

ASPECTS DE LA SEXUALITÉ D'UN MOLLUSQUE BIVALVE : *LORIPES LUCINALIS* (Lmk)

par

Marie-Thérèse Ollivier

Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie, Université de Rennes.

Résumé

Les variations des pourcentages sexuels, l'analyse de la répartition des sexes dans les classes de taille d'une population d'un Mollusque Bivalve : *Loripes lucinalis* (Lmk) laissent supposer un gonochorisme de l'espèce. Cette hypothèse se confirme par l'étude histologique du cycle sexuel.

I. - INTRODUCTION

Beaucoup de Bivalves considérés comme gonochoriques sont, en réalité, des hermaphrodites successifs. Pour éclaircir le problème, il est nécessaire d'analyser statistiquement les pourcentages sexuels d'une population considérée et de compléter ces données par l'histologie (Lucas, 1965). Dans la famille des Lucinidae, l'hermaphrodisme successif d'une espèce : *Lucinoma borealis* (L.) var. *minor* (Dautzenberg) vient tout récemment d'être mis en évidence par Monnat (1970). Mais cet auteur pense que *Loripes lucinalis* (Lmk), alias *Lucina lactea* L. est un gonochorique, puisque sur 404 individus examinés, il a dénombré 175 mâles, 171 femelles et 58 individus asexués. Par contre, Pelseneer (1926) indique que pour « *Lucina (Loripes) lactea* — Aber de Roscoff, sable vaseux, août 1922 et juillet 1923 — sur 209 spécimens, il y avait 128 femelles, soit 61, 24 p. 100 ». Ce pourcentage ne correspond pas à celui auquel on peut s'attendre chez une espèce dioïque, c'est pourquoi nous avons entrepris, au cours de l'année 1969-1970, l'étude de la sexualité et du cycle sexuel d'une population de *Loripes lucinalis*, très abondants dans les herbiers de Zostères de la zone intertidale de l'anse de Dinard, où il constitue environ 20,9 p. 100 du peuplement de l'endofaune (Ollivier, 1969).

II. - MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les prélèvements ont été effectués au sein de l'herbier, où la densité de l'espèce est en moyenne de 1.279 individus au m². A chaque fois, un volume de sédiment d'environ 7 dm³, prélevé entre la surface

et 20 cm, est tamisé sur une toile de vide de maille de 1,50 mm et permet de récolter 70 à 80 Lucines. Les exemplaires sont mesurés au pied-à-coulisse : longueur, largeur, épaisseur, de la coquille. Ils sont répartis en classes de taille allant de 2 à 14 mm, la longueur étant la dimension de référence. L'intervalle de classe choisi est de 1 mm. Le sexe est déterminé sur frottis extemporanés et quelques individus sont fixés en vue d'une étude histologique.

III. - ANALYSE DES POURCENTAGES SEXUELS

A. Proportion des sexes de novembre à juin.

De novembre 1969 à juin 1970, nous avons réalisé 358 frottis intéressant les différentes classes de taille. Il est difficile de déterminer avec sûreté le sexe de certains exemplaires en raison, d'une part, de leur taille : cas des classes III, IV, d'autre part, de l'état de la gonade, le stade de maturation de cette dernière dépendant de la période à laquelle les frottis sont effectués.

Nous avons exprimé les résultats dans le tableau 1. N'ayant pu tester au moins 50 p. 100 des individus en novembre 1969, nous n'avons pas calculé les pourcentages ; nous remarquons cependant que le nombre de sexués est faible.

TABLEAU 1
Variations des pourcentages des individus sexués.

Date	Individus récoltés	Individus testés	Sexués	Mâles	Femelles	Pourcentages		
						sexués	mâles	femelles
						total	sexués	sexuées
Novembre 69.	84	31	19	10	9	/	/	/
Janvier 70	70	68	52	24	28	76,4	46,1	53,8
Février 70	77	55	42	17	25	71,4	40,5	59,5
Mars 70	84	76	65	33	32	85,5	50,8	49,2
Mai 70	89	67	57	26	31	85,07	45,6	54,4
Juin 70	83	61	49	24	25	80,3	48,9	51,02
Total	487	358	284	134	150	79,7	46,38	53,58

Il est évident que les variations du taux de masculinité ne sont significatives que lorsque dans la population, la proportion d'individus non sexués est très faible. Or, ce n'est pas le cas chez *Loripes lucinalis*. En effet, on constate que, même en pleine saison de reproduction (de mars à mai) il y a toujours près de 15 p. 100 d'individus non sexués, ce qui est trop pour tirer des conclusions statistiques valables sur le taux de masculinité. En dehors de cette période, l'incertitude est encore plus grande.

Il eut été intéressant d'avoir des données précises sur les taux sexuels de juillet à octobre mais, d'après l'examen des coupes histologiques effectuées à cette période, nous pouvons affirmer que le taux des individus sexués diminue à la fin de l'été : en septembre-octobre, ou bien les gonades sont désorganisées ou bien les acini sont quasiment vides. La notion de taux sexuel perd alors toute signification.

D'après le tableau 1, on constate que, globalement, le nombre des mâles est proche de celui des femelles, ce qui confirme les résultats de Monnat (1970). Toutefois, la comparaison des taux sexuels de janvier à juin nous montre que le taux de masculinité est très fluctuant, notamment en janvier et février, où la proportion des femelles atteint 59,5 p. 100. Ce pourrait être l'indice d'une maturité plus précoce des femelles, ce qui a déjà été vu par Monnat (1970) sur *Lucinoma borealis* et semble se confirmer par l'étude histologique, comme nous le verrons plus loin.

Précisons qu'au cours de nos prélèvements, nous n'avons trouvé aucun hermaphrodite. Mais, pour conclure au gonochorisme de l'espèce, il nous faut analyser plus avant la distribution des sexes.

B. Répartition des sexes en fonction des classes de taille.

Nous avons établi la distribution des mâles et des femelles dans les différentes classes de taille, en utilisant les résultats des frottis de mars, mai, juin 1970.

Les données reportées dans le tableau 2 sont traduites sous forme d'histogramme (Fig. 1). La majorité des mâles et des femelles se répartissent dans les classes VI, VII, VIII, IX. La classe centrale (VIII) représente la classe modale pour les deux sexes et les effectifs y sont à peu près équivalents. La taille moyenne diffère peu d'un sexe à l'autre : X_f et X_m sont respectivement égaux à 7,8 mm et 7,9 mm. Les

TABLEAU 2
Distribution de la taille des femelles et des mâles de *Loripes lucinalis*.

Valeur centrale des classes	Mars 1970		mai 1970		juin 1970		Total	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
3,5 mm	1	/	1	/	1	/	3	0
4,5 mm	1	2	2	/	4	/	7	2
5,5 mm	1	/	4	1	1	1	6	2
6,5 mm	5	7	7	5	1	7	13	19
7,5 mm	2	9	5	9	3	3	10	21
8,5 mm	9	8	3	7	9	9	21	24
9,5 mm	9	2	6	3	4	1	19	6
10,5 mm	3	3	1	1	2	2	6	6
11,5 mm	/	2	2	/	/	/	2	2
12,5 mm	/	/	/	/	/	1	0	1
13,5 mm	1	/	/	/	/	/	1	0
N	32	33	31	26	25	24	88	83

classes extrêmes, XII et XIII, sont faiblement représentées : elles correspondent aux individus les plus âgés, en général peu nombreux. Les classes inférieures III, IV, V, se composent en majorité de femelles : 16 ♀ - 4 ♂ et nous nous sommes demandé si les variations dans la distribution des mâles et des femelles étaient représentatives de la

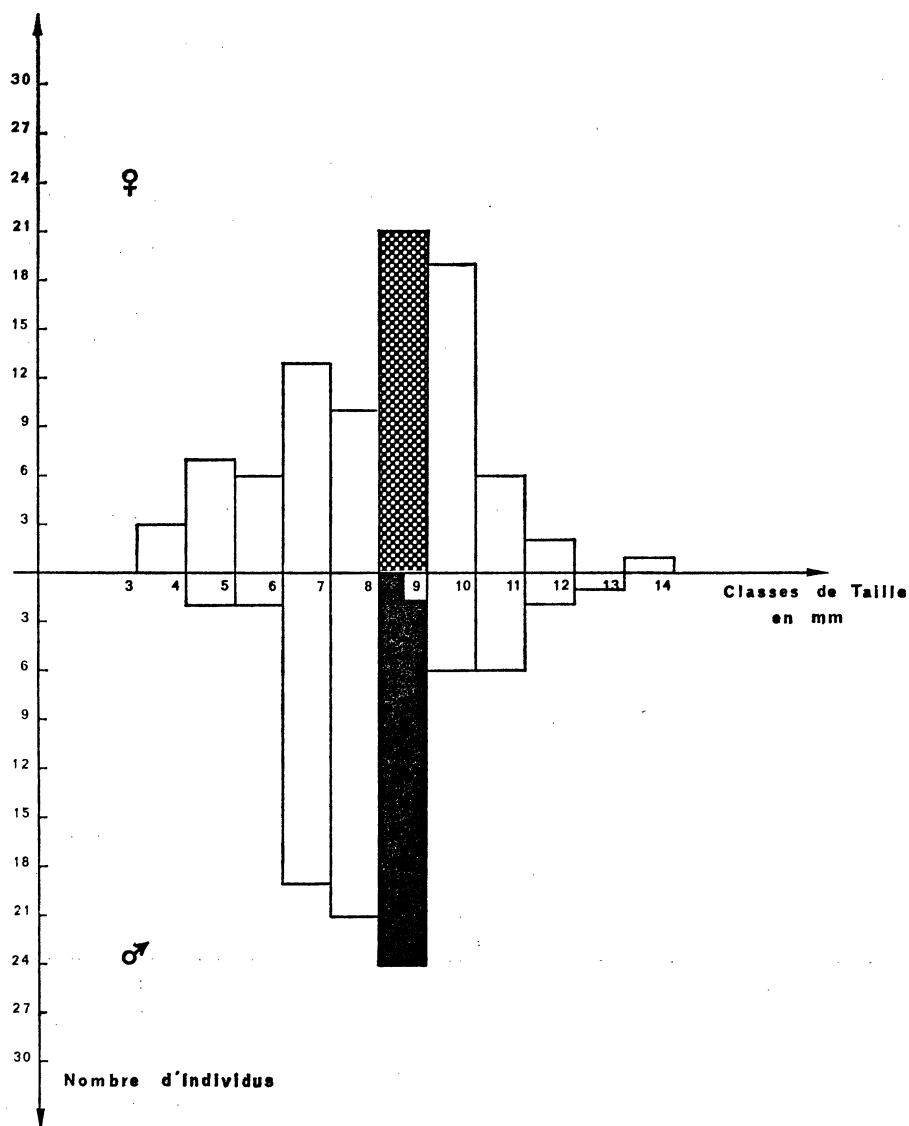


FIG. 1

Distribution comparée des mâles et des femelles de *Loripes lucinalis*.

population de Lucines, ou dues au seul fait du hasard de l'échantillonnage.

L'effectif des prélèvements est suffisant pour conduire à une exploitation statistique. La nomenclature employée dans les tests

d'homogénéité est celle de Lamotte (1967). Le calcul de l'erreur-standard de la moyenne nous a permis de déterminer avec un coefficient de sécurité de 99 p. 100 les limites entre lesquelles se situe la taille moyenne réelle des femelles et des mâles ; nous avons obtenu :

$$m^{\text{f}} : 7,80 \pm 0,50 \text{ mm.}, \quad 7,30 \leq m^{\text{f}} \leq 8,30 \text{ mm.}$$

$$m^{\text{m}} : 7,90 \pm 0,40 \text{ mm.}, \quad 7,50 \leq m^{\text{m}} \leq 8,30 \text{ mm.}$$

Nous avons ensuite comparé les moyennes. Le rapport de la différence des moyennes à son erreur-standard, donné par t égal à 0,3, nous montre que cette valeur est incluse dans les limites fixées par les tables correspondant à un coefficient de sécurité de 99 p. 100 : $2,6 \leq t \leq 2,6$.

TABLEAU 3
Données statistiques.

Echantillons : N		Moyennes m	Variance v	Ecart-type σ	Erreur standard de la moyenne : s_m	Variance standard de la différence des moyennes : s^2_d
Femelle	88	7,80	4,26	2,06	0,20	0,08
Mâle	83	7,90	2,30	1,50	0,16	Erreur-standard : $s_d = 0,28$ $t : 0,35$

D'après nos résultats, la différence de la taille moyenne des mâles et des femelles n'est pas significative. La distribution des classes de taille semble indépendante du sexe et l'absence des classes juvéniles mâles (Fig. 1) est sans doute accidentelle et peut s'expliquer par les fluctuations de l'échantillonnage.

Au sein de la population de Lucines étudiée, les tailles moyennes des deux sexes sont très proches l'une de l'autre. Cela confirme les travaux de Monnat (1970), et nous donne de nouveaux arguments en faveur du gonochorisme de l'espèce.

IV. - LES GONADES DE LORIPES LUCINALIS (Lmk)

A. Situation des glandes génitales.

Leur localisation sur le vivant est rapide si les Lucines sont sexuellement mûres ou en voie de l'être. Dans ce cas, la gonade forme une sorte de bourrelet bien marqué vers la base du pied ; elle occupe une position postéro-médiane par rapport à l'axe vertical passant par les crochets et se ramifie en direction ventrale antérieure dans la glande digestive. Cette juxtaposition des appareils digestif et génital est très visible, l'intestin plus foncé, verdâtre, se détachant sur l'ensemble de la masse viscérale. Chez les femelles, on distingue, par transparence, les ovocytes d'aspect granuleux. La gonade mâle est plus uniforme, d'un blanc jaunâtre. En fait, les différences de coloration sont peu marquées, variables selon les échantillons, les périodes des prélèvements et l'état de la glande. D'autre part, il est difficile de

caractériser macroscopiquement la gonade avec certitude, au début de la gamétogenèse ou après l'émission des produits sexuels. Pour ces diverses raisons, nous avons réalisé, parallèlement à l'étude des frottis, une étude histologique des gonades.

B. Examen des frottis.

Ils sont réalisés le plus tôt possible après la récolte du matériel, à l'aide de pipettes Pasteur. Nous avons suivi la maturation de la gonade femelle en mesurant régulièrement les ovocytes des individus de la classe médiane prise comme référence. Des séries de mesures, moins nombreuses cependant, ont été effectuées dans les autres classes de taille et ont permis d'établir des comparaisons.

1) Evolution de la taille des gamètes femelles de la classe VIII (Fig. 2).

L'histogramme de fréquence de la taille des ovocytes, établi de novembre 1969 à juin 1970, fait apparaître une distribution unimodale, sauf en janvier où il existe deux modes. L'accroissement de la taille moyenne s'accompagne, en outre, d'un déplacement de la classe modale. Essayons d'interpréter ces observations. En novembre 1969, le mode est bien marqué : 60-70 μ , les ovocytes sont encore petits et à peu près de mêmes dimensions. Au mois de janvier, le mode s'est déplacé : 90-100 μ , mais il apparaît un second mode à 50-60 μ . Sa présence peut s'expliquer par un nombre de mesures assez restreint (34) venant perturber la distribution réelle ; il pourrait y avoir un seul mode vers 90-100 μ . On peut penser également qu'il y a production de jeunes ovocytes dans l'ensemble des acini, mais que leur croissance est assez lente, d'où la persistance de deux modes rapprochés. En mars, l'histogramme est de nouveau unimodal : 140-150 μ , mais nous remarquons une grande dispersion, correspondant à la valeur de l'écart-type la plus élevée. L'augmentation de taille est maximale au cours de cette période ; cet accroissement important pour une grande partie des ovocytes se répercute sur la distribution, en même temps que le mode devient plus flou. La croissance se poursuit, moins accélérée, entre les mois de mars et mai. La dispersion des tailles est encore notable. La classe modale, étalée entre 180-200 μ en mai (deux modes très voisins), se stabilise au mois de juin, en même temps que la distribution semble plus homogène, l'écart-type commençant à diminuer.

Nous avons résumé ces résultats dans le tableau 4.

TABLEAU 4
Variations des tailles des ovocytes autour de la moyenne.

Date	Mesures	Moyenne taille ovocytes (μ) Intervalles de confiance, coefficient de sécurité 95 p. 100	Ecart-type
Novembre 69.	30	68 \pm 7	13,6
Janvier 70 ..	34	83 \pm 8	21
Mars 70	47	148 \pm 9	29,2
Mai 70	27	187 \pm 11	27
Juin 70	60	188 \pm 7	25,1

Il ressort de ce tableau que l'écart-type, assez faible en novembre, augmente jusqu'en mars, puis commence à décroître en mai. La superposition de la courbe ascendante de la moyenne et des variations de l'écart-type illustre les phénomènes qui interviennent dans l'évolution de la gonade femelle (Fig. 3) :

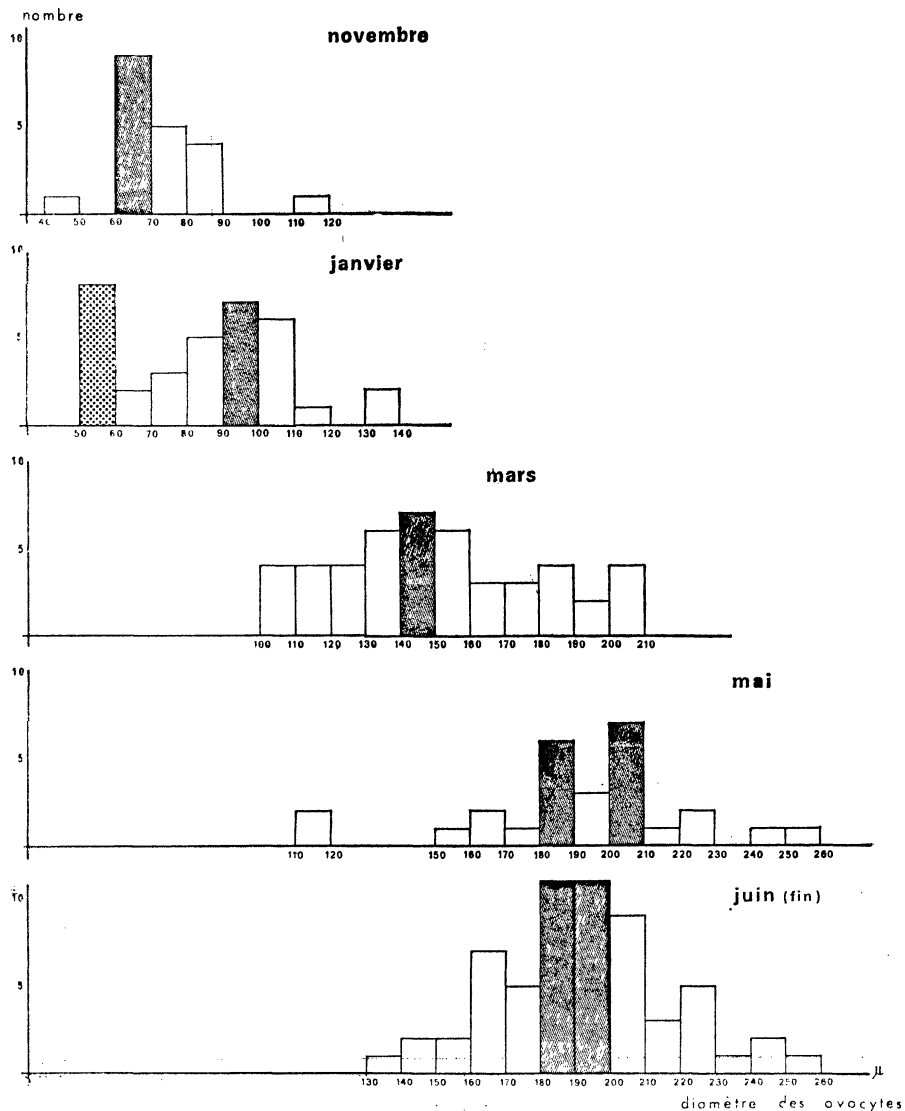


FIG. 2

Histogramme de distribution de la taille des ovocytes de *Loripes lucinalis* (Classe VIII).

production de gamètes en même temps que débute la croissance ;
 phase exponentielle : la taille des gamètes s'accroît, leur maturation commence ou se poursuit (ovocytes pré-vitellogéniques et vitellogéniques), mais de jeunes ovocytes sont encore présents ;

phase de ralentissement : la plupart des ovocytes sont mûrs, les autres achèvent leur évolution ou s'arrêtent de croître et ils ne seront pas émis.

La figure 4 représente la distribution des tailles autour des moyennes ; nous constatons que la croissance est analogue pour les

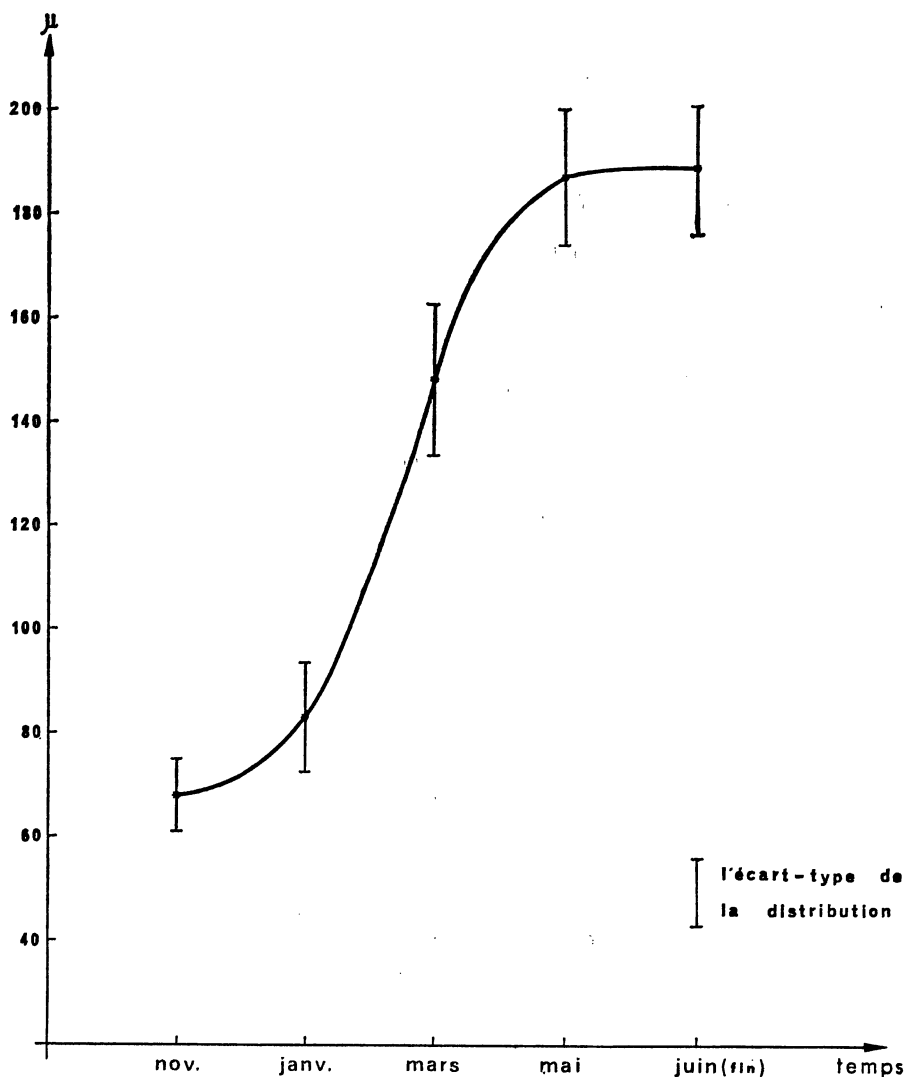


FIG. 3

Accroissement de la taille moyenne des ovocytes de *Loripes lucinalis* (Classe VIII).

ovocytes de petite et de grande tailles, en ce qui concerne les deux périodes novembre-janvier et janvier-mars. A partir de cette époque, les pentes ne sont plus identiques, traduisant un accroissement différentiel très net entre les plus gros ovocytes et les plus petits. Dans le lot de gamètes dont la croissance a débuté entre janvier et mars,

période où la pente est la plus forte, un certain nombre continue de croître, presque avec la même intensité, alors que les gamètes restants ralentissent leur croissance. Entre mai et juin, les ovocytes ont atteint leur taille maximale, l'accroissement est nul et se traduit par un plateau, alors que les plus petits poursuivent leur croissance.

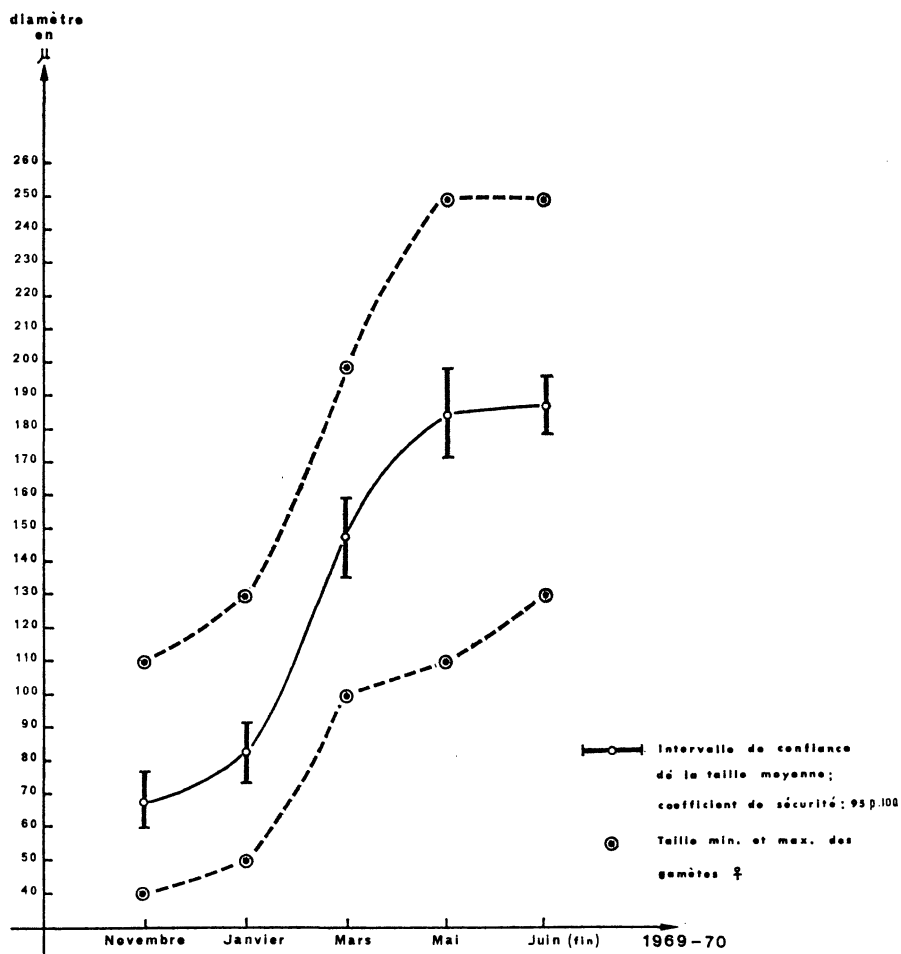


FIG. 4

Distribution de la taille des ovocytes de *Loripes lucinalis* autour de leur moyenne (Classe VIII).

2) Sondages dans les autres classes.

L'étude des frottis a porté sur des échantillons appartenant à la classe de taille VIII, et nous avons établi quelques points de comparaison dans les classes supérieures et inférieures (Tableau 5).

Il apparaît que, selon les classes de taille et à l'intérieur d'une même classe, certains individus arrivent à maturité plus vite que d'autres ; c'est le cas des classes IX, X, dont les gonades sont mûres en mars. Par contre, d'autres éléments accusent un retard ; c'est le

TABLEAU 5

Taille moyenne des ovocytes, en μ , dans les différentes classes.

Dates	Classe VI	Classe VII	Classe IX	Classe X
Novembre 69..				72
Janvier 70 ...	79			
Février 70 ...	138	213		
Mars 70		159	109-165-220	134-212
Mai 70	83-102	126	84-187	192
Juin 70	194	186	169	175

cas des classes VI et IX puisqu'en mai, la moyenne de la taille des ovocytes est inférieure à 100 μ . Pour les classes de petite taille, il n'est guère possible de tirer des conclusions du seul examen des frottis et on peut se demander à partir de quelle taille se produisent la maturation et l'émission des gamètes. Chez *Loripes lucinalis*, nous avons pu observer la présence d'ovocytes dans une femelle de 3 mm, au mois de juin. Ils étaient de petite taille, 30-50 μ , alors que les moyennes des gamètes à la même époque avoisinent 170-190 μ .

C. Etude histologique des gonades.

Des séries de coupes de 5 μ ont été réalisées chaque mois, de juillet 1969 à juin 1970. Nous avons couramment employé la coloration à l'hématoxyline de Groat, après fixation au Duboscq-Brasil, pour la mise en place des éléments. Les gonades mâles et femelles ont été le plus souvent colorées à l'Azan d'Heindenhain, au Mann ; quelques Feulgen et A.P.S. ont été effectués, les fixateurs utilisés étant le Duboscq-Brasil, le Carnoy et le Zenker.

1) Etat de la glande génitale en période estivale (juillet à septembre).

Cette saison caractérise la fin de l'émission des produits sexuels. Chez les individus femelles examinés, appartenant aux classes VI, VII, VIII, la période de ponte est terminée ; les acini sont vides ou contiennent des ovocytes résiduels, plus ou moins en voie de dégénérescence. Déjà, certains acini prennent un aspect « réticulé », dû au développement du tissu alvéolaire constituant une trame lâche. Entre ces acini, des grains A.P.S.+ témoignent de la présence de mucopolysaccharides. Au début de juillet, les gonades mâles sont mûres, les acini sont pleins de paquets denses de spermatozoïdes (classes VII, VIII) ; certains sont partiellement vidangés.

2) Les gonades en période automnale (octobre-décembre).

Dans l'ensemble des classes VI, VII, VIII, IX, XII, les coupes observées en septembre et octobre montrent une désorganisation de la glande génitale mâle ou femelle. Les acini sont désintégrés, peu nombreux, leur paroi mince est mal délimitée des tissus environnants, constitués par les diverticules de la glande digestive et les îlots nombreux du tissu interstitiel. Lammens (1967) attribue à ce dernier un rôle nutritif. Il se développe après la ponte chez bon nombre d'espèces comme *Ostrea edulis*, *O. lurida*, *Venus mercenaria*, *Mytilus edulis*,

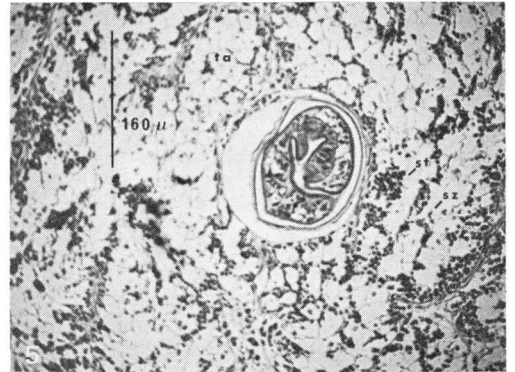
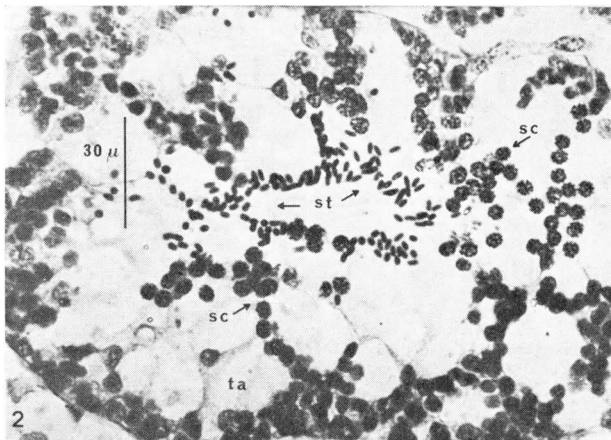
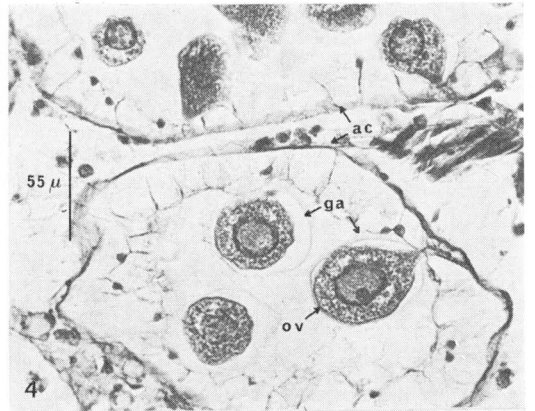
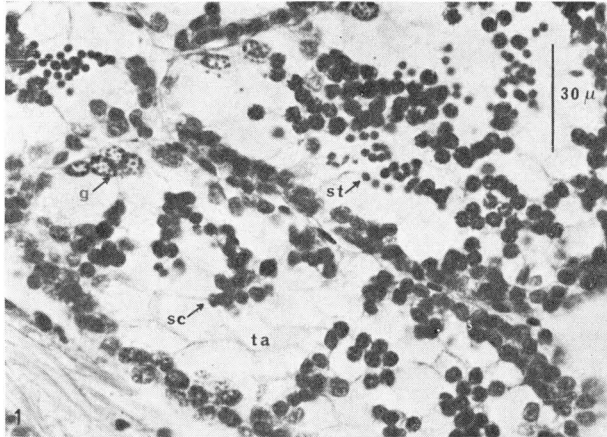


PLANCHE I

1, 2, 3 : acini mâles à différents stades de la spermatogenèse.

4 : détail d'un acinus femelle.

5 : Trématode au sein de la gonade mâle, métacercaire enkystée.

ac : acinus ; g : spermatogonies ;

sc : spermatocytes I ; st : spermatides ;

sz : spermatozoïdes ;

ta : tissu alvéolaire.

M. TH. OLLIVIER

Barnea candida, *Macoma balthica* et se résorbe au cours de la croissance et de la maturation de la gonade. Il servirait d'accumulation de lipides et de glycogène (Lammens, op. cit.).

Chez *Loripes lucinalis*, les gonades sont à divers stades d'évolution aux mois de novembre et décembre. Pour certains individus, cette époque marque le début de la restauration : les acini sont plus nombreux et le développement du tissu alvéolaire donne à la glande un aspect caractéristique : les gonies sont visibles à ce stade sur les bords des acini. Quelques femelles montrent des acini distendus, à la paroi déformée, délimitant une grande lumière centrale où subsistent encore quelques gros ovocytes résiduels. En décembre également, nous avons trouvé des individus mâles (classes VI et VIII) en cours de spermiogenèse et dont les acini contenaient des spermatides et des spermatozoïdes.

3) La restauration hivernale (janvier-mars).

La reconstitution de la gonade, amorcée lentement au début de l'hiver, se poursuit en janvier. C'est à cette époque que la structure de la glande apparaît le plus nettement, en particulier chez les individus mâles. Contre la paroi des acini, on aperçoit de place en place des spermatogonies et des spermatocytes qui prolifèrent vers le centre. Ces spermatocytes primaires sont disposés en files sur la trame du tissu alvéolaire.

Chez les femelles, nous n'avons pas bien cerné ce début de croissance caractérisé par la présence d'ovocytes pré-vitellogéniques, Feulgen⁺, mis en évidence par Monnat (1970) chez une autre espèce de la famille des Lucinidae : *Lucinoma borealis*.

Les processus de la gamétogenèse s'accroissent entre janvier et mars et l'accroissement de taille des gamètes femelles est maximal pendant cette période.

4) La maturation et la ponte (mars-juillet).

La gonade femelle arrive à maturité au mois de mars. Les ovocytes bourrés de vitellus remplissent les acini, leur pression mutuelle les déforme et leur confirme une allure polyédrique. Les glandes mâles montrent une spermiogenèse active : les éléments les plus abondants sont représentés par des spermatocytes et des spermatides. La grande majorité des femelles ont pondu au mois de mai et, dans la gonade vidangée ou en voie de l'être, il ne reste plus que de gros ovocytes.

En résumé, le cycle sexuel de *Loripes lucinalis* se caractérise :
par une phase de développement et de maturation des éléments sexuels de janvier à mars. La maturation s'accroît et s'achève au début du printemps ;

par une période de ponte étalée de mars à juillet. Nos observations coïncident avec celles faites par de Beauchamp (1914) sur les faciès sableux de l'Aber de Roscoff. Il cite la « Lucine, *L. lactea* (L.), petit Bivalve à coquille arrondie dont les pontes gélatineuses et piriformes remplissent du printemps au mois d'août les flaques » ;

par une phase de régression, de septembre à novembre. Après l'émission des gamètes, les gonades n'ont plus de structure acineuse reconnaissable ;

par une phase de restauration de novembre à janvier. La réorganisation des acini débute par le développement du tissu alvéolaire et l'apparition des éléments sexuels primordiaux : les gonies.

L'originalité du cycle sexuel de *Loripes lucinalis* réside peut-être plus dans le développement embryonnaire. Pelseneer (1926) a souligné la « grande lenteur de l'évolution ontogénique. Les œufs éclosent tardivement et les embryons mettent huit jours pour donner une trochophore et douze jours pour atteindre le stage véligère ».

D. Remarque sur le parasitisme.

Monnat (1970) a étudié l'influence du parasitisme sur la sexualité de *Lucinoma borealis* ; par contre, sur 400 frottis de *Loripes* qu'il a réalisés, aucun cas d'infestation n'a été constaté. Le taux d'infestation apparaît également très faible au sein de la population de *Loripes lucinalis* de l'anse de Dinard, puisque nous n'avons rencontré qu'un seul cas : un Trématode enkysté dans la gonade mâle (Planche I). Dans ce cas, il ne semble pas que la gamétogenèse ait été inhibée, puisque l'observation permet de reconnaître des spermatozoïdes et des spermatozoïdes.

V. - CONCLUSION

L'étude d'une population de *Loripes lucinalis* vivant dans les herbiers de la région de Dinard nous a permis de préciser les modalités du cycle sexuel où nous avons mis en évidence une maturité différentielle des ovocytes, une précocité des femelles par rapport aux mâles et, dans les deux sexes, un important tissu alvéolaire à l'intérieur des acini. Il y a de fortes présomptions pour que l'espèce soit gonochorique, non seulement d'après nos propres données statistiques, mais aussi d'après celles de Monnat (1970).

Summary

The variations of sexual percentages, the analysis of sex-repartition in the different size-classes of one population of a Mollusk Bivalvia: *Loripes lucinalis* (Lmk) seem to denote that it is a gonochoristic species. This hypothesis is confirmed by the histological study of the sexual cycle.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALLEN, J.A., 1958. — On the basic form and adaptations to habitat in the Lucinacea (Eulamellibranchia). *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 241, pp. 421-484.
- BARGETON, M., 1942. — Les variations saisonnières du tissu conjonctif vésiculeux de l'huître. *Bull. Biol. France-Belgique*, 76, pp. 175-191.
- BEAUCHAMP, (de), P., 1914. — Les grèves de Roscoff. L. Lhomme, édit. Paris, 270 pp.

- COE, W.R., 1943. — Sexual differentiation in mollusks. I. Pelecypods. *Quart. Rev. Biol.*, 18, pp. 154-164.
- FRANC, A., 1960. — Classe des Bivalves in Grassé P.P., *Traité de Zoologie*, 5 (2), pp. 845-2133.
- GABE, M., 1955. — Particularités histologiques des cellules neurosécrétrices chez quelques Lamellibranches. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 240, pp. 1810-1812.
- LAMMENS, J.J., 1967. — Growth and reproduction in a tidal flat population of *Macoma balthica*(L.). *Netherl. J. Sea Res.*, 3, (3), pp. 315-382.
- LAMOTTE, M., 1967. — Initiation aux méthodes statistiques en Biologie, éd. Masson et Cie, 144 pp.
- LÉONARD, V.K., 1969. — Seasonal gonadal changes in two Bivalve Mollusks in Tomales Bay, California. *Veliger*, 11, 4, pp. 382-390.
- LOOSANOFF, V.L., 1942. — Seasonal gonadal changes in the adult oysters *Ostrea virginica* of Long Island Sound. *Biol. Bull.*, 82, pp. 195-206.
- LOOSANOFF, V.L., 1953. — Reproductive cycle in *Cyprina Islandica*. *Biol. Bull.*, 104, pp. 145-155.
- LOOSANOFF, V.L., 1969. — Maturation of gonads Oysters, *Crassostrea virginica*, of different geographical areas subjected to relatively low temperatures. *Veliger*, 11, 3, pp. 152-163.
- LUBET, P., 1955. — Cycle neurosécrétoire chez *Chlamys varia* L. et *Mytilus edulis* L. (Mollusques Lamellibranches). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 241, pp. 119-121.
- LUBET, P., 1959. — Recherches sur le cycle sexuel et l'émission de gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés (Mollusques Bivalves). *Rev. Trav. Inst. Pêches Mar.*, 23, pp. 389-548.
- LUCAS, A., 1965. — Recherches sur la sexualité des Mollusques Bivalves. *Bull. Biol. France-Belgique*, 99, pp. 115-247.
- MONNAT, J.Y., 1970. — Introduction à l'étude de la reproduction chez *Lucinoma borealis* (L.) (Bivalve, Lucinacea). Thèse 3^e cycle, Brest, 82 pp.
- OLLIVIER, M.T., 1969. — Etude des peuplements de Zostères, *Lanice* et Sabelles de la région Dinardaise. *Tethys*, 1, 4, pp. 1097-1138.
- PELSENEER, P., 1924. — La proportion relative des sexes chez les animaux et, particulièrement, chez les Mollusques. *Mém. Acad. R. Belgique Sc.*, (2^e série), 8, 11, 258 pp.
- PELSENEER, P., 1926. — Notes d'Embryologie malacologique. Ponte de *Cyprea europea*, *Triforis perversa* et *Lucina lactea*. *Bull. Biol. France-Belgique*, 60, pp. 88-112.
- SELLMER, G.P., 1967. — Functional morphology and ecological life history of the gem clam *Gemma gemma* (Eulamellibranchia, Veneridae), *Malacologia*, 5, 2, pp. 137-223.
- WILBUR, K.M. et YONGE, C.M., 1964. — Physiology of Mollusca, I, pp. 127-242. Acad. Press, New York and London.
- WILSON, B.R., 1969. — Survival and reproduction of the mussel *Xenostrobus securis* (Lamarck) (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae) in a Western Australian estuary. Pt. II : reproduction, growth and longevity. *J. nat. Hist.*, 3, pp. 93-120.