps, à Archon.

P. microtuberculatus est mûr, à Villefranche, du mois de janvier au mois d'août et, à Naples (RUNNSTRÖM, 1936), de janvier à mai. Les larves planctoniques ont été récoltées dans le plancton de Villefranche du mois de janvier au mois d'octobre, elles sont rares ou absentes au cours des mois les plus chauds. A Trieste (MORTENSEN, 1898), elles sont présentes en avril et mai.

Pour *A. lixula*, il existe un décalage très net entre les périodes de maturité des oursins et celles où les larves sont présentes dans le plancton. Ce décalage s'observe aussi chez *P. lividus*. Nous avons noté, en effet, une diminution du nombre des échinoplutés planctoniques en hiver et au début du printemps, au moment où le pourcentage d'oursins mûrs est le plus élevé. Cette rétention des gamètes est-elle due à des conditions défavorables du milieu environnant ? C'est ce que nous avons essayé d'analyser.

A) CAS DE *A. lixula*

Deux hypothèses peuvent expliquer cette localisation des larves planctoniques dans une période restreinte :

1) Les oursins pondent toute l'année mais leurs larves ne sont capables de mener une vie planctonique qu'au cours de l'été et de l'automne;

2) Le déclenchement de la ponte ne se produit que lorsque certaines conditions du milieu ambiant se trouvent réunies.

Examinons la première hypothèse

Deux facteurs peuvent empêcher le développement des larves en hiver et au printemps : la température relativement basse et l'absence de nourriture convenable. Les températures les plus basses relevées en hiver dans la rade de Villefranche, sont de l'ordre de 12 °C. Or RUNNSTRÖM (1929), expérimentant à Monaco, au cours des mois de janvier et février, sur *A. lixula*, a trouvé que le développement larvaire s'effectuait normalement en hiver à des températures dont les limites sont 8 et 29 °C. Ce n'est donc vraisemblablement

pas les températures plus froides de cette saison qui empêchent le développement larvaire.

La seconde hypothèse

La ponte serait limitée dans le temps et son déclenchement serait subordonné à des facteurs du milieu environnant. Quels sont ces facteurs et comment peuvent-ils intervenir ?

a) *La nutrition*

L'indice gonadique de *A. lixula* s'accroît de façon considérable en quelques mois. Les gonades représentent environ le sixième du poids humide de l'animal mûr, un vingtième à un trentième du poids humide chez l'oursin qui vient de pondre. On pourrait supposer que le déclenchement de la ponte est provoqué par le dépassement d'un seuil donné de l'indice gonadique. L'existence de pontes secondaires, au moment où cet indice gonadique a encore des valeurs relativement faibles, ne permet pas de retenir cette hypothèse.

b) *L'agitation de la mer*

HARVEY (1956) cite une observation de MONROY selon laquelle, à Naples, les oursins pondent après une tempête. A Villefranche, c'est également une opinion très répandue. L'apparition soudaine de quantités plus importantes de larves à IV bras peut indiquer l'existence d'une ponte plus récente. De plus, la taille des échinoplutés ou la présence de stades non encore parvenus à la forme plutés, peuvent assurer cette hypothèse. L'examen de toutes les pêches planctoniques effectuées de janvier 1961 à avril 1964 montre qu'il y a lieu de distinguer deux périodes où le comportement de *A. lixula* est différent. Au cours de la première (mi novembre - mai) aucune apparition de larves, même en quantités très faibles, n'a été décelée quelle que soit l'agitation de la mer. Pour la seconde période (juin-novembre), dans l'examen des résultats il faut tenir compte d'un facteur, la proximité dans le temps de pontes importantes. Six pontes d'intensité 5 (voir tableau n° 8) ont eu lieu par mer calme. Pour une agitation de 6 à 12 heures, nous avons noté une poussée larvaire pour huit observations. Pour une agitation de 24 heures ou plus, quatre pontes d'intensité 4 ont été décelées pour neuf observations. Dans quatre autres cas, l'absence ou le petit nombre de larves à IV bras est due au fait que des pontes importantes avaient été déclenchées peu de jours auparavant, les oursins se trouvaient donc au stade 5 (FUJI, 1960), stade d'après ponte, ou au stade 1.

TABLEAU 8

Agitation de la mer et présence des larves à IV bras de A. lixula.
Agitation de la mer : mer 4 ou 5 × durée du phénomène.

Stade I : agitation de 6 heures; II : agitation de 12 heures; III : agitation de 24 heures; IV : agitation de 36 heures; V : agitation de 48 heures; VI : agitation de plus de 48 heures.

Intensité de la ponte \ Agitation	0 I II III IV V VI							0 I II III IV V VI						
	absence de ponte	0	4	15	11	5	4	3	1	2				
Stade 1 : 1 à 10 larves								1	2			1		1*
Stade 2 : 11 à 20 l.										2	1*			
Stade 3 : 21 à 50 l.								1						
Stade 4 : 51 à 100 l.												2	1	1
Stade 5 : plus de 100 l.								6	1					
	mi-novembre à mai							juin à novembre						

* des pontes importantes (stade 5) ont eu lieu moins de 8 jours auparavant.

Au cours de l'été et au début de l'automne, période au cours de laquelle les pontes ont lieu généralement, une agitation de la mer d'une durée de 24 heures au moins, déclenche souvent une ponte plus ou moins importante. Cependant, la présence de nombreuses poussées larvaires par mer calme, montre que ce facteur n'a qu'une action adjuvante.

c) Stimulation d'origine chimique

Cette stimulation a été mise en évidence de façon expérimentale par Fox (1924) sur un groupe de *P. lividus*, et une ponte d'oursins mâles ou femelles a été déclenchée « in situ » en répandant au voisinage des oursins une dilution des produits sexuels du sexe opposé (KEČKEŠ *et alii*, 1966).

Cette stimulation, cependant, doit être considérée également comme un facteur adjuvant, car d'autres doivent intervenir pour inciter la ponte du premier oursin.

d) Variations de salinité

MATHIAS et EUZET (1955) trouvent que des changements de salinité très faibles affectent gravement *A. lixula* : le passage de ces oursins de l'eau de la Méditerranée à celle de l'étang de Thau provoque leur mort dans un délai de temps court. Malheureusement, il n'y a pas d'indications concernant le déclenchement de la ponte.

A Villefranche, les variations annuelles de salinité sont faibles (écart inférieur à 2 ‰). Une technique souvent utilisée pour provoquer l'émission des produits sexuels d'*Arbacia* mûrs, consiste à les placer sous un filet d'eau douce. Nous avons réalisé quelques expériences, comportant des chocs osmotiques brusques, qui indiquent que le seuil capable de provoquer une ponte est nettement inférieur aux valeurs relevées dans la rade. Ces oursins ont été placés dans des bains de salinité différentes obtenues en ajoutant de l'eau douce à l'eau de mer de la rade (salinité au moment des expériences : 38,3 ‰). Pour une salinité de 14,40 ‰, la ponte est encore immédiate; mais à partir de 22 ‰ le temps qui s'écoule avant l'émission des produits sexuels devient de plus en plus long. On peut supposer que pour les faibles variations de salinité relevées dans la rade, il n'y a pas d'induction à la ponte.

e) Photopériode

La photopériode ou durée relative des jours et des nuits, est un facteur dont l'influence sur les cycles gamétogéniques de quelques animaux vertébrés et invertébrés terrestres et aquatiques, est connue. Pour les Echinodermes, son action a été envisagée par GIESE (1959b) sur un petit nombre d'espèces et par BOOLOOTIAN (1963) sur *Strongylocentrotus purpuratus*.

Sur des *S. purpuratus* mâles, oursins montrant une activité gamétogénique maximale en hiver, BOOLOOTIAN (1963) a observé les effets produits par des cycles photopériodiques différents. A une température de 15 °C, un éclaircissement de 14 heures stimule la production des cellules gonadiques. Au bout de quelques semaines, les oursins sont transférés dans d'autres aquariums où les conditions de température sont identiques mais la durée d'éclaircissement plus brève : 6 heures par 24 heures. C'est le développement des spermatides, spermatocytes et spermatozoïdes qui devient important. La photopériode courte induit la maturation des gamètes de *S. purpuratus*.

Au cours de nos recherches, nous n'avons pas étudié l'action isolée de la photopériode sur l'activité gamétogénique de *A. lixula*. Nous avons vu que la première et la dernière ponte généralisée, indiquée par l'apparition de nombreux échinoplutéus planctoniques à IV bras, ont lieu en juin et novembre, c'est-à-dire au moment où les durées d'éclaircissement sont de 14 et 10 heures environ et l'insolation moyenne de 10 à 5 heures (Chiffres moyens des années 1965 et 1966).

La photopériode doit avoir une action directe ou indirecte (en conditionnant l'abondance des algues ingérées) sur l'activité gamétogénique de *A. lixula* mais elle ne semble pas intervenir dans le déclenchement de la ponte.

f) *Température*

A Villefranche, les larves planctoniques de *A. lixula* ont fait leur première apparition au cours des années 1961, 1962 et 1963 au mois de juin, lorsque la température de l'eau de mer avait atteint 20 °C environ (Voir fig. 6).

Des observations de contrôle, effectuées en 1967, ont confirmé ces résultats. Du 15 juin au 25 juillet 1967, l'évolution de l'indice gonadique moyen et le pourcentage de maturité d'oursins prélevés aux Marinières (emplacement 6 de la carte 1) a été suivie en même temps que l'apparition des larves planctoniques. Jusqu'au 27 juin, l'indice moyen s'accroît légèrement, il subit une régression peu importante le 20 juin, puis recommence une seconde phase d'accroissement qui s'achève le 13 juillet. Le 19, une chute importante, analogue à celles relevées en juillet 1964 et 1965, a été notée (fig. 19). On observe également une diminution assez importante du pourcentage de maturité des femelles le 23 juin mais, très vite, il reprend des valeurs très élevées : 90 à 100 %. Enfin, comme pour l'indice gonadique, une régression brutale a été observée, le 19 juillet. Les larves planctoniques apparaissent pour la première fois le 29 juin. Leur taille moyenne de 475 microns environ, permet de fixer la fin de la phase endotrophe 24 heures auparavant, compte tenu de la température de la couche où elles se sont développées (24° en surface). L'expulsion des gamètes a donc vraisemblablement eu lieu le 16 juin, c'est-à-dire au moment où le pourcentage de maturité des femelles a subi sa première régression, soit douze et trois jours après que la température de l'eau de mer ait atteint 20 °C en surface et à 5 mètres. Enfin, la chute brutale de l'indice gonadique et du pourcentage de maturité des femelles, à la mi-juillet, a été suivie d'une apparition plus importante de jeunes larves planctoniques.

Les dernières poussées d'échinoplutés à IV bras ont lieu au début de l'automne pour des températures de l'ordre de 17 à 18 °C (fig. 20). La différence existant entre les seuils thermiques de la première et de la dernière poussée peut-être expliquée si l'on admet que l'action du stimulus thermique sur l'émission des gamètes ne disparaît pas brutalement lorsque la température devient inférieure au seuil des pontes de l'été.

La répartition de *A. lixula* montre que c'est en Méditerranée et dans la région du Rio de la Plata (TOMMASI, 1966) que cet oursin trouve les températures hivernales les plus faibles : 13 °C en Méditerranée, 10 °C à l'embouchure du Rio de la Plata (fig. 2). Ces limites de répartition des adultes sont probablement liées au seuil thermique du déclenchement de la ponte. Il serait très intéressant

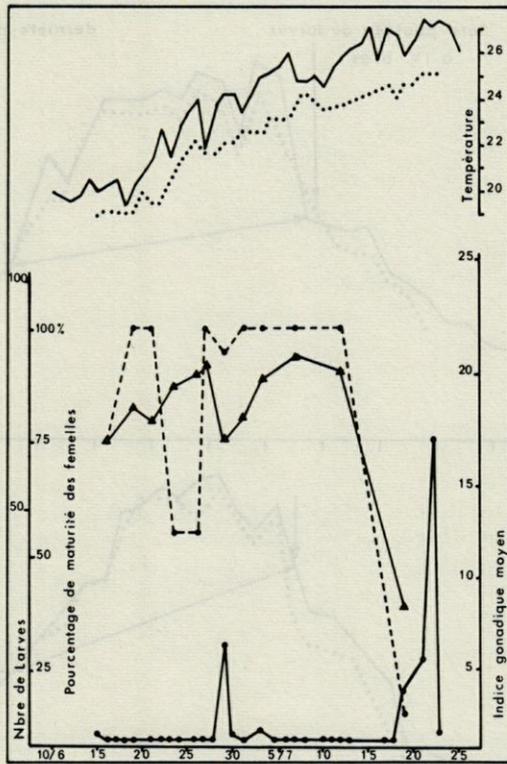


FIG. 19. — Evolution de l'indice gonadique moyen (\blacktriangle — \blacktriangle), du pourcentage de maturité des femelles (\bullet --- \bullet) et apparition des larves planctoniques à IV bras (\bullet — \bullet) de *A. lixula* aux Marinières (15 juin - 25 juillet 1967). En haut du graphique : température en surface au débarcadère de la Station Zoologique (courbe en traits pleins), à 5 m aux Marinières (courbe en pointillés).

de connaître le cycle saisonnier des larves des populations de *A. lixula* qui vivent dans l'embouchure du Rio de la Plata.

B) CAS DE *P. lividus*

Le déterminisme de la ponte chez *P. lividus* est beaucoup plus délicat à interpréter que celui de *A. lixula*. Les résultats des expériences de RUNNSTRÖM (1936) ont même conduit cet auteur à supposer l'existence chez cette espèce, de variétés différentes vivant dans les mêmes conditions écologiques. En effet, RUNNSTRÖM trouve dans une population d'oursins des limites thermiques différentes pour le développement des œufs : en hiver elles sont de 8 et 23 °C ou de 8

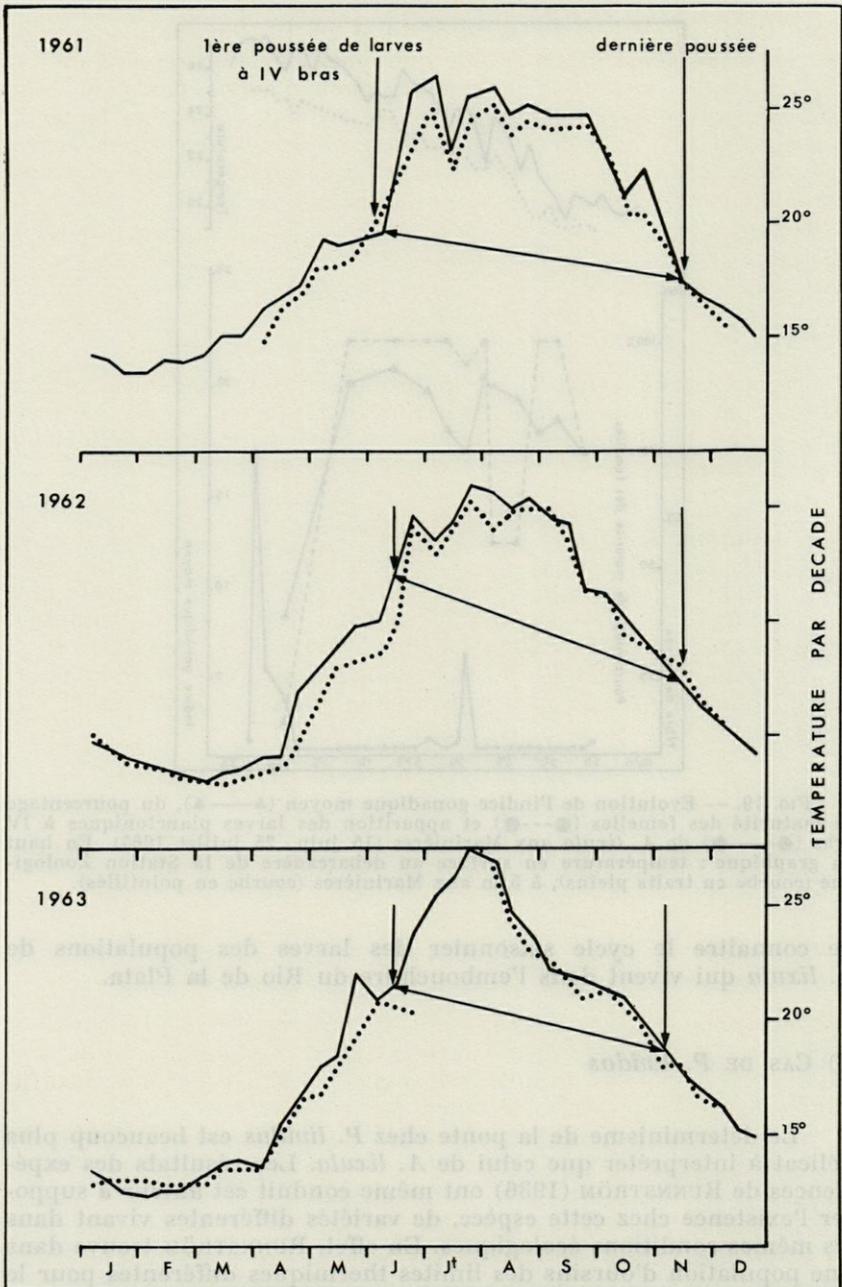


FIG. 20. — Température et cycle d'apparition des larves planctoniques à IV bras de *A. lixula* à l'Herbier. Les flèches indiquent la première et la dernière poussée de larves à IV bras. Courbe en traits pleins : température en surface au débarcadère de la Station Zoologique (BOUGIS, FENAUX, DEZILIÈRE, 1965). Courbe en pointillé : température à 5 mètres à l'Herbier.

et 29 °C, en été de 8 et 29 °C ou de 14 et 29 °C. Nous ne discuterons pas de ce problème; dans l'étude que nous avons entreprise sur les oursins de la baie de Villefranche, nous n'avons pas essayé de retrouver ces différences. Notre objectif étant d'évaluer de façon quantitative, à l'aide de techniques simples, les variations survenues dans le volume et l'état des glandes génitales et leurs rapports avec l'apparition des larves dans le plancton.

Nous envisagerons rapidement le rôle éventuel de différents facteurs externes sur le déclenchement de la ponte.

a) *Nutrition*

Comme pour *A. lixula*, les pontes de l'automne sont déclenchées au moment où l'indice gonadique moyen est encore faible. Ce n'est donc pas le dépassement d'un seuil quantitatif qui incite l'émission des gamètes.

b) *L'agitation de la mer*

Les populations de *P. lividus* ont une répartition verticale plus étagée que celles de *A. lixula*. Il est donc probable que l'agitation de la mer sera plus ou moins sensible suivant la profondeur où vit la population étudiée. De janvier 1961 à avril 1964, le nombre de fois où une apparition de jeunes larves planctoniques a suivi une agitation de plus de 24 heures n'est que de 25 %.

c) *Stimulation d'origine chimique*

Elle a été observée « in situ » (KEČKEŠ *et alii*, 1966) et en aquarium (Fox, 1924). Son action ne fait que généraliser un phénomène déjà ébauché.

d) *Variations de salinité*

MATHIAS et EUZET (1955) ont montré que *P. lividus* résiste mieux que *A. lixula* à un abaissement progressif de la salinité. Les faibles variations de salinité relevées à Villefranche sont insuffisantes pour provoquer le déclenchement de la ponte.

e) *Photopériode*

Les chutes de l'indice gonadique et du pourcentage de maturité de même que l'apparition des larves planctoniques ont lieu au cours de saisons où la durée d'éclairement est différente. L'hypothèse d'un

stimulus photopériodique provoquant l'émission des gamètes ne peut être retenue.

f) *Température*

Le cycle d'apparition des larves planctoniques présente toujours deux périodes d'abondance : la première à la fin du printemps est brève (fig. 21), la seconde à la fin de l'été se prolonge deux à trois mois (septembre-novembre 1960; septembre-novembre 1961; septembre-novembre 1962; septembre-novembre 1963). Le pourcentage de maturité montre des régressions aux mêmes époques. A Villefranche, les pontes ont donc lieu de l'automne au printemps, mais de février à mai elles sont rares et surtout d'intensité très faible (voir fig. 13). Les différences observées entre les périodes d'apparition des larves planctoniques en Méditerranée et en Atlantique permettent de supposer que la température est un des principaux facteurs intervenant dans le déterminisme de la ponte. *P. lividus* qui ne pénètre que dans la zone tout à fait méridionale de la région boréale est mûr et se reproduit au printemps et en été. Une température inférieure à 8 °C est en effet incompatible au développement des œufs de cet oursin (HÖRSTADIUS, 1925; RUNNSTRÖM, 1936). Par contre, en Méditerranée, le développement est théoriquement possible en toutes saisons. Il semble cependant que les températures élevées de l'été et celles des mois les plus froids de l'hiver jouent un rôle inhibiteur dans le déclenchement des pontes.

C) CAS DE *P. microtuberculatus*

Nous avons vu que les périodes de maturité et de ponte coïncident. Les larves planctoniques sont plus rares en été, leur nombre s'élève cependant au cours du mois d'octobre. Cette disparition des échinoplutés, en été, peut s'expliquer. En effet, pour des températures supérieures à 23 °C, le développement embryonnaire est impossible (RUNNSTRÖM, 1936). Or, à Villefranche, cette température critique est dépassée en juillet et août. Les trois larves que nous avons récoltées au Point B en août 1962, entre 30 et 75 mètres, se trouvaient dans une couche d'eau où la température était inférieure à 15 °C.

D) DISCUSSION

La température est le seul facteur dont l'influence sur le déclenchement de la ponte de *A. lixula* et *P. lividus* peut être supposée. Son intervention sur les processus de reproduction de nombreux

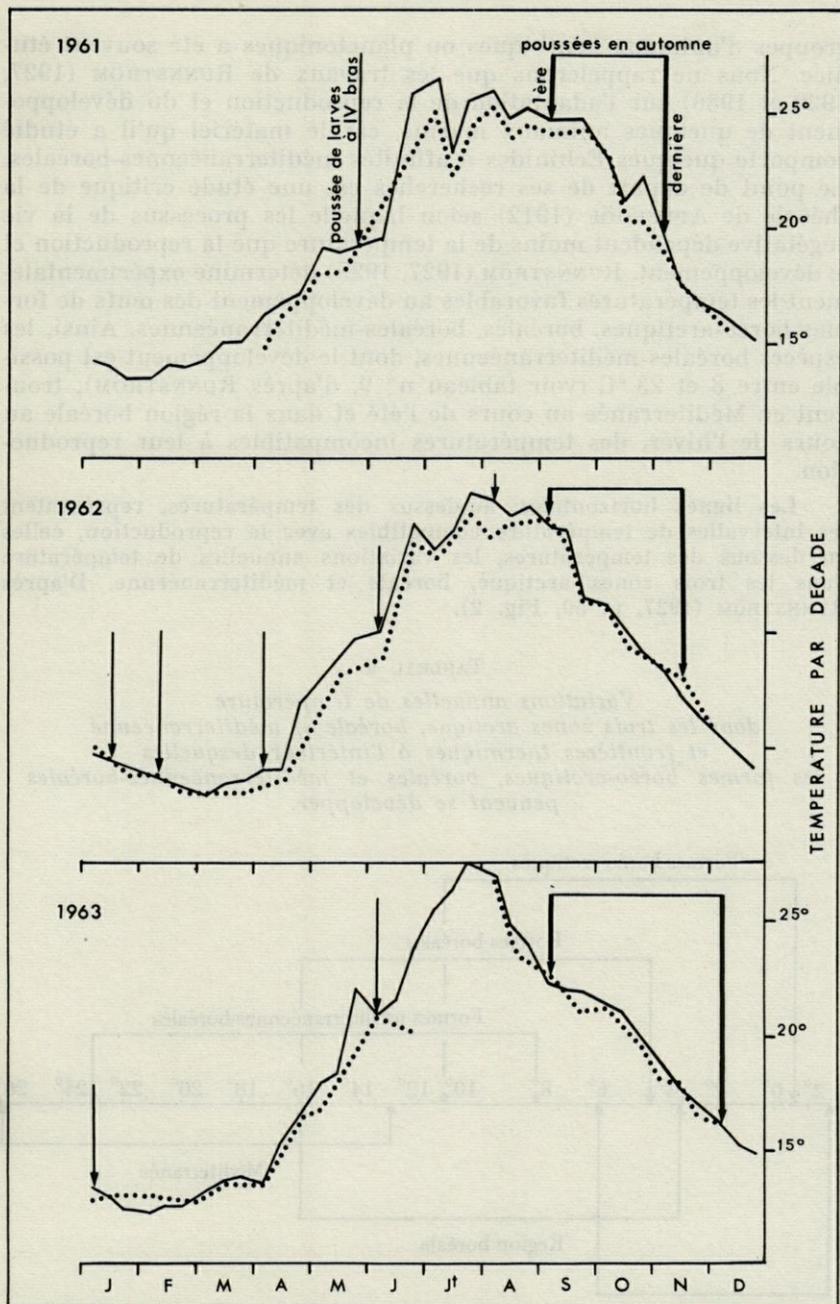
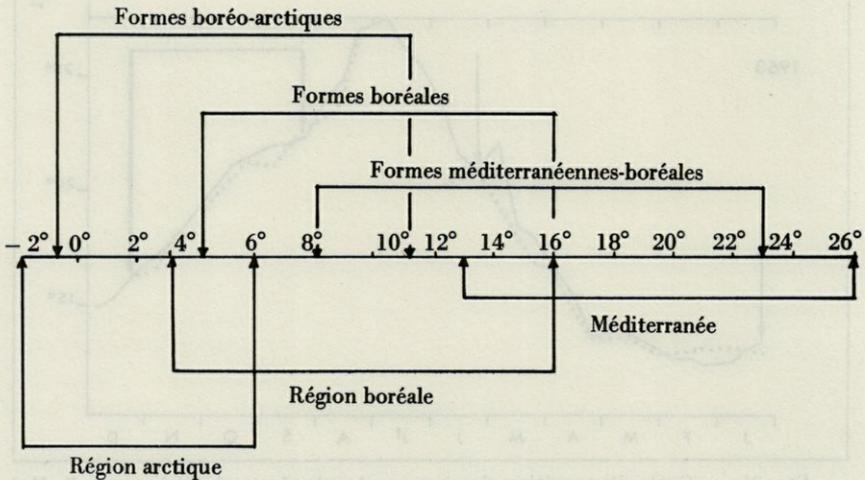


FIG. 21. — Cycle d'apparition des larves planctoniques à IV bras de *P. lividus* à l'Herbier. Les flèches indiquent les poussées de larves à IV bras; celles plus épaisses, la première et la dernière poussée de larves en automne. Courbe en trait pleins : température en surface au débarcadère, courbe en pointillé : température à 5 mètres à l'Herbier.

groupes d'animaux benthiques ou planctoniques a été souvent étudiée. Nous ne rappellerons que les travaux de RUNNSTRÖM (1927, 1929 et 1936) sur l'adaptation de la reproduction et du développement de quelques animaux marins, car le matériel qu'il a étudié comporte quelques Echinides à affinités méditerranéennes-boréales. Le point de départ de ses recherches est une étude critique de la théorie de APPELOÖF (1912) selon laquelle les processus de la vie végétative dépendent moins de la température que la reproduction et le développement. RUNNSTRÖM (1927, 1929) détermine expérimentalement les températures favorables au développement des œufs de formes boréo-arctiques, boréales, boréales-méditerranéennes. Ainsi, les espèces boréales-méditerranéennes, dont le développement est possible entre 8 et 23 °C (voir tableau n° 9, d'après RUNNSTRÖM), trouvent en Méditerranée au cours de l'été et dans la région boréale au cours de l'hiver, des températures incompatibles à leur reproduction.

Les lignes horizontales, au-dessus des températures, représentent les intervalles de température compatibles avec la reproduction, celles en dessous des températures, les variations annuelles de température dans les trois zones arctique, boréale et méditerranéenne. D'après RUNNSTRÖM (1927, p. 50, Fig. 2).

TABLEAU 9
*Variations annuelles de température
 dans les trois zones arctique, boréale et méditerranéenne
 et frontières thermiques à l'intérieur desquelles
 les formes boréo-arctiques, boréales et méditerranéennes-boréales
 peuvent se développer.*



Dans une étude ultérieure RUNNSTRÖM (1936) indique des différences dans les intervalles de température entre lesquelles le développement des œufs d'hiver et des œufs d'été est possible. Ainsi chez *A. lixula*, le développement normal des œufs d'hiver s'effectue entre 8 et 29 °C, celui des œufs d'été entre 14 et 29 °C. Chez *P. lividus*, les œufs d'hiver se développent entre 8 et 23 °C et 8 et 29 °C, ceux d'été entre 8 et 23 °C, 8 et 29 °C, 14 et 29 °C, intervalles différents qui avaient été également trouvés par HÖRSTADIUS (1925). Ces frontières thermiques différentes permettent de supposer l'existence de « races physiologiques » différentes, l'une adaptée aux températures de la Méditerranée, les autres non adaptées (RUNNSTRÖM, 1936).

Ces « races physiologiques » adaptées ou non d'*A. lixula* n'émettent leurs produits sexuels que lorsque la température de l'eau de mer est voisine de 20 °C. Le déclenchement de la ponte a lieu à partir d'un seuil thermique plus élevé que celui du développement des œufs.

Dans le cas de *P. lividus*, les œufs d'hiver peuvent se développer aux températures relevées dans la rade, mais en-dessous d'un minimum de 13,5 °C environ (voir fig. 21) les pontes ne sont pas déclenchées. Pour cette espèce, comme pour *A. lixula*, le seuil de température à partir duquel les pontes ont lieu, est plus élevé que celui du développement des œufs.

VI. — RÉSUMÉ

Les variations saisonnières des gonades chez *A. lixula*, *P. lividus* et *P. microtuberculatus* n'ont été étudiées, jusqu'à présent, qu'au cours de périodes limitées à quelques mois de l'année (KOEHLER, 1916; RUNNSTRÖM, 1936) et les cycles saisonniers de leurs larves planctoniques sont inconnus.

Dans cette note, nous avons précisé les conditions naturelles de la ponte de ces trois oursins en étudiant, de façon régulière, les variations saisonnières des gonades et le cycle saisonnier des larves planctoniques. Pour étudier la maturation des gonades, l'évolution de deux paramètres, indice gonadique (LASKER et GIESE, 1954) et pourcentage de maturité, ont été suivis au cours de périodes de un an à deux ans et demi et de nombreux examens de coupes histologiques ou de frottis de gonades ont été effectués.

Chez *A. lixula*, considéré jusqu'à présent comme sexuellement mûr toute l'année, nous avons observé que, s'il existe en toutes saisons quelques oursins mûrs, la période de maturité en fait s'étend

de mars à juin. Comparé au cycle saisonnier des larves, on constate que la ponte, possible pour la majorité des oursins dès le mois d'avril, n'a cependant lieu que deux mois plus tard. La dernière poussée de très jeunes échinoplutés dans le plancton a lieu en novembre. La période de ponte s'étend donc du mois de juin au mois de novembre. L'écologie des larves après la ponte a été étudiée.

Chez *P. lividus*, considéré jusqu'à présent comme sexuellement mûr au cours de trois saisons : automne, hiver et printemps, nous avons observé deux principales périodes de pontes. L'une, brève, au début de juin, l'autre plus étalée, de la fin de l'été au début de novembre. En hiver et au printemps, les poussées planctoniques de jeunes échinoplutés sont rares, alors que la plupart des oursins sont parvenus à maturité sexuelle. L'écologie des larves après la ponte a été étudiée.

Chez *P. microtuberculatus*, la période de maturité s'étend du mois de janvier au mois de mai. Les larves planctoniques, apparues dès janvier, sont plus abondantes en avril. Une seconde période de ponte, beaucoup moins importante que la première, a lieu en septembre et octobre.

Il existe, dans le cas de *A. lixula*, un décalage entre l'époque où la maturité sexuelle est atteinte par l'ensemble de la population et le moment où les larves apparaissent dans le plancton. Nous avons noté, au cours de nos six années d'observations, que le déclenchement de la ponte a toujours eu lieu lorsque l'eau de mer avait atteint une température voisine de 20 °C. Après avoir passé en revue les différents facteurs susceptibles de limiter la ponte à l'été et au début de l'automne, nous avons émis l'hypothèse qu'elle est sous la dépendance de la température et qu'il existe un seuil thermique voisin de 20 °C, en dessous duquel il n'y a guère d'émissions de produits sexuels.

Dans le cas de *P. lividus*, la rareté des larves planctoniques en hiver et au printemps, leur abondance au mois de juin et au début de l'automne, nous ont montré que les températures de l'hiver, comme celles de l'été, sont peu favorables à l'émission des gamètes.

Il semble donc que dans le cas de *A. lixula* et *P. lividus*, la température puisse intervenir sur le déclenchement de la ponte.

SUMMARY

The seasonal gonadal variations of *A. lixula*, *P. lividus* and *P. microtuberculatus* have only been studied, in the past, during

periods restricted to a few months of year (KOEHLER, 1916; RUNNSTRÖM, 1936) and the seasonal cycles of their planktonic larvae are unknown.

In this note, we have determined the natural conditions of spawning of these three sea urchins by regular study of seasonal gonadal variations and seasonal cycles of their planktonic larvae. For the study of seasonal variations of the gonads, the evolution of two parameters, gonad index (LASKER and GIESE, 1954) and percentage of maturity have been followed during periods of from one to two and half years and many examinations of histological sections or smears of gonads have been made.

In *A. lixula*, previously considered as sexually mature all the year, the period of maturity, in fact, extends from March to June. Compared with the seasonal cycle of larvae, we ascertained that spawning, possible for the majority of the sea urchins from April onwards, usually only takes place two months later. The last growth of very young planktonic echinopluteus occurs in November. The spawning period extends therefore from June to November. The ecology of larvae after spawning has been studied.

In *P. lividus*, previously considered as sexually mature in autumn, winter and spring, we have observed two principal spawning periods. One of these, is brief, at the beginning of June, the other, longer, from the end of summer to the beginning of november. In winter and spring, growths of juvenile planktonic echinopluteus are scarce. The ecology of larvae after spawning has been studied.

In *P. microtuberculatus*, the period of maturity extends from January to May. The planktonic larvae, appearing from January onwards, are most abundant in April. A second period of spawning, much less important than the first, occurs in September and October.

There is, in the case of *A. lixula*, a delay between the moment when sexual maturity is attained by the greater part of the population and that when the larvae appear in the plankton. We have noted, in six years of observation, that the commencement of spawning takes place when the sea water has reached a temperature of about 20 °C. After a review of different factors capable of limiting the spawning in the summer and the beginning of autumn, we have expressed the hypothesis that it is under dependance of temperature and that there exists a critical temperature of about 20 °C below which there is little spawning.

In the case of *P. lividus*, the scarcity of planktonic larvae in winter and spring, their abundance in June and at the beginning of autumn, show that the temperature of winter, as those of summer, are unpropitious for emissions of gametes.

It appears, therefore, that for *A. lixula* and *P. lividus*, temperature can influence the commencement of spawning.

ZUSAMMENFASSUNG

Die jahreszeitlichen Variationen der Gonaden bei *A. lixula*, *P. lividus* und *P. microtuberculatus* sind bisher nur während Perioden studiert worden, die auf einige Monate des Jahres beschränkt waren (KOEHLER, 1916; RUNNOTRÖM, 1936), und die Jahrescyclen ihrer Planktonlarven sind nicht bekannt.

In dieser Notiz haben wir die natürlichen Bedingungen betreffs der Brut dieser drei Seeigel festgelegt, indem wir die jahreszeitlichen Variationen der Gonaden und den jahreszeitlichen Cyklus der Planktonlarven verfolgten. Um die Reifung der Gonaden zu studieren ist die Schwankung der beiden Parameter, des Gonadeindex (LASKER und GIESE, 1954) und des Reifungsprozentsatzes während Perioden von ein- bis zweieinhalb Jahren verfolgt worden. Auch sind zahlreiche Studien histologischer Schnitte und Abstriche der Gonaden erfolgt.

Bei *A. lixula*, bisher als das ganze Jahr hindurch geschlechtsreif betrachtet, haben wir beobachtet, dass wenn auch einige reife Seeigel jederzeit sich finden, die Reifungsperiode tatsächlich von März bis Juni dauert. Wenn man die Laichzeit, welche für die meisten Seeigel von April ab möglich ist, mit dem Saisoncyklus der Larven vergleicht, konstatiert man, dass diese zwei Monate später kommt. Der letzte Schub sehr junger Echinopluteus im Plankton findet im November statt. Die Ökologie der Larven nach dem Laichabsatz ist studiert worden.

Bei *P. lividus*, bisher als geschlechtsreif betrachtet während der drei Jahreszeiten : Herbst, Winter und Frühling, haben wir zwei Hauptperioden für das Laichen beobachtet : die eine kurze, Anfang Juni, die andere, mehr ausgedehnte, vom Sommerende bis Anfang November. In Winter und Frühjahr sind die Planktonschübe junger Echinopluteus selten, während die meisten Seeigel geschlechtsreif geworden sind. Die Ökologie der Larven nach dem Laichen ist studiert worden.

Bei *P. microtuberculatus*, erstreckt sich die Reifepriode von Januar bis Mai. Die Planktonlarven, welche schon im Januar erscheinen, sind zahlreicher im April. Eine zweite Laichzeit, die unbedeutender als die erste ist, findet im September und Oktober statt.

Was *A. lixula* betrifft, besteht eine Verschiebung zwischen der Zeit, in welcher die Geschlechtsreife bei der ganzen Bevölkerung erreicht ist, und der zu welcher die Larven im Plankton erscheinen. Sechs Jahre hindurch haben wir beobachtet, dass das Laichen immer ausgelöst wird wenn das Meerwasser eine Temperatur von ungefähr 20 °C erreicht hat. Nachdem wir die verschiedenen Umstände in Betracht gezogen haben, welche die Laichzeit auf den Sommer und Herbstanfang beschränken, sind wir zur Hypothese gelangt, dass sie von der Temperatur abhängig ist, und dass eine Wärmeschwelle um 20 °C besteht, unter welcher Geschlechtsprodukte kaum entleert werden.

Was *P. lividus* anbelangt, so hat uns das seltene Vorkommen der Planktonlarven im Winter und Frühjahr, ihre Häufigkeit im Juni und Herbstanfang gezeigt, dass die winterlichen wie die sommerlichen Jahreszeiten dem Ablegen der Gameten wenig günstig sind.

Es scheint also, dass bei *A. lixula* und *P. lividus* die Temperatur einen Einfluss auf die Auslösung der Brut haben kann.

BIBLIOGRAPHIE

- APPELLÖF, A., 1912 *. Ueber die Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Verbreitung mariner Tierformen. *Verh. des VIII Intern. Zool-Kongr. zu Graz* : 303-311.
- ATKINS, W.R.G., 1922. The preparation of permanently non-acid formalin for preserving calcareous specimens. *J. Mar. biol. Assoc. U.K.*, 12 : 792-794.
- BOOLOOTIAN, R.A., 1963. Response of the testes of purple sea urchins to variations in temperature and light. *Nature, London*, 4.865 (197) : 403.
- BOUGIS, P., 1967. Utilisation des pluteus en écologie expérimentale. *Helv. wiss. Meeresunters.*, 15 : 59-68.
- BOUGIS P., L. FENAUX, M. DEZILIÈRE, 1965. Conditions hydrologiques à Villefranche-sur-Mer pendant les années 1961, 1962 et 1963. *Cah. Océan.*, XVII, 10 (décembre 1965) : 685-701.
- BUTCHER, R.W., 1959. An undescribed species of *Dunaliella* from the Cambridge collection of algae. *Hydrobiologia*, XII : 249-250.
- CARPINE, C., 1958. Recherches sur les fonds à *Peyssonnelia polymorpha* (Zan) Schmitz dans la région de Marseille. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, 1125, 50 p.

* Cité par RUNNSTRÖM, 1927.

- CHERBONNIER, G., 1958. Faune marine des Pyrénées orientales. Fasc. 2, Echinodermes. Suppl. *Vie et Milieu*, 67 p.
- FENAUX, L., 1962. Sur le cycle annuel de l'oursin *Arbacia lixula* (L.). *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 254: 1333.
- FENAUX, L., 1966. Modalités de la ponte chez l'oursin *Arbacia lixula* (L.). *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 262: 1488.
- FOX, H.M., 1924. The spawning of Echinoids. *Proc. Cambridge Phil. Soc. (Biol. Sci.)*, I: 71-74.
- FUJI, A., 1960. Studies on the biology of the sea urchin. I. Superficial and histological changes in gametogenic process of two sea urchins, *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius*. *Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ.*, 11 (1): 1-14.
- GIESE, A.C., 1959a. Comparative Physiology: Annual reproductive cycles of marine invertebrates. *Ann. Rev. Physiol.*, 21: 547-576.
- GIESE, A.C., 1959b. Reproductive cycles of some west coast invertebrates. In "Photoperiodism and related phenomena in plants and animals". Ed. by Withrow. *Publ. Amer. Ass. Adv. Sci.*, 55: 625-638.
- HARVEY, E.B., 1956. The American *Arbacia* and other sea urchins. Princeton, Princeton Univ. Press, 298 p.
- HÖRSTADIUS, S., 1925. Temperaturanpassung bei den Eiern von *Paracentrotus lividus* Lk. *Biologia generalis*, vol. I: 523-536.
- KEČKEŠ, S., 1966. Lunar periodicity in sea urchins. *Zeits. f. Naturforsch.*, 21 b, (11): 1100-1101.
- KEČKEŠ, S., B. OZRETIČ, Č. LUCU, 1966. About a possible mechanism involved in the shedding of sea urchins. *Experientia* (Basel), XXII: 146.
- KEMPF, M., 1962. Recherches d'écologie comparée sur *Paracentrotus lividus* (Lmk) et *Arbacia lixula* (L.). *Rec. Trav. St. mar. End.*, 25 (39): 47-116.
- KOEHLER, O., 1916. Ueber die Ursachen der Variabilität bei Gattungsbastarden von Echiniden. *Zeits. f. Induk. Abstam. u. Vererbungs.*, 15: 1-163, 177-295.
- KOEHLER, R., 1921. Faune de France I. Echinodermes. 208 p. Paris, P. Lechevallier éd.
- LAFON, M., M. DURCHON, Y. SAUDRAY, 1956. Recherches sur les cycles saisonniers du plankton. *Ann. Inst. Océan.*, 31 (3): 125-230 (Larves d'Echinodermes: 174-175).
- LASKER, R., A.C. GIESE, 1954. Nutrition of the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab.*, Woods Hole, 106 (3): 328-340.
- LAUBIER, L., 1966. Le coralligène des Albères. Monographie biocénotique. *Ann. Inst. Océan.*, 43: 137-316.
- LO BIANCO, S., 1909. Notizie biologiche riguardante specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del Golfo di Napoli. *Mitt. Zool. Sta. Neapel*, 19 (4): 761 p. (Echinodermes: 556-566).

- LUBET, P., 1953. Variations saisonnières du zooplancton du bassin d'Archachon. *Bull. Soc. Zool. France*, **78** : 204-216. (Larves d'Echinodermes : 213).
- MATHIAS, P., L. EUZET, 1955. Sur la résistance de quelques Echinodermes aux variations de salinité de l'eau de mer. *Naturalia Monspeliensia*, ser. Zool., **I** : 117-130.
- MOORE, H.B., 1934. A comparison of the biology of *Echinus esculentus* in different habitats. Part I. *J. Mar. biol. Assoc. U.K.*, **19** : 869-881.
- MOORE, H.B., 1935. A comparison of the biology. Part II. *J. Mar. biol. Assoc. U.K.*, **20** : 109-128.
- MOORE, H.B., 1937. A comparison of the biology. Part III. *J. Mar. biol. Assoc. U.K.*, **21** : 711-719.
- MORTENSEN, T., 1898. Die Echinodermenlarven der Plankton-Expedition. *Ergebn. d. Plankton-Exp. der Humbolt-Stiftung.*, **II J.**, 120 p.
- MORTENSEN, T., 1935. A Monograph of the Echinoidea. II. Bothriocidaroida, Melonechinoida, Lepidocentroida, Stirodonta. Copenhagen, C.A. Reitzel Publisher.
- MORTENSEN, T., 1943. A Monograph of the Echinoidea. III₃ Camarodonta II. Echinidae, Strongylocentrotidae, Parasalenidae, Echinometridae. Copenhagen, C.A. Reitzel Publisher.
- NEEFS, Y., 1938. Remarques sur le cycle sexuel de *Strongylocentrotus lividus* dans la région de Roscoff. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **206** : 775.
- PETIT, G., C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, P. BOUGIS, 1950. Le fichier faunistique du laboratoire Arago. *Vie et Milieu*, **I** : 356-360.
- PROUHO, H., 1887. Recherches sur le *Dorocidaris papillata* et quelques autres Echinides de la Méditerranée. *Arch. Zool. exp. gén.*, sér. 2, **V** : 213-380.
- PRUVOT, G., 1895. Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (Golfe du Lion). *Arch. Zool. exp. gén.*, 3^e sér., **III** : 629-658.
- PRUVOT, G., 1897. Essai sur les fonds et la faune de la Manche occidentale (Côtes de Bretagne) comparés à ceux du Golfe du Lion. *Arch. Zool. exp. gén.*, 3^e sér., **V** : 511-660.
- ROSE, M., 1926. Le plancton d'Alger pendant le mois de décembre. *Bull. Soc. Hist. Nat. Alger*, **17** : 44-48, 57-62.
- ROSE, M., 1926. Le plancton de la baie d'Alger pendant le mois de février. *Ibid.* : 98-103, 140-145.
- ROSE, M., 1926. Le plancton de la baie d'Alger pendant le mois d'avril. *Ibid.* : 160-164.
- RUNNSTRÖM, S., 1927. Ueber die Thermopathie der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere in Beziehung zu ihrer geographischen Verbreitung. *Bergens Mus. Aarb. Naturv. Rekke*, n° 2 : 1-67.
- RUNNSTRÖM, S., 1929. Weitere Studien die Temperaturanpassung der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere. *Bergens Mus. Aarb. Naturv. Rekke*, n° 10 : 1-46.

- RUNNSTRÖM, S., 1936. Die Anpassung der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere ab die Temperaturverhältnisse verschiedener verbreitungs gebiete. *Bergens Mus. Aarb. Naturv. Rekke*, n° 3 : 1-36.
- SVERDRUP, H.M., M.W. JOHNSON, R.L. FLEMING, 1946. The Oceans : their Physics, Chemistry and General Biology. 4° édition. New York, Prentice Hall Inc., 1077 p.
- TOMMASI, L.R., 1966. Lista dos equinoides recentes do Brasil. *Contrôes Inst. Oceanogr. Univ. S. Paulo, sér. Ocean. Biol.*, (11) : 50 p.
- TORTONESE, E., 1965. Echinodermata. *Fauna d'Italia*, VII, 424 p. Ed. Calderini, Bologna.

Reçu le 15 janvier 1968.