

CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE DE *DONAX TRUNCULUS* L.
(MOLLUSQUES LAMELLIBRANCHES)
DANS L'ALGÉROIS :
LA REPRODUCTION.

par

Marcel Mouëza et Liliane Frenkiel-Renault
Institut Océanographique, Alger.

Résumé

Après une note préliminaire sur la sexualité de *Donax trunculus* L. (Mouëza et Renault, 1970), nous nous sommes attachés à analyser les phases benthiques de la reproduction de cette espèce durant vingt mois à Azur-Plage, en baie de Bou Ismail. Ceci nous a conduits à décrire le tractus génital, à déterminer la période d'activité de la gonade et à discuter de l'incidence des facteurs abiotiques. L'étude détaillée du taux de masculinité nous amène à admettre l'existence d'une mortalité plus élevée chez les femelles, ce qui va à l'encontre du cas général chez les Mollusques.

Enfin, la sédentarisation, qui se produit passivement — quatre à six mois — après la fin de la période d'activité de la gonade, nous force à nous interroger sur la durée de la vie larvaire et à formuler une hypothèse qui constitue la base de départ d'un travail ultérieur sur la phase planctonique de *D. trunculus*.

Introduction

Les travaux relatifs à la reproduction des Donacidae sont rares. Ceci est d'autant plus étonnant que, comme nous l'avons noté précédemment, ils ont donné lieu à de nombreux travaux d'écologie, de biologie et d'anatomie fonctionnelle. On aurait donc pu s'attendre à ce que leur reproduction soit étudiée par plus d'un auteur. Pourtant, parmi les travaux ayant trait à cette famille, nous n'en avons trouvé que cinq qui en font état : Deshayes (1848) situe simplement l'orifice génital et, s'il mentionne l'existence d'un ovaire, ne s'attache pas à décrire le tractus génital ; Pelseneer (1926) traite non moins rapidement de la sexualité de *Donax vittatus* à Boulogne-sur-Mer ; Lucas (1965) étudie le taux de masculinité de *D. trunculus* dans le Finistère pour faire la preuve de son gonochorisme ; Wade (1968) a traité de la reproduction, sans toutefois étudier la sexualité, au cours d'une monographie consacrée à *D. denticulatum* ; enfin, Chanley s'intéresse au développement larvaire de *D. variabilis*.

En fait, il n'y a, à notre connaissance, aucun travail suivi sur le cycle sexuel et la reproduction des Donacidae.

I. — APPAREIL REPRODUCTEUR.

1. - MORPHOLOGIE.

Gonade au repos

L'appareil reproducteur de *D. trunculus* (Fig. 1) apparaît, chez un animal en période de repos sexuel, comme un tissu blanchâtre étalé dans la masse viscérale sur les parois de l'intestin et du sac du stylet. Il pénètre la glande digestive dans la partie antérieure de la masse viscérale.

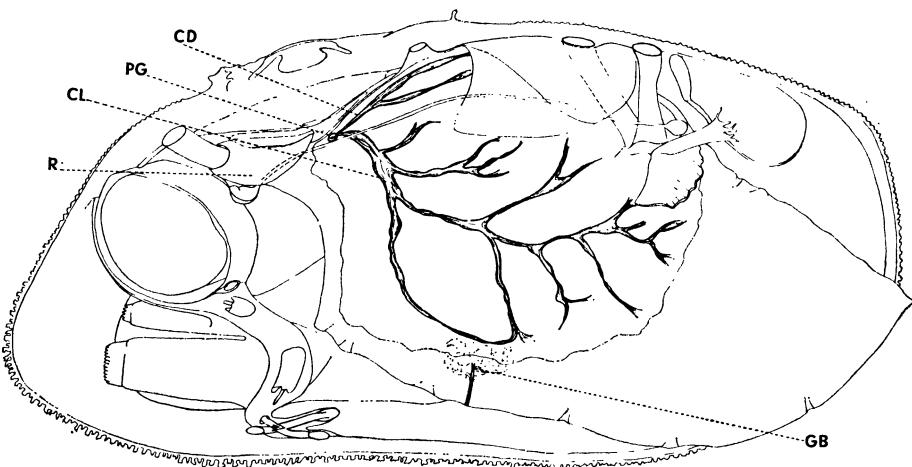


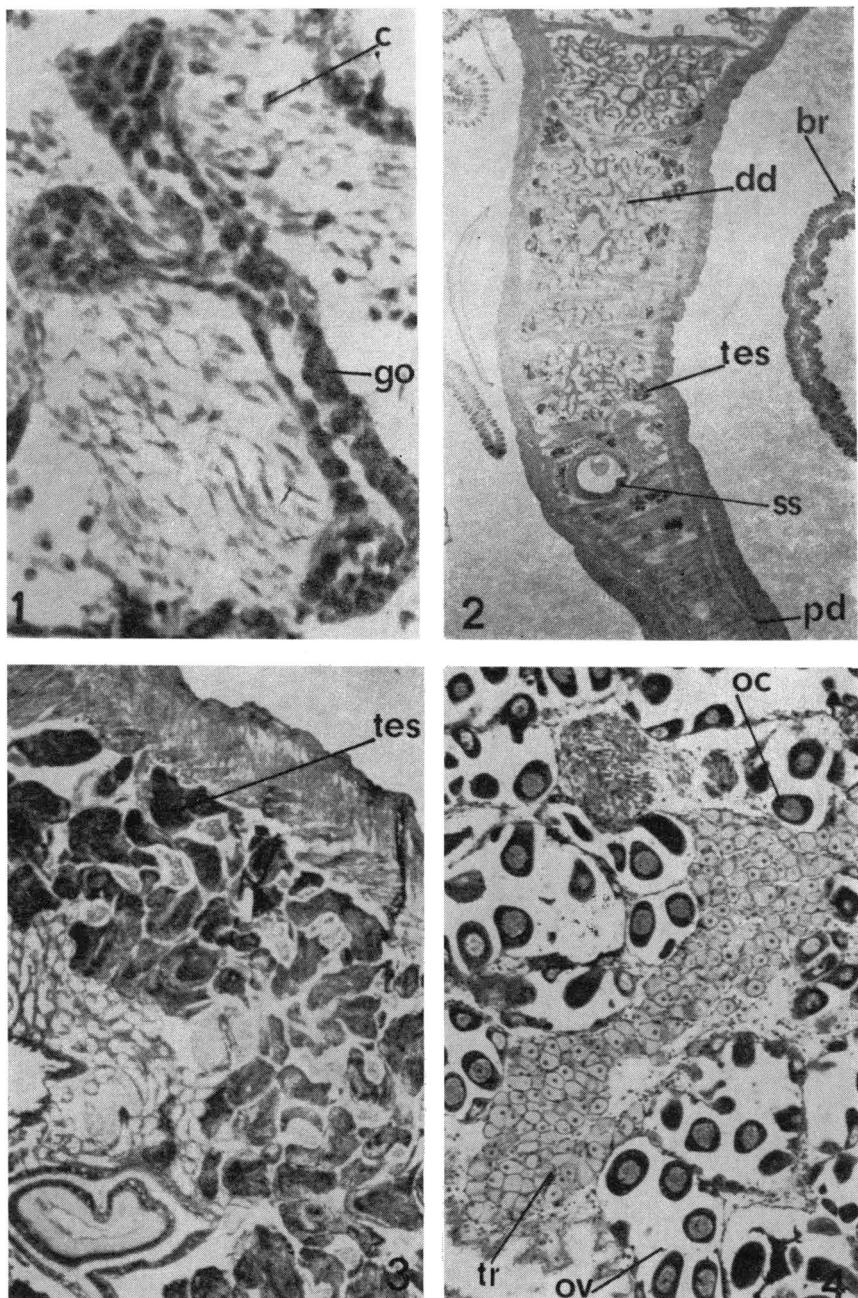
FIG. 1
Tractus génital chez *Donax trunculus*.

CD : canal dorsal - CL : canal latéral - GB : glande du byssus - PG : papille génitale - R : rein.

La résection de la paroi latérale du corps et de la glande digestive laisse bien observer ce tissu qui constitue un réseau de canaux plats, au diamètre irrégulier. Ils s'anastomosent, forment un grand canal latéral qui se dirige vers le bord postéro-dorsal de la masse viscérale et reçoit d'autres ramifications de la région postérieure du corps. Un canal plus réduit draine les quelques canalicules de la région dorsale. Ces deux canaux principaux confluent seulement au niveau du pore génital. Celui-ci apparaît, extérieurement, comme une papille saillante au centre de laquelle une fente, à grand axe antéro-postérieur, représente l'orifice génital.

La disposition des canaux génitaux est, dans ses grandes lignes, constante d'un animal à l'autre et pour les deux sexes. On la retrouve identique à droite et à gauche. Aussi observe-t-on des papilles droite et gauche.

Les papilles génitales, qui sont situées dans la cavité supra-branchiale, débouchent aux côtés postéro-dorsaux du cœur, sous le



MARCEL MOUEZA et LILIANE FRENKIEL-RENAULT

PLANCHE I
Donax trunculus L.

1 : gonade juvénile (obj. 40); 2 : testicule en involution (obj. 2); 3 : testicule développé (obj. 10); 4 : ovaire développé (obj. 10).

br : branchie ; c : conjonctif ; dd : diverticules digestifs ; go : gonade ; oc : ovocyte ; ov : ovaire ; pd : pied ; ss : sac du stylet ; tes : testicule ; tr : tissu de réserve.

péricarde et en face du pore rénal. Elles sont isolées de la cavité infra-branchiale par la ligne ciliaire sur laquelle vient se fixer le feuillet réfléchi de la branchie interne, ainsi que par les soudures postérieures des branchies.

Cette disposition rend obligatoire l'expulsion des produits génitaux par le siphon exhalant et elle exclut, sans doute, les possibilités de fécondation dans la cavité palléale.

Gonade en activité

Dès l'installation de la période de maturité, la prolifération des éléments germinaux est telle que la disposition des canaux n'est plus visible. L'évolution de la gonade débute par une poussée très rapide d'acini qui débouchent, par petits groupes, dans les canalicules. Rapidement, ils forment un réseau très dense qui envahit toute la masse viscérale et refoule la glande digestive dans la région antéro-dorsale. La gonade, dans son plein développement, pénètre même le pied où elle s'insinue entre les fibres musculaires. Cependant, à aucun moment elle ne colonise les lobes du manteau ou les branchies, comme on peut le voir chez d'autres Lamellibranches. A ce stade, les sexes sont bien reconnaissables à l'œil nu. L'ovaire, coloré en bleu nattier par la pigmentation du vitellus, a un aspect grenu. Le testicule, blanc crème, plus finement lobé, a un aspect caractéristique en « chou-fleur ».

2. - HISTOLOGIE.

Canaux excréteurs

Une coupe histologique met en évidence les canaux de la glande, identiques chez le mâle et la femelle. Ils sont anfractueux, tapissés d'un épithélium cilié pavimenteux aux noyaux allongés. Leur paroi est soutenue par des fibres conjonctives.

Gonade mâle mûre (Planche I, 3).

Le testicule est formé d'ampoules qui atteignent 400 μ dans leur plus grande dimension et qui, au maximum de leur développement, se remplissent entièrement de spermatozoïdes mûrs. La paroi en est très mince, parsemée de petits noyaux somatiques, de 3 à 4 μ , à chromatine dense.

Sur les parois de la gonade, on observe de rares cellules de plus grande taille — 10 μ — dont le noyau atteint 6 à 7 μ et possède un nucléole bien visible. Ce sont très certainement des gonocytes primaires, mais nous n'avons pas trouvé de mitoses.

Les canaux de la gonade contiennent des spermatozoïdes, moins abondants toutefois que dans les ampoules spermatiques.

Gonade femelle mûre (Planche I, 4).

Les ampoules ovariennes ont une paroi dont la structure est semblable à celle des lobes du testicule. Elles ont des dimensions égales, soit 400 μ environ, encore que leur aspect macroscopique soit très différent. Chacune renferme un petit nombre d'ovocytes dont les plus gros atteignent, à maturité, 70 μ de long sur 30 μ de large. Ils sont alors allongés, piriformes, fixés à l'épithélium de la glande par leur pôle le plus étroit formant pédoncule. Leur noyau, sphérique, distal, mesure 30 μ de diamètre et possède un gros nucléole de 10 μ qui renferme lui-même une inclusion pariétale de 4 μ .

Ces ovocytes, à maturité, sont assez éloignés les uns des autres sur la paroi de l'ovaire. De place en place on trouve, plaquées contre celle-ci, des gonies semblables à celles qui existent dans le testicule. On les distingue des cellules somatiques par leur gros noyau dont la chromatine est fine, assez peu colorable, et surtout par la présence d'un nucléole caractéristique. Leur taille va de 20 à 6 μ , soit une dimension pouvant être aussi petite que celle des spermatogonies.

II. — SEXUALITÉ.

1. - TECHNIQUE D'ÉTUDE.

L'examen des individus récoltés a été extemporané ; seuls, quelques exemplaires ont été fixés pour l'étude histologique et cytologique de la gonade. Lucas (1965) a fait remarquer que « la glande génitale, située au-dessus du pied, n'est accessible qu'en sacrifiant l'animal ».

Reconnaissance du sexe

Pour Pelseneer (1926), « les sexes peuvent se distinguer usuellement par la couleur de la glande génitale... ». Il semblerait que ce soit un fait général chez les *Donax* :

- *D. vittatus* : le testicule est blanc, l'ovaire rougeâtre (Pelseneer) ;
- *D. semistriatus* : le testicule est blanc, l'ovaire rose (observation personnelle) ;
- *D. trunculus* : « les mâles ont une glande blanche ou jaunâtre, à produits sexuels blancs et visqueux ; les femelles ont une glande d'un bleu intense, à produits sexuels bleus et granuleux... » (Lucas). L'aspect grenu et la couleur bleu nattier de l'ovaire permettent de le distinguer jusqu'à des tailles très faibles. Il n'en va pas de même chez le mâle dont le testicule est blanc-jaunâtre et difficilement visible chez des individus de taille inférieure à 12 mm.

Dans tous les cas où le sexe n'est pas reconnaissable macroscopiquement, on pratique un prélèvement extemporané, de préférence à un grattage, dans une région située immédiatement en avant du pore génital, entre l'intestin descendant et le sac du stylet cristallin.

Stades de maturité de la gonade

Pour tenir compte de l'évolution de la gonade dans le temps, nous avons été amenés à définir des stades. Afin de permettre des comparaisons et de relier notre travail à ceux déjà parus sur la sexualité des Lamellibranches, nous nous sommes référés aux échelles existantes :

Echelle de Lubet (1960)

Stade 0 : période de repos sexuel.

Les follicules complètement vidés sont comprimés par l'accroissement des cellules conjonctives. Le long des parois folliculaires, il ne subsiste plus que quelques « cellules-mères » des gonies (« stem cells ») et des spermatogonies ou des oogonies. Ces amas cellulaires sont assez difficilement visibles car ils sont noyés dans la masse du tissu conjonctif.

Stade I : multiplication des gonies.

Apparition d'un fin réseau dessiné par les follicules. « Les extrémités des follicules sont bourrées de cellules en mitoses et nous retrouvons, le long des parois, des « cellules-mères » des gonies, des formations syncytiales nécrotiques, des spermatogonies ou oogonies. »

Stade II : oogenèse et spermatogenèse.

Le dessin des follicules est visible et la couleur propre à chaque sexe apparaît vers la fin de ce stade. La plupart des oogonies et des spermatogonies entrent en méiose. Le tissu conjonctif devient le siège de remaniements profonds.

Stade III : période de reproduction.

« Caractérisée par la proximité ou l'acquisition de la maturité sexuelle ». Elle est divisée en sous-stades qui correspondent à des étapes distinctes aux points de vue morphologique, cytologique et physiologique : état de maturité des gamètes, de réplétion de la gonade, capacité d'émission des gamètes.

Echelle de Lucas

Stade A : le sexe n'est pas déterminable.

La glande génitale n'a pas encore de coloration propre. Par grattage, on n'obtient que des débris tissulaires non identifiables au microscope.

Stade B : individualisation de la gonade.

La glande tend à s'opacifier mais les produits sexuels sont rares. Cependant, le sexe est déterminable par l'examen microscopique des produits obtenus par grattage de la gonade.

Stade C :

La glande génitale est opaque, plus ou moins colorée. Lorsque la glande est incisée, des produits génitaux s'écoulent.

« Cette échelle pratique combine l'aspect macroscopique à l'observation microscopique de biopsies. » Elle nous a paru mieux adaptée à notre étude basée sur l'examen d'un grand nombre d'individus. Nous nous éloignerons un peu de Lucas pour la précision de définition du stade C. Pour nous, au stade C, le sexe est reconnaissable à l'œil nu ou à la loupe. Il nous a paru superflu, pour l'instant, de le subdiviser. Toutefois, le stade visible à la loupe constitue un intermédiaire de développement de la gonade entre les stades reconnaissables à l'œil nu et au microscope. Des études ultérieures devraient mettre en évidence des caractères histologiques et cytologiques de la gonade correspondant aux stades décrits chez *Mytilus edulis* par Lubet.

2. - CYCLE ANNUEL DE LA GONADE.

Pelseneer (1926), le premier, donne des résultats fragmentaires du cycle annuel chez *D. vittatus* : « Boulogne-sur-Mer, port en eau profonde..., en avril, la maturité sexuelle n'est pas encore atteinte, la reproduction venant probablement d'être terminée ».

Lucas (1965) rappelle que « ... la saison de reproduction qui a été étudiée à Morgat, dans le Finistère, est relativement courte, avec maturité maximale en mai-juin ».

Ces auteurs ne fixent pas de limite à la saison de reproduction et encore moins à la période de repos.

Comme nous l'avions écrit précédemment (Mouëza et Renault 1970), le cycle annuel de *D. trunculus* comporte une période de repos absolu et une période d'activité bien tranchées, définies par le pourcentage d'individus sexués T - N par rapport à la « population sexuatable », TS (Fig. 2 et Tableau 1).

TABLEAU 1

	Mâles	Femelles	N	T	TS	T-N	T-N/TS	Mâles	Femelles	NS	Mâles	Femelles
								TS	TS	TS	T-N	T-N
novembre				259	208	0						
décembre				219	217	0						
janvier			156	156	0							
février	62	47	171	280	242	109	45,0	25,6	19,4	55,0	56,8	43,2
mars	120	80	74	274	273	200	73,3	44,0	29,3	26,7	60,0	40,0
avril	133	135	64	332	326	268	82,2	40,8	41,4	17,8	49,6	50,4
mai	96	93	141	330	300	189	63,0	32,0	31,0	37,0	50,7	49,3
juin	149	124	68	341	319	273	85,6	46,7	38,9	24,5	54,5	45,5
juillet	155	146	30	331	320	301	94,0	48,4	45,6	6,0	51,7	48,3
août	111	112	154	377	232	223	96,1	47,8	48,2	4,0	49,8	50,2
septembre	35	16	738	789	344	51	14,9	10,2	4,7	85,1	68,6	31,4
octobre	2	3	344	350	176	5	2,8	1,1	1,7	97,2		
novembre			306	306	268	0	0					
décembre			380	380	129	0	0					
janvier			382	382	111	0	0					
février	9	8	442	459	138	17	12,3	6,5	5,8	87,7	52,9	47,1
mars	87	68	120	275	224	154	68,7	38,8	30,4	30,8	55,8	44,2
avril	101	136	116	353	273	235	86,0	37,0	49,8	13,2	42,5	57,5

Période de repos

Elle va de novembre à janvier inclus. Nous l'avons trouvée identique de novembre 1969 à janvier 1970, puis de novembre 1970 à janvier 1971. Elle débute en octobre, où on ne trouve plus que 4,5 p. 100 d'individus mûrs, et prend fin en février où l'on note un pourcentage d'individus mûrs très variable d'une année sur l'autre : 39 p. 100 en février 1970 contre 12,5 p. 100 en février 1971.

Période d'activité

La période d'activité de la gonade est, ici, très étalée et va de février à septembre. Elle est caractérisée par une augmentation progressive et continue de la population sexuée jusqu'en août. En septembre, il se produit une chute brutale du pourcentage des individus sexués.

L'analyse plus fine du diagramme met en évidence des variations sensibles dans le déroulement de la période d'activité que l'on peut subdiviser :

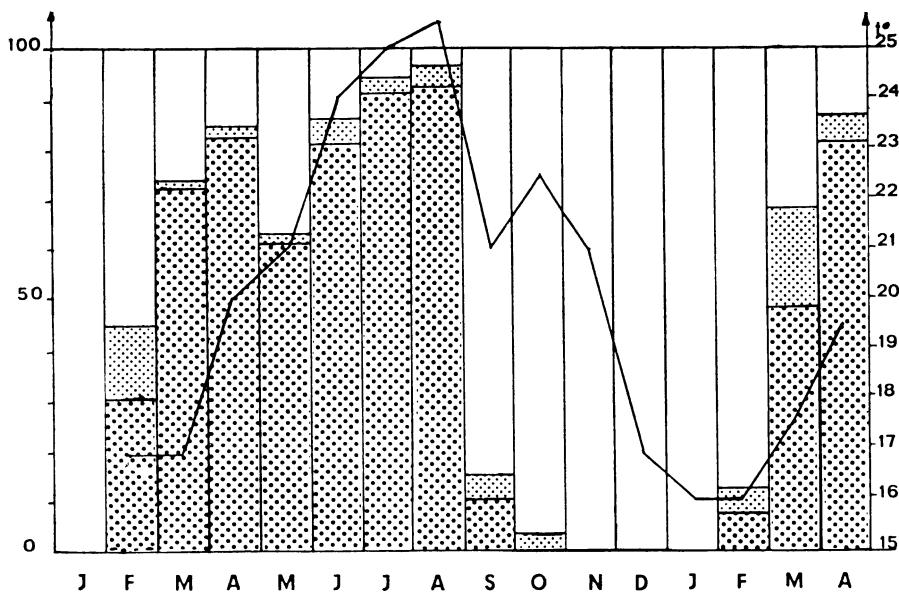


FIG. 2
Cycle sexuel de *Donax trunculus*.

Les pourcentages T-N/TS ont été établis par rapport à la population sexuée TS (4 107 individus), de janvier 1970 à avril 1971. En blanc : stade A ; en grisé fin : stade B ; en grisé fort : stade C.

La courbe montre les variations de température en degrés C durant la même période.

— février. La période d'activité s'installe plus ou moins tôt. Nous avons remarqué un décalage d'une dizaine de jours entre son démarrage de février 1970 et celui de février 1971, plus tardif ;

— mars. Le nombre d'individus sexualisés est pratiquement le même, quel que soit le moment du démarrage de la période d'activité, 73 p. 100 d'individus sexualisés en mars 1970 contre 68 p. 100 en mars 1971. Ceci implique qu'une fois la sexualisation commencée, elle concerne d'emblée plus de la moitié de la population. Elle continue sur sa lancée et, en avril, il y a 82 p. 100 d'individus sexualisés ;

— mai. On remarque un fléchissement de la sexualisation qui traduit l'arrivée massive d'individus des classes de 8 et 10 mm,

encore faiblement sexualisés, avec respectivement 1,7 et 15,5 p. 100 de sexués. Le taux de sexués augmente régulièrement ensuite, par sexualisation progressive de ces deux classes de taille et, en juin, atteint 85 p. 100 ;

— *juillet*. La sexualisation est maximale et concerne 94 p. 100 de la population. En *août*, elle se maintient sans accroissement substantiel (96 p. 100) ;

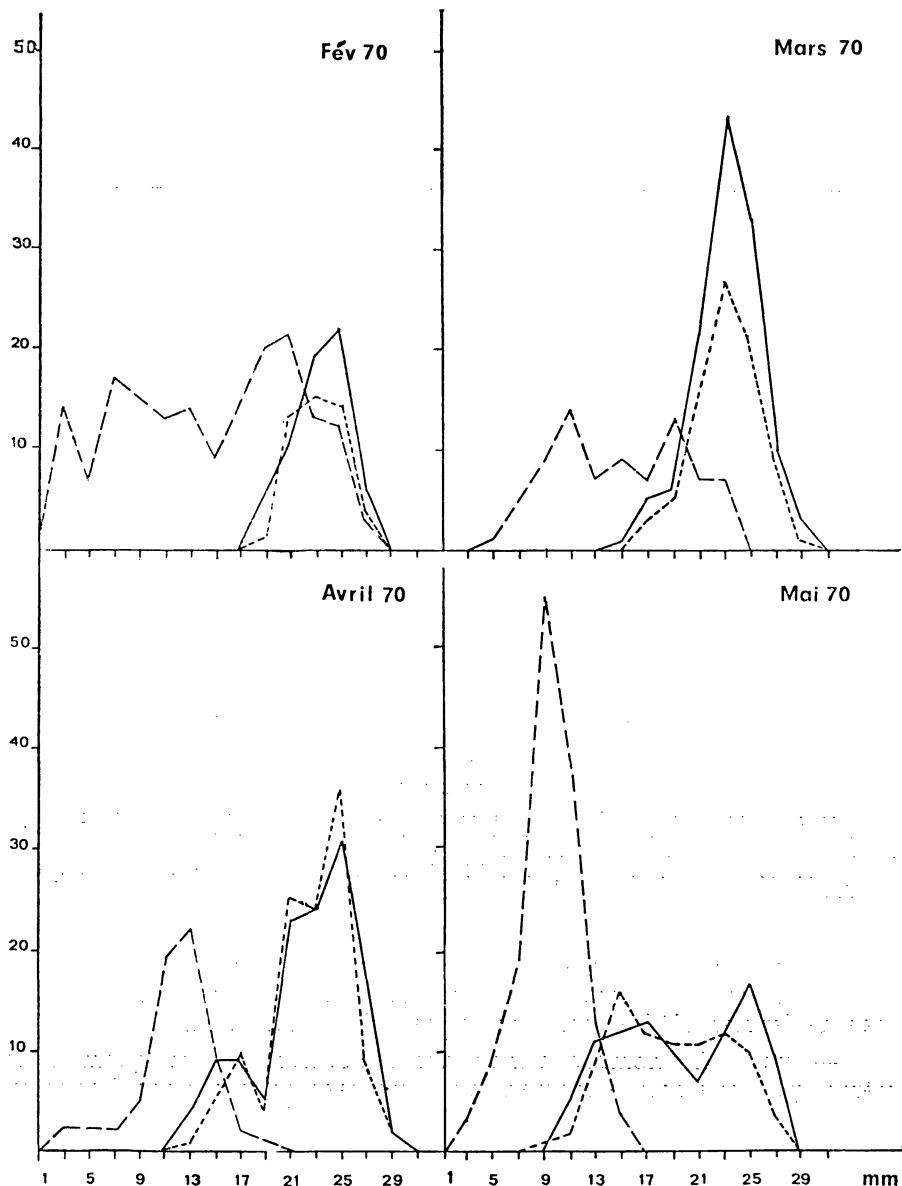


FIG. 3
Polygones de fréquence mensuels en effectifs réels des animaux.
Neutres : en tirets ; mâles : en trait plein ; femelles : en pointillé.

— *septembre*. La fin de la période d'activité est aussi fluctuante que son démarrage. Elle est marquée par une diminution du pourcentage des individus sexués qui peut être brutale : 46 p. 100 en septembre 1969, ou spectaculaire : 15 p. 100 en septembre 1970.

La population n'est jamais totalement sexualisée. Il reste toujours un pourcentage d'immatures qui tend à diminuer, mais ne disparaît pas, même en août, où il est encore de 4 p. 100. Ces immatures proviennent de la classe de 8 mm.

Les individus sexués de stade B sont en proportion importante, uniquement au début de la période de maturité. Ce stade transitoire bref montre que les phénomènes de maturation des gonades sont rapides, ce qui est en concordance avec les résultats de l'étude histologique. En effet, celle-ci montre des gonades dont les éléments indifférenciés ne permettent pas de distinguer le sexe. Puis, très vite, les gonades sont chargées d'éléments mûrs, spermatozoïdes et ovules (Planche I).

3. - TAILLE DE SEXUALISATION.

Variation annuelle

La répartition des neutres et des sexués (mâles et femelles) dans les différentes classes (Fig. 3, 4 et 5) montre que la taille de sexualisation varie beaucoup durant la période d'activité de la gonade. Elle diminue au fur et à mesure de la sexualisation, passant de 18 mm en février à 8 mm en juillet. Au maximum de la période de maturité (juillet-août), les femelles de 8 mm et 10 mm sont souvent au stade C.

Toutefois, il subsiste de manière constante un assez fort pourcentage d'immatures dans la classe de 8 mm. Celui-ci passe de 73 p. 100 en juin à 65 p. 100 en juillet et 34 p. 100 en août, avant de revenir à 100 p. 100 en septembre. La période de sexualisation de cette classe est donc brève. Mais, le fait même qu'elle existe impose d'inclure ses effectifs dans tous les calculs relatifs à la sexualité, alors que les classes de taille inférieure n'apparaissent pas dans les effectifs pris en compte.

L'existence d'une population sexualisable, à partir d'une taille de 8 mm, prouverait donc que la maturité sexuelle intervient non seulement plus tôt dans la saison à la latitude d'Alger qu'à celle de Brest, mais également pour des tailles d'individus plus petites.

Notion de « jeune »

Lucas (1965) signale : « ... Nous avons effectué tous nos prélèvements dans la zone de balancement des marées à B.M.M.V.E. aux endroits de densité maximale de l'espèce, où elle n'est concurrencée par aucun autre Lamellibranche. Dans ce secteur, la population est très homogène, elle ne comporte que des adultes, les jeunes étant localisés en d'autres endroits de la plage ». Il fixe ainsi une taille inférieure limite à ce qu'il considère comme « adultes » : population sexuée définie suivant des critères d'habitat, les jeunes se situant en deçà de la limite de 18 mm.

Pelseneer affirme cependant que « ... les mâles sont en plus grand nombre

dans les stades jeunes qu'à l'état tout à fait adulte», ce qui nous laisse à penser que, pour Pelseneer, les jeunes sont sexués, mais il ne définit pas la notion de jeunes.

Ne trouvant aucun tri écologique dans notre population, nous la diviserons en fonction de ses caractéristiques sexuelles. Nous avons déjà défini une population sexualisable à partir de 8 mm. Tous les individus plus petits font partie de la population juvénile immature.

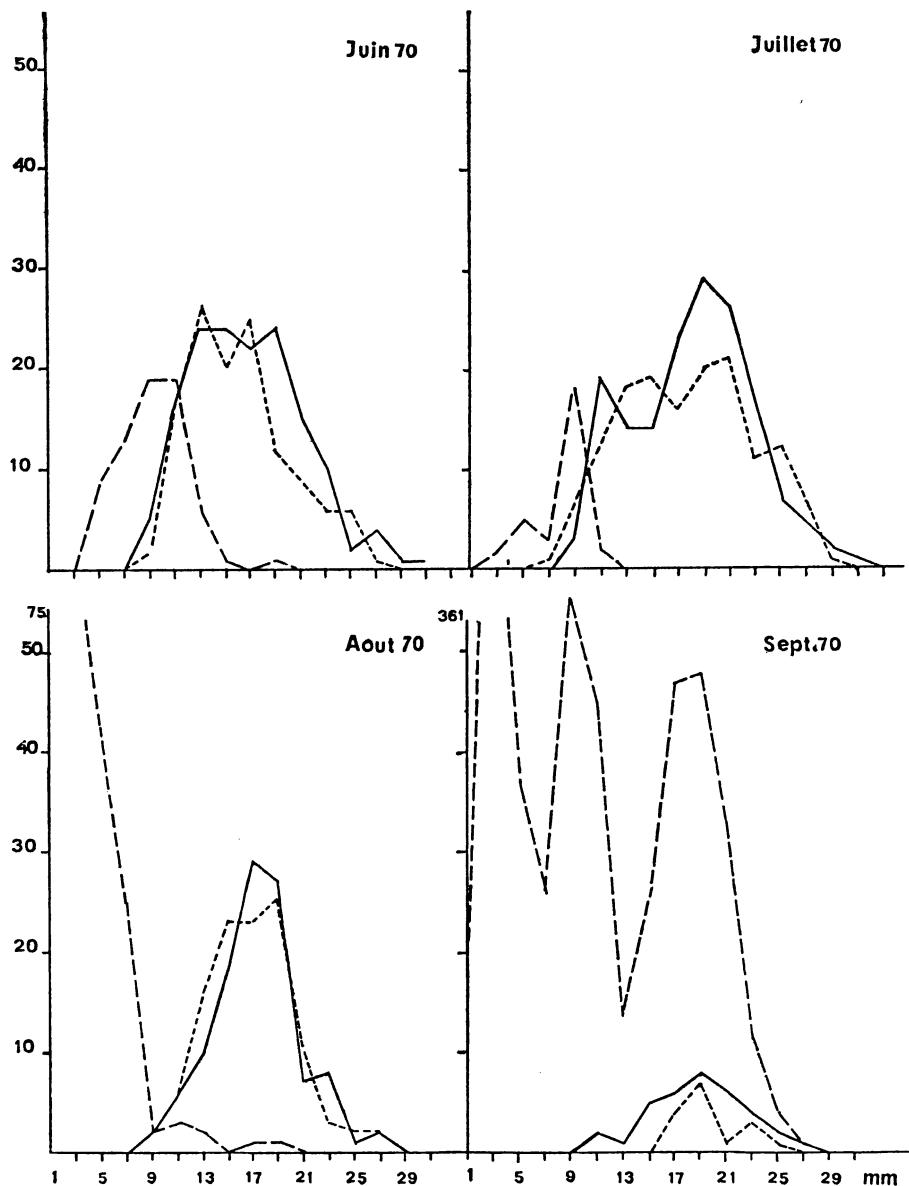


FIG. 4

Polygones de fréquence mensuels en effectifs réels des animaux.
Neutres : en tirets ; mâles : en trait plein ; femelles : en pointillé.

La population sexualisable peut être divisée en « jeunes sexualisés » et « adultes », en tenant compte du démarrage, entre février et mars, de la période de maturité. En février 1970, la taille de première sexualisation était de 18 mm, avec 45 p. 100 de sexués (stades B et C) contre 12,3 p. 100 en février 1971. Par contre, le retard enregistré en février 1971 est rattrapé en mars où, comme en 1970, le taux de sexualité dépasse 50 p. 100.

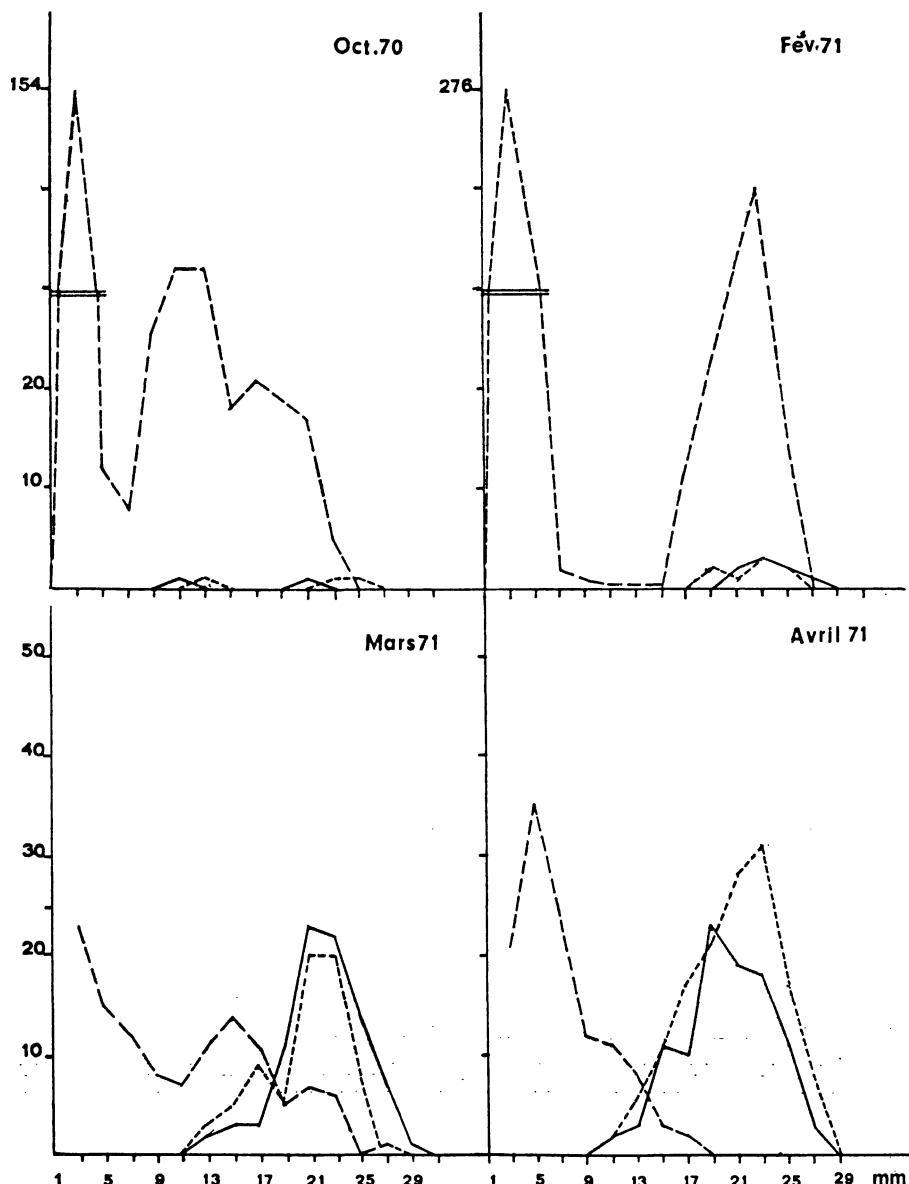


FIG. 5

Polygones de fréquence mensuels en effectifs réels des animaux.
Neutres : en tirets ; mâles : en trait plein ; femelles : en pointillé.

Nous avons ainsi un critère objectif pour fixer la limite supérieure des jeunes sexués et nous dirons que la limite supérieure des jeunes ou limite inférieure des adultes est la première classe de taille sexuée en début de période de maturité, lorsque le taux global d'individus sexués est égal ou supérieur à 50 p. 100. Dans le cas de notre population, cette limite est fixée à 16 mm.

Dans notre population, les jeunes sont donc répartis entre 8 mm et 16 mm. Leur maturité, qui intervient plus tardivement que celle des adultes, débute en avril pour atteindre aussi son maximum en août et entrer tout de suite après en involution.

4. - RELATION CYCLE ANNUEL-TEMPÉRATURE.

Le diagramme de la période d'activité de la gonade (Fig. 2) montre qu'il existe une étroite relation température-période d'activité de la gonade, d'une part, et température-sexualisation, d'autre part. On note toutefois l'existence d'un décalage entre température-période d'activité de la gonade et sexualisation. Ceci est la preuve que les relations entre ces facteurs ne sont pas simples et confirme ce que nous disions précédemment : « Lorsque la période d'activité débute, la sexualisation est d'emblée rapide ». La température n'explique donc pas à elle seule la période d'activité dont la fin brusque, en septembre, échappe encore davantage à son contrôle. Ces faits constituent un argument en faveur d'un déclenchement et d'une solution de la période d'activité et de sexualisation sous l'action d'un rythme interne.

Enfin, l'existence d'un désaccord, en mai, entre température et sexualisation nous a incités à reprendre l'étude de ces relations sous un angle différent et à envisager séparément l'action de la température sur la sexualisation des adultes puis sur celle des jeunes.

Température et activité de la gonade chez les adultes (Fig. 6).

Dès février, plus de la moitié des adultes sont mûrs, alors que la température de l'eau de mer n'est que de l'ordre de 17°. Elle reste identique en mars, mais le taux des adultes mûrs passe malgré cela à 91 p. 100. Le taux de maturité augmente encore un peu, de mars à avril et s'élève à 99 p. 100, alors que la température passe de 17° à 20°. Enfin, de mai à août, le taux de maturité oscille entre 98 et 100 p. 100. Juillet constitue bien le maximum de la période de maturité, maximum qui se maintiendra en août.

On voit donc qu'il n'existe pas, chez les adultes, de relation étroite entre la période d'activité de la gonade et la température.

Température et activité de la gonade chez les jeunes (Fig. 6).

On remarque tout de suite qu'il existe une dépendance plus étroite entre la température et la sexualisation des jeunes. La courbe

de sexualisation suit étroitement la courbe de température pratiquement de février à août. Mais la fin du cycle semble échapper à ce phénomène puisque, lorsque la température de l'eau est de 21°, il n'y a plus que 5 p. 100 de jeunes sexualisés.

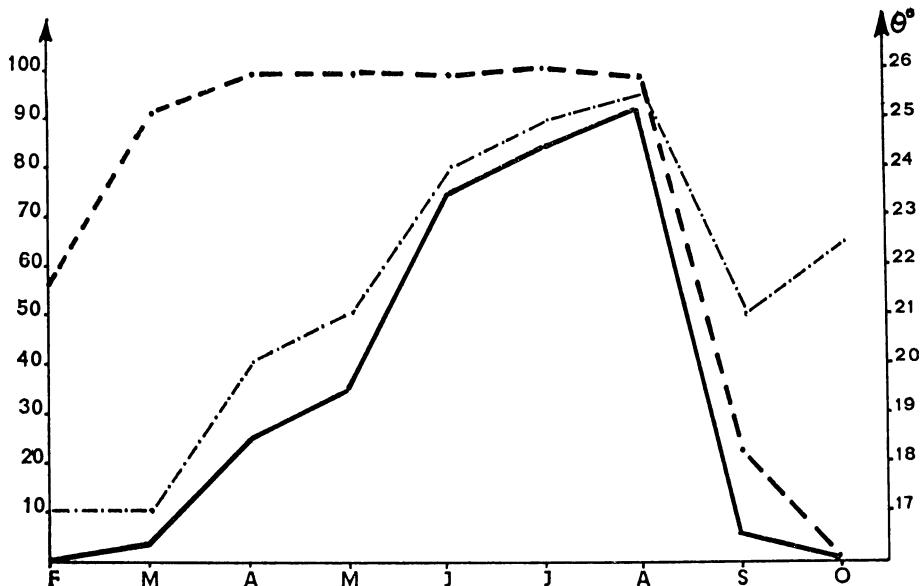


FIG. 6
Taux de maturité entre février et octobre 1970.

Adultes $\frac{T - N}{TS}$ A : en gros tirets ; jeunes $\frac{T - N}{TS}$ J : en trait plein ; température en degrés C : en trait-point fin - Variation durant la période de sexualisation.

Interprétation

Les courbes montrent que la température n'est pas le seul facteur de déclenchement. Elle n'est pas non plus le seul facteur limitant. Pourtant, le réchauffement peut entraîner une limitation de l'activité, soit parce qu'il est trop fort, soit parce qu'il a provoqué des dépenses d'énergie qui épuisent l'animal. Mais comme les températures de juillet et d'août sont, à peu de choses près, identiques, on ne voit pas pourquoi une telle action limitante ne se manifeste pas dès août. Dès lors, il est plus logique d'admettre que la régression de septembre est due à l'épuisement consécutif à la longue période d'activité de la gonade, étalée de février à août, ainsi qu'aux pontes chez les adultes.

Une expérience confirme au moins le fait que la température n'est pas le facteur déclenchant la période d'activité de la gonade. En janvier 1971, nous avons vérifié que les *Donax* n'étaient pas sexualisés. Un certain nombre d'adultes récoltés ont été placés dans la chambre froide, à la température de 6 °C et à l'obscurité. L'eau était renouvelée tous les deux jours afin de permettre la survie. Au

début d'avril, les individus ainsi conservés étaient mûrs et présentaient des produits sexuels apparemment aussi normaux que ceux des individus récoltés à la même période. Force est donc d'admettre que le développement de la gonade n'a pas été interrompu, ni même retardé, par un séjour prolongé à basse température, à l'obscurité, avec une nutrition insuffisante.

5. - TAUX DE MASCULINITÉ.

Taux de masculinité global

Pour étudier le taux de masculinité de *D. trunculus*, nous avons examiné 7 000 individus de toutes les classes de taille, de septembre 1969 à avril 1971 inclus, soit une moyenne de 350 individus par mois. Toutefois, toutes ces données n'apparaîtront pas, pour les raisons suivantes :

- du fait d'une période de repos comprise entre octobre et février, soit huit mois, une bonne partie des individus examinés n'intervenait pas dans l'établissement du taux de masculinité annuel ;
- les importantes fluctuations de la sexualisation en février et en septembre nous obligent à éliminer ces deux mois aux résultats marginaux ;
- nous devrions donc présenter des calculs basés sur le reste de notre période d'expérimentation, mais il nous a semblé préférable de ne retenir que la durée du cycle annuel — mars à août inclus — et d'éliminer la fraction juvénile de cette population.

En définitive, compte tenu de toutes ces restrictions nécessaires à la rigueur de nos résultats, nous parlerons des taux de masculinité à propos d'une population de 2 114 individus, prélevés entre mars et août 1970, et répartis entre les classes de taille de 8 mm à 30 mm.

Au cours de la période considérée, cette population se décompose en 659 neutres, 690 femelles et 764 mâles, soit un taux de masculinité global de $52,5 \text{ p. } 100 \pm 2,6$ pour une probabilité $p = 0,95$. Avec un tel taux global de masculinité, nous sommes très proches du taux de masculinité trouvé par Lucas (1965) sur un effectif de 1 310 individus, répartis en 627 femelles et 683 mâles. Enfin, nous n'avons pas non plus trouvé d'hermaphrodites.

Taux de masculinité mensuel

L'analyse mensuelle met en évidence des variations sensibles du taux de masculinité au cours de la période d'activité de la gonade (Fig. 7 et 8).

— Février. La masculinisation est plus rapide que la féminisation. Le phénomène semble s'accentuer en mars, mais le tableau 1 et les courbes montrent qu'au cours de ce dernier mois le nombre des mâles a doublé, ainsi que le nombre des femelles, au détriment

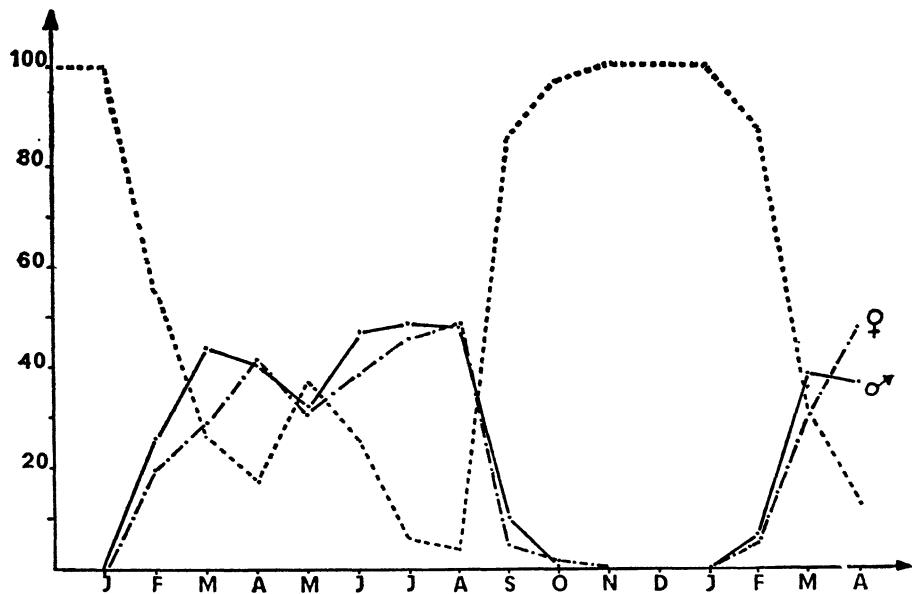


FIG. 7

Variations des pourcentages de mâles, de femelles et de neutres par rapport à la population sexualisable TS, de janvier 1970 à avril 1971.

Mâles/TS : en trait plein ; femelles/TS : en tirets ; neutrals/TS : en pointillé.

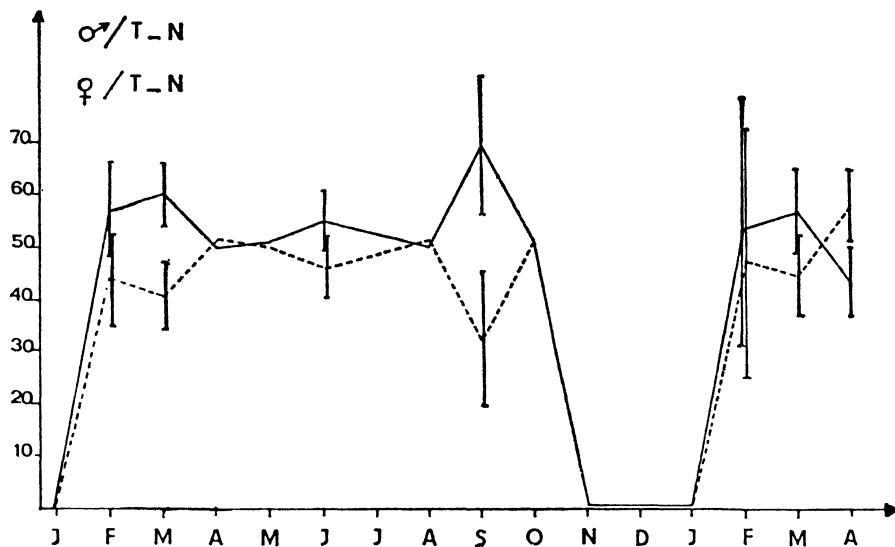


FIG. 8

Variations des taux de masculinité et de féminité.

T - N : population sexuée ; mâles/T - N : en trait plein ; femelles/T - N : en pointillé.

Les segments verticaux représentent l'intervalle de confiance des pourcentages pour un coefficient de sécurité de 95 p. 100.

des neutres. Il y a donc, en mars, simple maintien du décalage initial de la masculinisation.

Si l'on tente de répartir les neutres qui se sont sexualisés entre mâles et femelles, on est obligé d'admettre qu'un nombre plus important de neutres s'est masculinisé.

— *Avril.* La progression des femelles reste identique à elle-même, tandis que celle des mâles diminue considérablement. Les deux sexes sont alors en équilibre jusqu'en *mai*. Les taux de masculinité respectifs pour ces deux mois sont de 49,6 et 50,7 p. 100 (Fig. 8).

— *Juin.* On assiste à un nouveau démarrage de la sexualisation. La masculinisation est toujours plus rapide, mais atteint aussi plus vite son plafond dès *juillet*, tandis que la féminisation, plus lente, n'atteint son plafond qu'en *août*.

Le début du cycle suivant montre encore que la masculinisation est dans l'ensemble plus rapide et s'arrête aussi plus vite. En avril 1971, nous avons une féminisation plus marquée, ce qui entraîne un sensible décalage au profit des femelles.

Envisageons maintenant le taux de masculinité dans les deux groupes que nous avons distingués dans notre population.

Taux de masculinité des adultes

Il fait ressortir la prédominance des mâles. Le taux de masculinité est de 54 p. 100 \pm 3 pour $p = 0,95$.

Cette prédominance est accentuée en février et en mars, comme le montre le taux de masculinité de la population sexualisée, où seuls d'ailleurs interviennent les adultes sexués (Fig. 9).

En avril se produit un fléchissement de la masculinisation et une augmentation de la population femelle. Mais ce ralentissement est passager. La masculinisation est de nouveau plus rapide en mai et juin puis redescend lentement, de sorte que le nombre de mâles est toujours plus élevé que le nombre de femelles.

Le taux de masculinité de la population adulte est plus fort que celui de la population sexualisée. Il est de 54,0 contre 52,5 p. 100. Cela ne concorde pas avec le cas général rapporté par Franc (1960) : « A l'état adulte, les deux sexes sont rarement en proportion égale, le sexe femelle étant le sexe dominant ».

Nous nous éloignons aussi quelque peu de Lucas qui, dans une population adulte, trouve un taux de masculinité de 52 p. 100.

Taux de masculinité des jeunes (Fig. 9).

Sur une population de 2 114 individus, nous avons trouvé 406 jeunes, dont 199 mâles, soit un taux de masculinité de 49 p. 100 \pm 5 pour $p = 0,95$. Donc, contrairement à ce que signale Pelseneer pour *D. vittatus*, il n'y a pas, dans la jeune population sexualisée de *D. trunculus*, une prédominance des mâles. Le taux de masculinité

fait au contraire ressortir la quasi-égalité des femelles et des mâles. Le taux de masculinité d'avril n'a pas été retenu dans nos calculs, car nous n'avions que 19 jeunes sexués.

La vitesse de masculinisation augmente de mai à juin, tout comme chez les adultes. On a la preuve qu'en début de période de maturité, les phénomènes de maturation sont plus actifs au niveau de la gonade

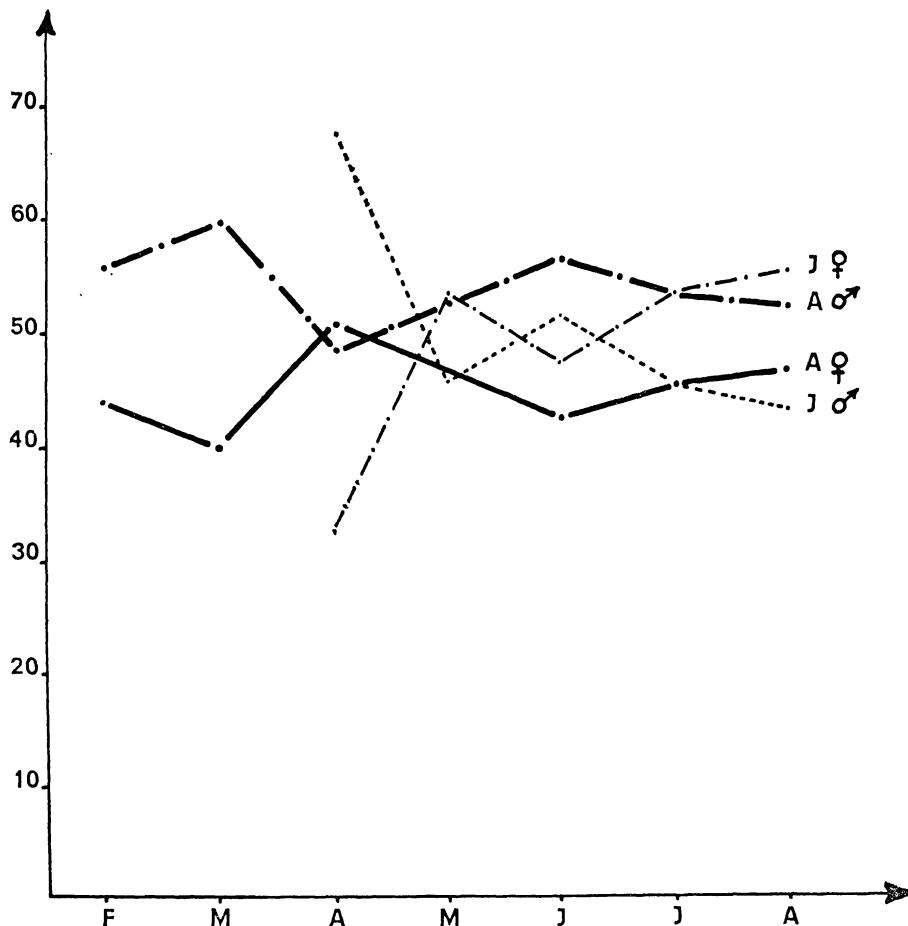


FIG. 9
Variations des taux de mâles et de femelles pour les populations de jeunes J et d'adultes A.

$\frac{\text{mâles}}{\text{T} - \text{N}}$ J : en pointillé ; $\frac{\text{femelles}}{\text{T} - \text{N}}$ J : en trait-point ; $\frac{\text{mâles}}{\text{T} - \text{N}}$ A : en trait-point épais ; $\frac{\text{femelles}}{\text{T} - \text{N}}$ A : en trait épais.

mâle. De juin à août, la masculinisation diminue. Dans le même temps, la féminisation, qui avait ralenti de mai à juin, augmente, de la même manière que chez les adultes, de juin à août, de sorte que les femelles se retrouvent en plus grand nombre que les mâles à la fin de la période de sexualisation.

Comparaison des taux de masculinité des jeunes et des adultes

La comparaison montre que les phénomènes de sexualisation ont lieu de la même manière chez les jeunes et chez les adultes. Les fluctuations ont lieu dans le même sens, sauf en août où le nombre de jeunes, très important, contribue à diminuer notablement le taux de masculinité.

Enfin, bien que les fluctuations aient lieu dans le même sens, les taux de masculinité sont opposés. Il y a, chez les jeunes, une légère prédominance des femelles et, chez les adultes, une forte prédominance des mâles. Il nous paraît que, seule, une mortalité plus grande chez les femelles peut expliquer une telle distorsion. Il resterait alors à expliquer les raisons d'une plus faible résistance des femelles. En nous référant à une loi constante dans le règne animal qui veut que les hétérozygotes soient plus fragiles que les homozygotes, nous émettons l'hypothèse que la mortalité des femelles, plus élevée semble-t-il que celle des mâles, est en relation avec le fait que, chez *D. trunculus*, c'est la femelle qui serait hétérozygote.

III. — SÉDENTARISATION.

Le seul travail dont nous ayions eu connaissance et qui traite de la sédentarisation chez un *Donax* est celui de Wade (1968). Il signale que l'abondance du naissain (individus de la classe de 2 mm à 4 mm), dans les prélèvements mensuels, traduit les périodes de sédentarisation et remarque qu'une petite quantité de naissain s'établit chaque mois durant toute l'année. Il a observé cependant, au cours de sa période d'étude, un pic bien marqué, de novembre 1963 à février 1964, tandis qu'en novembre et décembre 1964 commençait une nouvelle période de sédentarisation importante.

D. denticulatus présente une gonade fonctionnelle, mûre d'août à janvier, sans période de repos absolu. Ce fait explique la présence d'une petite quantité de naissain chaque mois. Au contraire, chez *D. trunculus*, l'existence d'une période de repos absolu ne peut permettre l'établissement du naissain tout au long de l'année (Fig. 10).

De mai 1969 à avril 1971, nous n'avons trouvé qu'une période importante de sédentarisation, située entre août 1970 et février 1971. Le naissain comprend, en majeure partie, des individus de 2 à 4 mm et un petit nombre d'individus de la classe de 0 à 2 mm, preuve que la sédentarisation, si elle intervient massivement à partir de la taille de 2 mm, peut se produire plus tôt, pour une petite fraction de la population planctonique.

La sédentarisation du naissain a lieu sur place. La texture du sable, la topographie même de la baie, ainsi que sa situation, l'empêchent de se produire ailleurs. Le naissain ne peut donc se déposer

que sur les rives continentales ou sur les plages de sable fin de haut niveau, bien circonscrites dans la baie elle-même.

L'établissement intervient, nous l'avons dit précédemment, d'août à février, mais il n'est pas uniforme. Il est important en septembre et octobre, massif en décembre, janvier et février, quasiment nul en novembre. On a donc deux périodes, séparées par un bref intervalle, et elles se situent à la fin de la période d'activité et durant la période de repos absolu de la gonade.

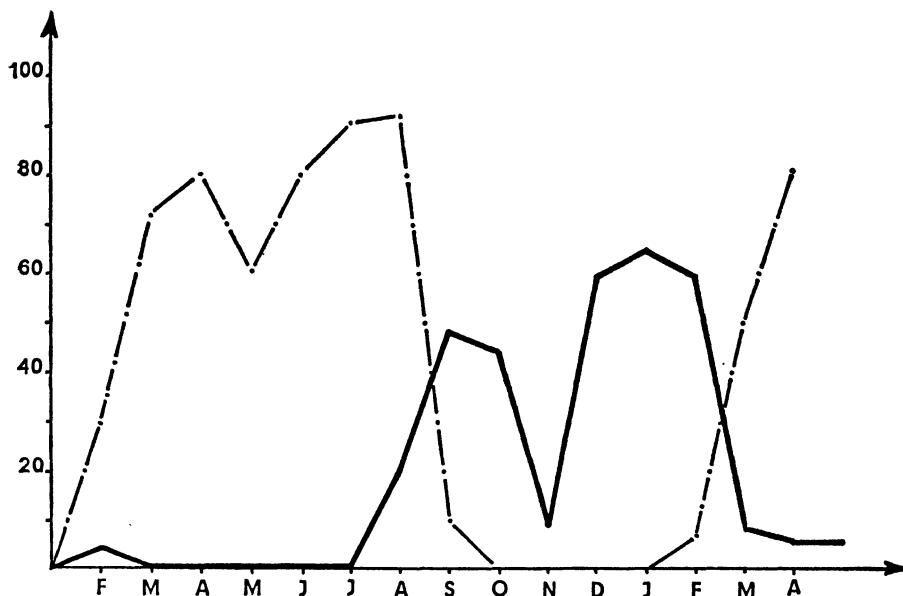


FIG. 10
Variations du pourcentage de naissain dans la population totale T (en trait épais).
Variations durant la même période du pourcentage d'individus mûrs (gonade au stade C) (en trait-point).

1. - SÉDENTARISATION ET PÉRIODE DE MATURITÉ.

Coe (1955) estime que la vie planctonique a une durée de deux à trois semaines chez *D. gouldi*. Le cas rapporté est en accord avec celui de *D. denticulatus*, chez lequel la période de sédentarisation coïncide entièrement avec la période de maturité de la gonade.

Pour *D. trunculus*, la sédentarisation a surtout lieu alors que la gonade entre en période de repos. Il devient dès lors difficile d'expliquer les sédentarisations massives de décembre, janvier et février, si l'on admet une vie planctonique de deux à trois semaines. Seule, la sédentarisation d'août à octobre pourrait à la rigueur être ainsi expliquée. Mais il faut admettre, si l'on s'en tient à cette durée de vie planctonique, qu'il n'y a de pontes possibles qu'en juillet, août et septembre, les gonades pleines de produits sexuels depuis mars

n'ayant pu les libérer sous l'action de facteurs inhibiteurs. En ce cas, le naissain de décembre à février reste inexplicable.

Le décalage des périodes de maturité et d'établissement du naissain nous force à imaginer que la durée de vie planctonique de notre espèce peut être beaucoup plus longue que celles rapportées pour des espèces voisines. Le naissain de février ne peut, en toute logique, provenir que des pontes d'août, ce qui implique une vie planctonique de six mois.

Que l'on nous accorde cette vie pélagique d'une durée exceptionnelle, et tout devient explicite, les dépôts de naissain échelonnés d'août à février, cohérents : le naissain d'août provenant des pontes de février et celui d'octobre des pontes d'avril.

L'absence d'établissement de novembre est inexplicable. Certes, il existe un décrochement de la maturité en mai. Néanmoins, ce fléchissement ne peut, en aucun cas, expliquer la disparition du naissain en novembre, d'autant plus qu'en mai, 99 p. 100 de la population adulte, représentant 68 p. 100 de la population sexuée, étaient mûrs et capables d'émettre des gamètes.

Enfin, à la période de maturité maximale de juin, juillet et août correspond la période de décembre, janvier, février où le taux de naissain atteint et dépasse 60 p. 100 de la population.

2. - INFLUENCE DES FACTEURS ABIOTIQUES.

Salinité et sédentarisation

A la Jamaïque, les pluies diminuent l'établissement de naissain de *D. denticulatus*. Il existe donc une relation entre la salinité et la sédentarisation de cette espèce.

Afin de vérifier si nous pouvions entériner les conclusions de Wade pour l'établissement de *D. trunculus*, nous avons reporté sur le même graphique les variations annuelles de taux du naissain et celles de la salinité (Fig. 11).

Les variations de salinité relativement faibles (35,5 à 36,5 p. 1000) que nous observons ne paraissent pas avoir de répercussion sur l'établissement du naissain.

Température et sédentarisation

Il n'y a pas de relation évidente entre température et sédentarisation (Fig. 11), puisque le premier établissement du naissain intervient durant le mois le plus chaud de l'année et les derniers, au cours des mois les plus froids. C'est bien la preuve de l'indépendance de la sédentarisation par rapport à la température et peut-être faut-il rejoindre Nayar (1955) qui estime que « les périodes de ponte, de croissance et de mortalité de *D. cuneatus* ne sont pas liées à une saison climatique particulière ». Il nous faut cependant nuancer les

conclusions de cet auteur, car la période d'activité de la gonade, au moins chez les jeunes, est bien fonction de la température. Mais ses conclusions peuvent être entérinées pour les périodes de ponte, de croissance larvaire et de sédentarisation du naissain.

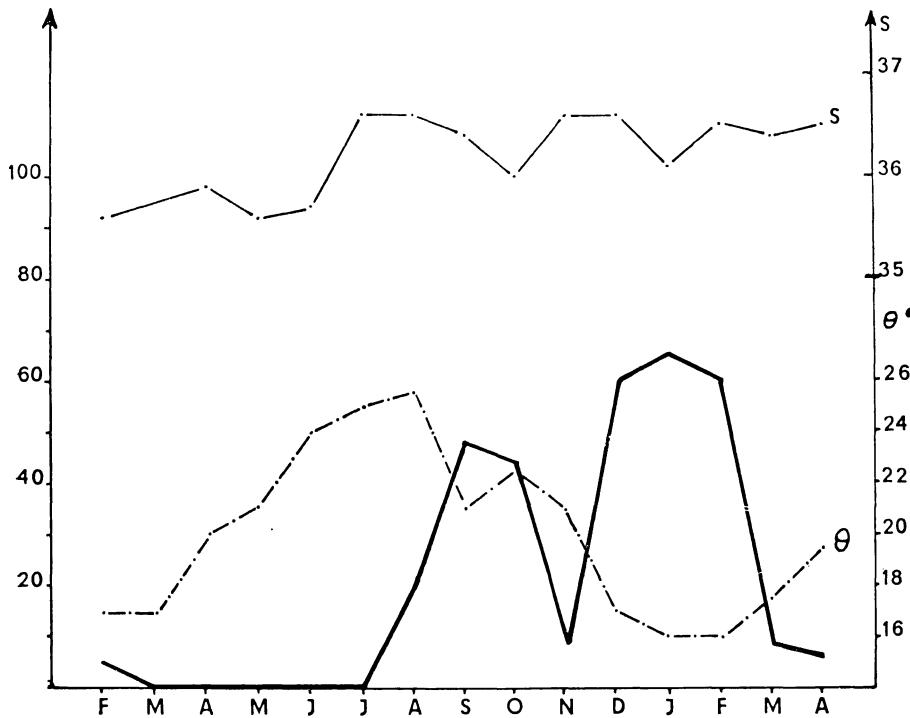


FIG. 11

Variations du pourcentage de naissain (de 1 mm à 4 mm) dans la population totale T, durant le cycle de reproduction 1970-1971 (en trait épais).

Evolution concomitante des facteurs abiotiques, en ordonnées sur l'axe de droite : température en degrés C de 16° à 35° ; salinité S en g/litre : de 35 à 37 p. 1000.

3. - DISCUSSION.

La durée de la sédentarisation est aussi longue que la période d'activité de la gonade. Mais l'une commence alors que l'autre s'achève. La durée de vie pélagique serait exceptionnellement longue, ce que nous pensons pouvoir confirmer par une étude du plancton. Mais il ressort de l'étude de la reproduction que la sédentarisation n'a pas eu lieu l'année précédente.

Coe (1953) note que les courants peuvent jouer un rôle important dans le transport des larves loin des populations parentales. Ce transport, vérifié pour *D. denticulatus*, a pu se produire pour *D. trunculus*. Néanmoins, les possibilités d'établissement sont très limitées dans la baie de Bou Ismaïl, où Azur-Plage et ses alentours constituent, avec la plage du Chenoua, les seuls lieux où les *Donax* peuvent trouver

le sable fin qui leur convient. Or, à la plage du Chenoua, nous n'avons jamais trouvé de *Donax*.

On peut aussi penser que les courants ont véritablement drainé la population entière, la faisant refluer vers le large sur les rides continentales ; là, le naissain serait devenu sédentaire. Une telle hypothèse reste à vérifier.

L'absence de sédentarisation de l'hiver 1969-1970 nous inciterait à formuler l'hypothèse d'une reproduction bisannuelle ; à cela s'oppose l'existence de gonades mûres en juin, juillet, août et septembre 1969. Mais, de plus, la présence très faible de naissain en septembre 1969 et février 1970 nous conduit à penser que les transports ont peut-être joué un rôle plus grand au cours de cette période. Dans les conditions actuelles, nous ne pouvons prendre parti.

Il est encore une cause extérieure qui peut aussi expliquer que nous n'ayions pas trouvé de naissain en 1969. De juillet 1968 à juillet 1969, de grands travaux de construction ont eu lieu le long du rivage, non loin d'Azur-Plage. A cette occasion, l'oued Lagha, qui ne débouchait sur la mer qu'au moment de ses plus fortes crues, a été définitivement ouvert. Sa proximité de notre lieu de prélèvement a sans doute contribué à modifier la salinité et le sédiment à cette époque. Ce bouleversement du biotope pourrait donc expliquer la raréfaction des *Donax* adultes, ainsi que l'absence de sédentarisation de l'été 1969 et de l'hiver 1969-1970. Depuis, la stabilisation du biotope a pu permettre une réoccupation progressive de l'ancienne aire d'extension, réoccupation à laquelle nous assistons peut-être actuellement.

Conclusion

Trois faits principaux se dégagent de cette étude de la reproduction de *D. trunculus* menée à Azur-Plage en baie de Bou Ismaïl sur une période de vingt mois :

— la période d'activité de la gonade, très étalée — de février à septembre — est soumise à des facteurs déclenchants et limitants autres que la température. Les phénomènes de maturation de la gonade sont rapides et on passe assez vite d'une gonade dont les gonies indifférenciées ne permettent pas de distinguer le sexe à une gonade aux gonocytes mûrs. En outre, la maturation du testicule a lieu plus rapidement que celle de l'ovaire au début de la période d'activité ;

— *D. trunculus* est gonochorique. Le taux de masculinité (52,5 p. 100 \pm 2,6 pour $p = 0,95$) recouvre un taux de masculinité des adultes — 16 mm à 34 mm — (de 54,0 p. 100 \pm 3), avec nette prédominance des mâles. Mais chez les jeunes, pour lesquels nous proposons une définition chiffrée (8 mm à 16 mm), le taux de masculinité n'est que de 49 p. 100 \pm 5 pour la même probabilité. Il existe donc ici une quasi-égalité des sexes. On ne peut donc comprendre la prédominance des mâles chez les adultes qu'en postulant l'existence d'une mortalité plus élevée des femelles ;

— la sédentarisation se produit massivement, lors de l'involution de la gonade. Elle est aussi très étalée, d'août à février inclus. Il

devient difficile, dès lors, de n'admettre qu'une durée de vie planctonique de trois semaines à un mois. Pour tenir compte de cette longue période de sédentarisation, nous devons supposer que la vie planctonique est très variable, avec un maximum de six mois. Il est à noter, par ailleurs, que ni la salinité, ni la température, n'ont d'influence sur la sédentarisation.

Summary

After a preliminary note on the sexuality of *Donax trunculus* L. (Mouëza and Renault 1970), the authors analyse its reproduction in its benthic stages over a period of twenty months at Azur-Plage in the Bay of Bou Ismaïl. This leads them to describe its genital ducts, to ascertain the period of sexual activity of the gonads and to examine the action of physical factors (temperature and salinity).

The detailed study of sex ratio leads them to presume a higher mortality quota among females than among males, which is in opposition with the general rule with Molluscs.

Lastly, the settlement of spat is very heavy, between four and six months after spending the ripe gonads; this impels the authors to investigate the duration of larval life and to express a hypothesis which will be the basis of a later work on the planctonic life of *D. trunculus*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CHANLEY, P., 1969. — Larval development of the Coquina Clam *Donax variabilis* Say, with a discussion of the structure of the larval hinge in the Tellinacea. *Bull. Mar. Sci.*, 19 (1), p. 214.
- COE, W.R., 1936. — Sex ratios and sex changes in Molluscs. *Mém. Mus. R. Hist. Nat. Belg.*, 2 (3), pp. 69-76.
- COE, W.R., 1953. — Resurgent populations of littoral marine Invertebrates and their dependence on ocean currents and tidal currents. *Ecology*, 34 (1), pp. 225-229.
- COE, W.R., 1955. — Ecology of the bean Clam *Donax gouldi* on the coast of Southern California. *Ecology*, 36 (3), pp. 512-514.
- DESHAYES, x., 1844-1848. — Exploration scientifique de l'Algérie. Histoire Naturelle des Mollusques. I.
- FRANC, A., 1960. — Classe des Bivalves, in P.P. Grassé : Traité de Zoologie, V (2), pp. 1845-2133. Masson éd. Paris.
- LAMOTTE, M., 1967. — Initiation aux méthodes statistiques en Biologie. 144 pp. Masson éd. Paris.
- LUBET, P., 1959. — Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés, Mollusques Bivalves. *Rec. Trav. Inst. Pêches marit.*, 23 (4), pp. 389-548.
- LUCAS, A., 1965. — Recherches sur la sexualité des Mollusques bivalves. *Bull. Biol. France-Belgique*, 99, pp. 115-247.
- MOUËZA, M. et RENAULT, L., 1970. — Contribution à l'étude de la sexualité chez *Donax trunculus*. *Haliotis*, 1 (1), pp. 21-22.
- PELSENEER, P., 1926. — La proportion relative des sexes chez les animaux et particulièrement chez les Mollusques. *Mém. Acad. Roy. Belg. Sc.*, 2^e sér., 8 (11), 258 pp.
- SASTRY, A.N., 1963. — Reproduction of the bay scallop *Aequipecten irradians* Lmk. Influence of temperature on maturation and spawning. *Biol. Bull.*, 125 (1), pp. 146-153.
- WADE, B.A., 1968. — Studies on the biology of the West Indian beach Clam *Donax denticulatus* L. - 2: life history. *Bull. Mar. Sc.*, 18 (4), pp. 876-901.