

Etude du cycle sexuel  
de *Cerastoderma glaucum* Poirêt, 1789  
(Bivalvia, Eulamellibranchia, Cardiidae)  
dans le lac de Tunis  
et de la mer de Bou Grara (Tunisie)

par

J. ZAOUALI\*

**RESUME**

L'étude du cycle sexuel de *Cerastoderma glaucum* nous a permis de mettre en évidence la présence d'une très courte période de repos sexuel (janvier à mars) et de trois périodes de ponte (mai à juin, août à septembre, décembre à janvier). Si l'automne est chaud ( $15^{\circ}$  C), le pourcentage des individus matures en période hivernale atteint 80 à 90 % du stock.

**ABSTRACT**

The study of the sexual cycle of *Cerastoderma glaucum* points out the presence of a very short sexual rest period (from january to march) and of three spawning periods (from may to june, august to september, december to january). If autumn is warm ( $15^{\circ}$  C), 80 to 90 % of the winter stock is formed by mature individuals.

**INTRODUCTION**

Les travaux consacrés à l'étude du cycle sexuel de *Cerastoderma edule* et de *Cerastoderma glaucum* sont récents et peu nombreux (Rygg, 1970; Boyden, 1971; Gimazane, 1971; Gimazane et Lubet, 1972).

---

(\* ) Institut National Agronomique, Section Halieutique, 43, avenue Charles Nicolle, Tunis, Tunisie,

Ces recherches ont toutes été effectuées sur des populations de la Manche ou de la Mer du Nord. Il nous a donc paru intéressant de comparer ces cycles avec ceux de populations soumises à des conditions très différentes, afin de tenter l'analyse de l'action des facteurs du milieu sur les séquences du cycle sexuel.

### METHODES ET NOMENCLATURE DES STADES SEXUELS

1. *Deux populations ont été choisies* : l'une dans le lac de Tunis, l'autre dans la mer de Bou Grara. Des prélèvements mensuels ont été effectués, avec une fréquence plus grande pour le lac de Tunis, d'accès plus facile. Les individus récoltés ont au moins un an et ont été fixés au liquide de Bouin et les coupes de 7 à 8  $\mu$  ont été colorées au Trichrome de Prenant-Gabe.

2. *Stades sexuels* : Nous avons adopté dans ce travail l'échelle des stades sexuels des Bivalves donnée par Lubet (1959) qui est plus simple que celle proposée par Boyden (1971) pour le *Cardium* et fondée sur des données cytologiques précises.

**STADE 0 : *Repos sexuel*.** Les tubules gonadiques ne contiennent que des spermatogonies ou des ovogonies, quelques rares ovocytes bloqués en prévitellogénèse.

#### STADE I : *Reprise de l'activité génitale*.

Accroissement du nombre des gones, reprise discrète de l'ovogénèse (croissance des ovocytes) ou de la spermatogénèse (présence de spermatozoïdes).

Augmentation du volume des tubules gonadiques et diminution du tissu conjonctif de réserve extra-tubulaire.

(Correspond au stade I — *pro-partie* et au début du stade II de Boyden).

#### STADE II : *Gamétogénèse*.

Ovogénèse ou spermatogénèse intense, mais la population d'ovocytes reste hétérogène (taille) et on rencontre presque tous les stades d'évolution de la lignée mâle :

— Spermatogonies, spermatocytes et spermatides.

Les spermatozoïdes quand ils existent sont peu nombreux et non fonctionnels. Le tissu conjonctif extra-tubulaire se réduit considérablement alors que le volume des tubules gonadiques augmente.

(Correspond au stade II de Boyden).

**STADE III : Maturité — Emission et Restauration éventuelle.**

**III A : Maturité sexuelle** : Les gonades sont remplies de produits sexuels murs et leur volume est maximum.

**Femelles** : Il n'existe plus qu'un nombre restreint d'ovogonies. La majorité des ovocytes atteint une taille homogène. Ils sont faiblement pédicellés et leur forme devient sphérique. Le contour de la vésicule germinative et du nucléole s'estompe.

**Mâles** : On ne rencontre plus que quelques spermatogonies et la totalité des tubules est occupée par des spermatozoïdes fonctionnels.

(Correspond aux stades III et IV de Boyden).

**III B : Emissions** : Les pontes ou éjaculations vident les gonades totalement ou partiellement de leur contenu. Les tubules sont presque vides.

(Correspond au stade 0 de Boyden).

**III C : Restauration** : Dans la majorité des cas, une période de restauration s'installe après la première ponte ou éjaculation.

L'aspect cytologique rappelle le stade II, mais s'en distingue par :

- la présence de zones non ou partiellement affectées par l'émission;
- l'existence de gamètes nécrotiques;
- la réduction extrême du tissu conjonctif extra-tubulaire.

Cette restauration peut conduire à un nouveau stade de maturité sexuelle (III A), puis à une nouvelle émission (III B). Un même animal est souvent susceptible de pondre plusieurs fois au cours du cycle sexuel. A la fin de celui-ci, la période de repos génital (stade 0) s'installe à nouveau avec une réduction importante du vo-

lume des tubules et un développement intense du tissu conjonctif inter et parfois intra-tubulaire.

(Cette phase de restauration a échappé à Boyden qui n'a fondé cette étude que sur l'examen macroscopique des individus).

### SEQUENCES ET MODALITES DU CYCLE SEXUEL

*Cerastoderma glaucum* et *C. edule* sont gonochoriques. (Boyden, 1971; Gimazane, 1971). Comme ces auteurs nous n'avons jamais rencontré de cas d'hermaphrodisme.

1. STADE 0 : Le stade de repos sexuel est bien étalé en Manche et en mer du Nord sur cinq à six mois, suivant les années. Gimazane (1971) chez *Cardium edule* l'a situé avec précision; il s'étend entre le mois d'octobre et le mois de mars de l'année suivante (Baie de Seine). Boyden (1971) donne pour cette espèce, une période de repos superposable (Angleterre) et pour *Cerastoderma glaucum* une durée légèrement plus grande, la reprise du cycle sexuel s'effectuant un peu plus tardivement (avril).

A. *Lac de Tunis* : La population examinée montre un ralentissement de l'activité génitale en février et mars. On observe chez ces animaux une nette diminution du volume des gonades et une augmentation du nombre des cellules vésiculeuses intertubulaires, assimilables à des cellules à sillons (Nicolas, 1973).

Toutefois, une partie de la population (moins de 20 %) présente un véritable arrêt sexuel, montrant des figures histologiques comparables à celles décrites par Gimazane (1971) et caractérisant le stade 0.

Les tubules gonadiques sont peu nombreux et noyés dans le tissu conjonctif intertubulaire (cellules à sillons riches en glycogène). Chez les femelles, les ovogones nombreuses ne présentent pas de mitoses. Il existe un petit nombre de jeunes ovocytes bloqués en prévitellogénèse ( $10-15 \mu$ ). Chez les mâles, seuls les spermatogones et quelques rares spermatocytes sont représentés.

B. *Mer de Bou Grara* : Les phénomènes observés sont identiques. Toutefois la proportion d'individus en stade 0 semble être légèrement plus importante et le repos sexuel apparaît chez quelques individus dès le mois de janvier pour se prolonger dans la population jusqu'au début du mois de mars.

2. STADE I : En mer du Nord et en Manche, cette phase dure à peu près une quinzaine de jours (Gimazane, 1971).

En Tunisie, compte tenu du petit nombre d'animaux ayant eu une véritable phase de repos sexuel, ce stade est assez difficile à déceler. Toutefois, en 1972 et 1973, nous en avons observé plusieurs en mars, tant dans le lac de Tunis que dans la mer de Bou Grara. Dans tous ces individus, nous avons noté chez les femelles, un gonflement des tubules envahis par de nombreuses ovogonies. L'accroissement des ovocytes reprend, certains pouvant atteindre 20 à 25  $\mu$ . Dans les tubules de la gonade mâle, on reconnaît des spermatogonies, de nombreux spermatocytes et quelques rares spermatides.

3. STADE II : Les populations septentrionales de coques présentent un stade II étalé : d'avril à mai pour *C. edule* et d'avril à juin pour *C. glaucum*.

En Tunisie, la fréquence des stades II est assez faible, la majorité des individus ne présentant pas pendant les mois d'hiver de véritable arrêt sexuel, mais une phase de restauration (stade III C) assez longue. Les individus ayant atteint le stade II se distinguent de ces derniers par un fort développement du tissu conjonctif intertubulaire, des tubules gonadiques entièrement remplis par les éléments de la lignée germinale.

Les figures observées pour les animaux en cours de gamétogénèse sont identiques à celles qui ont été décrites par Gimazane (1971).

Les ovocytes sont dépourvus de cellules folliculaires et au début fortement enracinés sur la paroi du tubule. En cours de vitellogénèse se développe un abondant chorion muqueux, polysaccharidique qui entoure l'ovocyte. Enfin, au cours de ce stade II se produit la réduction progressive du tissu conjonctif vésiculeux (cellules à silions).

#### 4. STADE III :

a) Stade III A : *C. edule* de la Manche parvient à maturité sexuelle (Boyden, 1971; Gimazane, 1971) en mai-juin, *C. glaucum* un peu plus tardivement (juillet, Boyden, 1971). Toutefois Gimazane (1971) a pu montrer qu'une seconde période de maturité pouvait se produire en septembre, lorsque les conditions thermiques étaient favorables.

Dans le lac de Tunis, nous avons pu mettre en évidence trois périodes principales (Fig. 1) : une au printemps (mai-juin), une en été (août-septembre) et une en hiver (décembre-janvier). Toutefois, les proportions d'animaux murs sont les plus fortes en hiver, puis au printemps. Enfin, toute l'année et en dehors de ces périodes, nous avons toujours rencontré un petit nombre d'animaux murs. Ceci s'explique aisément, car la longueur de la phase de restauration des gonades après l'émission des gamètes présente des variations individuelles qui dépendent des facteurs ambients.

Dans la mer de Bou Grara, les phénomènes sont superposables.

L'étude histologique du stade III A confirme les observations de Gimazane (1971). Chez les femelles, les ovogonies sont devenues rares, un petit nombre d'ovocytes en cours de vitellogénèse restent bloqués dans leur accroissement et sont comprimés le long des parois des tubules. Ces derniers sont distendus par les ovocytes (50-60  $\mu$ ) qui sont entourés par un chorion volumineux et faiblement enracinés sur la paroi par un fin pédoncule.

Chez les mâles, les spermatocytes et les spermatides ont disparu. Les spermatozoïdes ne sont plus disposés en travées rayonnantes et remplissent de façon homogène la lumière des tubules.

b) *Stade III B* : Comme l'avait déjà observé Gimazane (1971) chez *C. edule*, il n'existe pas chez *C. glaucum* d'images histologiques de vidange totale des gonades. Les émissions de gamètes ont l'air partielles, car tous les animaux présentent une réduction importante du nombre des gamètes, mais nous n'avons jamais observé de tubules vides.

La fréquence de ces stades est importante en mai-juin, août-septembre, décembre-janvier, mais nous en avons rencontré en faible proportion en dehors de ces périodes.

c) *Stade III C* : La phase de restauration des gonades commence très rapidement après l'émission des gamètes. En Tunisie, nous avons pu mettre en évidence trois périodes principales : de mai à août, de septembre à novembre, de janvier à avril.

Il est difficile de préciser la durée moyenne de cette période de restauration. Il est vraisemblable qu'elle est au minimum de deux mois au printemps (juin-juillet), de trois mois après les pontes d'été (septembre-octobre-novembre) et de quatre mois après les pontes d'hiver (fin janvier à mai).

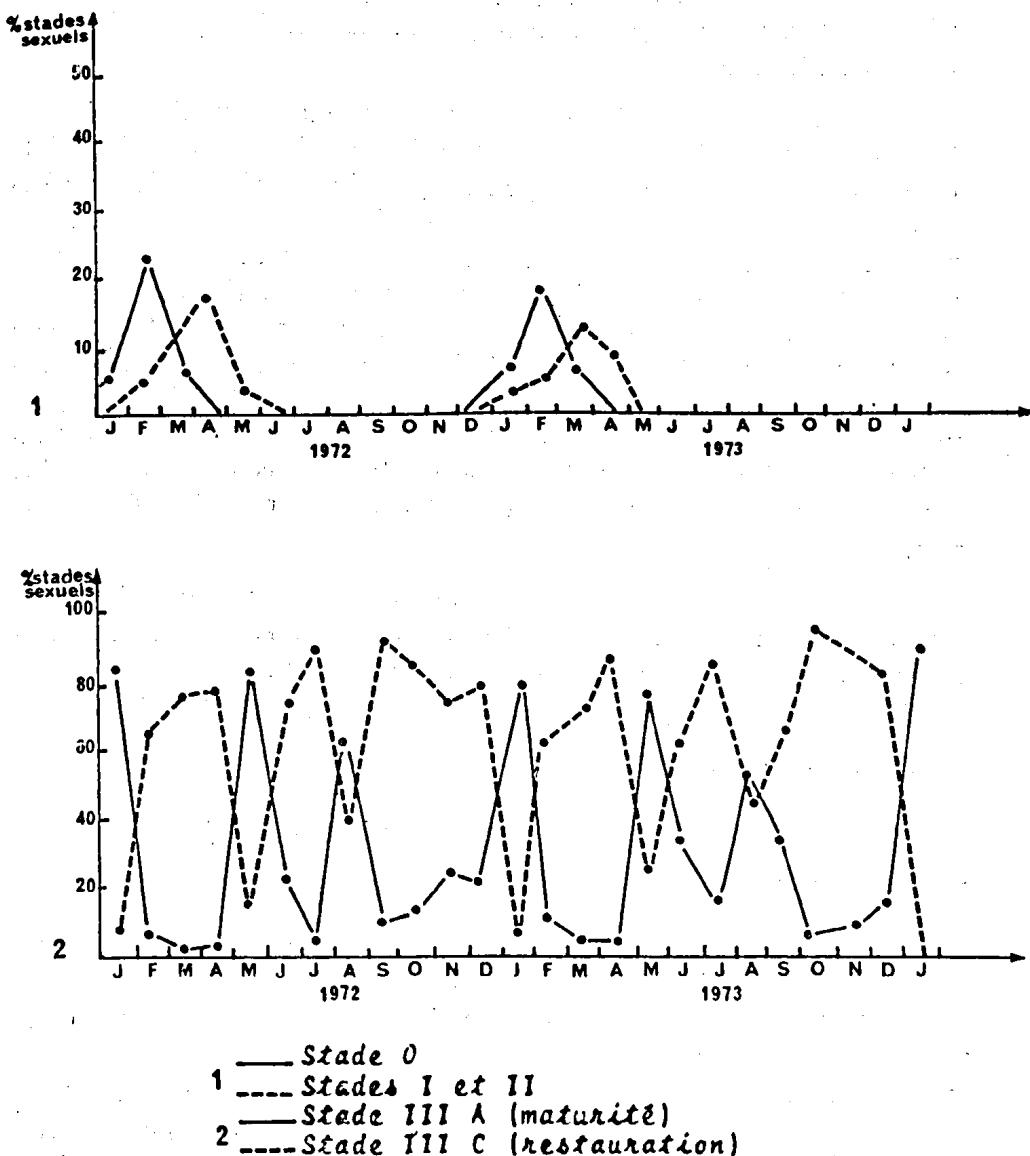


FIG. 1. — Répartition des stades sexuels de *Cerastoderma glaucum* (lac de Tunis).

Les résultats sont superposables pour le lac de Tunis et la mer de Bou Grara.

Au point de vue histologique, les images de restauration observées en Tunisie sont plus nettes que celles décrites par Gimazane (1971) en Manche.

Nous avons noté qu'après chaque ponte ou éjaculation, le nombre des gonies présentes sur les parois du tubule était très faible et que ces cellules ne se multipliaient pas. La reprise de la gamétogénèse se fait à la limite du tubule et du canal vecteur cilié. De nombreuses spermatogonies ou ovogonies s'accumulent au contact de l'épithélium cilié et se multiplient par mitoses. Elles envahissent progressivement les parois du tubule et sont à l'origine de la nouvelle poussée gamétique. Le problème de l'origine de ces cellules reste encore énigmatique. Selon Houtteville (comm. personnelle), elles proviendraient chez la moule où des observations identiques ont été réalisées, des cellules distales des canaux ciliés, au contact des tubules par des processus complexes de dédifférenciation puis de différenciation.

Enfin, les ovocytes non émis sembleraient se lyser sur place, les tubules étant envahis après la ponte par des éléments d'allure amoebocytaire qui peuvent former des amas syncitiaux.

##### 5. CONCLUSIONS.

En résumé, cette étude montre que le cycle sexuel de *C. glaucum* est pratiquement continu dans l'année pour les deux stations étudiées (lac de Tunis et mer de Bou Grara). Trois principales périodes de maturité ont pu être mises en évidence : printemps (mai-juin), été (août-septembre), fin de l'automne - début de l'hiver (décembre-janvier), mais on trouve toujours un petit nombre d'animaux matures en dehors de ces périodes. Entre deux émissions successives de gamètes se situent des phases de restauration génitale, plus longues en automne et surtout en hiver qu'au printemps. La période de repos sexuel semble être plus brève dans le lac de Tunis (février-mars) que dans la mer de Bou Grara. Toutefois un nombre important d'animaux échappe à cet arrêt sexuel (restauration lente des gonades).

En Europe, *C. edule* et *C. glaucum* présentent, dans les différentes stations étudiées en mer du Nord ou en Manche, un cycle court, légèrement différent lorsque les deux espèces coexistent dans une même station (Boyden, 1971). Chez *C. glaucum* la ponte a lieu

en juillet et certaines années, où les conditions thermiques sont particulièrement favorables, une ponte automnale de faible importance a pu être observée. La période de repos sexuel affecte tous les animaux et s'étend entre le mois d'octobre et le mois de mars de l'année suivante.

### PONTES ET RECRUTEMENT

Il était intéressant de relier les données acquises sur les périodes de maturité sexuelle avec les résultats de l'étude biométrique portant sur le recrutement et la position des stries d'arrêt de croissance.

En effet les travaux effectués sur *C. edule* et *C. glaucum* en Manche ou mer du Nord montrent que l'arrêt de croissance coïncide avec la période de repos sexuel hivernal. Par ailleurs, l'étude du recrutement indique bien qu'il n'existe qu'une seule ponte importante (fin du printemps ou début de l'été).

Le problème se pose donc en termes très différents pour *C. glaucum* en Tunisie où plusieurs périodes de ponte peuvent exister pendant un cycle sexuel très étalé.

1. Nous constatons d'abord que l'arrêt de croissance estival (juillet-août) se produit pendant le cycle sexuel. *Il y a donc une indépendance totale entre le cycle sexuel et la croissance*, cette dernière pouvant s'arrêter aussi bien pendant la phase de repos génital (Europe septentrionale) que pendant la période de maturité ou de restauration des gonades (Afrique du Nord).

2. L'étude statistique précédente nous a permis de repérer sur la coquille, trois positions de la strie estivale d'arrêt de croissance pour la première année :

*Tunis :*

#### Position de la strie

Première année . . . . .	8 mm	13 mm	16 mm
Deuxième année . . . . .	15 mm	18 mm	21 mm

*Bou Grara :*

Première année . . . . .	11,5 mm	19,5 mm	26 mm
Deuxième année . . . . .	20 mm	23 mm	28 mm

Nos résultats ont montré qu'il existait trois lots recrutés déterminés par l'emplacement de ces stries. Ces trois lots peuvent être rapportés aux trois périodes de ponte décélées par l'étude des stades sexuels.

1) *Première strie* (8 mm à Tunis, 11,5 à Bou Grara).

Ces animaux sont vraisemblablement issus des pontes de printemps car la durée de la croissance est faible (2 à 3 mois au plus) bien qu'il semble probable que la vitesse de croissance soit très bonne du fait de la forte productivité des eaux pendant cette période. Les conditions défavorables régnant dans les milieux lagunaires pendant l'été éliminent une grande partie de ces jeunes animaux puisque nous avons constaté que le recrutement de ces individus était faible.

2) *Première strie* (13 mm à Tunis, 19,5 à Bou Grara).

Ces animaux sont vraisemblablement issus des pontes de la fin de l'automne ou du début de l'hiver. Ils effectuent une croissance portant sur 6 à 8 mois, dans d'excellentes conditions.

Il est vraisemblable que ces individus sont alors moins affectés par la période estivale que les animaux nés au printemps, car ils sont plus âgés. En effet, le recrutement de ces animaux est excellent; ils constituent l'essentiel de la population. En dehors de l'action de sélection du milieu en été, on peut aussi émettre l'hypothèse que les pontes de la fin de l'automne et du début de l'hiver sont peut-être plus importantes que celles du printemps ou de l'été.

3) *Première strie* (16 mm à Tunis, 26 mm à Bou Grara).

Ces animaux sont vraisemblablement issus des pontes de l'été. Ils effectuent donc une croissance d'une année, avant le prochain arrêt estival. Toutefois, le recrutement de ces animaux est très faible, ce qui peut s'expliquer par la présence de conditions ambiantes très sévères au moment de la fécondation, du développement larvaire et de la métamorphose provoquant une mortalité importante et peut-être aussi par le fait que les pontes sont moins importantes en été qu'au printemps, phénomène déjà observé chez d'autres Bivalves à cycle sexuel étalé.

## ACTION DES FACTEURS EXTERNES SUR LE CYCLE SEXUEL

Les différences décelées entre les séquences du cycle sexuel de *C. glaucum* d'Europe septentrionale et d'Afrique, met en relief l'influence de la latitude sur la durée de l'activité génitale d'une espèce eurytherme et euryhaline à large répartition géographique. Ce phénomène est en général interprété par l'action de la température bien que d'autres facteurs puissent également intervenir comme la photopériode, la nutrition, la composition ionique du milieu.

### 1. Action de la température sur les Bivalves.

Les travaux expérimentaux de Loosanoff et Davis (1950-1952), de Sastry (1963-1968) sur différentes espèces de Bivalves ont apporté la preuve de l'action de la température sur la durée du cycle sexuel et la vitesse de la gamétogénèse. Ces recherches ont d'ailleurs reçu un début d'application pratique dans les écloseries (obtention de larves et de naissain) où les animaux géniteurs sont « conditionnés » à une température de 22° C. Ces conditions thermiques optimales et l'apport d'une nourriture abondante permet d'allonger le cycle sexuel de ces animaux (huîtres, clams, palourdes) par rapport à ceux des gisements naturels et d'obtenir ainsi plusieurs pontes et des restaurations rapides de la gonade.

Dans les stations naturelles, Le Dantec (1968) a pu montrer, grâce à l'application de méthodes statistiques portant sur des observations effectuées pendant une dizaine d'années, que la ponte de *Crassostrea angulata* était d'autant plus précoce que la moyenne des températures hivernales était plus forte et celle des chlorinités plus basse, mais devait rester supérieure à 14 %.

### 2. Problème de la reprise de l'activité sexuelle.

Gimazane et Lubet (1972) ont montré qu'une élévation permanente de la température de 7° (température hivernale de l'eau de mer) à 14°-15° (température de la fin du printemps au moment de la maturité) permettait la reprise du cycle sexuel de *C. edule* avec un temps de latence de trois semaines à un mois. Toutefois, l'incitation à la gamétogénèse est beaucoup plus efficace pendant la première partie du stade 0 (repos sexuel) : octobre, novembre, décembre que pendant la deuxième partie (janvier, février, début mars). Par ailleurs, ces auteurs constatent que, quelles que soient les conditions

thermiques dans les stations naturelles au début de mars, la reprise de l'activité génitale dépend essentiellement des températures de l'eau de mer pendant la première partie de la période de repos sexuel (automne). Tout se passe donc comme si la « programmation » du départ de l'activité sexuelle et vraisemblablement de la durée de la gamétogénèse était sous la dépendance des conditions thermiques automnales (octobre à fin décembre), agissant comme « synchronisateurs ».

L'étude comparée des populations de *C. glaucum* d'Europe septentrionale et de Tunisie apporte une confirmation à ces données expérimentales.

— La durée de la période de repos sexuel (quand elle existe) est plus courte en Tunisie.

— La reprise de l'activité génitale est plus précoce ainsi que la date des premières pontes (mai en Tunisie contre juillet en Angleterre).

— La comparaison des températures moyennes de l'automne (octobre, novembre, décembre) et de l'hiver (janvier, février) est à cet égard très significative :

<i>Températures moyennes :</i>	<i>Manche</i>	<i>Lac Tunis</i>	<i>Bou Grara</i>
Octobre, novembre, décembre ..	11°C	16°C	18°C
Janvier, février .. . . . .	7,2°	9,8°	11,5°

Les écarts thermiques automnaux sont beaucoup plus forts que ceux de l'hiver et expliquent mieux une « programmation » différente entre les populations de la mer du Nord et de la Tunisie.

### 3. Durée du cycle sexuel.

L'élévation thermique permet donc le reprise de l'activité génitale et comme nous l'avons vu, des températures élevées favorisent l'allongement du cycle sexuel chez des espèces à cycle court (*Crassostrea virginica*, Loosanoff et Davis, 1950). Le comportement de *Cerastoderma glaucum* est identique.

La température moyenne du mois de juin au mois de décembre est de 22° C dans le lac de Tunis et de 24° dans la mer de Bou Grara, contre 17° au maximum pour les mois de juin à septembre en Manche. Cette température est donc insuffisante pour assurer en

Europe septentrionale, un cycle sexuel étalé. Ce qui le montre bien c'est que, quand l'été est exceptionnellement chaud, une seconde ponte, de moindre importance, peut être observée en septembre.

#### 4. Problème de l'arrêt du cycle sexuel.

Il est vraisemblable que la « programmation » de l'arrêt du cycle sexuel dépend essentiellement des facteurs thermiques, mais il est difficile de situer leur période d'efficacité. On peut alors supposer qu'une température estivale moyenne ne dépassant pas 17° C, suivie d'un rapide abaissement thermique automnal, ne permet pas la continuation du cycle sexuel (Manche, mer de Nord).

En Tunisie l'abaissement de la température est plus tardif. Il est vraisemblable que les animaux dont les pontes sont les plus précoces (novembre) peuvent être affectés par cette baisse thermique et se trouvent alors dans l'impossibilité d'effectuer une nouvelle phase de restauration. Ils entreraient dans la période de repos sexuel (stade 0). Ceux qui, au contraire, sont en cours de restauration (stade III C) verrraient ce stade s'allonger (pontes de janvier) car ainsi que l'ont montré expérimentalement Gimazane et Lubet (1972) une fois que les phénomènes de gamétogénèse sont engagés, une chute de température ralentit ce processus, mais ne l'arrête pas. Enfin, un nombre variable, suivant les années, de coques pourraient échapper au repos génital en Tunisie.

#### 5. Action des autres facteurs.

Gimazane (1971) a montré chez *C. edule* que la salinité ne semblait pas avoir d'action sur la reprise et la durée du cycle sexuel. Par ailleurs, la lumière n'interviendrait pas dans ces phénomènes. Enfin, les coques auraient besoin d'une bonne nutrition pour mener à bien l'ensemble du déroulement du cycle sexuel.

Il se pourrait qu'en Tunisie, il existe une influence des salinités qui permettrait l'allongement dans le temps du cycle sexuel. Ceci n'est pas à exclure, puisque les salinités sont toujours plus fortes qu'en Europe septentrionale. Enfin, les conditions nutritionnelles sont excellentes dans les milieux saumâtres tunisiens du fait de leur forte productivité.

**CONCLUSION**

Les séquences et les modalités du cycle sexuel de *C. glaucum* du lac de Tunis et de la mer de Bou Grara ont été décrites et comparées à celles de la même espèce en Manche et mer du Nord. Cette étude nous a montré un cycle sexuel très étalé en Tunisie, révélant plusieurs périodes de pontes, de recrutement le plus important étant obtenu à partir des émissions hivernales. La température semble être le facteur « synchronisateur » le plus important et s'il existe vraisemblablement une rythmicité interne de l'activité sexuelle du type « horloge biologique », les températures automnales « programment » vraisemblablement la reprise de l'activité sexuelle et la date des premières pontes. Les températures printanières et estivales permettraient l'étalement du cycle sexuel. Enfin, la croissance et l'activité génitale sont des phénomènes totalement indépendants.

## BIBLIOGRAPHIE

- BOYDEN C.R. — Comparative study of the reproductive cycle of the Cockles *Cerastoderma edule* et *C. glaucum*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 1971, **51** (3), 605-622.
- GIMAZANE J.P. — Introduction à l'étude expérimentale du cycle sexuel d'un Mollusque Bivalve : *Cardium edule*, L. *Thèse 3e cycle* (Caen), 1971, 113 p. multicop.
- GIMAZANE J.P. et LUBET P. — Etude du cycle sexuel de la Coque (*Cerastoderma edule*, L. = *Cardium edule*, L.), Mollusque Bivalve. *C.R. Soc. Biol.*, 1972, **166** (4-5), 590.
- LE DANTEC J. — Ecologie et reproduction de l'Huître portugaise (*Crassostrea angulata*, Link.) dans le bassin d'Arcachon et sur la rive gauche de la Gironde. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 1968, **32**, 126 p.
- LOOSANOFF V.L. et DAVIS H.C. — Delaying of lamellibranchs by low temperature. *J. Mar. Res.*, 1951, **10**, 197-202.
- LOOSANOFF V.L. et DAVIS H.C. — Temperature requirement of gonads of northern oysters. *Biol. Bull. Mar. Lab. Woodshole*, 1952, **103**, 80-96.
- LUPET P. — Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les *Mytilidae* et les *Pectinidae* (Moll. Bivalves). *Rev. Trav. Inst. Pêche marit.*, 1969, **23** (3), 387-548.
- NICOLAS M.T. — Les cellules à sillon chez *Helix Pomatia*. *Thèse Spécialité* (Lyon), 1973, 96 p., 11 pl.
- RYGG B. — Studies on *Cerastoderma edule*, L. and *C. glaucum*, Poirêt. *Sarsia*, 1970, **43**, 65-80.
- SASTRY A.N. — Reproduction of the bay scallop *Acquipecten irradians*, Link. Influence of the temperature on maturation and spawning. *Biol. Bull. Mar. Lab. Woodshole*, 1963, **125** (1), 146-153.