

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN PRODUCTIVITÉ AQUATIQUE

PAR

ANDRÉ MARTEL

B. Sc. en biologie

CYCLE ET COMPORTEMENT DE REPRODUCTION DU NÉOGASTÉROPODE

Buccinum undatum L. DANS LE GOLFE DU SAINT-LAURENT

AVRIL 1985



Mise en garde/Advice

Afin de rendre accessible au plus grand nombre le résultat des travaux de recherche menés par ses étudiants gradués et dans l'esprit des règles qui régissent le dépôt et la diffusion des mémoires et thèses produits dans cette Institution, **l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** est fière de rendre accessible une version complète et gratuite de cette œuvre.

Motivated by a desire to make the results of its graduate students' research accessible to all, and in accordance with the rules governing the acceptance and diffusion of dissertations and theses in this Institution, the **Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** is proud to make a complete version of this work available at no cost to the reader.

L'auteur conserve néanmoins la propriété du droit d'auteur qui protège ce mémoire ou cette thèse. Ni le mémoire ou la thèse ni des extraits substantiels de ceux-ci ne peuvent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

The author retains ownership of the copyright of this dissertation or thesis. Neither the dissertation or thesis, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

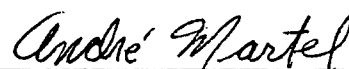
RÉSUMÉ

Un programme d'échantillonnage en plongée sous-marine dans le secteur de l'archipel de Mingan a permis de démontrer que l'activité de reproduction du Prosobranché carnivore *Buccinum undatum* L. obéit à un cycle annuel bien défini. L'étude des variations de la masse de l'ovaire, du testicule, de l'oviducte palléal et de la vésicule séminale, en parallèle avec l'étude histologique des gonades, a permis de déterminer les périodes de copulation, de ponte et de gamétogénèse. La reproduction a lieu à la fin du printemps et durant l'été. Vers la mi-mai débute la période de copulation qui montre un maximum d'activité au cours du mois de juin pour se terminer vers la fin du même mois. Quelques jours à peine après l'accouplement les femelles peuvent pondre et leur capacité de conserver les spermatozoïdes pendant plusieurs semaines permet une période de ponte prolongée; celle-ci, après une période d'activité maximale survenant en fin juin-début juillet, peut se continuer parfois jusqu'à la fin d'août. L'emmagasiner des spermatozoïdes dans la vésicule séminale du mâle, plusieurs mois avant la copulation, a aussi permis d'expliquer une particularité unique dans la stratégie de reproduction chez le buccin en ce qui concerne le développement du testicule comparé à celui de l'ovaire. Le cycle de développement et de gamétogénèse de ces deux organes est totalement inversé puisqu'au moment où l'ovaire est mature (fin de la vitellogénèse) et atteint sa plus grande taille (en hiver), le testicule du mâle est petit et non-développé. L'inverse se produit durant l'été où l'ovaire est dépensé et petit après la ponte, alors que le testicule est développé et en pleine spermatogénèse. Cette relation inverse dans le développement de ces deux organes n'avait pas encore été démontrée chez un invertébré marin.

Quant au cycle d'alimentation, les individus adultes se nourrissent surtout tard en automne, en hiver et au printemps. Au début de la période de reproduction, l'activité d'alimentation diminue beaucoup et demeure ainsi jusqu'au début de l'automne. Plusieurs aspects de la reproduction du buccin ont pu être observés en aquarium et surtout lors des nombreuses plongées effectuées durant la période d'étude. Ces observations se réfèrent entre autre à l'aggrégation et à la polygamie en période de copulation, aux déplacements des femelles à la recherche de substrats.

de ponte et au comportement social de ces femelles lors du dépôt des masses d'oeufs. Les aspects de perte au niveau des masses d'oeufs, due à la prédation par les oursins ou à d'autres facteurs, le recrutement annuel d'embryons de même que les périodes de développement et d'émergence des juvéniles sont aussi discutés.

Une méthode originale, mise au point à partir de l'analyse systématique de la présence de spermatozoïdes dans l'oviducte palléal des femelles, nous a permis de suivre dans le temps leur transfert et leur conservation lors de la reproduction. Cette nouvelle méthode nous a aussi permis d'obtenir beaucoup d'informations sur le cycle et le comportement de reproduction du buccin. Un transect permanent posé à proximité du site d'échantillonnage a permis, en parallèle avec les données du cycle de reproduction (méthodes conventionnelles), de démontrer la précision de cette méthode. Tout en étant une technique rapide et simple, l'observation des spermatozoïdes dans l'oviducte palléal nous a donné des résultats plus précis que ceux fournis par les méthodes conventionnelles pour déterminer le début des périodes de copulation et de ponte.



ANDRÉ MARTEL

DENIS H. LARRIVÉE

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier avant tout mon directeur de thèse, le Dr Denis Larrivée de l'Université du Québec à Chicoutimi, de même que mon co-directeur, le Dr John H. Himmelman du GIROQ (Université Laval), pour la supervision, l'encouragement et l'enthousiasme démontrés durant l'étude. Les remerciements vont aussi aux organismes subventionnaires et ministères qui ont rendu possible cette étude, entre autres le ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ), le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) de même que le ministère des Pêches et des Océans (Centre de recherche en écologie des pêches, Rimouski, Québec).

Je tiens spécialement à remercier Kathryn R. Klein pour l'assistance de recherche et l'aide précieuse apportée lors des travaux de terrain, de laboratoire de même que lors de la rédaction du présent mémoire. Sa contribution est inestimable. De même, je m'en voudrais de passer sous silence l'encouragement et le support moral de la part des membres de ma famille.

Je suis aussi très reconnaissant envers les nombreuses personnes qui m'ont aidé lors des travaux de terrain à Havre-Saint-Pierre, que ce soit pour l'enregistrement des données, l'assistance lors des dissections, ou pour l'aide indispensable apportée lors des nombreuses plongées effectuées; à ce sujet un remerciement plus spécial à Yves Boivin et à tous les autres plongeurs qui ont contribué à rendre possible le programme d'échantillonnage au Cap du Corbeau. Je remercie aussi ceux qui ont bien voulu mettre à ma disposition tout le matériel informatique

nécessaire pour le traitement de texte du mémoire, plus spécialement le Dr Réjean Gagnon de l'Université du Québec à Chicoutimi.

Finalement je voudrais exprimer ma reconnaissance envers le Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada (CNRSG), les Fonds F.C.A.C. de même que le Programme d'Aide Institutionnelle pour la Recherche (PAIR) pour le soutien financier accordé durant mes études supérieures.

TABLE DES MATIERES

	Page
RÉSUMÉ.....	ii
REMERCIEMENTS.....	iv
TABLE DES MATIERES.....	vi
LISTE DES FIGURES.....	viii
CHAPITRE I INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE II MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	7
CHAPITRE III CYCLE DE REPRODUCTION.....	18
3.1 RÉSULTATS.....	19
3.1.1 Taille à maturité sexuelle.....	19
3.1.2 Evolution saisonnière de la taille des gonades.....	21
3.1.3 Gamétogénèse.....	24
3.1.4 Oviducte palléal.....	30
3.1.5 Vésicule séminale.....	30
3.1.6 Glande digestive.....	31
3.1.7 Variation annuelle de la masse absolue des organes de reproduction.....	32
3.1.8 Cycle d'alimentation.....	32
3.2 DISCUSSION.....	36
CHAPITRE IV COMPORTEMENT DE REPRODUCTION.....	49
4.1 RÉSULTATS.....	50
4.1.1 Observations sur la copulation.....	50
4.1.2 Observations sur la ponte.....	52
4.1.3 Observation des spermatozoïdes dans l'oviducte palléal de la femelle et cycle de reproduction.....	60
4.2 DISCUSSION.....	63

CHAPITRE V	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	74
BIBLIOGRAPHIE.....		79

LISTE DES FIGURES

	Page
Figure 1. Photographie sous-marine du buccin commun <i>Buccinum undatum</i> . Cap du Corbeau, profondeur 9 m (photo par l'auteur, août 1983).....	3
Figure 2. Sites d'échantillonnage et d'observation; archipel de Mingan, Québec.....	9
Figure 3. Photographie sous-marine montrant la zone de contact du substrat rocheux et meuble. Cap du Corbeau, profondeur 9 m (photo par J.H. Himmelman, juillet 1984).....	10
Figure 4. Morphologie générale du buccin mâle et femelle (coquille enlevée).....	12
Figure 5. Indice gonosomatique en fonction de la longueur de la coquille (cm).....	20
Figure 6. Variations du pourcentage du poids éviscéré (indice) de l'ovaire, de l'oviducte palléal et de la glande digestive chez la femelle (les nombres placés à côté de chaque intervalle de confiance représentent la taille de l'échantillon).....	22
Figure 7. Variations du pourcentage du poids éviscéré (indice) du testicule, de la vésicule séminale et de la glande digestive chez le mâle (les nombres placés à côté de chaque intervalle de confiance représentent la taille de l'échantillon).....	23
Figure 8. Distribution de fréquences de diamètres d'ovocytes durant un cycle annuel.....	25
Figure 9. Microphotographies de trois stades de développement de l'ovaire (grossissement identique). A) ovocytes immatures; B) ovocytes en phase de croissance; C) ovocytes matures.....	26
Figure 10. Microphotographies des quatre stades de développement du testicule (grossissement identique). A) stade I; B) stade II; C) stade III; D) stade IV.....	28
Figure 11. Distribution de fréquences des quatre stades de développement du testicule durant un cycle annuel.....	29
Figure 12. Variation de la masse (g) des organes de reproduction utilisés dans l'étude chez le mâle et la femelle.....	33

Figure 13.	Pourcentage des individus avec contenu stomacal pour chaque échantillon (les nombres se réfèrent à la taille de l'échantillon).....	34
Figure 14.	Interprétation schématique des interrelations entre les principaux événements de reproduction et les facteurs ou conditions qui les contrôlent. ---- non démontré —— démontré ou obligatoire.....	45
Figure 15.	Activité de reproduction le long du transect permanent.....	53
Figure 16.	Photographies des deux principaux substrats utilisés par le buccin pour la ponte. A) paroi rocheuse, profondeur 10 m (photo par J.H. Himmelman, juillet 1984); B) stipe de l'algue <i>Agarum cribrosum</i> (photo par l'auteur, juillet 1983).....	55
Figure 17.	Pourcentage des femelles avec des spermatozoïdes dans la bursa ou le réceptacle séminale. Comparaison avec le cycle de la vésicule séminale et le cycle de l'ovaire.....	61
Figure 18.	Résumé des principaux événements liés au cycle de reproduction chez <i>Buccinum undatum</i> ; Havre-Saint-Pierre, golfe du Saint-Laurent.....	72

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le buccin commun *Buccinum undatum* L. (figure 1) est un Mollusque Prosobranché carnivore (Néogastéropode; Buccinidé) largement distribué dans les zones boréales de l'Atlantique Nord (Golikov, 1968). Dans les secteurs où les populations sont importantes l'espèce fait l'objet d'une pêche locale, entre autres en Bretagne (Santarelli, 1985), en Angleterre (Dakin, 1912; Hancock, 1967), et sur la côte est du Canada (Villemure et Lamoureux, 1974). Fait surprenant la biologie et le cycle de reproduction de cette espèce répandue n'ont jamais fait l'objet d'étude détaillée. Les travaux de Dakin (1912), de Fretter et Graham (1962) et de Hancock (1960, 1967) ont traité certains aspects de la reproduction de *B. undatum* en Angleterre sans toutefois aborder en détail les périodes de copulation, de ponte et de gamétogénèse. L'anatomie et le fonctionnement des différents organes de reproduction avaient cependant déjà été étudiés (Dakin, 1912; Fretter, 1941; Fretter et Graham, 1962).

Les études du cycle de reproduction chez les Néogastéropodes ont porté surtout sur des espèces intertidales ou des espèces vivant à très faible profondeur; mentionnons, à titre d'exemple, les travaux de MacKenzie (1961), de Feare (1970) et de Lambert et Dehnél (1974) respectivement sur *Eupleura caudata*, *Nucella* (= *Thais*) *lapillus* et *Thais lamellosa*. De plus, la plupart de ces études ont été conduites dans des zones tempérées. Chez les Buccinidés infralittoraux des genres *Neptunea*, *Buccinum* et *Colus* différents aspects de la biologie de reproduction ont aussi été étudiés (Pearce et Thorson, 1967; Ito, 1978; West, 1978, 1979a,b, 1981; Takamaru et Fuji, 1981). Cependant les Néogastéropodes infralittoraux des régions boréales et subarctiques, bien que constituant un groupe important, n'ont pas encore fait l'objet d'étude du cycle de reproduction. La présente étude a précisément comme premier objectif de déterminer les caractéristiques du cycle de reproduction de l'escargot marin *B. undatum*.



Figure 1. Photographie sous-marine du buccin commun Buccinum undatum.
Cap du Corbeau, profondeur 9 m (photo par l'auteur; août 1983)

Pour l'analyse du cycle de reproduction des invertébrés marins, les indices gonosomatiques ont généralement été employés (Giese et Pearse, 1974). Dans notre étude nous avons analysé le rapport taille de la gonade versus taille de l'animal, pour déterminer la taille à maturité sexuelle ainsi que la taille à laquelle celle-ci n'a pas d'influence sur l'indice de la gonade. Il s'agit de deux étapes importantes qu'il est nécessaire d'examiner avant d'entreprendre les échantillonnages (Gonor, 1972). Par la suite, les indices gonosomatiques ont été déterminés pour retracer le cycle de reproduction de *Buccinum*. L'analyse histologique des gonades a aussi été effectuée pour compléter les données obtenues avec les indices gonosomatiques. L'histologie des gonades est souvent utilisée dans ce genre d'étude (Pearse, 1965; Webber et Giese 1969; Fenaux, 1970; Giese et Pearse, 1974; Lambert et Dehnel 1974; Grant et Tyler, 1983a,b) et constitue une technique précise pour cerner les périodes de ponte et de gamétogénèse (Gonor, 1972; Grant et Tyler, 1983a,b). En plus de faire appel aux gonades, différents organes, tant chez le mâle que chez la femelle, ont été utilisés pour mieux comprendre les différents événements qui surviennent au sein de l'animal durant le cycle de reproduction. L'ensemble de ces méthodes a permis de déceler une particularité unique chez *Buccinum* en ce qui a trait aux cycles de développement du testicule et de l'ovaire, en ce qu'ils sont totalement désynchronisés l'un par rapport à l'autre. Une pareille relation entre le développement de ces deux organes n'avait pas encore été démontrée chez un invertébré marin.

Pour permettre d'examiner le lien qui peut exister entre l'activité d'alimentation et la reproduction chez *B. undatum*, nous avons aussi examiné les contenus stomacaux.

Les objectifs de cette première partie de l'étude sont donc:

- 1 - de déterminer le cycle de reproduction,
- 2 - de comparer le développement des différents organes durant le cycle de reproduction,
- 3 - d'étudier l'activité d'alimentation en fonction du cycle de reproduction.

Dans la deuxième partie de l'étude nous avons étudié le comportement de reproduction de l'animal. Le comportement joue d'ailleurs un rôle crucial dans la reproduction des Gastéropodes marins. Ceci est particulièrement vrai chez les espèces où il y a accouplement et recherche d'un substrat favorable pour y fixer les capsules contenant les œufs.

En premier lieu, il s'agit pour l'espèce d'assurer le rapprochement des individus de sexes opposés et ultimement le transfert des gamètes mâles dans la femelle. Chez le Prosobranch *B. undatum* le développement, la maturation et l'emmagasinement des gamètes, la copulation et la conservation des spermatozoïdes dans la femelle de même que l'encapsulation des œufs une fois fécondés font partie intégrante du cycle de reproduction. Compte tenu du peu d'informations jusqu'alors disponibles sur la biologie de reproduction de *Buccinum*, une partie de l'étude a donc été consacrée à son comportement en période de copulation et de ponte. Ces données proviennent d'observations faites en laboratoire et en majeure partie sur le terrain. De plus, l'utilisation d'un transect permanent a permis de quantifier l'activité de reproduction, particulièrement la copulation et la ponte en différentes périodes.

Chez les Néogastéropodes, après la copulation, les femelles conservent les

spermatozoïdes provenant de la vésicule séminale du mâle dans certains compartiments spécialisés de leur oviducte palléal. Bien qu'une description des modalités de transfert et d'emmagasinement de ces spermatozoïdes se retrouve dans les ouvrages de Johansson (1953,1957) et de Houston (1976) c'est dans les études de Fretter (1941, 1953) que les fonctions de ces parties spécialisées de l'oviducte sont révélées en détail pour les genres *Nucella* (= *Thais*), *Ocenebra*, *Nassarius* et *Buccinum*. Les spermatozoïdes sont conservés après la copulation dans un sac spécialisé appelé bursa copulatrix pour être ultérieurement transférés, via le canal ventral de la glande à capsule, dans le réceptacle séminal (appelé glande à ingestion dans certains ouvrages). Dans ce dernier compartiment ils seront conservés jusqu'au passage des ovocytes dans la glande à albumine où la fécondation a probablement lieu (Fretter, 1941). Basé sur ces informations il nous apparaissait qu'une évaluation systématique, quant au temps et au lieu de conservation des gamètes mâles dans les différents compartiments de l'oviducte, pourrait aider à élucider les périodes de copulation et de ponte de *Buccinum*. Une nouvelle méthode a ainsi été développée en se basant sur l'observation du contenu de la bursa et du réceptacle séminal de la femelle durant le cycle annuel de reproduction.

La deuxième partie de l'étude vise donc les objectifs suivants:

- 1 - décrire le comportement du buccin en période de reproduction,
- 2 - identifier les périodes de copulation et de ponte par la méthode d'observation de la bursa et du réceptacle séminal,
- 3 - comparer les résultats obtenus avec cette méthode avec ceux du transect permanent de même qu'avec ceux du cycle de reproduction (méthodes conventionnelles).

CHAPITRE II

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude a été menée dans l'archipel de Mingan, près d'Havre-Saint-Pierre (50° 14' N; 63° 36' W), situé dans le secteur nord du golfe du Saint-Laurent (Québec, Canada; figure 2). Les eaux de cette région sont sous l'influence d'une masse d'eau très froide dont la température ne dépasse le seuil des 4° C que durant quelques semaines par année seulement.

PARTIE I: CYCLE DE REPRODUCTION

Echantillonnage. Un échantillon de 60 à 100 individus a été prélevé en plongée sous-marine au Cap du Corbeau (figure 2) à tous les un ou deux mois, selon la saison. La période d'échantillonnage a débuté en mars 1983 et s'est terminée en septembre 1984. Pour éviter des variations possibles dues au changement de site, les plongeurs ont toujours ramassé les buccins dans le même secteur. La distance parcourue sous l'eau était d'environ 200 m, dont la moitié sur un fond meuble (profondeur approx. 12 m) et l'autre sur un fond rocheux (profondeur approx. 7 m). De cette façon nous avons tenu compte de la possibilité d'une différence au niveau de l'activité de reproduction en fonction du type de substrat (figure 3). Le secteur balayé par les plongeurs avait environ 6 m de largeur.

De retour de plongée les buccins ont été ramenés vivants au laboratoire de terrain pour la détermination du sexe. Cette détermination est habituellement aisée, compte tenu de la présence d'un gros pénis replié sous le manteau du mâle. Lorsque les individus se rétractent rapidement dans leur coquille on parvient souvent à les faire sortir en faisant égoutter sur l'opercule du buccin une étoile de mer à six bras *Leptasterias polaris* fraîchement cueillie; le Mollusque sort le pied en réaction violente de torsion ce qui nous permet de confirmer ou non la

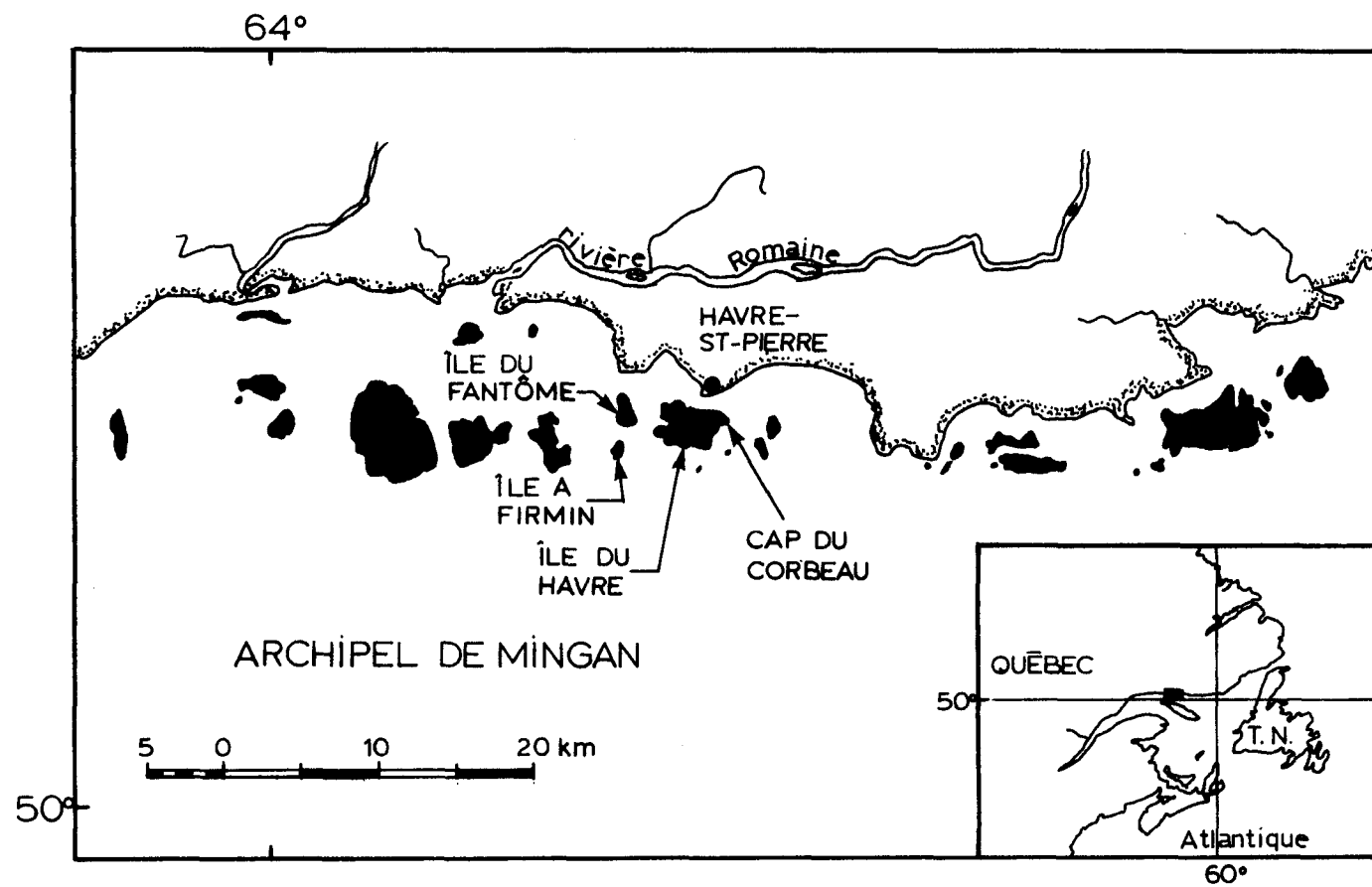


Figure 2. Sites d'échantillonnage et d'observation; archipel de Mingan, Québec

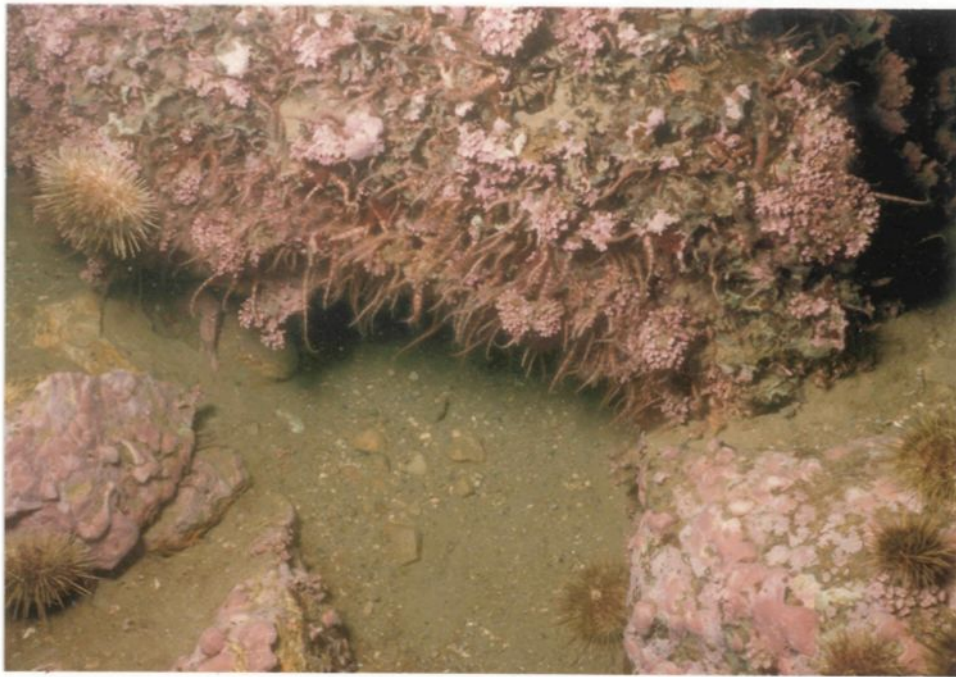
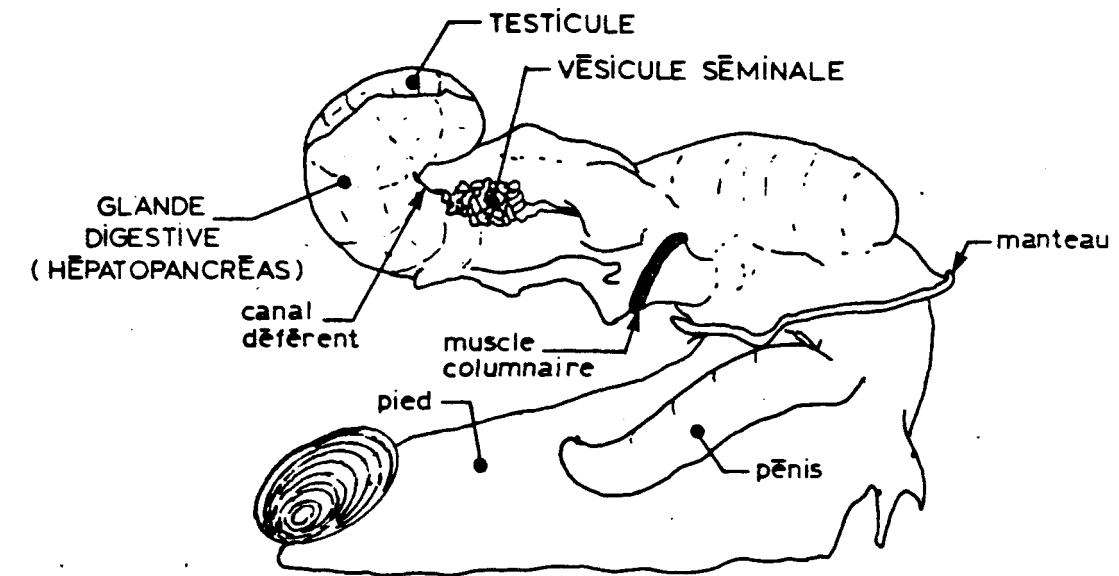


Figure 3. Photographie sous-marine montrant la zone de contact du substrat rocheux et meuble. Cap du Corbeau, profondeur 9 m (photo par John H. Himmelman, juillet 1984)

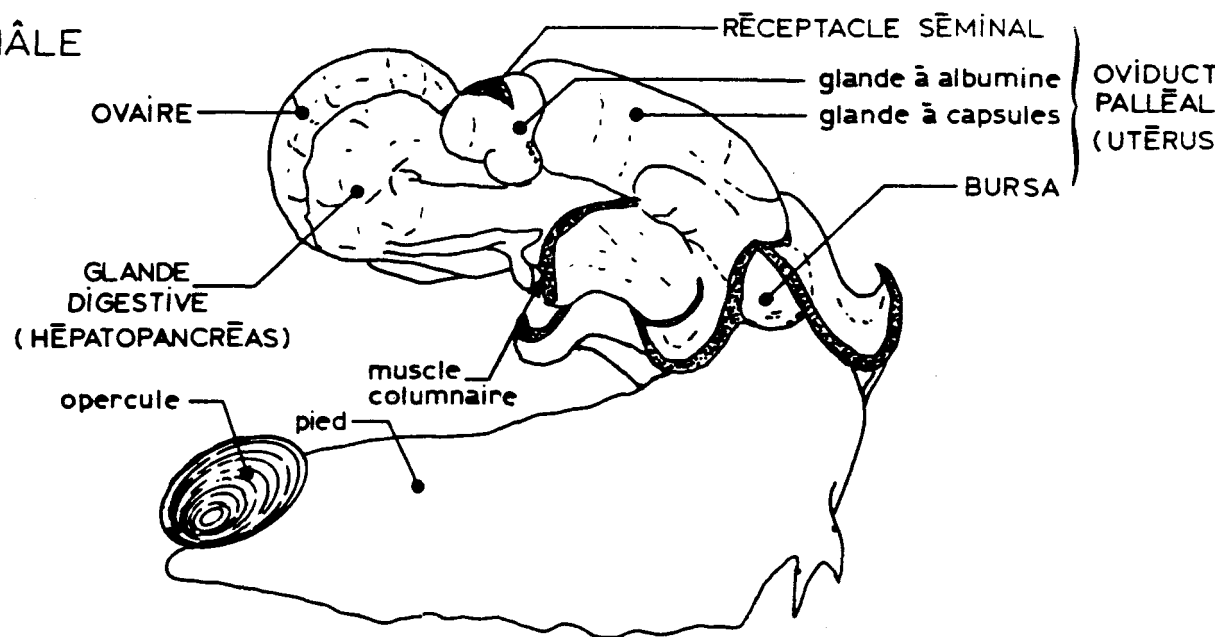
présence du pénis. Un échantillonnage d'individus de toutes les tailles en mars et avril, juste avant la période de reproduction, nous a permis de déterminer la taille minimale de maturité sexuelle.

Décoquillage. La coquille, après avoir été mesurée au mm près, a été fracturée avec des pinces étau et enlevée. Il est fréquent d'observer des individus parasités. Ces individus sont souvent facile à identifier, la masse viscérale étant entièrement grise, envahie par des milliers de nématodes au stade cercaire. De plus, les mâles contenant des parasites ont le plus souvent un pénis nettement atrophié comparé à celui des individus normaux. Les individus parasités, confirmés par observation au microscope, ont été rejetés et remplacés par d'autres non-parasités. La présence ou non de nourriture dans l'estomac a été notée sur chaque individu. Finalement, les spécimens ont été fixés individuellement avec de la formaline diluée à 10% dans l'eau de mer.

Pesage des organes. Une fois fixés, le poids total des tissus (sans coquille) a été déterminé à $\pm 0,01$ g après avoir épongé le spécimen sur du papier buvard. La gonade, la glande digestive, l'oviducte palléal de même que la vésicule séminale (figure 4) ont été prélevés puis pesés ici aussi à $\pm 0,01$ g. Les indices pour ces différents organes ont été déterminés en divisant le poids de l'organe par le poids éviscéré de l'animal, puis en multipliant par 100. Ce poids éviscéré correspond pour les mâles au poids total soustrait du poids de la gonade, de la glande digestive, et de la vésicule séminale; pour la femelle on soustrait du poids total, celui de l'ovaire, de la glande digestive et de l'oviducte palléal. Plusieurs raisons militent en faveur de l'utilisation du poids éviscéré comme référence pour la détermination des indices. Premièrement, le coefficient de corrélation entre le poids éviscéré et la longueur de la coquille est supérieur (test de Wilcoxon, $P < 0,05$) à celui entre le poids total et la longueur de la coquille. Deuxièmement, à l'intérieur d'un



A) MÂLE



B) FEMELLE

Figure 4. Morphologie générale du buccin mâle et femelle (coquille enlevée)

même échantillon, le poids éviscéré offre une plus faible variabilité. En effet, le coefficient de variation pour le poids éviscéré est significativement inférieur (test de Wilcoxon, $P < 0,05$) à celui du poids total. Ceci est particulièrement important lorsque l'on veut mesurer l'indice d'organes très petits, telle la vésicule séminale. Finalement, le poids éviscéré est un dénominateur commun pour plusieurs organes qui présentent des variations saisonnières, permettant ainsi une comparaison plus juste. Pearse (1965), considérant la grande variation du pourcentage en eau et la faible corrélation entre le rayon du bras et le poids sec de l'étoile de mer *Odonaster valudis*, a aussi utilisé le poids éviscéré pour calculer les indices des différentes organes.

Comme la transformation arc-sinus est souvent utilisée en statistique lorsqu'on compare des pourcentages (dans le cas présent, les indices des différents organes), nous avons testé le degré à lequel la transformation améliorait la normalité de la distribution des données pour les différents organes de même qu'à différentes périodes de l'année (Sokal et Rohlf, 1969). Puisque la transformation n'avait pour effet que de changer légèrement les données, le plus souvent diminuant plutôt qu'augmentant la normalité des distributions, la transformation arc-sinus n'a pas été utilisée.

Pour représenter graphiquement la distribution des indices des différents organes, les intervalles de confiance avec $\alpha = 0,05$ ont été utilisés. Pour les tests statistiques, à moins d'indication contraire, le test-t de Student a été employé.

Histologie des gonades. Pour étudier les changements qui surviennent au niveau de la taille des ovocytes et de l'organisation générale à l'intérieur des tubules germinaux du testicule,

durant le cycle de reproduction, une partie de chaque gonade était utilisée pour l'histologie. Plusieurs travaux sur la gamétogénèse des Astéridés font mention des difficultés rencontrées lors de l'inclusion et de la coupe des ovaires contenant une abondance de vitellus; les coupes minces se brisent et s'effritent dues au vitellus et au manque de tissus de soutien. Smith (1971) aurait remédié au problème en utilisant comme agent déshydratant-éclaircissant le dioxane, produit extrêmement toxique. Pour éviter l'utilisation routinière de ce produit dangereux, différents agents déshydratants et éclaircissants ont été testés avec les ovaires du buccin. Nous donnons ici la méthode adoptée. Après la déshydratation complète dans une série successive de bains à l'éthanol, les pièces de tissus (approximativement 5x5x3 mm) étaient déposées dans un bain d'huile de cèdre pendant 24 h, à 40° C. Par la suite elles étaient transférées dans un autre bain contenant de l'huile de cèdre et du "paraplast" (P.F. approx. 58° C) dans une proportion de 1:1, le tout maintenu à 50° C pendant un autre 24 h. Finalement les pièces de tissus séjournaient pendant 2 h dans un dernier bain de "paraplast" pur à 58°-59° C. Une fois les blocs coulés et durcis ceux-ci étaient tranchés au microtome jusqu'à ce qu'une bonne partie du tissu soit exposée. Ces blocs étaient par la suite déposés dans une solution eau-glycérol 9:1 contenant une ou deux gouttes de savon à vaisselle liquide, pour être 24 h plus tard tranchés au microtome en coupes de 7 µm d'épaisseur. Cette technique histologique nous a donné des coupes de bonne qualité d'ovaire de *Buccinum*. Des tests subséquents avec les gonades de *Leptasterias polaris* et les oeufs de grenouille *Rana pipiens* nous ont aussi donné des résultats tout aussi concluants, soit une meilleure inclusion du vitellus et une augmentation de la qualité et de la définition des lames comparé aux techniques conventionnelles. Les coupes de testicules de buccin, vu l'absence de vitellus et la constitution histologique très différente de cet organe, ne présentaient aucun problème comparativement à l'ovaire. Les techniques usuelles à l'éthanol, xylène et paraffine ont donc été utilisées. Toutes les

coupes étaient colorées en utilisant le Trichrome de Masson modifié de la manière suivante: concentrations des solutions d'héματοxyline, de fuschine-ponceau et d'orange-G réduites de moitié pour augmenter la transparence et faciliter l'observation des lames au microscope.

Pour mesurer et déterminer les différentes classes de tailles d'ovocytes on a procédé pour chaque échantillon à la sélection aléatoire de 7 lames, une par femelle. Pour chacune de ces lames, 50 ovocytes coupés au niveau du noyau ont été aléatoirement choisis et mesurés en tenant compte de la moyenne des deux diamètres pris à angle droit l'un de l'autre.

L'observation des coupes de testicules au microscope photonique a permis d'observer les changements qui surviennent au niveau de l'organisation générale à l'intérieur des tubules germinaux et de décrire les principaux stades histologiques. Pour chaque échantillon 5 lames, une par mâle, ont été choisies aléatoirement et pour chacune de ces lames le stade histologique de 50 tubules germinaux, pris aléatoirement sur la coupe, a été noté.

PARTIE II: COMPORTEMENT DE REPRODUCTION

Comportement de reproduction en laboratoire. Les buccins qui ont servi à l'observation du comportement de reproduction en laboratoire provenaient d'un échantillon prélevé en mars 1983, sur la côte est de l'île du Havre (figure 2). Trois-cent quatre (304) individus ont été récoltés en plongée sous-marine, de même qu'à l'aide de casiers à une profondeur moyenne de 10 m. Au moment de la récolte la température ambiante se situait entre -1.5° et -0.5° C. Les buccins ont été emballés dans des glacières et envoyés le jour même au laboratoire

d'aquiculture de l'Université du Québec à Chicoutimi. Ils ont été maintenus vivants dans un bassin de 1000 l et un autre de 450 l. La température de l'eau était maintenue entre 2° et 3° C et la salinité à 28 ‰, soit 2-3 ‰ de moins que celle d'Havre-Saint-Pierre. La photopériode correspondait approximativement à celle du mois de mars, soit 12 h de lumière et 12 h d'obscurité. La longueur moyenne des individus mâles était de 80,8 mm ($s=12$; $\min=16$; $\max=97$) et de 81,0 mm pour les femelles ($s=15$; $\min=34$; $\max=100$).

Activité de reproduction sur le terrain. Dans le but de quantifier l'activité de reproduction du buccin dans son milieu un transect sous-marin permanent de 120 m de long a été installé en mai 1984 au Cap du Corbeau à une centaine de mètres du site d'échantillonnage. Le transect a été placé parallèlement à la côte à une profondeur moyenne de 7-9 m en dessous de la basse marée de vive eau (B.M.V.E.) et suivait grossièrement la limite du substrat rocheux (figure 3). La zone rocheuse (côté plage) est surtout représentée par des blocs épars, formés de strates calcaires morcellées, générés par l'érosion de la falaise de l'île. A cet endroit la profondeur diminue rapidement à mesure qu'on s'approche de la plage. La zone meuble du transect (côté du large) est formée de sédiments vaseux parsemés de cailloux et de pierres de différentes tailles. A toutes les trois ou quatre semaines, jusqu'à la fin d'août 1984, deux plongeurs, munis chacun d'une tige de 3 m et d'une tablette pour écrire sous l'eau, ont plongé le long du transect en notant l'activité de reproduction du buccin. Tous les individus de plus de 7 cm environ, retrouvés en dedans de la zone de 3 m, de chaque côté de la ligne, ont été notés selon trois comportements: 1) en copulation, 2) en ponte, 3) autres. La surface couverte par les plongeurs a été de 720 m² (deux fois 120m X 3m). Durant toute la durée de l'expérience aucun animal n'y a été dérangé. Les observations sur le terrain concernant différents aspects du comportement de copulation et de ponte

ont été prises lors des nombreuses plongées effectuées en 1983 et 1984, pour la plupart dans les secteurs de l'île du Havre, de l'île du Fantôme et de l'île à Firmin (figure 2).

Observation des spermatozoïdes dans la femelle. Les femelles qui ont été prélevées sur une période de 19 mois pour l'étude du cycle de reproduction (partie I) sont les mêmes qui ont servi à l'étude du contenu de la bursa et du réceptacle séminal. De retour de plongée on a pratiqué sur chaque femelle vivante, après le décoquillage, deux délicates incisions au niveau de l'oviducte palléal (figure 4): une première au niveau de la bursa copulatrix et la seconde au niveau du réceptacle séminal. On prélève un frottis en grattant très délicatement la surface interne de chacun de ces compartiments à l'aide d'une fine spatule en métal. Déposé sur une lame avec une goutte d'eau de mer, l'échantillon est recouvert d'une lamelle et observé au microscope sur fond noir aux grossissements 100X et 400X.

CHAPITRE III

CYCLE DE REPRODUCTION

3.1 RÉSULTATS

3.1.1 Taille à maturité sexuelle

Femelles. L'examen de femelles prélevées juste avant la période de copulation montre que pour une taille inférieure à 75 mm de longueur les ovaires sont minuscules (indice gonosomatique ou IGS $< 0,75$; figure 5). De plus ces ovaires ont une apparence clairement non-développée et l'analyse histologique révèle l'absence d'ovocytes de taille d'ovulation. Au dessus de 75 mm, même juste avant la ponte, des ovaires de toutes les classes de tailles, soit de la plus petite (IGS $< 0,5$) jusqu'à la plus développée (IGS > 16), sont observées. Cependant, puisque la distribution des indices gonosomatiques est normale après 80 mm, cette valeur-seuil a été retenue pour l'étude du cycle de reproduction.

Mâles. La maturité sexuelle des mâles se détermine facilement. Les individus sexuellement matures possèdent un pénis d'une longueur se situant entre 4 et 7 cm de même qu'une gonade bien différenciée de couleur brun orangé, qui se distingue facilement de la glande digestive sous-jacente. De plus, la vésicule séminale de ces individus contient des spermatozoïdes en tout temps de l'année. La relation indice gonosomatique en fonction de la longueur de la coquille démontre que les gonades sont développées seulement chez les mâles de 70 mm ou plus (figure 5). Les individus immatures de moins de 70 mm montrent un petit pénis et une gonade très peu développée; ceci s'est avéré constant pour tous les échantillons analysés. Pour l'étude du cycle de reproduction les buccins mâles de 80 mm et plus ont donc été retenus.

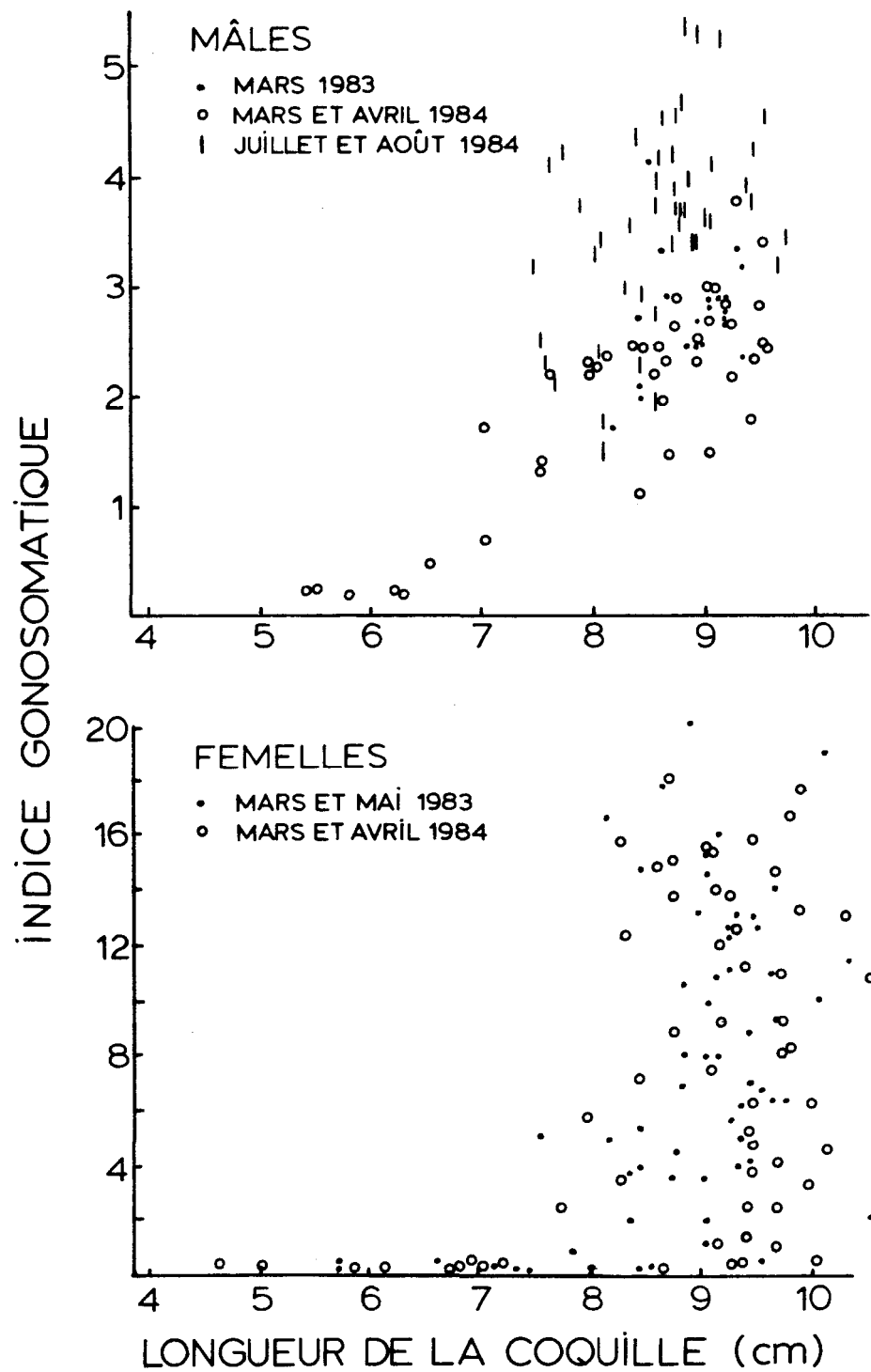


Figure 5. Indice gonosomatique en fonction de la longueur de la coquille (cm)

3.1.2 Evolution saisonnière de la taille des gonades

Femelles. La variation saisonnière des indices gonosomatiques chez les femelles indique un cycle annuel régulier pour les deux années de l'étude (figure 6). La diminution significative ($P < 0,01$) des indices, du 21 mai jusqu'au 21 juillet 1983, indique que la ponte a eu lieu durant cette période. Aucune période de repos ou de latence après la ponte n'a été observée puisque dès le mois d'août l'indice ovarien moyen a déjà augmenté. Cette augmentation continue jusqu'au début de l'hiver de la même année, suggérant que la vitellogénèse commence dès la fin de la période de ponte et se continue durant tout l'automne. Durant la période fin d'automne 1983-hiver 1984 la taille moyenne des ovaires est demeurée stable ($P > 0,05$).

De mai à juin 1984 l'augmentation significative ($P < 0,05$) de l'indice ovarien moyen pourrait être attribuable à un léger déplacement involontaire du site d'échantillonnage vu l'absence d'ancrage permanent durant cette période. En 1984 la ponte a d'ailleurs eu lieu plus tard que lors de la saison précédente. En effet, l'indice gonosomatique atteint un maximum le 20 juin 1984 tandis qu'on a observé une diminution le 20 juin 1983. De plus, l'indice moyen minimum est atteint en août comparativement à juillet en 1983. D'après l'amplitude et la durée de la diminution du poids moyen des ovaires, l'effort de reproduction a aussi été plus intense en 1984 qu'en 1983. La croissance significative ($P < 0,05$) des ovaires commence, tout comme en 1983, moins d'un mois après la ponte.

Mâles. Il y a un cycle de variation annuel des indices gonosomatiques aussi bien, sinon mieux défini chez les mâles que chez les femelles (figure 7). Totalement à l'inverse de l'ovaire, le testicule maintient une taille maximale en été et minimale en hiver. De mars à juillet 1983 le

POURCENTAGE DU POIDS ÉVISCÉRÉ
(indice)

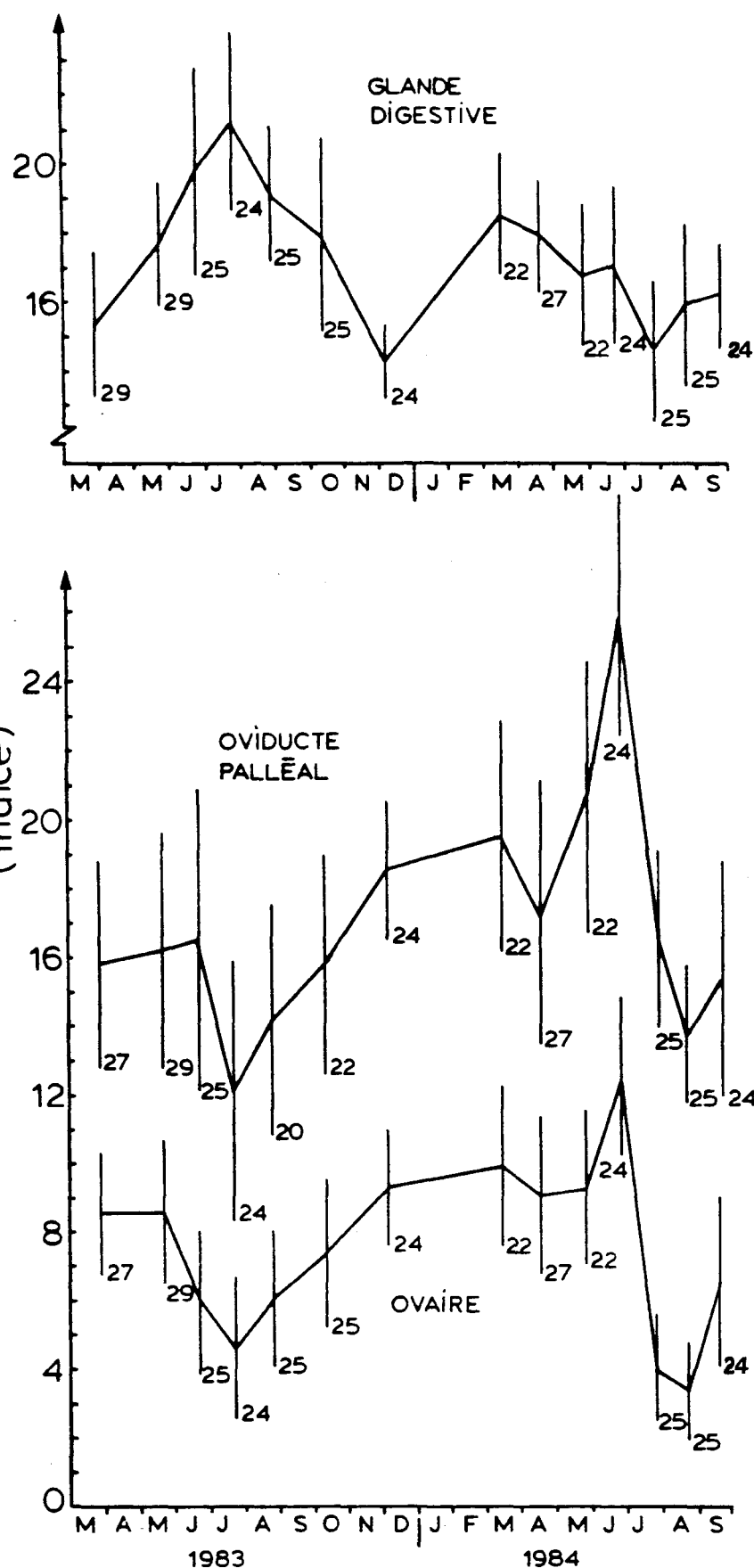


Figure 6. Variations du pourcentage du poids éviscéré (indice) de l'ovaire, de l'oviducte palléal et de la glande digestive chez la femelle (les nombres placés à côté de chaque intervalle de confiance représentent la taille de l'échantillon)

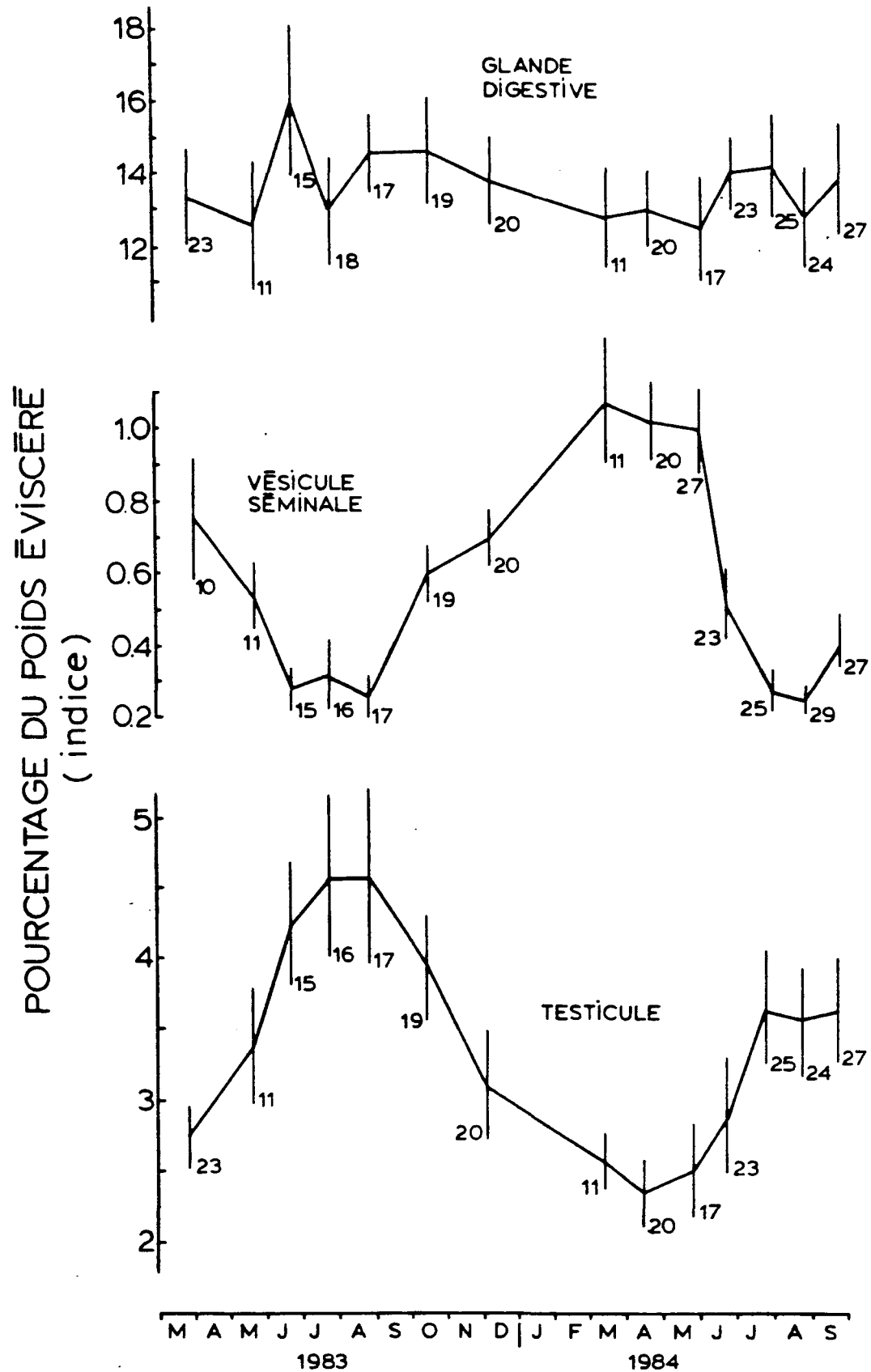


Figure 7. Variations du pourcentage du poids éviscéré (indice) du testicule, de la vésicule séminale et de la glande digestive chez le mâle (les nombres placés à côté de chaque intervalle de confiance représentent la taille de l'échantillon)

poids moyen du testicule a augmenté significativement ($P < 0,001$), passant d'un minimum hivernal à un maximum estival. A partir d'août 1983, l'indice ne cesse de diminuer ($P < 0,001$) pour atteindre un second minimum au printemps de 1984. Le maximum est atteint en juillet au cours des deux années étudiées. En juillet, août et septembre 1984, le poids moyen des testicules est demeuré stable ($P > 0,05$) et inférieur à celui de l'été précédent ($P < 0,01$).

3.1.3 Gamétogénèse

Femelles. La distribution de fréquence des tailles d'ovocytes indique les périodes de ponte, de vitellogénèse et de maturation des gamètes. De mai à juin 1983 il y a eu une légère diminution des fréquences des ovocytes matures (180 à 270 μm ; figure 8,9c). Cependant, c'est du 21 juin au 21 juillet que les fréquences de ces ovocytes matures ont diminué le plus. La ponte a donc eu lieu de la fin mai jusqu'à juillet. Dès août l'augmentation du nombre d'ovocytes de 150 μm et plus indique que la vitellogénèse est commencée; celle-ci se continue d'ailleurs jusqu'en décembre (figure 8). Durant l'hiver 1984, la distribution générale des classes de taille reste dans l'ensemble inchangée (dominance des ovocytes de gros diamètre), ce qui devrait durer jusqu'au début de la prochaine saison de ponte; c'est une période de maturation. Les ovocytes de petits diamètres, que l'ovaire soit très développé ou non, sont toujours présents; les ovaires non développés ($\text{IGS} < 1$) ne contiennent d'ailleurs que ce type d'ovocyte (figure 9a). Tout en constituant des réserves de cellules germinales, ces petits ovocytes semblent se différencier par vagues successives, surtout en automne, pour donner lieu, via la vitellogénèse (figure 9b), aux ovocytes matures retrouvés en abondance durant l'hiver (figure 9c). L'étude histologique des ovaires a donc révélé qu'en tout temps de l'année on peut retrouver tant les petits que les gros ovocytes et que la bimodalité prédomine pour l'ensemble des distributions.

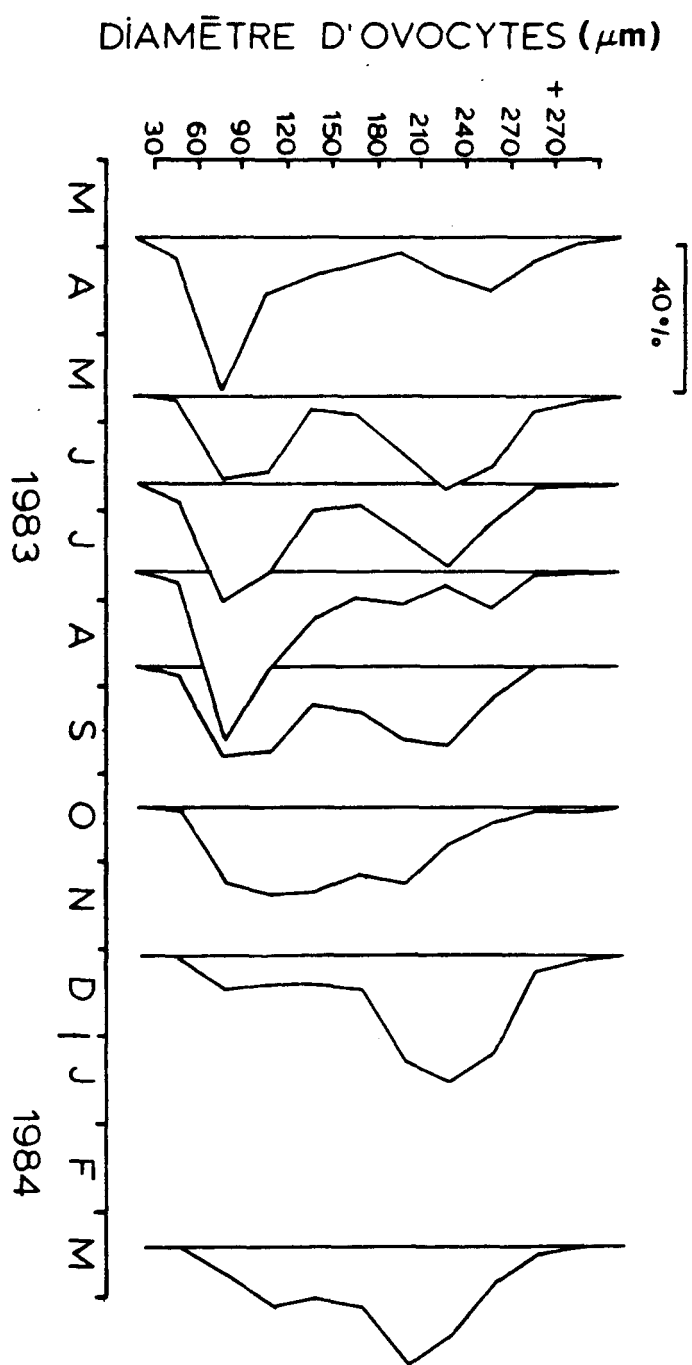


Figure 8. Distribution de fréquences de diamètres d'ovocytes durant un cycle annuel

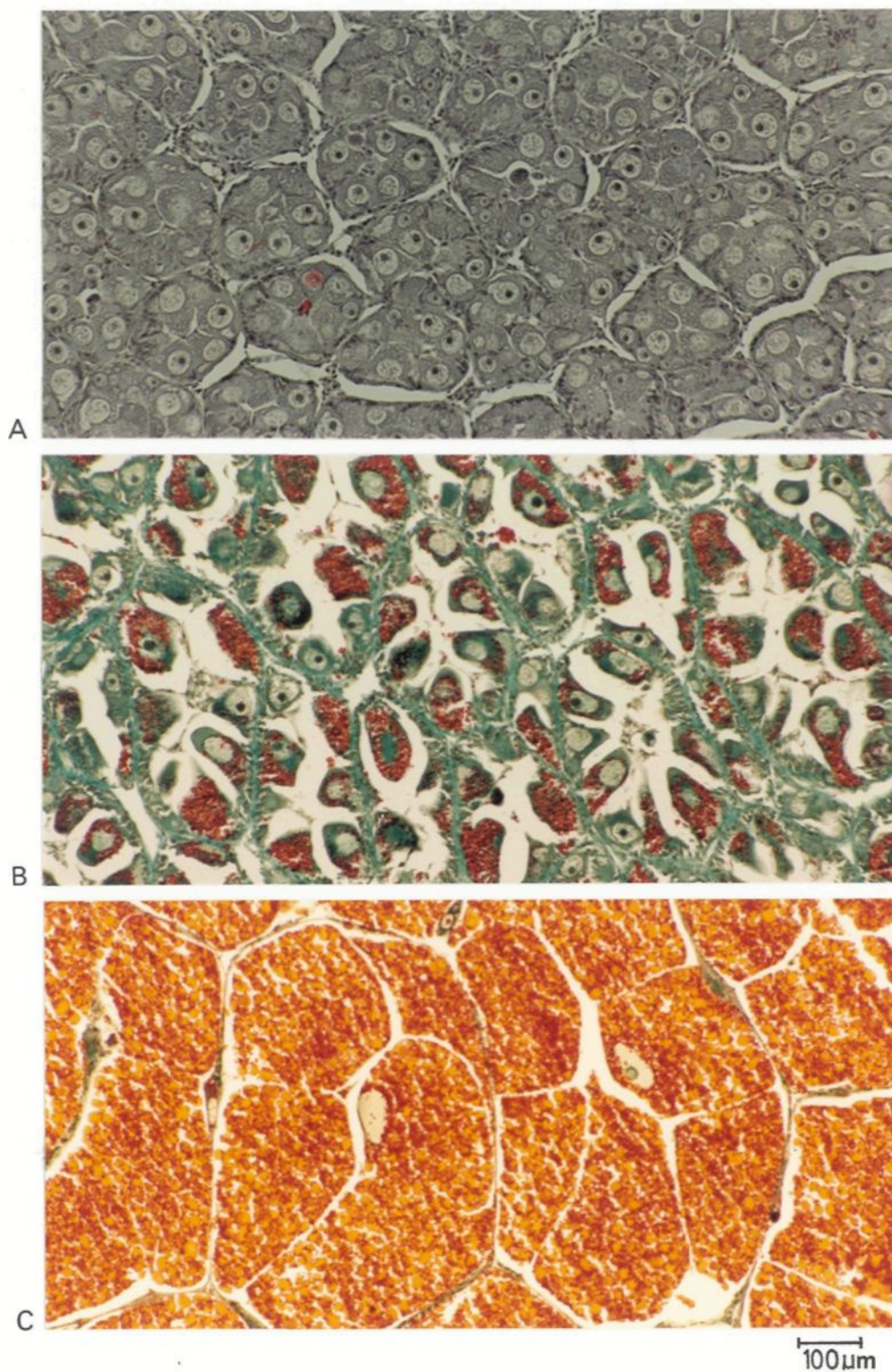


Figure 9. Microphotographies de trois stades de développement de l'ovaire (grossissement identique). A) ovocytes immatures; B) ovocytes en phase de croissance; C) ovocytes matures.

Mâles. Durant le cycle annuel de développement du testicule quatre stades histologiques ont été identifiés. En hiver les nombreuses cellules forment une masse plutôt compacte qui occupe la partie centrale du tubule; cette masse cellulaire n'entre généralement pas en contact avec l'épithélium germinal (figure 10a). Il s'agit de cellules phagocytaires qui digèrent les cellules spermatiques restantes. C'est la période de repos hivernal du testicule appelée stade I. L'étude histologique a d'ailleurs montré que ce stade I domine largement chez les individus échantillonnés en mars 1983 (figure 11). Au printemps l'amas central disparaît et l'épithélium germinal commence à se développer. C'est la période de réorganisation ou stade II (figure 10b). Notons que malgré l'absence presque totale de spermatozoïdes matures dans le testicule, la copulation survient durant cette période. C'est durant l'été que s'observe le plus haut degré d'organisation cellulaire (figure 10c). Après les divisions mitotiques, les spermatogonies et les spermatocytes forment de nombreuses chaînes, ou colonnettes, plus ou moins linéaires, qui partent de la paroi du tubule et se dirigent vers le centre. Suite à la différenciation, des spermatocytes, des spermatides et des spermatozoïdes occupent maintenant certains secteurs du tubule (figure 10c). De plus, le diamètre du tubule est à son maximum et ce dernier a souvent la forme d'un polygone aux parois étirées. Cette période de prolifération et de différenciation des spermatocytes, appelée stade III, domine dans les échantillons de juillet 1983 (figure 11). Finalement, durant tout l'automne on constate que la densité des spermatocytes diminue, mais que par contre, les spermatozoïdes sont beaucoup plus abondants et occupent de plus en plus le centre du tubule (figure 10d). Cette période d'accumulation des spermatozoïdes correspond au stade IV et dure plusieurs mois (figure 11).

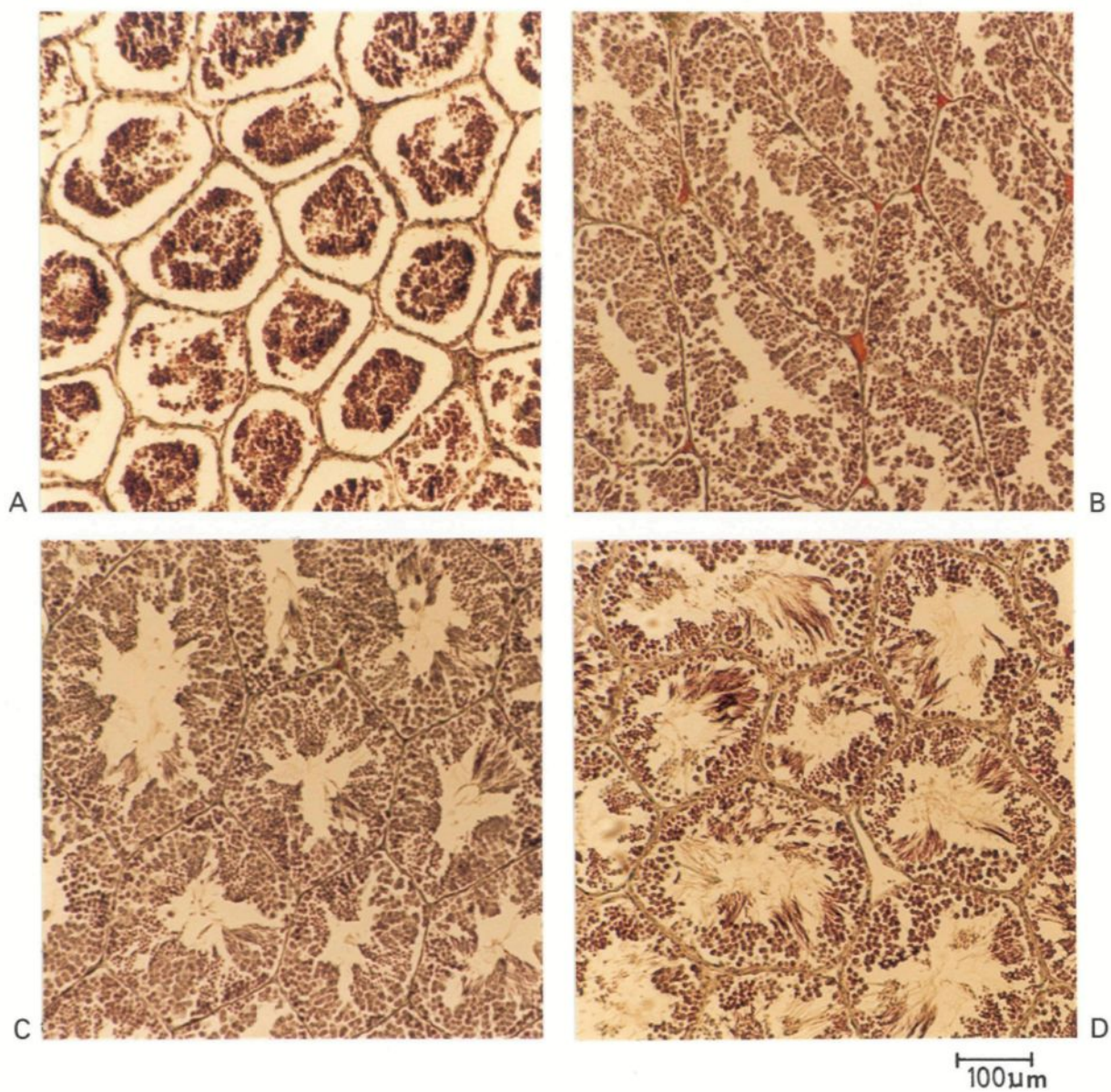


Figure 10. Microphotographies des quatres stades de développement du testicule (grossissement identique). A) stade I; B) stade II; C) stade III; D) stade IV.

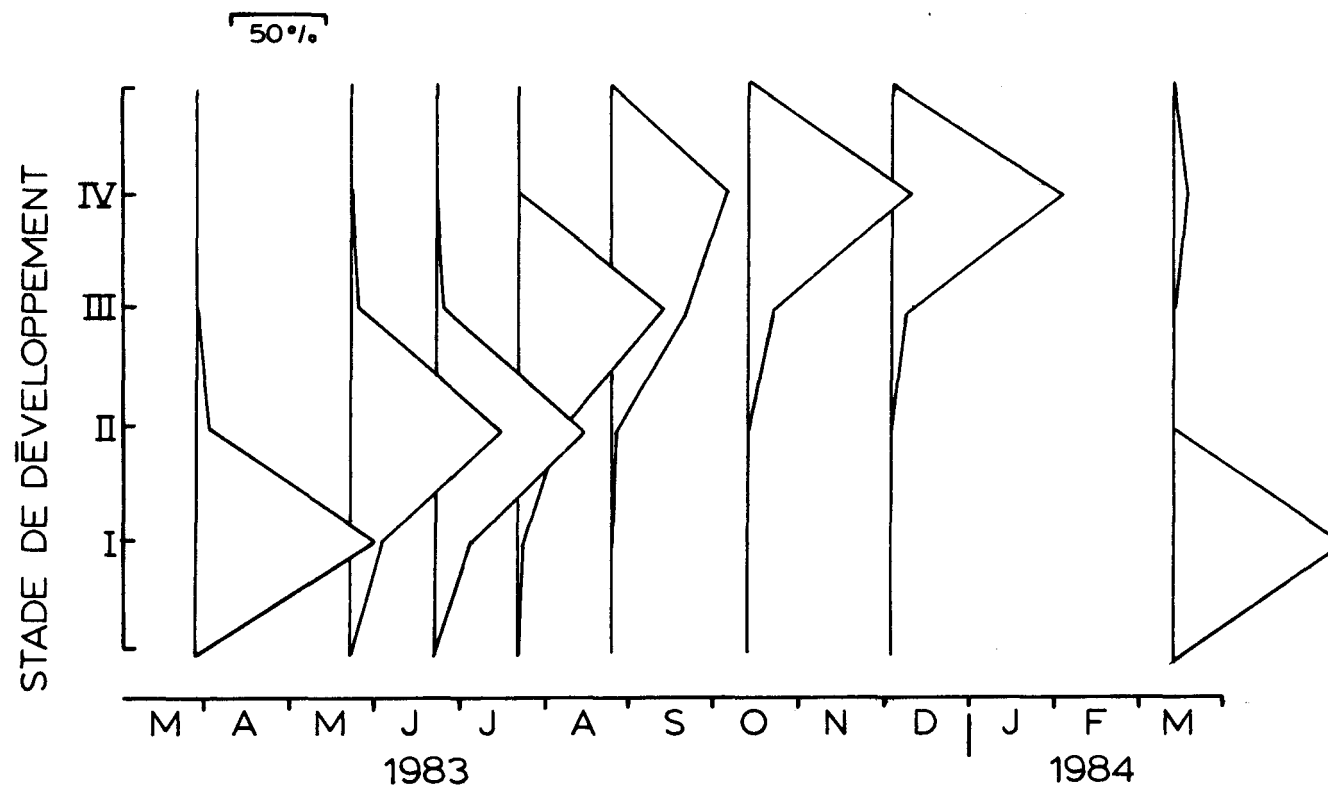


Figure 11. Distribution de fréquences des quatre stades de développement du testicule durant un cycle annuel

3.1.4 Oviducte palléal

L'oviducte palléal, incluant la glande à albumine, le réceptacle séminal, la glande à capsule de même que la bursa copulatrix, constitue le plus gros organe de reproduction chez la femelle. Son indice a varié entre 12,1 et 26,1 pendant l'année (figure 6). Au printemps 1983, l'indice moyen est élevé et demeure stable ($P > 0,05$). La diminution observée entre le 21 juin et le 21 juillet, bien que non significative ($P > 0,05$), coïncide avec la période de ponte. Les substances de réserve servant à l'élaboration de l'albumine et des capsules elles-mêmes sont utilisées lors de l'emballage des oeufs au moment de la ponte. Une forte augmentation des indices ($P < 0,001$) du mois d'août 1983 jusqu'au printemps suivant indique une période d'emmagasiner de substances de réserve dans l'oviducte palléal. Finalement la période de ponte de 1984, mise en évidence par la chute significative ($P < 0,001$) des indices, atteint un maximum d'activité en juillet pour se terminer en août.

3.1.5 Vésicule séminale

L'indice moyen des vésicules varie entre 0,23 et 1,07, soulignant la petite taille de cet organe comparée à celle des gonades (figure 7, 6). De mars à la fin juin 1983 l'indice moyen diminue significativement ($P < 0,001$) suggérant qu'il y a eu copulation; les spermatozoïdes maintenus en réserve dans cet organe ont été transférés à la femelle lors de l'accouplement. Durant l'été 1983 les indices demeurent stables (ANOVA, $P > 0,05$) indiquant que la période de copulation est terminée depuis la fin juin. Durant l'automne 1983 et l'hiver 1984 l'indice séminal a plus que quadruplé, indiquant une période d'accumulation des spermatozoïdes dans la vésicule en prévision de la prochaine période de copulation.

En mars, avril et mai 1984 la taille de la vésicule séminale est demeurée stable (ANOVA, $P > 0,05$); les mâles attendent le signal de la copulation. De la fin mai jusqu'à juillet la diminution ($P < 0,001$) des indices séminaux signale la période de copulation pour l'année 1984. Par contre, la stabilité des indices de juillet à août suggère que la période de copulation est terminée. Finalement, dès septembre, l'augmentation ($P < 0,001$) de la taille des vésicules révèle que les mâles commencent déjà à emmagasiner les spermatozoïdes pour la prochaine saison de reproduction.

Les buccins en copulation observés sur le terrain en mai et juin durant les deux années de l'étude viennent supporter les résultats révélés par l'analyse du poids des vésicules séminales (voir Chapitre IV et figure 15a).

3.1.6 Glande digestive

Femelles. La glande digestive des femelles indique pour la première année de l'étude un cycle bien défini (figure 6). L'indice de cette glande augmente significativement ($P < 0,001$) de mars à juillet 1983, pour par la suite diminuer graduellement jusqu'à un minimum en décembre 1983. L'indice augmente ($P < 0,001$) à nouveau de décembre à mars 1984. Une analyse de la variance pour la période allant d'avril à septembre 1984, révèle cependant qu'il n'y a pas de différence significative ($P > 0,05$) pour l'ensemble de ces échantillons.

Mâles. L'étude des indices de la glande digestive des mâles (figure 7) indique un cycle faible en juin 1983, et un second, moins évident, en juin et juillet 1984. Les indices oscillent de façon irrégulière entre 12,6 et 16,2. Il n'y aurait cependant pas de différence significative (ANOVA, $P > 0,01$) dans l'ensemble des échantillons.

3.1.7 Variation annuelle de la masse absolue des organes de reproduction

Pour comparer la variation saisonnière du poids des gonades entre mâles et femelles, le poids absolu pour une femelle et un mâle de 88 mm de longueur, correspondant à la longueur moyenne des individus adultes échantillonnés ($n=616$), a été calculé à partir des variations de l'indice gonosomatique moyen et de la relation longueur-poids (figure 12)(mâles, $n=268$; femelles, $n=348$). La masse de l'ovaire, au niveau de la population de femelles adultes, a diminué en moyenne de 1,30 g (3,8% du poids total) lors de la période de ponte. Par contre chez le mâle la masse du testicule et de la vésicule séminale a varié respectivement de 0,44 g (1,3% du poids total) et 0,21 g seulement durant l'année. En considérant aussi l'énergie que la femelle doit investir pour la synthèse des substances d'encapsulation contenues dans l'oviducte palléal (dont le poids moyen varie de 1,33 g ou 3,9% du poids total), il apparaît que la dépense énergétique pour la reproduction est beaucoup plus grande chez la femelle que chez le mâle: 0,44 g ou 1,3% du poids total chez le mâle, comparativement à 2,63 g ou 7,7% du poids total chez la femelle, soit un facteur de 6.

3.1.8 Cycle d'alimentation

Il y a un cycle annuel bien distinct dans la fréquence des buccins avec contenu stomacal (figure 13). Le pourcentage des individus avec nourriture dans l'estomac est passé de 40-60% en mars et mai 1983, à 0-8% durant la période allant de juin à octobre. En décembre l'activité d'alimentation a repris et le pourcentage des individus avec contenu stomacal est demeuré élevé jusqu'à la fin du printemps 1984. Les observations effectuées en plongée, à différents mois de l'année, vont dans le même sens. En hiver on observe souvent les buccins chasser en groupe, enfonçant leur probocis dans les sédiments à la recherche de proies enfouies. Les individus

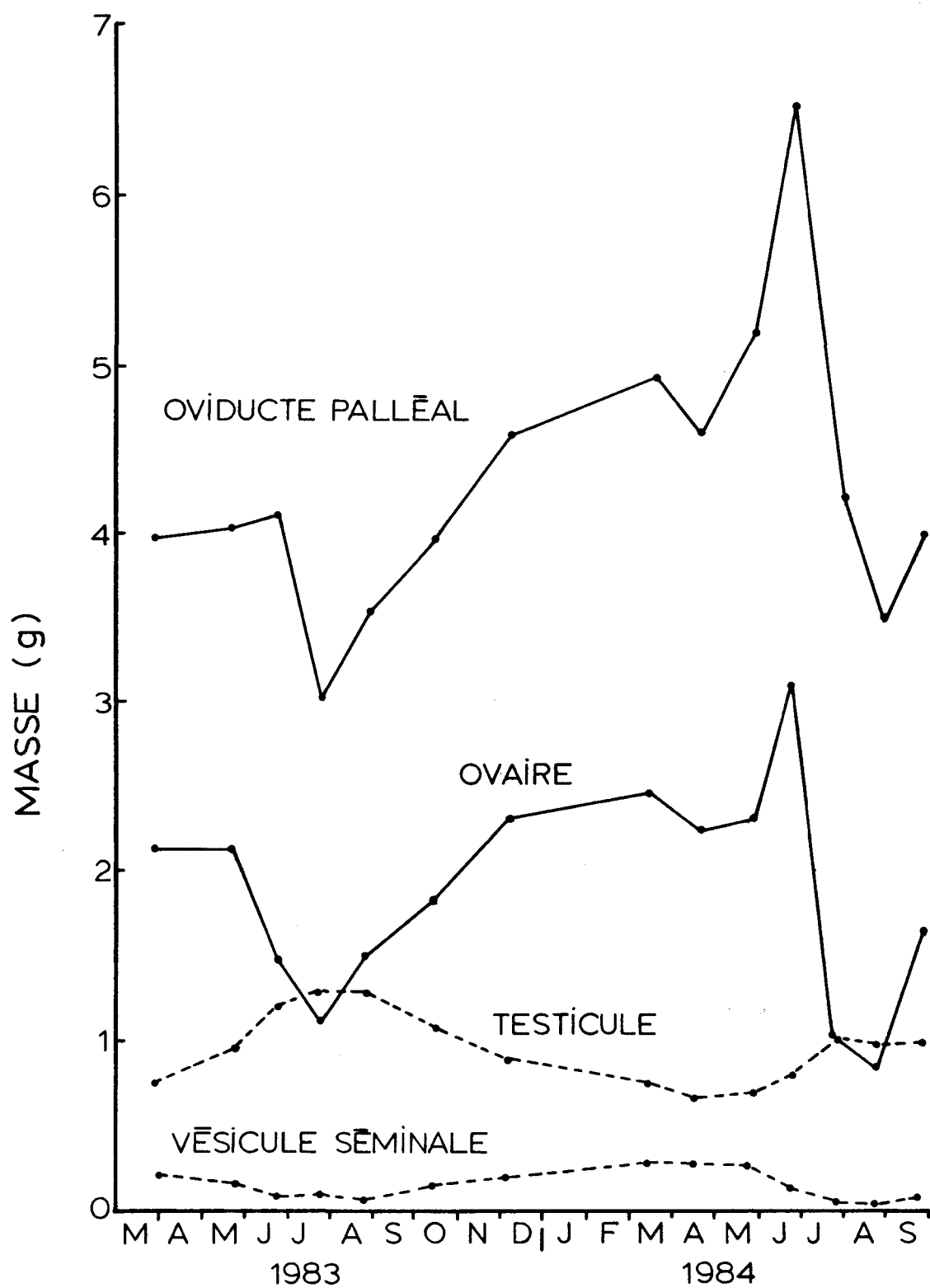


Figure 12. Variation de la masse (g) des organes de reproduction utilisés dans l'étude chez le mâle et la femelle

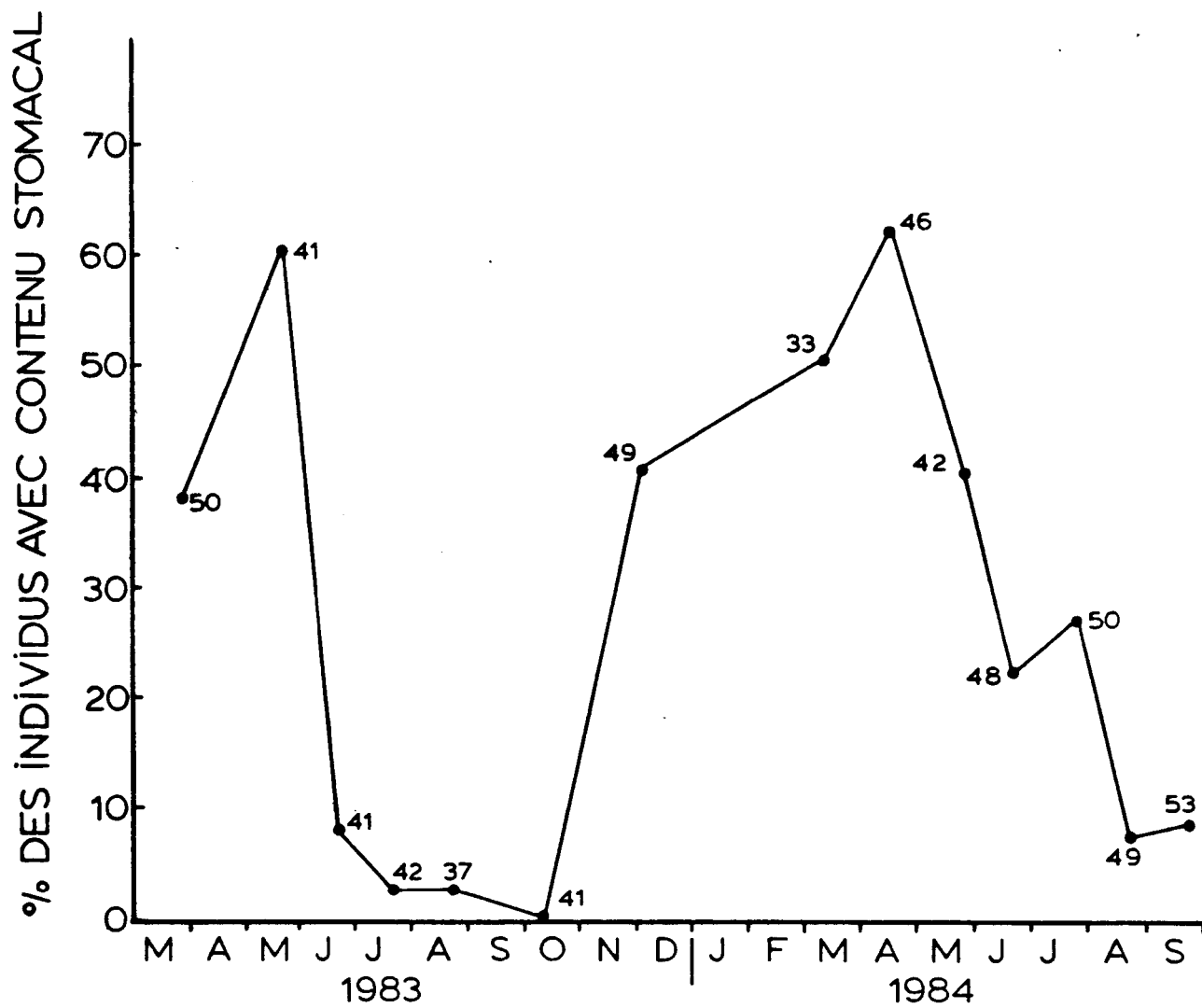


Figure 13. Pourcentage des individus avec contenu stomacal pour chaque échantillon (les nombres se réfèrent à la taille de l'échantillon)

prélevés durant cette période avaient dans la plupart des cas l'estomac très distendu, rempli de fluides et de chair en lambeaux. La présence fréquente de morceaux de chair de Bivalves suggère que ces derniers constituent une partie importante de leur diète. Il ressort donc que les buccins se nourrissent surtout à la fin de l'automne, en hiver et au printemps, et que la diminution de l'activité d'alimentation en mai-juin coïncide avec le début de la période de reproduction.

3.2 DISCUSSION

Taille à maturité sexuelle

Les buccins de la région étudiée sont matures sexuellement lorsqu'ils atteignent de grandes tailles. Les mâles de plus de 70 mm, qu'ils soient en période de reproduction ou non, possèdent un testicule, une vésicule séminale contenant des spermatozoïdes de même qu'un énorme pénis. Il semble qu'à chaque année les mâles adultes sont tous aptes à la reproduction. Quant aux femelles, elles atteindraient la maturité sexuelle à une taille légèrement supérieure à celle des mâles. De plus, des échantillons de femelles adultes prélevés juste avant la période de copulation ont montré que, contrairement aux mâles, la plupart des stades de développement de l'ovaire peuvent être observés au sein de la population (figure 9). En tenant compte de la taille des gonades et des ovocytes qu'elles contiennent, on estime que de 20 à 40% des femelles adultes ne se reproduisent pas à chaque année.

Les données de Pearce et Thorson (1967) sur le Buccinidé *Neptunea antiqua*, prises à partir d'observations en laboratoire, révèlent que seuls les mâles de plus de 69 mm et les femelles de plus de 79 mm contribuent à la reproduction. Ces valeurs sont similaires à celles obtenues dans notre étude de *B. undatum*. Hancock (1967) mentionne cependant qu'en Europe *B. undatum* atteindrait la maturité sexuelle vers les 50 mm de longueur. L'auteur ne donne cependant pas de détails sur la relation taille de la gonade versus longueur chez les deux sexes. Considérant les différences au niveau des facteurs environnementaux (biotiques et abiotiques) et des caractères

sous-spécifiques, il est possible, de plus, que la pêche intense, effectuée depuis longtemps en Europe, ait entraîné une diminution de l'âge à maturité sexuelle.

Interrelations entre les différents organes et l'activité d'alimentation

Femelles. Le patron de variation de la taille de l'oviducte palléal est le même que pour celui de l'ovaire, ce qui suggère que leur développement durant le cycle annuel de reproduction est parallèle et intimement lié. Les résultats obtenus avec la glande digestive, du moins pour les 12 premiers mois de notre étude, révèlent cependant un cycle inverse à celui de l'ovaire et de l'oviducte. Durant l'hiver et le printemps l'ovaire et l'oviducte palléal sont développés. De plus, une bonne proportion des ovocytes de la population sont de gros diamètre. C'est d'ailleurs durant cette période que la taille de la glande digestive a augmenté en 1983. La croissance de cette glande pourrait suggérer l'emmagasinement de substances de réserve générées par la digestion des proies. Le cycle de la glande digestive est cependant moins évident au printemps de 1984. L'hypothèse voulant que cet organe ne soit pas le seul qui puisse accumuler des réserves peut être envisagée. Il a d'ailleurs été démontré que la teneur en protéines du pied chez *Thais lamellosa* et *Haliotis cracheroidii* pouvait fluctuer durant l'année (Lambert et Dehnel, 1974; Webber, 1970). Comme chez la plupart des Mollusques, le pied du buccin est la partie la plus volumineuse du corps. Cet organe pourrait donc avoir un potentiel relativement élevé d'accumulation de réserves protéiques.

Lorsque la ponte a lieu, de la fin mai jusqu'à juillet-août, les poids moyens de l'ovaire et de l'oviducte palléal diminuent rapidement. Les ovocytes sont libérés et les substances de réserve accumulées dans l'oviducte palléal sont utilisées pour former l'albumine et les capsules; ces

dernières vont servir de milieu de développement et d'enveloppe de protection pour les embryons. La diminution drastique du nombre d'ovocytes de gros diamètre, constatée durant l'été, vient confirmer cette période de ponte. De plus, même si à chaque année elle peut commencer à la même période, la durée de la période de ponte de même que le temps où l'activité de ponte atteint son maximum, peuvent varier d'une année à l'autre. On a aussi constaté qu'après la ponte il y a encore des ovaires contenant majoritairement des ovocytes de grandes tailles. Ceci avait aussi été observé chez *Nucella (=Thais) lapillus* (Feare, 1970). Révélé par l'analyse des contenus stomacaux, l'activité d'alimentation diminue beaucoup au début de la période de reproduction; elle va se maintenir ainsi à un niveau très bas jusqu'au milieu de l'automne, soit pendant plus de quatre mois.

Peu de temps après la période de ponte, soit vers la fin de l'été, l'ovaire et l'oviducte palléal commencent déjà à se développer. Ces deux organes vont ainsi continuer à croître tout l'automne, jusqu'à atteindre une taille maximale au début de l'hiver. Il n'y aurait donc pas de période de repos chez l'ovaire de *B. undatum*; la vitellogénèse débute peu de temps après la ponte et se poursuit jusqu'à l'hiver suivant. Cette période de vitellogénèse chez la femelle est clairement mise en évidence par les changements prononcés qui surviennent au niveau de la taille des ovocytes. En effet, les gamètes de la population femelle se développent jusqu'à ce que les classes de tailles supérieures (150 µm et plus) dominent largement, soit en hiver. Nous sommes en accord avec Webber et Giese (1969) de même qu'avec Grant et Tyler (1983a,b) que l'examen histologique des ovaires constitue une méthode plus précise que celle des indices gonosomatiques pour retracer le début et la durée des périodes de gamétogénèse et de vitellogénèse. Au début de cette période de vitellogénèse automnale la taille de la glande digestive a diminué rapidement en 1983 et l'activité

d'alimentation était d'ailleurs toujours à son minimum. Le comportement réciproque entre la croissance de la gonade et celle de la glande digestive a souvent été mis en évidence chez les Astéridés et un transfert de réserves de la glande digestive à la gonade a été suggéré (Farmanfarmanian *et al.*, 1958; Mauzey, 1966; Barker et Nichols, 1983). C'est ce qui semble être le cas chez le buccin, qui se nourrit peu durant cette période. Un transfert de substances nutritives entre ces deux organes a d'ailleurs déjà été démontré chez *Asterias forbesi* ainsi que chez *Echinaster* (Ferguson, 1964a,b, 1975). De plus, Chia (1968) mentionne que chez *Leptasterias hexactis*, durant la période de couvaison (où la femelle est forcée de jeûner), les ovocytes croissent rapidement, suggérant l'utilisation des réserves déjà contenues dans l'animal. La croissance des ovocytes, durant la période de couvaison, a aussi été notée chez *Leptasterias polaris* (Boivin, 1985).

En ce qui concerne les indices ovariens, on a constaté que, pour tous les échantillons, les intervalles de confiance sont particulièrement grands; le coefficient de variation moyen est de 66,5%. Cette constatation suggère la forte variabilité dans le stade de développement de l'ovaire des femelles de la population étudiée.

Mâles. La plus remarquable particularité du cycle annuel du testicule est qu'il se comporte totalement à l'inverse de celui de l'ovaire. A notre connaissance un pareil comportement entre le cycle de développement du testicule et celui de l'ovaire n'avait pas été démontré auparavant chez un invertébré marin. Takamaru et Fuji (1981) rapportent que chez le Buccinidé *Neptunea arthritica*, juste avant la période de reproduction au printemps, le testicule est peu développé et petit tandis que l'ovaire a atteint sa taille maximale. Cependant, leur étude révèle que le développement des deux organes commence à la fin de l'été, ce qui n'est pas le cas chez *Buccinum*

(voir figure 6 et 7). La stratégie de reproduction unique de *B. undatum* s'explique par le fait que la vésicule séminale commence à emmagasiner, près de neuf mois à l'avance, une grande quantité de spermatozoïdes. En effet, les spermatozoïdes produits par le testicule sont transférés dans la vésicule séminale durant l'automne. C'est ce qui explique qu'au moment où la vésicule séminale atteint une taille maximale (fin d'hiver-début du printemps), juste avant la période de copulation, le testicule est à sa plus petite taille (figure 7). La situation inverse est observée durant l'été; la vésicule séminale est petite suite à l'utilisation des spermatozoïdes lors de la copulation et le testicule est développé et en pleine spermatogénèse.

Il est plus que probable que la stratégie de reproduction observée ici chez le *B. undatum*, c'est-à-dire un cycle de développement du testicule totalement à l'inverse de celui de l'ovaire, soit commune chez plusieurs autres espèces de Buccinidé et peut être même chez d'autres familles de Néogastéropodes. L'étude de la vésicule séminale a donc permis de mieux comprendre le cycle de développement du testicule et de retracer avec précision le cycle de copulation. Bien que certains auteurs aient déjà utilisé cet organe pour décrire l'état de reproduction des mâles (i.e. Lewis et Chia, 1981, chez *Pollicipes polymerus*), l'analyse systématique de la variation de son poids durant le cycle annuel de reproduction est utilisée ici pour la première fois.

Les valeurs moyennes des indices gonosomatiques pour le testicule, quoique montrant un cycle annuel évident, demeurent en général basses, variant entre 2,4 et 4,6. Néanmoins, les intervalles de confiance pour chaque moyenne mensuelle sont petits et permettent de déceler facilement les différences significatives entre les échantillons. Ces intervalles de confiance

étroits suggèrent une faible variabilité au niveau des stades de développement du testicule pour une période donnée; le coefficient de variation moyen mensuel pour tous les échantillons est inférieur à 25%.

L'analyse de la glande digestive des mâles n'a révélé qu'un cycle annuel peu prononcé. Malgré un cycle d'alimentation annuel bien défini le poids de cette glande ne varie pas beaucoup durant l'année. En contraste, des cycles annuels définis ont été observés au niveau de la glande digestive du mâle et de la femelle chez le Néogastéropode intertidal *Thais lamellosa* (Lambert et Dehnél, 1974). Les auteurs ont de plus démontré que la gonade, la glande digestive et le pied du mâle et de la femelle sont le lieu de variations biochimiques cycliques des teneurs en lipides et en protéines. Des variations similaires ont aussi été notées au cours du cycle de reproduction de l'Archéogastéropode *Haliotis cracheroidii* (Webber, 1970). Des études biochimiques plus approfondies sont nécessaires pour mieux comprendre la cinétique des échanges chez ces différents organes.

Bien que souvent les invertébrés marins se nourrissent moins durant la période de reproduction (Feare, 1970; Stickle, 1973), on constate, chez les buccins adultes, que la période d'alimentation est encore à son minimum longtemps après la période de reproduction. Cette période de faible activité d'alimentation chez *B. undatum* correspond entre autre à la période où l'étoile de mer *Leptasterias polaris* se nourrit beaucoup. Cet Astéridé est d'ailleurs un prédateur du buccin. En plus de se reproduire à la fin de l'automne et au début de l'hiver (Himmelman *et al.*, 1982; Boivin, 1985), période où *B. undatum* se nourrit le plus, *L. polaris* partage dans l'ensemble le même habitat (Jalbert, thèse en préparation) et les mêmes ressources alimentaires

(J. H. Himmelman, comm. pers.). Il est possible que *B. undatum*, suite à la pression de sélection occasionnée par la prédation et la compétition, soit contraint de se nourrir plus activement durant les périodes où *L. polaris* est surtout occupée à se reproduire et à couvrir ses oeufs pendant plusieurs mois.

Effort de reproduction

En identifiant l'effort de reproduction strictement à la masse moyenne d'organe de reproduction dépensée à chaque année, différentes raisons nous amènent à conclure que les femelles ont à fournir un effort de reproduction supérieur aux mâles. Tout d'abord la variation annuelle de la masse de l'ovaire, pour des individus reproducteurs de taille moyenne (88mm), est trois fois supérieure à celle du testicule (figure 12). En tenant compte aussi de la plus grande quantité de lipides dans l'ovaire que dans le testicule (Webber, 1970; Lambert et Dehnel, 1974) un ovaire d'une masse donnée contiendrait plus de calories qu'un testicule de la même masse. De plus, si les femelles qui n'avaient pas d'ovaire développé pour la reproduction avaient été exclues des échantillons, ne gardant que les reproductrices, les indices moyens mensuels des ovaires auraient considérablement augmenté (de 20 à 40 %). Ceci aurait contribué à augmenter la valeur de la masse moyenne d'ovaire utilisée lors de la reproduction.

L'oviducte palléal est aussi un organe riche en substances nutritives. Pour une femelle "type" de longueur de 88 mm, la masse moyenne de l'oviducte palléal a diminué de 1,33 g durant la ponte. En additionnant cette masse à celle calculée pour l'ovaire nous concluons qu'en moyenne 2,63 g d'organe de reproduction par femelle sont dépensés lors de la ponte. Cette valeur est probablement sous-estimée considérant la présence de femelles qui ne se reproduisent pas. De

ces calculs il apparaît que la reproduction a nécessité respectivement pour la femelle et le mâle 2,63 g et 0,44 g d'organe de reproduction (ou 7,7% et 1,3% du poids total), soit près de six fois plus pour la femelle. Dans leur étude sur *Neptunea antiqua*, Pearce et Thorson (1967) ont constaté que le volume moyen d'une masse d'oeufs, bien que contenant probablement un pourcentage élevé en eau, correspond environ au 1/3 ou au 2/3 du volume total de la femelle, soit à peu près du même ordre de grandeur que chez *B. undatum*. De plus, ils ont constaté qu'habituellement les femelles mouraient, probablement épuisées, peu de temps après la ponte dans l'aquarium; ce n'était pas le cas pour les mâles. Les éventuelles conséquences de cette différence au niveau de l'effort de reproduction en ce qui a trait à l'alimentation, la croissance, la taille à maturité sexuelle et la mortalité sont inconnues chez *B. undatum*. Notons cependant que la présence de 20 à 40 % de femelles adultes avec un ovaire non-développé, juste avant la période de ponte, suggère la possibilité d'une période de développement des ovocytes sur plus d'un an chez certains voire tous les individus. Ceci aurait comme conséquence de répartir le cycle de reproduction de ces individus sur une période plus longue, diminuant par le fait même l'intensité de l'effort de reproduction individuel.

La variation de la masse de l'oviducte palléal durant le cycle annuel égale celle de l'ovaire (oviducte palléal: 1,33 g; ovaire: 1,30 g; voir figure 12). Bien que nous n'avons pas déterminé ce que représente ces dépenses en termes de calories, elles suggèrent néanmoins que l'encapsulation représente une part très importante de l'énergie que doit fournir la femelle lors de la ponte. Chez *Thais lamellosa* des résultats similaires ont d'ailleurs été obtenu (Stickle, 1973). De plus, Perron (1981) a même démontré que chez les Néogastéropodes du genre *Conus* les capsules représentent plus de 50% de l'énergie (calories) contenues dans une masse d'oeufs. Ces résultats

vont passablement dans le même sens que ceux obtenus chez *Buccinum*.

Déclenchement des différents événements survenant durant le cycle de reproduction

Chez *B. undatum*, la présence d'un cycle testiculaire annuel se comportant à l'inverse de celui de l'ovaire, de même que des modalités de reproduction particulières en ce qui a trait à l'emmagasinement des spermatozoïdes dans la vésicule séminale et leur conservation dans la femelle, après la copulation, suggèrent une coordination physiologique et comportementale stricte entre mâles et femelles. Durant l'année les principaux événements de reproduction qui apparaissent susceptibles d'être déclenchés par un nombre variable de facteurs, qu'ils soient de type endogène, exogène ou une combinaison des deux, sont la copulation, la spermatogénèse, la ponte et l'ovogénèse (incluant le développement de l'oviducte palléal). En tenant compte des particularités physiques du milieu rencontrées dans le secteur de l'archipel de Mingan, des nombreuses observations sous-marines concernant les périodes de copulation et de ponte de même que des données apportées par la présente étude du cycle de reproduction, nous avons représenté à la figure 14 les quatre principaux événements de reproduction ainsi que les facteurs qui pourraient les déclencher.

D'après nos résultats, le début des périodes de copulation, de spermatogénèse et de ponte semblent très rapprochés l'un de l'autre. Cependant, la ponte ne peut avoir lieu qu'après la copulation; cet événement serait donc un des premiers à survenir au printemps. La dissection de femelles n'ayant pas encore copulé (bursa et réceptacle séminal vides) au printemps, a révélé que l'ovulation précède l'accouplement. D'autres observations laissent présumer que la copulation débute à peu près à la même période que la spermatogénèse. En effet, l'analyse du contenu de la



----- non-démontré
 ————— démontré ou obligatoire

bursa des femelles en mai 1983 a révélé la présence de spermatozoïdes chez 10% des individus échantillonnés (voir Chapitre IV, figure 17). De plus, l'indice gonosomatique du testicule a augmenté de façon significative ($P < 0,05$) durant cette période (figure 7), suggérant que le développement du testicule était amorcé.

Les observations effectuées au printemps semblent suggérer que vers la fin d'avril-début mai la température de l'eau dans le secteur de l'île du Havre franchirait le seuil des 0°C , passant ainsi de températures sous-zéro (observées durant l'hiver) à des températures de $0-2^{\circ}\text{C}$. Ce passage des basses températures hivernales à des températures printanières, observées durant les deux années de l'étude, pourrait stimuler la spermatogénèse chez les mâles et, chez les femelles gravides, déclencher l'émission de phéromones sexuelles ayant comme conséquence d'attirer les mâles et de susciter l'accouplement. L'hypothèse du déclenchement de la copulation suite à une augmentation de la température est d'ailleurs appuyée par les observations du comportement de reproduction (Chapitre IV) où des buccins, prélevés à la fin mars, s'accouplaient après trois semaines d'acclimatation à $2-3^{\circ}\text{C}$; pour toute la durée des expériences la photopériode avait été ajustée à celle du mois de mars, soit environ 12 h de clarté et 12 h d'obscurité. Puisque ces basses températures ($0-2^{\circ}\text{C}$) peuvent persister jusqu'au début de l'été et que les femelles peuvent déposer leurs capsules peu de temps après la copulation, il est possible que la ponte soit contrôlée par des facteurs endogènes. Par exemple, la présence de spermatozoïdes dans la bursa et le réceptacle séminal des femelles qui ont copulé pourrait les stimuler à chercher des substrats favorables et à pondre. Cependant même si le signal peut être d'origine endogène, il est aussi possible que ces températures printanières soient un critère essentiel au déclenchement de la ponte. Quant à l'ovogénèse, débutant juste après la période de ponte, il est possible que, favorisée

par les températures plus chaudes observées vers la fin de l'été, elle soit stimulée par l'ovaire elle-même suivant la ponte. Bien que la photopériode constitue en soi une horloge annuelle précise, il n'est pas évident que celle-ci contrôle directement un ou plusieurs événements de reproduction chez *Buccinum*.

Pour cerner plus précisément les facteurs de déclenchement des activités de reproduction, des données continues de température devraient être obtenues, à différentes profondeurs, surtout durant les périodes critiques (avril-mai). De même des expériences en milieu où la température, la photopériode et la salinité peuvent être contrôlées devraient être menées.

Variations géographiques et cycle de reproduction

L'étude du cycle de reproduction et d'alimentation de *B. undatum* a soulevé de nombreuses questions en ce qui a trait aux stratégies employées. Tout d'abord, Hancock (1960, 1967) mentionne qu'en Angleterre la période de reproduction du buccin *B. undatum* a lieu en hiver. Cette période de reproduction correspond à peu près à celle observée chez le Buccinidé européen *Neptunea antiqua* (Pearce et Thorson, 1967). A l'inverse, notre étude démontre que le buccin *B. undatum* de la côte nord du golfe du Saint-Laurent se reproduit à la fin du printemps et en été. Des observations effectuées lors de nos échantillonnages indiquent aussi que *N. despecta*, Buccinidé infralittoral commun dans l'archipel de Mingan, se reproduit à la même période (fin du printemps-été). Dans son ouvrage sur l'influence des conditions hydrographiques sur la distribution des espèces et sous-espèces chez les genres *Buccinum* et *Neptunea* de l'Atlantique nord, Golikov (1968) a mis en évidence la relation existant entre cette distribution et le type de

masse d'eau ou de courant affectant la région en question. Ainsi, chez *B. undatum* la sous-espèce retrouvée le long de la côte nord du golfe du Saint-Laurent et du Labrador différerait de celle retrouvée le long des côtes d'Angleterre. En ce qui concerne le régime thermique, ces deux secteurs de l'Atlantique sont sous l'influence de masses d'eaux très différentes, soit celle du courant du Labrador et celle du Gulf Stream. Il est probable que les buccins vivant dans les eaux froides du golfe du Saint-Laurent pondent en été pour permettre aux oeufs de se développer dans des conditions optimales. De plus, des eaux plus chaudes en fin d'été et début d'automne permettent probablement de raccourcir la durée de la période de développement dans la capsule, période où les masses d'oeufs sont particulièrement vulnérables aux prédateurs comme l'oursin vert *Strongylocentrotus droebachiensis* (Chapitre IV). Quant aux populations vivant le long des côtes européennes, il se peut que les eaux estivales du Gulf Stream soient trop chaudes pour assurer le développement optimal des embryons de cette espèce.

CHAPITRE IV

COMPORTEMENT DE REPRODUCTION

4.1 RÉSULTATS

4.1.1 Observations sur la copulation

Trois semaines après leur transfert en aquarium, soit vers le 20 avril 1984, on commença à observer des couples en copulation. La période d'accouplement a débuté abruptement et a duré trois semaines. Les buccins étaient sexuellement actifs de jour comme de nuit et 25 copulations ont été observées. Ce chiffre est certainement inférieur au nombre total réel puisque nous observions les buccins à chaque jour mais d'une façon irrégulière. Durant ces quelques 20 jours d'observation on a pu remarquer que les individus montraient une tendance à l'aggrégation, principalement due aux déplacements des mâles. Les femelles prêtes à la copulation sont souvent immobiles, sur le dos, le pied sorti en partie seulement. Quant aux mâles plusieurs sont très mobiles, grimpant souvent les uns sur les autres. Lorsqu'un couple se forme la séquence des comportements et la position adoptée sont les mêmes. Le mâle se dirige vers la femelle, le siphon pointant dans sa direction. Il fixe son pied solidement sur la coquille de la femelle puis sort et insère son pénis dans la cavité du manteau de celle-ci. Le mâle se tient sur le côté inférieur droit de la femelle, lui présentant aussi le même côté (côté pénis). Durant l'accouplement le canal du siphon des deux partenaires pointe dans la même direction. Le pénis du buccin change de forme et devient encore plus allongé, plus aplati et plus large qu'avant; sa longueur pouvant dépasser celle de la coquille (7+ cm). Le temps moyen pour l'accouplement a été de 3,7 h (s=1,4 ; n=6) avec un intervalle observé de 2 et 6 h. Durant la copulation le mâle sort souvent son probocis, habituellement rétracté dans l'animal. Il semble l'utiliser en guise d'organe tactile,

touchant ici et là le pied de la femelle de son extrémité.

Les buccins montrent un haut degré de polygamie. On a observé 7 femelles qui avaient copulé plus d'une fois, dont trois au moins trois fois et deux, quatre fois. De même, plusieurs mâles se sont accouplés avec plus d'une femelle durant cette période de copulation. Ces copulations multiples sont, pour les deux sexes, généralement réparties sur plusieurs jours. La dissection de femelles ayant copulé a montré que leur bursa était très distendue et remplie d'une grande quantité de spermatozoïdes. De plus, on constate que dans ce cas leur ovaire est toujours très développé. Deux femelles en particulier contenaient respectivement 0,10 g et 0,13 g de spermatozoïdes dans la bursa. Il nous apparaît plus que probable que, compte tenu de la taille de la vésicule séminale des mâles après l'accouplement, ces femelles se sont accouplées plus d'une fois. Un examen de deux femelles, qui avaient copulé trois jours auparavant, a révélé que déjà un grand nombre de spermatozoïdes avaient été transférés de la bursa au réceptacle séminal.

La copulation a été observée à maintes reprises lors des plongées. Toutes les observations ont été faites dans des secteurs à fond meuble, à une profondeur se situant le plus souvent entre 9 et 12 m. Tout comme l'a révélé les données prises en laboratoire, la copulation observée sur le terrain est un événement soudain et relativement limité dans le temps. Cette activité prend souvent des allures épidémiques, où, sur une période de 2 ou 3 semaines, des buccins en copulation peuvent être observés dans plusieurs secteurs. Durant les deux années d'étude, c'est en mai et principalement en juin que l'accouplement a été observé. On assiste souvent à des regroupements de plusieurs individus qui, dans certains cas, semblent attirés par un couple déjà formé. Deux mâles s'accouplant en même temps avec une même femelle ont

aussi été observés. De plus, des buccins en copulation transférés de leur milieu naturel à des bassins d'eau de mer recommencent leur activité initiale après seulement quelques heures. Comme nous l'avions noté en laboratoire, le mâle se dirige activement vers la femelle lors de la période de copulation, suggérant l'émission de phéromones. Par ailleurs, le long du transect permanent, le pourcentage des individus observés en copulation n'a jamais été élevé (figure 15a).

4.1.2 Observations sur la ponte

Nous avons observé une seule ponte en laboratoire. Durant la première semaine de juin, soit plus de 3 semaines suivant la fin de la période de copulation, une femelle fixait ses capsules sur la paroi de l'aquarium. La température de l'eau avait été, deux semaines plus tôt, augmentée graduellement de 3° à 7° C. La ponte a duré 5 jours. Suite à des problèmes techniques majeurs, les observations sur les comportements de reproduction en aquarium ont dû être interrompues au début de juillet.

Sur le terrain, la ponte est de loin l'activité de reproduction la plus immédiatement observable et la plus spectaculaire chez le buccin. A Havre-Saint-Pierre on a pu l'observer de mai à août, avec une période d'activité beaucoup plus intense en juin pour l'année 1983 et en juillet pour 1984. Au Cap du Corbeau la principale zone de ponte se situe entre 6 et 11 m de profondeur. Cette zone correspond, tout le long du cap, à un secteur rocailleux constitué surtout de gros blocs de roche calcaire, dont la surface est recouverte en grande partie par les algues corallines encroûtantes, particulièrement les genres *Clathromorphum* et *Lithothamnium*. La partie inférieure de cette zone de gros blocs et de strates érodées est utilisée par les femelles comme secteur de ponte. Les masses d'oeufs observées au Cap du Corbeau sont attachées sur la

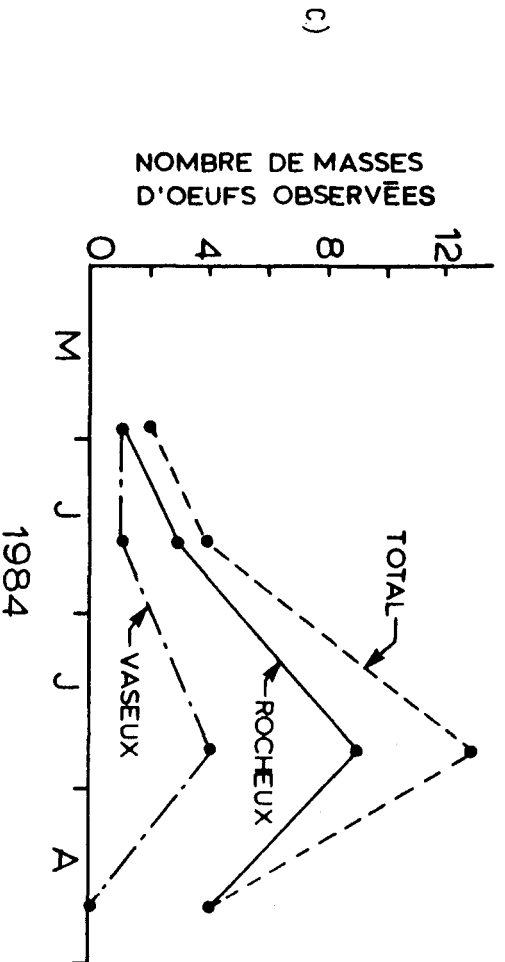
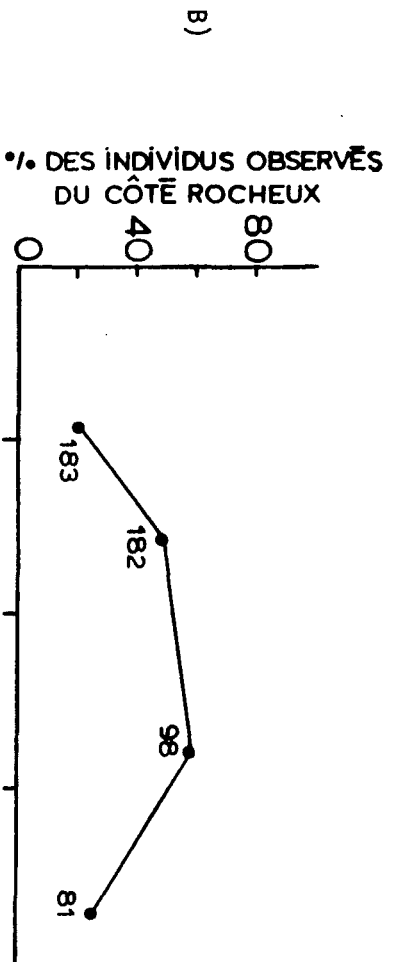
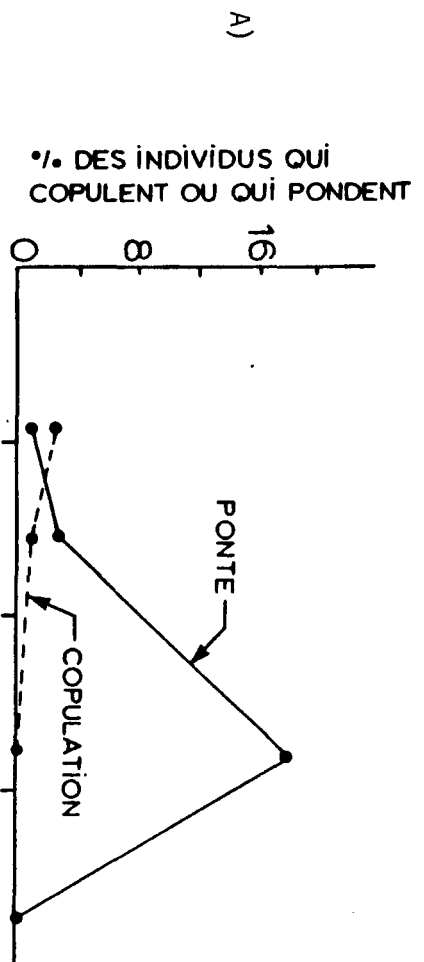


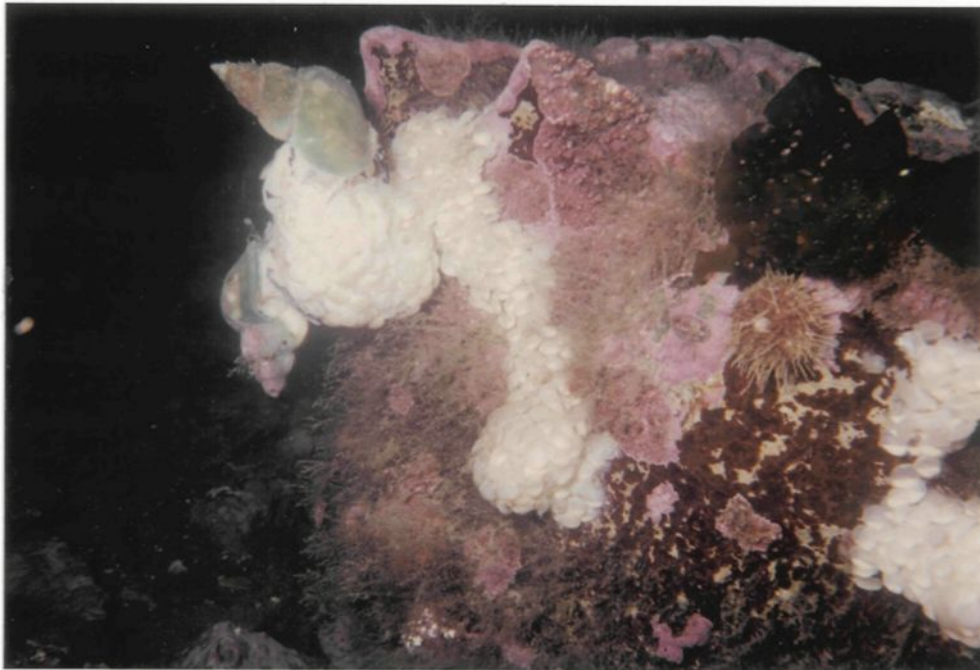
Figure 15. Activité de reproduction le long du transect permanent

paroi verticale ou sous le surplomb de la roche. Ces pontes sont le plus souvent fixées entre 0,3 et 1,2 m au dessus du fond (figure 16a). Par contre à l'anse des Noyés (moins de 500 m au sud du Cap du Corbeau; figure 2), les pontes se retrouvent surtout sur les stipes de l'algue brune *Agarum cribrosum*. Ces algues poussent en grand nombre sur les grosses pierres (diam. \approx 0,5 - 2,0 m) qu'on retrouve ici et là dans l'anse, à une profondeur d'environ 8-10 m. Les capsules déposées entourent complètement le stipe (figure 16b). Sur une même roche il est fréquent d'observer plusieurs femelles fixant leurs capsules sur ces algues. En de rares occasions des masses d'œufs fixées sur le stipe de l'algue brune *Laminaria longicruris* Pyl. ont été observées.

La grande majorité des masses d'œufs observées, qu'elles soient attachées aux stipes d'*Agarum* ou fixées directement à la roche, sont produites par plusieurs individus: les femelles fixent leurs capsules sur des pontes déjà en place. Ce comportement de groupe donne souvent lieu à des pontes collectives énormes. Des masses d'œufs de forme cylindrique ou sphéroïde de plus de 20 cm de long, dont on estime contenir plus de 3 000 capsules, sont fréquentes (figure 16a). Bien que les buccins puissent, un après l'autre, fixer leurs pontes à celles déjà en place, on observe le plus souvent les femelles pondre en groupe, avec parfois jusqu'à 20 individus pondant sur une même masse. Dans de pareils cas les femelles recouvrent complètement la masse d'œufs et il faut déplacer quelques individus afin de pouvoir voir les capsules.

Une femelle peut demeurer plusieurs jours à déposer ses capsules sur une masse d'œufs. Des plongées à différentes heures ont révélé qu'elles pondaient le jour et la nuit. Un individu marqué avec une bande élastique est demeuré un minimum de 5 jours sur sa ponte sans la quitter.

A)



B)



Figure 16. Photographies des deux principaux substrats utilisés par le buccin pour la ponte. A) paroi rocheuse, profondeur 10 m (photo par John H. Himmelman, juillet 1984); B) stipe de l'algue Agarum cribrosum (photo par l'auteur, juillet 1983)

La variation du pourcentage du nombre de buccins en train de pondre le long des 720 m² du transect permanent démontre qu'il y avait peu d'individus qui pondaient le 29 mai et le 18 juin 1984 (figure 15a). Durant la sortie du 26 juillet, ce pourcentage augmente significativement (χ^2 , $P < 0,001$) jusqu'à un maximum de 18,4%, et le 22 août aucune femelle en ponte n'a été observée le long du transect. On notera cependant que le 20 août, à moins de 200 m du transect, nous avons noté 5 femelles en train de pondre sur une même masse d'oeufs, suggérant qu'un petit nombre de buccins dépose encore les dernières capsules à la fin d'août 1984.

Choix du substrat en période de ponte. Il y a eu un déplacement général des individus vers le côté rocheux au fur et à mesure que la saison de ponte progressait (figure 15b). Entre le 29 mai et le 18 juin 1984 le pourcentage des buccins observés sur le côté rocheux du transect augmente significativement (χ^2 , $P < 0,001$). Après un maximum en juillet, ce pourcentage diminue significativement (χ^2 , $P < 0,001$) durant le mois d'août. L'augmentation progressive du nombre de buccins sur le côté rocheux du transect, de mai à juillet, nous suggère que les adultes, probablement des femelles, se déplacent de la zone meuble vers la zone rocheuse, à la recherche de sites propices pour la ponte. La diminution du nombre de buccins adultes sur le côté rocheux du transect, de juillet à août, suggère que la période de ponte est à toute fin pratique terminée et que les individus se dirigent à nouveau vers les fonds meubles (figure 15b). D'ailleurs, les observations faites en plongée suggèrent qu'en dehors de la saison de reproduction les buccins adultes préfèrent les fonds vaseux-sablonneux, aux fonds rocheux. Sur les fonds meubles, ils peuvent s'enfouir dans les sédiments et se nourrir plus efficacement, entre autres de Bivalves.

On a observé que les buccins vivant à de plus grandes profondeurs ($\approx 20^+ \text{ m}$) ou sur les plateaux vaseux peuvent pondre sur des roches plus petites à seulement quelques centimètres du fond. Dans ces secteurs les grosses pierres sont plus rares et plus dispersées que près de la côte, et les *Agerum* y sont rares ou inexistantes. Sur ces zones vaseuses on a déjà observé des buccins déposant leurs capsules sur la valve supérieure du pédoncle d'Islande *Chlamys islandica*. Bien que ces masses d'oeufs soient placées très près du fond, la faible densité et faible taille des oursins prédateurs à ces profondeurs pourraient faire en sorte que les buccins reconnaissent ces substrats comme sites propices pour la ponte.

Pertes et prédation sur les masses d'oeufs. Les grosses masses d'oeufs collectives fixées à la roche, contrairement aux pontes uniques ou plus petites, nous ont semblé susceptibles de se détacher du substrat. Ces grosses masses de 20 cm de longueur ou plus ne sont, dans la plupart des cas, suspendues et fixées à la roche que par une petite zone de contact; sur 6 masses d'oeufs analysées, la zone de contact moyenne a été de 27 cm^2 seulement, avec un intervalle compris entre 15 et 44 cm^2 (équivalent à une surface de contact circulaire de 4,4–7,6 cm de diamètre). Plus la surface de la zone d'attachement est petite par rapport à la taille de la masse d'oeuf, plus la ponte doit être vulnérable au détachement. Durant les jours de mauvais temps les grosses pontes collectives trop faiblement fixées peuvent être arrachées de la roche.

L'oursin vert, *Strongylocentrotus droebachiensis*, contribue beaucoup à la perte de masses d'oeufs. Bien que ces masses soient partiellement à l'abri sur une paroi verticale ou sous un surplomb rocheux, certains oursins parviennent à les atteindre et dévorent les capsules. Les oursins atteignent parfois les masses d'oeufs en même temps que pondent les buccins, qui semblent

d'ailleurs sans défense contre ceux-ci. La ponte ainsi attaquée, dépendamment du nombre et de la taille des oursins, peut voir disparaître un bon nombre de ses capsules. Elle peut aussi finir par se détacher suite à l'affaiblissement du point d'attache (les oursins dévorant les capsules directement attachées à la roche); une fois au fond elle finit par être recouverte et entièrement dévorée par les oursins. Les observations sous-marines de pontes détachées du substrat sont nombreuses. En août 1984, au Cap du Corbeau, on a observé sur moins de 100 m de distance trois grosses masses collectives tombées au fond et dévorées par une multitude d'oursins. Sur ces trois masses on pouvait encore voir l'ancienne zone de contact par où les capsules avaient été attachées à la roche. D'un autre côté, les masses d'oeufs fixées aux stipes d'*Agarum* souffriraient moins de la prédation par les oursins que celles fixées aux roches. En plus de dédaigner ces algues (Himmelman et Steele, 1971) les oursins peuvent très difficilement grimper sur la tige, particulièrement lorsque l'algue brune bouge avec les vagues (Himmelman, 1985). De plus, les pontes sur les *Agarum* sont souvent attachées plus solidement puisque les capsules sont fixées tout autour de la tige de l'algue. Pour des raisons de solidité du point d'attache et de protection contre la prédation des oursins, on estime que ces algues constituent un meilleur substrat pour la ponte des buccins. Cependant, bien que les pontes soient solidement fixées à ces algues, ceci n'empêche pas qu'un bon nombre soient perdues les jours de tempêtes. En effet de grandes quantités d'*Agarum* peuvent être détachées du fond par les grosses vagues et finissent par s'échouer sur la côte, emportant en même temps les masses d'oeufs qui y sont attachées.

Nous avons aussi observé les variations du nombre total de masses d'oeufs le long du transect, pour chaque mois (figure 15c). On remarque que, à mesure que la période de ponte progresse, le nombre de masses d'oeufs déposées augmente lui aussi. Un maximum de 13 masses

d'oeufs, toutes du type "collective", sont observées le 26 juillet, soit environ une ponte au 55 m². De plus, on constate que ce nombre est toujours supérieur du côté rocheux du transect (figure 15c). La forte diminution du nombre de masses d'oeufs constatée le 22 août pourrait être attribuable en partie à la prédation par les oursins. En effet, lors du suivi du transect en août 1984, trois grosses pontes collectives ont été observées sur le fond meuble, dévorées par les oursins. Le détachement des pontes, suite à un trop grand nombre de buccins pondant sur une masse faiblement fixée, doit aussi être considéré. De plus, la présence d'oursins sur les capsules, en même temps que pondent les femelles, pourrait contribuer à augmenter la surcharge de même que la résistance hydrodynamique lors des périodes de mauvais temps, favorisant ainsi le détachement des masses faiblement fixées.

Estimation de la productivité annuelle d'embryons, période de développement et d'éclosion. L'analyse de quatre pontes, déposées chacune par une seule femelle, a révélé un nombre moyen de 140 capsules par femelle ($s=36$, $n=6$). Une ponte de ce genre est, dans la plupart des cas, de forme sphéroïde et possède un diamètre d'environ 5-6 cm (figure 16b). De plus, 11 capsules remplies d'oeufs récemment déposés contenaient en moyenne 2 700 oeufs ($s=585$). On a cependant noté que plusieurs capsules à la périphérie de la masse, peuvent être vides ou ne compter qu'un petit nombre d'oeufs. On estime approximativement à 10% le nombre de capsules vides, ou ne contenant que quelques oeufs, sur les 4 pontes étudiées. Quelques mois après la période de ponte, soit le 8 octobre 1983, 12 capsules prélevées sur différentes masses d'oeufs récoltées sur le terrain contenaient en moyenne 30 embryons, soit un peu plus de 1,1 % des oeufs déposés; ces embryons éventuellement dévorent les oeufs atrétiques (appelés aussi oeufs nourriciers) (Dakin, 1912; Dohmen et Van der May, 1977; Hancock, 1960).

Ces données concordent avec celles mentionnées par Dohmen et Van der May (1977), soit 1 %. De ces observations, il ressort qu'une femelle peut éventuellement pondre jusqu'à 340 000 oeufs qui, au bout d'une longue période de développement, donneraient environ 3 700 juvéniles émergeant des capsules.

L'observation de pontes où des juvéniles sortent des capsules, lors des plongées d'automne et d'hiver, suggère que la période d'émergence commence en octobre-novembre pour se terminer en février-mars. En considérant la période de ponte dans la région étudiée, on peut estimer que la durée de la période de développement des embryons à l'intérieur des capsules est de 5 à 8 mois. Notons que nos observations ont été faites à faible profondeur (6-20 m) et qu'aucune donnée en ce qui concerne le nombre d'embryons par capsule et la durée de la période de développement n'est disponible pour les masses d'oeufs déposées par les buccins vivant à de plus grandes profondeurs.

4.1.3 Observation des spermatozoïdes dans l'oviducte palléal de la femelle et cycle de reproduction

Présence des spermatozoïdes dans la bursa. La variation du pourcentage des femelles avec la bursa copulatrix remplie de spermatozoïdes en fonction du temps montre un cycle annuel de copulation très régulier pour les deux années (figure 17). Les premiers individus avec des spermatozoïdes dans la bursa s'observent en mai et le plus grand nombre est atteint en juin; en juillet les bursae ne contiennent plus de spermatozoïdes. Donc, d'après l'analyse de la bursa, la période de copulation pour les deux années commence en mai et finit en juillet. Le cycle des indices séminaux (figure 7) chez les mâles, durant cette même période, vient d'ailleurs supporter ces résultats; chez les mâles ayant copulé, la vésicule séminale diminue en taille et les

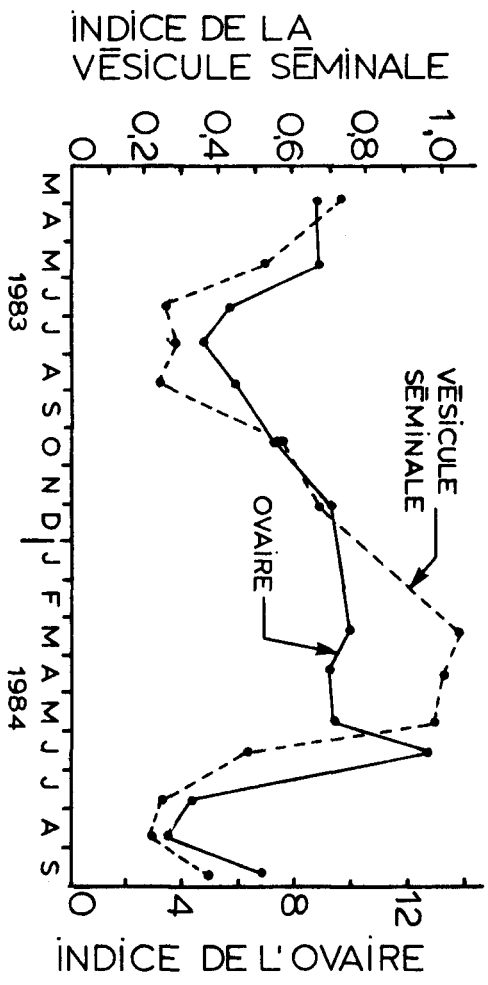
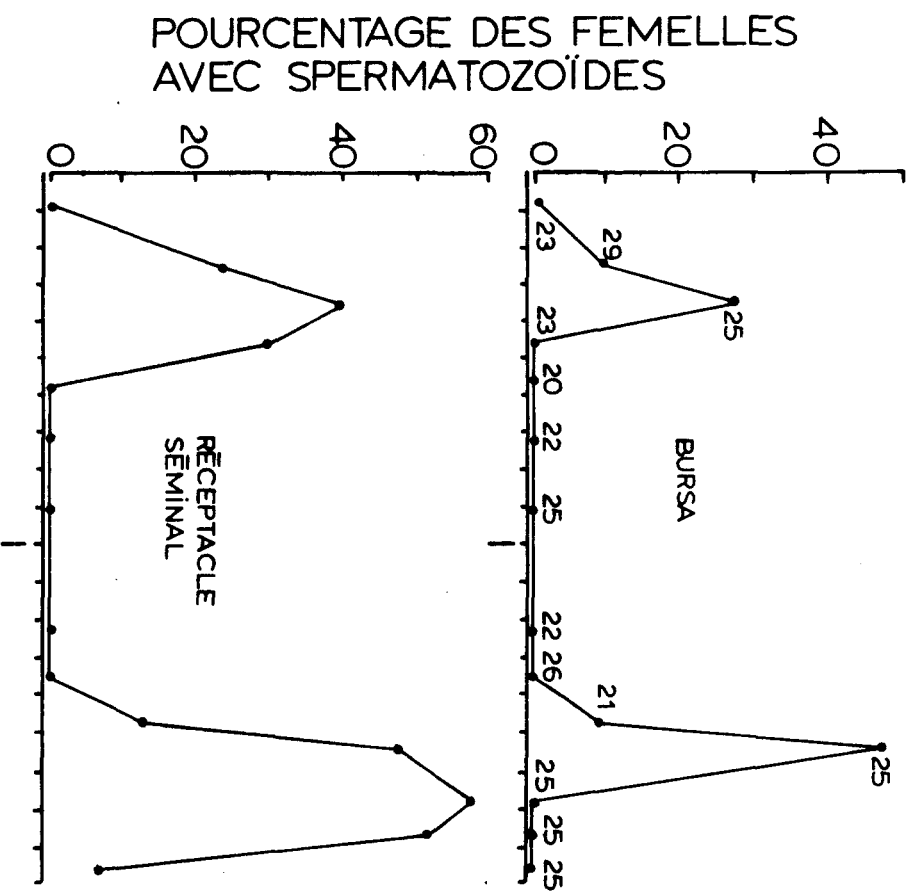


Figure 17. Pourcentage des femelles avec des spermatozoïdes dans la bursa ou le réceptacle séminal. Comparaison avec le cycle de la vésicule séminale et le cycle de l'ovaire

bursae des femelles sont remplies.

Présence de spermatozoïdes dans le réceptacle séminal et cycle de ponte.

L'analyse du contenu du réceptacle séminal des femelles a révélé un cycle annuel régulier semblable à celui obtenu avec la bursa, sauf que les spermatozoïdes sont présents dans le réceptacle sur une plus longue période (figure 17). Pour les deux années de l'étude, c'est en mai qu'on observe les premières femelles avec le réceptacle rempli de spermatozoïdes. C'est le premier mois où les individus sont aptes à féconder leurs ovocytes et à pondre. En 1983, le plus haut pourcentage de femelles, avec des spermatozoïdes dans le réceptacle, s'observe en juin. Cette valeur diminue en juillet et en août, tous les frottis ayant donné des résultats négatifs. A la différence de 1983, les valeurs de juillet et d'août sont demeurées élevées en 1984. Ces résultats suggèrent que la période de ponte pour 1983 s'étend de mai à juillet avec un maximum d'activité en juin. Comparativement, la période de ponte de 1984 aurait été au moins un mois plus longue; elle débute aussi en mai, mais se termine à la fin d'août-début septembre. De plus, c'est en juillet qu'elle atteint son maximum d'activité, soit un mois plus tard qu'en 1983. Les observations en plongée concordent d'ailleurs parfaitement les résultats révélés par cette analyse du contenu de la bursa et du réceptacle séminal.

4.2 DISCUSSION

Comportement de copulation

L'aggrégation en période de copulation, telle qu'observée chez *Buccinum*, a aussi été notée chez *Neptunea antiqua* (Pearce et Thorson, 1967) et chez différentes espèces de Gastéropodes (Magalhaes, 1948; Edwards, 1968). Cette aggrégation pourrait faire appel à l'attraction chimique, grâce à des phéromones sexuelles produites par les femelles gravides. Les observations de Pearce et Thorson (1967) sur *N. antiqua*, de Crozier (1918) sur *Chromodoris zebra* de même que celles rapportées ici chez *Buccinum* supporteraient cette hypothèse. L'aggrégation est critique chez les Gastéropodes où la fécondation est interne.

La copulation multiple, observée chez *Buccinum*, a aussi été notée chez plusieurs autres Gastéropodes, entre autres chez *Kalletia kalletia* (Rosenthal, 1970), *Urosalpinx cinerea* (Hargis et MacKenzie, 1961), *Cepaea nemoralis* (Murray, 1964), *N. antiqua* (Pearce et Thorson, 1967), et *Eupleura caudata* (Hargis et Mackenzie, 1961; MacKenzie, 1961). Chez ces deux dernières espèces, deux mâles s'accouplant simultanément avec une même femelle ont d'ailleurs été observés.

L'importance de la polygamie, en ce qui a trait à la génétique des populations chez les espèces de Gastéropodes où la fertilisation est interne, a déjà été mentionnée par Hargis et MacKenzie (1961), Murray (1964) et Houston (1971). Les juvéniles, émergeant des oeufs

déposés par une femelle ayant copulé avec plus d'un mâle, possèderaient une plus grande variété de facteurs héréditaires. La polygamie devrait être génétiquement d'autant plus importante chez les espèces où le développement ne comporte aucun stade pélagique. En effet, la dispersion et le mélange des gènes sont ici beaucoup plus limités que chez les espèces où les gamètes sont relâchés dans le milieu (fécondation externe) et où les larves passent par un stade pélagique avant de s'établir au fond.

Comportement de ponte

Dons (1913) et Hancock (1967) font part du comportement grégaire de *Buccinum* durant la ponte. Bien qu'il ne mentionne pas le nombre important de femelles pouvant être aperçues en ponte sur les masses d'oeufs collectives, Dons (1913) rapporte que certaines masses peuvent contenir jusqu'à 15 000 capsules. Il est possible que ce comportement de groupe durant la ponte varie en fonction du temps de même qu'en fonction du secteur étudié. Des comportements grégaires durant les périodes de pontes ont aussi été observés chez *Urosalpinx cinerea*, *Dicathais aegrotata*, *Nucella (=Thais) lapillus*, *Thais emarginata*, *T. lamellosa*, *Cerastostoma foliatum* et plusieurs autres espèces (Hancock, 1960; Phillips, 1969; Feare, 1970; Houston, 1971; Spight, 1974; Spight *et al.*, 1974). Un pareil comportement d'attraction entre les individus pourrait permettre l'utilisation maximale des sites propices. L'origine de cette attraction est inconnue. Chez certaines espèces un déplacement ou une migration a aussi été observé en période de ponte (Thorson, 1950; Carriker, 1955). Le but de ces déplacements est, soit de trouver un site favorable pour la ponte, soit de se protéger contre d'éventuels prédateurs, ou bien de permettre aux oeufs, aux larves ou aux juvéniles de se développer dans un environnement propice. Pour les populations de buccins vivant près des côtes, comme celle du Cap du Corbeau, la

recherche des sites propices pourrait se résumer en un léger déplacement des femelles adultes vers le rivage où les surplombs et les gros blocs rocheux à parois verticales sont plus nombreux. Dans des secteurs comme l'Anse des Noyés, où les pontes sont souvent fixées aux tiges d'*Agarum*, le mouvement général des femelles vers la côte serait moins évident. Les algues et les grosses roches qu'on retrouve dans cette baie sont généralement dispersées sur le plateau à fond meuble. Donc ces mouvements vers les sites de pontes sont probablement d'intensité variable selon la distance entre la zone d'alimentation et la zone de ponte.

Dans la région étudiée, l'oursin vert *Strongylocentrotus droebachiensis*, se nourrit des masses d'oeufs déposées par les femelles. De plus, les grosses masses d'oeufs détachées de la roche et tombées au fond sont complètement éliminées par les oursins. Ce fait a été mis en évidence lors du suivi du transect permanent. Considérant que l'oursin est l'espèce dominante dans l'étage infralittoral de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent (Himmelman *et al.*, 1983a,b; Drouin *et al.*, 1985) et que son habitat recoupe celui de *Buccinum*, il est probable qu'il contribue considérablement à diminuer le recrutement du buccin. L'utilisation des surplombs rocheux, des parois verticales et des stipes d'*Agarum* comme substrats pour la ponte pourrait constituer une stratégie pour limiter cette prédation. Shimek (1981) rapporte qu'en Alaska les pontes de *Neptunea pribiloffensis* sont souvent la proie des oursins et constate aussi que les masses d'oeufs sont fréquemment déposées à quelques centimètres seulement de l'anémone *Tealia crassicornis*, un prédateur de l'oursin. Cette observation intéressante suggère une relation commensale entre le Mollusque et l'anémone, où cette dernière assurerait la protection des pontes.

Chez les populations de buccins vivant sur les plateaux vaseux plus profonds, le fait de déposer les capsules sur des pierres de petite taille ou sur la coquille du pétoncle *Chlamys islandica* suggère une sélection des substrats utilisés. Les différentes populations utiliseraient les sites de pontes les plus propices et accessibles. Chez *Neptunaea despecta* vivant sur les fonds meubles, généralement à des profondeurs de 15 m ou plus, l'utilisation de *Chlamys* comme substrat de ponte a souvent été observée lors de la pêche aux pétoncles dans l'archipel de Mingan. Il s'agit probablement d'un substrat propice si on considère que le pétoncle a la possibilité de s'échapper rapidement à l'approche d'un prédateur. De plus, chez l'espèce européenne *N. antiqua*, fréquentant des habitats similaires, les femelles déposent généralement leurs capsules sur le dos des mâles de leur espèce (Pearce et Thorson, 1967). Il semble donc que les Buccinidés varient leur substrat de ponte selon les conditions qui prévalent dans leur habitat, notamment selon l'abondance des substrats solides de même que la présence des prédateurs. Néanmoins, nous connaissons encore mal plusieurs aspects de la reproduction chez les Buccinidés, plus particulièrement chez les espèces qui vivent à de plus grandes profondeurs.

Le temps mis par une femelle pour déposer une masse d'œufs de taille moyenne a été de 5 jours. Thorson (1946) mentionne que sur les côtes d'Angleterre le buccin peut pondre quelques masses d'œufs à environ 5 jours d'intervalle. Le nombre moyen d'œufs par capsule a été estimé à 2 700; cette valeur est similaire à celles rapportées par Dakin (1912, maximum 2 419), Portmann (1925, 50-2 000 et maximum 3 200) et Hancock (1967, 3 000). Quant au nombre moyen d'embryons entreprenant leur développement à l'intérieur de chacune de ces capsules, notre valeur de 30 (soit 1,1% des œufs) mentionnée ici est deux à trois fois supérieure à celle obtenue par Hancock (1967) et Dakin (1912), mais se rapproche de celle rapportée par Portmann

(1925, 10-30). Rivest (1983) a démontré que chez le Buccinidé *Searlesia dira*, les ratios "oeufs nourriciers/embryons" peuvent varier grandement pour les capsules d'une même ponte et que seul les différences de ratios pour les pontes provenant de régions géographiquement éloignées sont significatives. L'auteur suggère aussi que ces ratios pourraient être sujet à la sélection naturelle et ainsi déterminés génétiquement. Il est possible que pour pallier une période de développement plus longue, dans des conditions où les températures seraient plus basses, les buccins du golfe du Saint-Laurent déposeraient plus d'embryons par capsule pour contrecarrer les pertes dues à la mortalité durant le développement et à la plus longue période exposée à la prédation. Il serait très intéressant d'étudier ces différences de ratio dans le but de déterminer si celles-ci peuvent être reliées aux facteurs environnementaux caractéristiques à chaque région (à titre d'exemple, le régime thermique, la profondeur, les prédateurs des masses d'oeufs et des juvéniles de même que l'effet de la taille à l'émergence sur la survie des juvéniles (voir par ex. Spight, 1976)).

Cycle de copulation et de ponte

Les données obtenues par l'analyse du contenu de la bursa et du réceptacle séminal, de même que par le transect permanent, concordent avec l'étude des indices des différents organes et de l'histologie des gonades (Chapitre III).

Copulation. L'examen de l'abondance des spermatozoïdes dans la bursa des femelles (figure 17) révèle que les premières copulations ont eu lieu en mai 1983; 10% des femelles de l'échantillon contenaient des spermatozoïdes dans ce compartiment de l'oviducte palléal. Cette valeur atteignait un maximum en juin puis retombait à zéro en juillet de la même année. La

variation des indices séminaux des mâles durant cette même période (figure 17) concorde parfaitement avec ces données puisque la masse moyenne de la vésicule séminale des mâles diminue jusqu'à atteindre un minimum en juillet. Ceci suggère que lors de la copulation, en mai et juin, les réserves de spermatozoïdes contenues dans la vésicule séminale ont été utilisées lors de l'accouplement, puis ultérieurement emmagasinées dans la bursa de la femelle. Durant cette même période la taille du testicule augmente pour atteindre un maximum en juillet (Chapitre III, figure 7). Il a aussi été démontré que l'évolution saisonnière de la taille du testicule durant le cycle de reproduction est à l'inverse de celle de l'ovaire. L'explication de ce phénomène vient du fait que la vésicule séminale emmagasine longtemps à l'avance les spermatozoïdes produits par le testicule. Durant la période de copulation, bien que l'indice de la vésicule séminale diminue tout comme le fait celui de l'ovaire durant la ponte, le testicule se développe pour préparer la production de spermatozoïdes pour l'année suivante (Chapitre III, figure 7).

Il n'y avait pas de spermatozoïdes dans la bursa des femelles de juillet 1983 à avril 1984. Durant cette période l'indice de la vésicule séminale augmente continuellement, à l'inverse de celui du testicule; les spermatozoïdes produits sont transférés dans la vésicule d'où le comportement inverse des indices. En 1984, tout comme en 1983, c'est en mai et juin seulement qu'on observe des bursae pleines (figure 17); la copulation aurait donc eu lieu durant ces deux mois. La forte diminution de la taille des vésicules séminales observée durant cette période nous amène aux mêmes conclusions (figure 17). De plus, les données obtenues sur le transect permanent montrent que la copulation n'a été observée qu'en mai et juin (figure 15a). Il ressort de l'ensemble des données révélées par 1) l'examen de la bursa des femelles, 2) l'évolution des indices de la vésicule séminale et du testicule chez le mâle, et 3) le suivi d'un transect quantitatif

permanent, que le comportement de copulation de *Buccinum* répond à un cycle annuel bien défini où la période de copulation est de durée relativement courte (mi-mai à fin juin).

Ponte. L'analyse du contenu du réceptacle séminal des femelles a révélé que la ponte a débuté en mai 1983 pour se terminer à la fin de juillet. Le mois de juin, d'après le pourcentage élevé de réceptacles remplis de spermatozoïdes, a été le mois où l'activité de ponte était à son plus intense; les résultats de la première partie de l'étude vont dans le même sens. Le poids moyen des ovaires de même que le nombre d'ovocytes de gros diamètre a diminué significativement de mai à juillet 1983, indiquant que la ponte a eu lieu. De plus, les observations effectuées en plongée confirment qu'en juin l'activité de ponte était à son paroxysme (figure 15a). Du mois d'août 1983 à avril 1984 le réceptacle séminal des femelles est demeuré vide; aucune d'entre elles n'était donc apte à pondre. Les données relatives aux indices gonosomatiques et à l'histologie avaient aussi révélé qu'à partir d'août 1983 le poids moyen des ovaires de même que le nombre d'ovocytes matures n'avaient cessé d'augmenter, atteignant un maximum durant l'hiver 1984 (Chapitre III, figure 6 et 8). C'est en mai 1984 qu'on a observé à nouveau des spermatozoïdes motiles dans le réceptacle séminal. Durant le même mois, l'observation de femelles déposant leurs capsules le long du transect confirme le début de la ponte (figure 15a). On notera cependant qu'il n'y avait pas eu de diminution significative des indices gonosomatiques de l'ovaire durant cette période (Chapitre III, figure 6). Ce fait montre que l'analyse du contenu du réceptacle séminal des femelles s'est avérée une méthode plus fine pour mettre en évidence le début de l'activité de ponte. Le mois suivant, soit en juillet, le pourcentage des réceptacles contenant des spermatozoïdes atteint une valeur maximale, tout comme le nombre de femelles en ponte. De plus, l'indice ovarien moyen a fortement diminué. Selon les observations faites le long du transect permanent et celles du

chapitre précédent (cycle de reproduction, Chapitre III) la ponte était terminée en août. Cependant la présence de spermatozoïdes dans le réceptacle séminal de quelques femelles a indiqué que la ponte pouvait se poursuivre. L'observation de quelques femelles en ponte, dans un autre secteur du Cap du Corbeau, lors de la sortie d'août 1984, vient appuyer l'interprétation des données obtenues par l'observation des spermatozoïdes dans l'oviducte.

Transfert de la bursa au réceptacle et conservation des spermatozoïdes.

Les résultats révélés ici par l'étude du contenu de la bursa et du réceptacle séminal indiquent que la ponte peut survenir très peu de temps après la copulation. Pour les deux années d'étude, la ponte a débuté le même mois que la copulation, soit en mai. L'observation de réceptacles séminaux remplis de spermatozoïdes, moins de trois jours après l'accouplement, vient appuyer ce fait. Les spermatozoïdes sont donc vite transférés, via le canal ventral cilié de la glande à capsule (Fretter, 1941, 1953), de la bursa au réceptacle séminal (figure 17). D'après l'étude du contenu de la bursa et du réceptacle séminal, la période de ponte peut s'étendre sur une période beaucoup plus longue que celle de la copulation. Ceci a pu être démontré en comparant le dernier mois où on retrouve des spermatozoïdes dans la bursa avec celui où on retrouve encore ces gamètes dans le réceptacle séminal. Par exemple, en juillet 1983 le réceptacle de plusieurs femelles contenait encore des spermatozoïdes motiles bien que la période de copulation était terminée depuis plus d'un mois. Avec une période de copulation finissant en juin, des réceptacles remplis de spermatozoïdes motiles ont d'ailleurs été observés chez des femelles en septembre 1984, soit 2-3 mois après la copulation (figure 17). Ces observations indiquent la conservation des spermatozoïdes à court et à long terme, selon que l'on se réfère à la bursa ou au réceptacle séminal. L'emmagasinement des spermatozoïdes, observé chez plusieurs familles de Gastéropodes où la fécondation est interne,

donne probablement aux femelles une certaine autonomie quant au choix du moment et du site de ponte. En considérant la mortalité qui peut survenir suite à des conditions défavorables du milieu, durant les tous premiers stades de développement des oeufs, la possibilité de prolonger et de choisir le moment exact pour déposer les capsules peut constituer une stratégie efficace pour favoriser le recrutement.

L'analyse du contenu de la bursa et du réceptacle séminal pour l'étude de la reproduction de *Buccinum* a permis d'apporter beaucoup d'informations, autrement difficilement accessibles. Cette analyse a permis de retracer des données sur le cycle annuel de copulation et de ponte et de mettre en évidence la conservation des spermatozoïdes dans la femelle. De plus, les résultats obtenus avec cette technique rapide et simple concordent très bien avec ceux révélés par les méthodes conventionnelles (Chapitre III). Cette nouvelle méthode est certainement applicable à un grand nombre d'espèces de Mésogastéropodes et de Néogastéropodes où la fécondation est interne. A titre d'exemple sur les perspectives de recherche, on notera qu'à elle seule la famille des Buccinidés, avec plusieurs genres très répandus dans les régions boréales et arctiques, compte plus de 2 000 espèces dont on ignore, à toutes fins pratiques, à peu près tout de la biologie de la reproduction.

Résumé du cycle vital de *Buccinum undatum*

L'ensemble des techniques utilisées dans la première partie de l'étude concernant le cycle de reproduction et d'alimentation, de même que celles développées dans la seconde partie, ont permis d'obtenir un grand nombre de données sur le cycle vital de *B. undatum*. Un résumé des différents événements survenant durant le cycle annuel est présenté à la figure 18. Cette

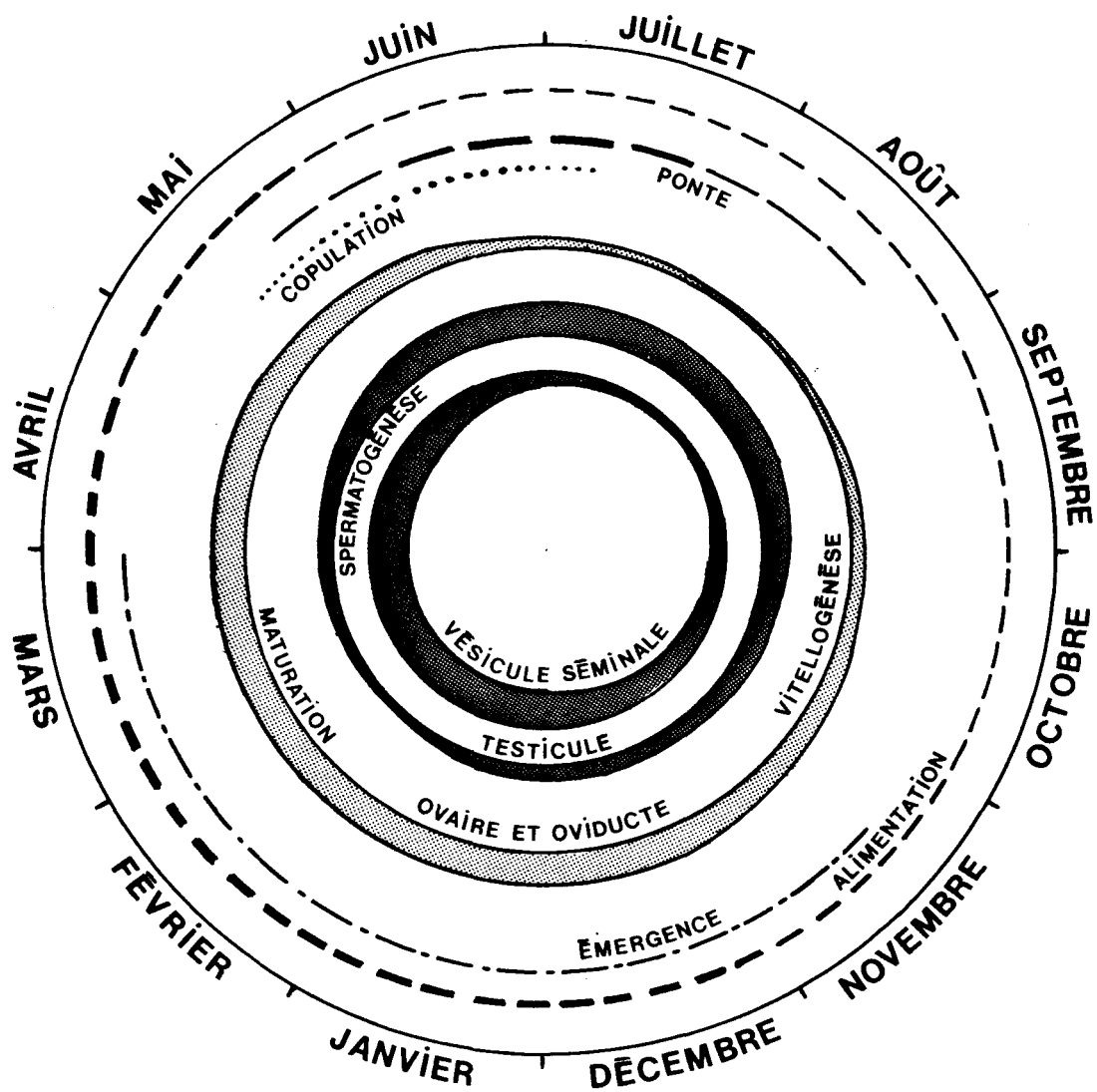


Figure 18. Résumé des principaux événements liés au cycle de reproduction chez *Buccinum undatum* ; Havre-Saint-Pierre, golfe du Saint-Laurent

représentation, tout en étant une synthèse des résultats du cycle de reproduction, permet de visualiser dans le temps les principaux événements du cycle annuel chez les populations de buccins vivant dans l'archipel de Mingan, golfe du Saint-Laurent.

CHAPITRE V

CONCLUSION GÉNÉRALE

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'étude de la reproduction du buccin *Buccinum undatum* dans le secteur nord du golfe du Saint-Laurent, a permis de déterminer plusieurs particularités de son cycle de reproduction et d'apporter un bon nombre de données pertinentes sur son comportement en période de reproduction. L'ensemble des données obtenues révèle que la reproduction du buccin obéit à un cycle annuel bien défini et que le développement des différents organes de reproduction est intimement lié à ce cycle.

Tout d'abord au printemps, vers la mi-mai, les buccins montrent une tendance à l'aggrégation; c'est le début de la période de copulation. Les femelles pourraient être responsables de l'attraction des mâles, et ainsi déclencher l'accouplement. De plus, les individus montrent un haut degré de polyandrie. Lors de cette période de copulation (mi-mai jusqu'à fin juin) les spermatozoïdes, contenus dans la vésicule séminale du mâle depuis plusieurs mois, sont transférés dans la femelle, avec comme conséquence la diminution de la taille de la vésicule. Les femelles conservent ces spermatozoïdes dans un compartiment de l'oviducte palléal appelé bursa, qui seront peu de temps après retransférés dans le réceptacle séminal, où ils pourront d'ailleurs y être conservés jusqu'à 8 semaines. Lors du passage des ovocytes au moment de la ponte, ces spermatozoïdes seront utilisés pour la fécondation. A partir de ces observations, une nouvelle méthode d'étude du cycle et du comportement de reproduction a été mise au point dans cette étude et est essentiellement basée sur la présence ou non de spermatozoïdes dans ces deux compartiments.

Ainsi, la présence de spermatozoïdes dans la bursa signifie qu'il y a eu récemment copulation, et de même, la présence de spermatozoïdes dans le réceptacle séminal signifie que les femelles sont potentiellement aptes à pondre. Durant la période de copulation, le testicule se développe et élabore déjà les spermatozoïdes qui serviront, un an plus tard, à la prochaine saison de reproduction. La taille du testicule augmente donc continuellement au cours du printemps et au début de l'été, correspondant à une période de spermatogénèse active.

La ponte commence peu de temps après les premières copulations et, puisque les femelles peuvent conserver les spermatozoïdes au moins un mois après la copulation, cette période de ponte peut s'étendre après la période d'accouplement, parfois même jusqu'à la fin d'août. Les femelles, pour déposer leurs capsules contenant les oeufs fécondés, recherchent activement des substrats favorables. Cette recherche, pour les populations vivant près des côtes, peut se résumer en un léger déplacement vers le rivage où les sites de ponte sont plus abondants. Généralement les substrats utilisés sont les parois verticales des grosses roches ou les stipes de l'algue brune *Agarum cribrosum*. La majorité des masses d'oeufs déposées sont de grande taille et chacune représente la production de plusieurs femelles. Ces grosses masses d'oeufs sont vulnérables au détachement et à la prédation par l'oursin vert *Strongylocentrotus droebachiensis*, qui contribuerait beaucoup à diminuer le recrutement du buccin. La sélection des sites de ponte suggère d'ailleurs une adaptation des buccins pour limiter cette prédation. Durant cette période de ponte, la taille de l'ovaire et celle de l'oviducte palléal régressent continuellement suite à l'utilisation des ovocytes et des substances d'encapsulation. On constate aussi qu'au début de la période de reproduction l'activité d'alimentation, qui était très intense en hiver et au début du printemps, diminue rapidement jusqu'à un minimum à la fin de l'été-début d'automne.

Quelques semaines après la fin de la reproduction active, soit au début de l'automne, les buccins adultes ne se nourrissent toujours que sporadiquement. Durant cette période, l'ovaire, via l'ovogénèse, de même que l'oviducte palléal, se développent rapidement jusqu'à atteindre leur taille maximale durant l'hiver. Il n'y a donc pas de période de repos évidente après la reproduction et la croissance automnale des organes de reproduction femelles suggère ici que les réserves nécessaires à cette croissance sont déjà contenues dans l'animal. Du côté du mâle, l'automne, suite à l'accumulation des spermatozoïdes dans la vésicule séminale, est caractérisé par une augmentation de la taille de la vésicule et par une diminution de celle du testicule; la gonade mâle se développe donc en relation inverse de celle de la femelle.

Durant l'hiver la vésicule séminale et le testicule atteindront respectivement des tailles maximales et minimales. Vers la fin de l'automne-début de l'hiver l'alimentation s'intensifie et les juvéniles sortent des premières masses d'oeufs; c'est le début de la période d'émergence qui devrait se poursuivre jusqu'à la fin de l'hiver.

Plusieurs aspects de la biologie de la reproduction du buccin nécessiteraient des études ultérieures. Par exemple, nous connaissons encore mal les facteurs responsables du déclenchement des différents événements de la reproduction. Ainsi l'apparition des périodes de copulation, de spermatogénèse, de ponte et d'ovogénèse durant le cycle annuel amènent à se poser plusieurs questions sur l'effet des facteurs environnementaux ou exogènes (température, photopériode, salinité...) et des facteurs endogènes (système neuro-endocrinien...). Il en est de même pour l'alimentation qui elle aussi obéit à un cycle annuel. Le long des côtes d'Angleterre et d'Europe, le cycle de reproduction du buccin est complètement inversé par rapport au cycle

observé dans le secteur nord du golfe du Saint-Laurent; là-bas les buccins se reproduisent en hiver. Des études détaillées sur les relations interspécifiques (prédation, compétition) de même que sur la biologie des embryons et des juvéniles apporteraient des données intéressantes qui permettraient de mieux comprendre le choix des périodes de reproduction.

BIBLIOGRAPHIE

- BARKER, M.F. et D. NICHOLS. 1983. Reproduction, recruitment and juvenile ecology of the starfish, *Asterias rubens* and *Marthasterias glacialis*. J. Mar. biol. Assoc. U.K. 63: 745-766.
- BOIVIN, Y. 1985. Le cycle de reproduction d'une étoile de mer couveuse subarctique *Leptasterias polaris*. Thèse de Maîtrise. Université du Québec à Chicoutimi, Canada, 84pp.
- CARRIKER, M. R. 1955. Critical review of the biology and control of the oyster drills *Urosalpinx* and *Eupleura*. U.S. Fish. Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep. : Wildl. 148:1-150.
- CHIA, F.S. 1968. Some observations on the development and cyclic changes of the oöcytes in a brooding starfish, *Leptasterias hexactis*. J. Zool., Lond. 154: 453-461.
- CROZIER, W.J. 1918. Assortive mating in a Nudibranch, *Chromodoris zebra* Heilprin. J. exp. Zool. 27: 247-292.
- DAKIN, W.J. 1912. Buccinum (the whelk). Liverpool Marine Biology Committee Memoirs NO. 20, William and Norgate, London, 115pp.
- DOHMEN, M.R. et J.C.A. VAN DER MAY. 1977. Local surface differentiations at the vegetal pole of the eggs of *Nassarius reticulatus*, *Buccinum undatum* and *Crepidula fornicata*. Dev. Biol. 61: 104-113.
- DONS, C. 1913. Zoologisker notiser II. Om egglaegningen hos enkelte Buccinider. Troms. Mus. Aarsh. 35:11-22.
- DROUIN, G., J.H. HIMMELMAN et P. BÉLAND. 1985. Impact of tidal salinity fluctuations on Echinoderms and Molluscs populations. Can. J. Zool. 63:1377-1387.
- EDWARDS, D.C. 1968. Reproduction in *Olivella biplicata*. Veliger 10: 297-304.
- FARMANFARMAIAN, A., A.C. GIESE, R.A. BOOLOOTIAN et J. BENNET. 1958. Annual reproductive cycles in four species of west coast starfishes. J. exp. Zool. 138: 358-367.

- FEARE, C.J. 1970. The reproductive cycle of the Dog Whelk (*Nucella lapillus*). Proc. malac. Soc. Lond. 39: 125-137.
- FENAUX, L. 1970. Maturation of the gonads and seasonal cycle of the planktonic larvae of the ophiuroid *Amphipura chiajei* Forbes. Biol. Bull. (Woods Hole) 138: 262-271.
- FERGUSON, J.C. 1964a. Nutrient transport in starfish. I. Properties of the coelomic fluid. Biol. Bull. (Woods Hole) 126: 33-53.
- FERGUSON, J.C. 1964b. Nutrient transport in starfish. II. Uptake of nutrients by isolated organs. Biol. Bull. (Woods Hole) 126: 391-406.
- FERGUSON, J.C. 1975. The role of free amino acids in nitrogen storage during the annual cycle of a starfish. Comp. Biochem. Physiol. 51(A): 341-350.
- FRETTER, V. 1941. The genital ducts of some British Stenoglossan Prosobranchs. J. mar. biol. Assoc. U.K. 25: 173-211
- FRETTER, V. 1953. The transference of sperm from male to female Prosobranch, with reference, also, to the Pyramellids. Proc. Linn. Soc. Lond. 164: 217-224.
- FRETTER, V. et A. GRAHAM. 1962. British Prosobranch Mollusks. Their functional anatomy and ecology. The Ray Society, London. 775 pp.
- GIESE, A.C. et J.S. PEARSE. 1974. Introduction: general principles. Dans "Reproduction of Marine Invertebrates" (A.C. GIESE et J.S. PEARSE, eds.) vol. 1:1-49. Academic Press. New York. 1974.
- GOLIKOV, A.N. 1968. Distribution and variability of long-lived benthic animals as indicators of currents and hydrological conditions. Sarsia 34: 199-208
- GONOR, J.J. 1972. Gonadal growth in the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson) (Echinodermata: Echinoidea) and the assumptions of the gonad index methods. J. exp. mar. Biol. Ecol. 10: 83-103.
- GRANT, A. et P.A. TYLER. 1983a. The analysis of data in studies of invertebrate reproduction. I. Introduction and statistical analysis of gonad indices and maturity indices. Int. J. Invert. Repro. 6: 239-269.
- GRANT, A. et P.A. TYLER. 1983b. The analysis of data in the studies of

- invertebrate reproduction. II. The analysis of oocyte size/frequency data, and comparison of different types of data. Int. J. Invert. Reprod. 6: 271-283.
- HANCOCK, D. 1960. The ecology of the molluscan enemies of the edible mollusc. Proc. malac. Soc. Lond. 34: 123-143.
- HANCOCK, D. 1967. Whelks. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Laboratory Leaflet No. 15. Fisheries Laboratory, Burnham on Crouch, Essex. 14 pp.
- HARGIS, W.J. et C.L. MACKENZIE. 1961. Sexual behavior of the oyster drills: *Eupleura caudata* and *Urosalpinx cinerea*. Nautilus 75(1): 7-16.
- HIMMELMAN, J.H. 1985. Urchin feeding and macroalgal distribution in Newfoundland, eastern Canada. Nat. Can. 111: 337-348.
- HIMMELMAN, J.H. et D.H. STEELE. 1971. Food and predators of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in Newfoundland waters. Mar. Biol. 9: 315-322.
- HIMMELMAN, J.H., Y. LAVERGNE, A. CARDINAL, G. MARTEL et P. JALBERT. 1982. Brooding behavior of the northern sea star *Leptasterias polaris*. Mar. Biol. 68: 235-240.
- HIMMELMAN, J.H., A. CARDINAL, et E. BOURGET. 1983. Community development following removal of urchins *Strongylocentrotus droebachiensis* from the rocky subtidal zone of the St. Lawrence Estuary, eastern Canada. Oecologia 59: 27-39.
- HIMMELMAN, J.H., Y. LAVERGNE, F. AXELSEN, A. CARDINAL et E. BOURGET. 1983. Sea urchins in the Saint-Lawrence Estuary: their abundance, size-structure and suitability for commercial exploitation. Can. J. Fish. Aqua. Sci. 40(4): 474-486.
- HOUSTON, R.S. 1971. Reproductive biology of *Thais emarginata* (Deshayes, 1839) and *Thais canaliculata* (Duclos, 1832). Veliger 13: 348-357.
- HOUSTON, R.S. 1976. The structure and function of the Neogastropod reproductive systems: with special reference to *Columbella fuscata* Sowerby, 1832. Veliger 19: 27-46.
- ITO, H. 1978. Observations on the spawning of sea snails, two species of the genus *Buccinum*, *B. kinukatsugi* and *B. miyauchii*. Bull. Hokkaido Reg. Fish.

Reg. Lab. 43: 69-77.

- JOHANSSON, J. 1953. On the genital organs of some Mesogastropods: *Cerithium vulgatum* Brug., *Triphora perversa* (L.) and *Melanella* (Eulima) *intermedia* (Cantr.). Contributions to the phylogeny of the pallial gonoducts of the Prosobranchia. Zool. Bidr. 30: 1-23.
- JOHANSSON, J. 1957. Notes on the littorinacean and stenoglossan genital organs, and comparison with the Rissoacea. Zool. Bidr. 32: 81-91.
- LAMBERT, P. et P.A. DEHNEL. 1974. Seasonal variations in biochemical composition during the reproductive cycle of the intertidal Gastropod *Thais lamellosa* Gmelin (Gastropoda, Prosobranchia). Can. J. Zool. 52: 305-318.
- LEWIS, C.A. et F.S. CHIA. 1981. Growth, fecundity, and reproductive biology in the pedunculate cirripede *Pollicipes polymerus* at San Juan Island, Washington. Can. J. Zool. 59: 893-901.
- MACKENZIE, C.L. 1961. Growth and reproduction of the oyster drill *Eupleura caudata* in the York River, Virginia. Ecology 42: 317-338.
- MAGALHAES, H. 1948. An ecological study of the snails of the genus *Busycon* at Beaufort, North Carolina. Ecol. Monogr. 18: 377-409.
- MAUZEY, K.P. 1966. Feeding behavior and reproductive cycles of *Pisaster ochraceus*. Biol. Bull. (Woods Hole) 131: 127-144.
- MURRAY, F.V. 1964. Multiple mating and effective population size in *Cepaea nemoralis*. Evolution 18: 238-291.
- PEARCE, J.B. et G. THORSON. 1967. The feeding and reproductive biology of the red whelk, *Neptunea antiqua* (L.). (Gastropoda, Prosobranchia). Ophelia 4: 277-314.
- PEARSE, J.S. 1965. Reproductive periodicities in several contrasting populations of *Odontaster validus* Koehler, a common Antarctic Asteroid. Antarctic Research Series 5: 39-85.
- PERRON, F.E. 1981. The partitioning of reproductive energy between ova and protective capsules in marine gastropods of the genus *Conus*. Am. Nat. 118: 110-118.
- PHILLIPS, B.F. 1969. The population ecology of the whelk *Dicathais aegrotata* in western Australia. Aust. J. mar. fresh. Res. 20: 225-265.

- PORTMANN, A. 1925. Der Einfluss der Nöhreier auf die Larventwicklung von *Buccinum* und *Purpura*. Z. Morph. Ökol. Tiere. 3: 526-541.
- RIVEST, B.R. 1983. Development and the influence of nurse egg allotment on hatching size in *Searlesia dira* (Reeve, 1846)(Prosobranchia: Buccinidae). J. exp. mar. Biol. Ecol. 69: 217-241.
- ROSENTHAL, R. J. 1970. Observations on the reproductive biology of the Kellet's whelk, *Kelletia kelletia* (Gastropoda: Neptuneidae). Veliger 12: 319-324.
- SANTARELLI, C.L. 1985. Les pêcheries du buccin (*Buccinum undatum* L. Gasteropoda) du golfe Normand-Breton. Elément de gestion de la ressource. Thèse, Université d'Aix-Marseille II, Faculté des sciences de Luminy, 194pp.
- SHIMEK, R. L. 1981. *Neptunea pribiloffensis* (Dall, 1919) and *Tealia crassicornis* (Müller, 1776): on a snail's use of baby sitters. Veliger 24: 62-66.
- SMITH, R.H. 1971. Reproductive biology of a brooding sea star *Leptasterias pusilla*, in the Monterey Bay region. Ph.D. Dissertation, Stanford.
- SOKAL, R. R. et F. J. ROHLF. 1969. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freedman and Company, San Francisco.
- SPIGHT, T. M. 1974. Sizes of population of a marine snail. Ecology 55: 712-729.
- SPIGHT, T. M. 1976. Ecology of hatching size for marine snails. Oecologia (Berl.)24: 283-294.
- SPIGHT, T. M., C. BIRKLAND et A. LYONS. 1974. Life histories of large and small murexes (Prosobranchia: Muricidae). Mar. Biol. 24: 229-242.
- STICKLE, W. B. 1973. The reproductive physiology of the intertidal prosobranch *Thais lamellosa* (Gmelin). I. Seasonal changes in the rate of oxygen consumption and body component indices. Biol. Bull. (Woods Hole)114: 511-524.
- TAKAMARU, N. et A. FUJI. 1981. Reproductive cycle of the neptune whelk, *Neptunea arthritica* (Bernardi), in southern Hokkaido. Aquiculture 29: 78-87.
- THORSON, G. 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. Medd. Komm. Havundersog, Kobenhavn (ser: Plankton) 4: 1-523.
- THORSON, G. 1950. I. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. Biol. Rev. 25: 1-45.

- VILLEMURE, L. et P. LAMOUREUX. 1974. Inventaire et biologie des populations de buccins (*Buccinum undatum* L.) sur la rive sud de l'Estuaire Maritime du Saint-Laurent en 1974. Ministère de l'Industrie et du Commerce, Direction des Pêches Maritimes, Direction de la Recherche, Québec, Cahiers d'information No. 69, 49 pp.
- WEBBER, H.H. 1970. Changes in metabolite composition during reproductive cycle of the abalone *Haliotis cracheroidii* (Gastropod: Prosobranchiata). *Physiol. Zool.* 43: 213-231.
- WEBBER, H.H. et A.C. GIESE. 1969. Reproductive cycle and gametogenesis in the black abalone *Haliotis cracheroidii* (Gastropoda: Prosobranchiata). *Mar. Biol.* 4: 152-159.
- WEST, D.L. 1978. Reproductive biology of *Colus stimpsoni* (Prosobranchia: Buccinidae) I. Male genital system. *Veliger* 20: 266-273.
- WEST, D. L. 1979. Reproductive biology of *Colus stimpsoni* (Prosobranchia: Buccinidae) II. Spermatogenesis. *Veliger* 21: 1-9.
- WEST, D.L. 1979. Reproductive biology of *Colus stimpsoni* (Prosobranchia: Buccinidae) III. Female genital system. *Veliger* 21: 432-438.
- WEST, D.L. 1981. Reproductive biology of *Colus stimpsoni* (Prosobranchia: Buccinidae) IV. Oogenesis. *Veliger* 24: 28-38.