

Reproduction de *Donax trunculus* sur la côte Atlantique marocaine

Abdellatif Bayed

Institut Scientifique, Département de Zoologie et Écologie Animale,
BP 703, Rabat-Agdal, Maroc

Résumé : Les variations saisonnières du cycle reproducteur de *Donax trunculus* (L.) de la plage de Mehdia ont été étudiées entre mars 1981 et février 1982. Le développement gonadique a lieu lorsque la température diminue en fin d'automne. En hiver, la majorité des individus sont matures, et la ponte commence au printemps lorsque la température augmente. Après la ponte complète de juillet, les bivalves entrent dans une phase de repos sexuel s'étalant d'août à novembre. Durant cette période, les individus augmentent de poids par accumulation de réserves dans le tissu somatique. Ces réserves seront utilisées au cours de la prochaine gamétogenèse. Cette étude montre également que chez *D. trunculus* l'effort de reproduction augmente avec l'âge.

Abstract : Seasonal variations of the reproductive cycle of *Donax trunculus* (L.) from the Sandy beach of Mehdia (Moroccan Atlantic Coast) was studied between March 1981 and February 1982. Gametogenetic activity starts with the decreasing temperature at the end of Autumn. In Winter, most of the individuals are mature and the gamete release takes place in Spring when the temperature begins to increase. After the complete spawning in July, animals are in the resting stage which spreads from August to November. During this period, individuals show a weight increase due to the accumulation of reserves in the somatic tissue. These reserves could be used for future gametogenesis. It was noticed that the reproductive effort of *D. trunculus* increased with age.

INTRODUCTION

Donax trunculus est une espèce strictement intertidale qui domine la macrofaune des plages de sable fin de la côte atlantique marocaine. Sa distribution géographique s'étend des côtes atlantiques françaises (Guillou & Le Moal, 1980) aux côtes du Sénégal (Fischer & al., 1981) et est largement répandue en Méditerranée.

Si les travaux d'écologie, de biologie et de dynamique de population de *Donax trunculus* sont abondants (cf. Bayed & Guillou, 1985), ceux concernant la reproduction sont peu nombreux (Lucas, 1965 ; Moueza & Renault, 1970 ; Badino & Marchionni, 1972 ; Poli, 1972 ; Moueza & Frenkiel-Renault, 1973).

La présente étude sur la population de *Donax trunculus* de la plage de Mehdia s'inscrit dans le cadre d'un suivi d'écologie dynamique des plages de la côte atlantique marocaine. Ce papier fournit les aspects qualitatifs et quantitatifs de la reproduction de l'espèce au sud de sa répartition et élargit le cadre géographique des études relatives de la reproduction de *D. trunculus* pour l'Atlantique. Il permet d'apporter de nouvelles données concernant le déroulement du cycle reproducteur de l'espèce.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La plage de Mehdia est située à 35 km au nord de Rabat, sur la rive gauche de l'embouchure de l'Oued Sebou en bordure de la plaine du Gharb (Fig. 1). Les conditions de milieu de cette plage sont données par Bayed (1982) et par Bayed & Guillou (1985). Entre mars 1981 et février 1982, des prélèvements mensuels ont été effectués le long d'une radiale. Les stations sont équidistantes de 15 m. La surface échantillonnée est de 0,25 m² et le sable prélevé est tamisé sur une toile de 1 mm² de vide de maille.

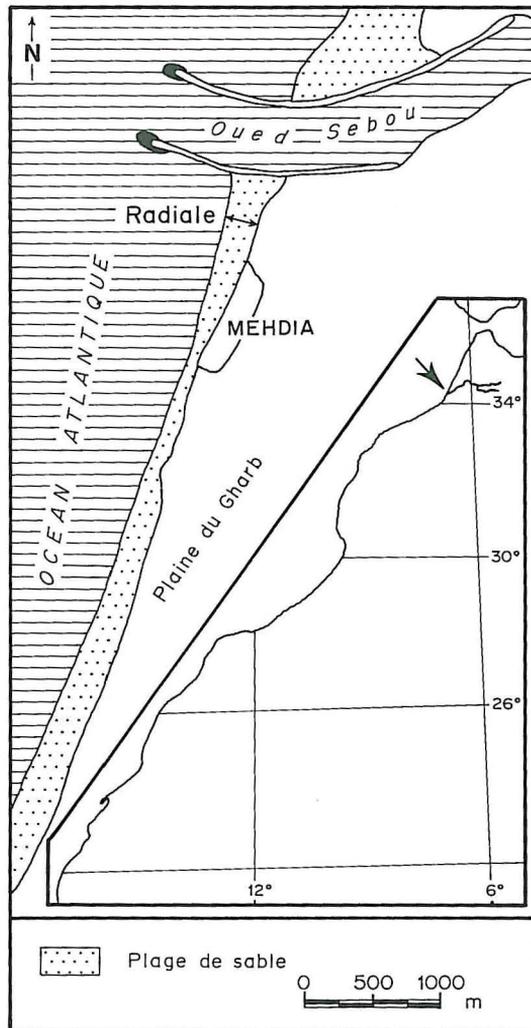


Fig. 1 : Localisation géographique de la plage de Mehdia.

La description macroscopique des individus basée sur la grosseur, l'opacité et la couleur de la glande génitale permettant d'apprécier leur état de maturité, a été couplée avec des observations microscopiques réalisées par les méthodes histologiques classiques.

Les animaux destinés à l'étude histologique sont pris au hasard parmi le lot échantillonné. Leurs longueurs, qui varient entre 20 et 30 mm, sont mesurées à l'aide d'un pied à coulisse. Les individus sont par la suite ouverts, la gonade étant diffuse dans la masse viscérale et le pied, un fragment de tissu de cette partie interne, est prélevé. Ce fragment est fixé au Bouin pendant une période allant de 48 heures à une semaine. Les coupes histologiques d'une épaisseur de l'ordre de 6,6 microns sont colorées au Trichome de Masson (Martoja & Martoja, 1967). Pour classer les différents stades de maturité sexuelle observés chaque mois et suivre ainsi l'évolution temporelle de la maturité des gonades, nous nous sommes basés sur l'échelle de Wilson & Seed (1974).

Stade 0 : Stade de repos sexuel. Sexe indéterminé, pas de follicules dans le tissu du manteau.

Stade 1 : Début du développement. Premiers signes de gamétogenèse avec de jeunes groupes de cellules germinales éparpillées dans le manteau. Le sexe est difficilement déterminable au début de ce stade.

Stade 2 : Développement tardif. Dans les follicules mâles apparaît une large bande centripète de spermatogonies, spermatocytes et spermatides, avec quelques spermatozoïdes libres dans le lumen. Dans les follicules femelles, les ovocytes accumulent du vitellus ; les jeunes ovocytes sont attachés au pourtour folliculaire, mais quelques ovocytes matures sont libres dans le lumen.

Stade 3A : Maturité morphologique. Le manteau est rempli de follicules qui occupent presque toute la surface gonodique, recouvrant ainsi le tissu conjonctif. Chez les mâles, une bande étroite des produits de la gamétogenèse apparaît du côté de l'ouverture des follicules ; ces dernières sont dilatées avec les spermatozoïdes. Chez les femelles, plusieurs ovocytes sont bien développés et présentent une forte densité dans les follicules.

Stade 3B : Ponte. L'arrangement lamellaire des spermatozoïdes disparaît et la densité des follicules diminue. Les ovocytes restants, prennent une forme sphérique. On observe donc une réduction générale dans la surface du manteau occupée par le tissu génital.

Stade 3C : Redéveloppement. Dans les follicules mâles, la bande qui correspond au commencement des stades de la gamétogenèse est apparente. Chez les femelles, les jeunes ovocytes attachés sont abondants du côté du pourtour folliculaire. On trouve des gamètes pondus et des gamètes en développement. Cependant, quand le redéveloppement est maximum (comme c'est le cas pour le stade 3A), le paquet de follicules n'occupe pas toute la surface disponible du manteau, alors que le tissu conjonctif devient plus évident qu'avant la ponte initiale (stade 3B).

Stade 3D : Ponte récente. Les follicules s'écroulent et dégèrent. Les amoébocytes attaquent les gamètes non pondus, on obtient souvent, dans le lumen des follicules, des débris cellulaires. L'animal retourne alors au stade de repos sexuel.

Cette approche est complétée par le calcul de l'index gonadique proposé par Kennedy (1978), pour lequel les différents stades de la gamétogenèse sont quotés comme suit :

Stade 0	: 1
Stade 1 et 2	: 2
Stade 3A	: 3
Stade 3B et 3C	: 2
Stade 3D	: 1

TABLEAU I

Stades de développement des gonades de *Donax trunculus* de Mehdià observées de mars 1981 à février 1982

Date de prélèvement	Stades de reproduction exprimés en %													Index gonadique	Effectif analysé
	stade 0	stade 1		stade 2		stade 3A		stade 3B		stade 3C		stade 3D			
		mâle	femelle	mâle	femelle	mâle	femelle	mâle	femelle	mâle	femelle	mâle	femelle		
09.03.81						13,3	33,3	13,3	19,9	6,6	13,3			2,46	15
06.04.81						11,8	11,8	29,4	11,8	23,5	5,8		5,8	2,20	17
06.05.81						33,3		46,7		13,3			6,7	2,50	15
04.06.81						14,3	14,3	28,6	14,3		7,1	21,4		2,1	14
18.08.81	100													1	10
15.10.81	100													1	10
16.11.81	100													1	10
13.12.81	60	30	10											1,4	10
24.02.82	15,4		7,7	15,4	15,4		15,4	15,4	7,7		7,7			2,0	13

Pour chaque échantillon, le nombre d'individus de chaque stade est multiplié par la valeur numérique du stade correspondant. Les produits obtenus sont additionnés et le résultat est divisé par le nombre total d'individus analysés. Si tous les individus ont pondu, l'index gonadique correspondant aux individus en repos sexuel ou à ceux de sexe indéterminé est de 1 (le minimum), alors que si tous les individus sont matures, l'index est de 3 (le maximum).

Pour l'étude de la variation du poids sec, nous avons utilisé des individus de toutes tailles (4 à 35 mm) dont les longueurs antéro-postérieures ont été mesurées à l'aide d'un pied à coulisse. Une fois isolés de leurs coquilles, les animaux ont été placés séparément dans une étuve à 80°C pendant 48 heures. Les poids secs sont mesurés à 0,1 mg près.

Le poids et la taille d'un individu sont liés par la relation $W = a \cdot L^b$ dans laquelle W est le poids sec à 0,1 mg près, L est la longueur antéro-postérieure exprimée en mm, a est l'ordonnée à l'origine et b la pente de la droite. Le calcul du poids d'un individu "standard" (20 mm dans notre cas) nécessite l'établissement, chaque mois, de la droite de régression linéaire une fois la transformation logarithmique effectuée.

RÉSULTATS

Aspects qualitatifs de la reproduction

Les résultats de l'étude histologique des gonades de *D. trunculus* sont rassemblés dans le tableau I. Les individus montrent une période de repos sexuel d'août à novembre (stade 0), et une période d'activité qui commence en décembre et se poursuit jusqu'au mois de juin. Durant le mois de février, une gamétogenèse avancée est bien mise en évidence ; les mâles et les femelles présentent des pourcentages comparables pour le stade 2. Pour les stades 3B et 3C, les mâles semblent présenter une légère avance par rapport aux femelles, mais aucune différence significative (test de Student) n'a été notée entre l'index gonadique des deux sexes ni pour ce mois ni pour les autres mois. De ce fait, les individus des deux sexes peuvent être groupés en une seule série de valeurs qui illustre la variation temporelle de l'index gonadique (Fig. 2). Celui-ci varie entre 1,0 d'août à novembre, correspondant au repos sexuel suivant la ponte totale, et 2,5 noté en mai, montrant la maturation complète de la majorité des individus analysés. Les valeurs intermédiaires correspondent soit au développement des gonades, soit à une ponte incomplète.

Aspects quantitatifs de la reproduction

Les comparaisons des droites de régression reliant la taille au poids sec obtenues pour les différentes campagnes d'échantillonnage (Tabl. II) montrent, par le biais du test de Student, des différences significatives entre elles. Les différentes régressions ne peuvent être regroupées en une droite unique. La variation mensuelle du poids sec d'un individu "standard" de 20 mm (Fig. 2) est due à plusieurs phénomènes qui peuvent intervenir

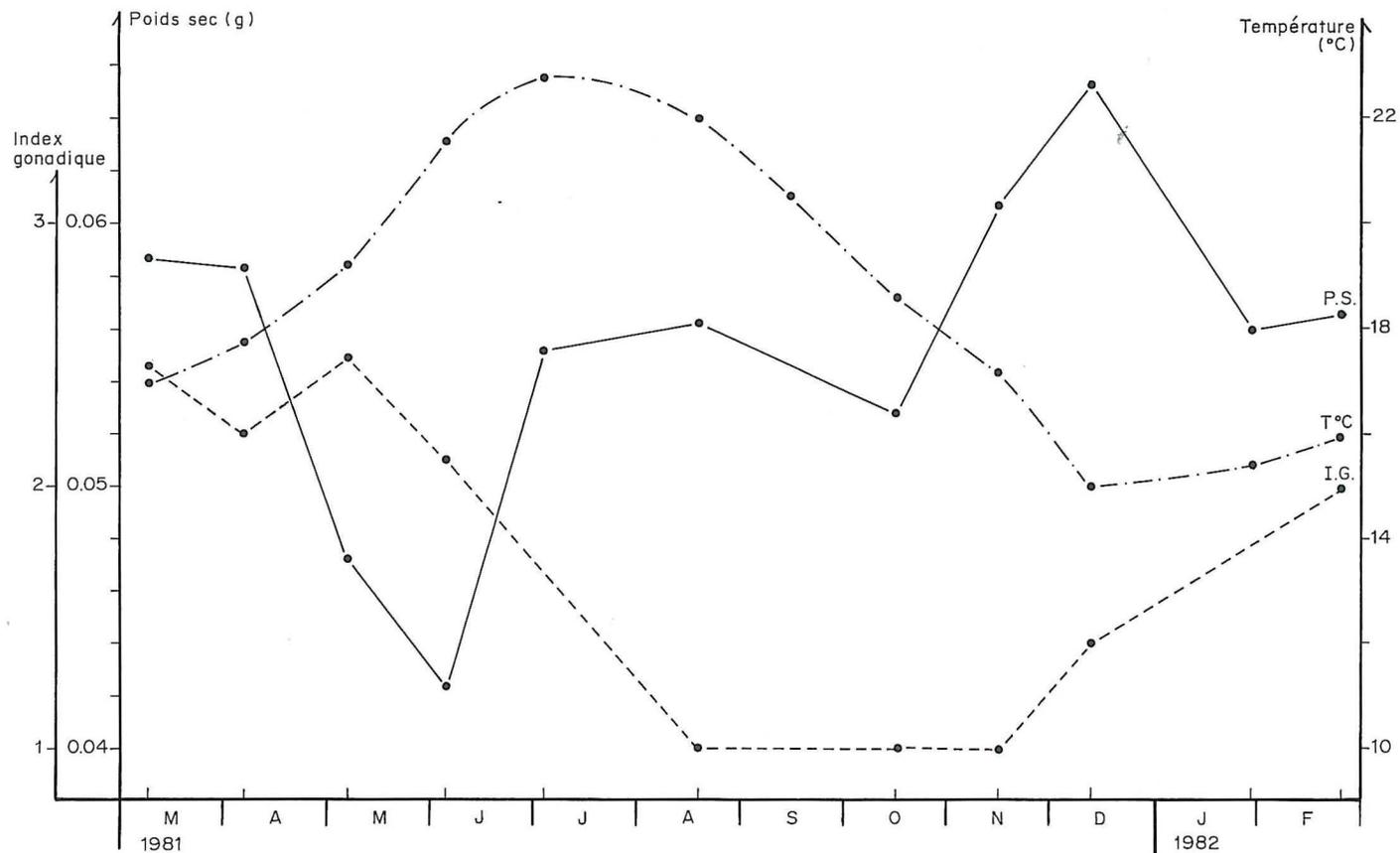


Fig. 2 : Variations temporelles de l'index gonadique (I.G.) et du poids sec de l'individu standard de 20 mm (P.S.) ; superposition avec les variations saisonnières de la température de l'eau de mer (T).

TABLEAU II

Valeurs mensuelles des coefficients Log a et b reliant poids (W) et longueur antéro-postérieure (L).
 $(W = a \cdot L^b \implies \text{Log } W = \text{Log } a + b \cdot \text{Log } L)$; IC : intervalle de confiance ; R : coefficient de corrélation ;
 N : nombre d'observations.

Date	Log a \pm IC à 95 %	b \pm IC à 95 %	R	N
09.03.81	-11,7315 \pm 3,4119	2,9722 \pm 0,3043	0,80	20
06.04.81	- 9,5345 \pm 0,4052	2,2340 \pm 0,0403	0,95	22
06.05.81	-10,0029 \pm 0,3211	2,3157 \pm 0,0307	0,96	25
04.06.81	-10,1650 \pm 0,2079	2,3375 \pm 0,0198	0,95	44
02.07.81	- 9,6033 \pm 0,1424	2,2386 \pm 0,0143	0,96	46
18.08.81	- 9,0963 \pm 1,1179	2,0759 \pm 0,0989	0,83	25
15.10.81	-11,5425 \pm 0,2078	2,8724 \pm 0,0236	0,98	31
16.11.81	-11,1636 \pm 0,0257	2,7913 \pm 0,0029	0,99	50
13.12.81	-10,9856 \pm 0,0577	2,7563 \pm 0,0062	0,99	44
29.01.82	-10,3085 \pm 0,2272	2,4790 \pm 0,0260	0,94	49
24.02.82	11,4604 \pm 0,1009	2,8614 \pm 0,0116	0,98	46

ensemble ou séparément : formation des gamètes, émission des produits génitaux, croissance (tissu somatique et coquille) et utilisation des réserves pendant les périodes défavorables du cycle annuel. L'augmentation des valeurs du poids sec correspondent au développement des gonades ou/et à la croissance des tissus somatiques. La diminution de ce poids signifie une émission des gamètes qui peut être conjuguée avec un arrêt de croissance se traduisant par l'utilisation d'une partie des réserves durant les périodes défavorables.

La figure 2 montre pour le poids sec (P.S.) un cycle annuel marqué par un minimum en juin, un accroissement assez régulier de juillet à décembre, une légère décroissance en janvier suivie d'une stabilisation jusqu'en avril et une décroissance rapide en mai-juin. L'amplitude extrême de variation annuelle du poids sec d'un animal "standard" de 20 mm est de l'ordre de 0,0230 g. La première décroissance de poids d'avril à juin est de l'ordre de 0,0165 g. Elle correspond à une émission complète des gamètes puisque 100 % des individus sont au stade 0 du 18.08.81 au 16.11.81.

L'estimation de l'énergie dépensée sous forme de gamètes et l'effort de reproduction¹ pour des tailles différentes a été tentée. Pour cela, nous avons utilisé l'équivalent calorique de 4,20 Kcal/g calculé par Ansell *et al.* (1980) pour *D. trunculus* des côtes algériennes. Il en ressort, chez la population de Mehdiya, que l'énergie nécessaire pour la reproduction augmente avec l'âge (Tabl. III).

¹rapport entre l'énergie dépensée pour la production des gamètes et l'énergie contenue dans un individu adulte.

TABLEAU III

Quantité de gamètes pondus exprimée en grammes et en calories, et effort de reproduction de *Donax trunculus* entre mars 1981 et février 1982.

Taille (mm)	Poids des gamètes émis (g)	Énergie libérée sous forme de gamètes (kcal)	Biomasse moyenne exprimée en poids sec (g)	Biomasse moyenne exprimée en équivalent calorique (kcal)	Effort de reproduction (%)
20	0,0165	0,0693	0,0553	0,2322	29,84
25	0,0428	0,1797	0,0979	0,4111	43,71
30	0,0870	0,3654	0,1568	0,6585	55,48
35	0,1537	0,6455	0,2340	0,9828	65,67

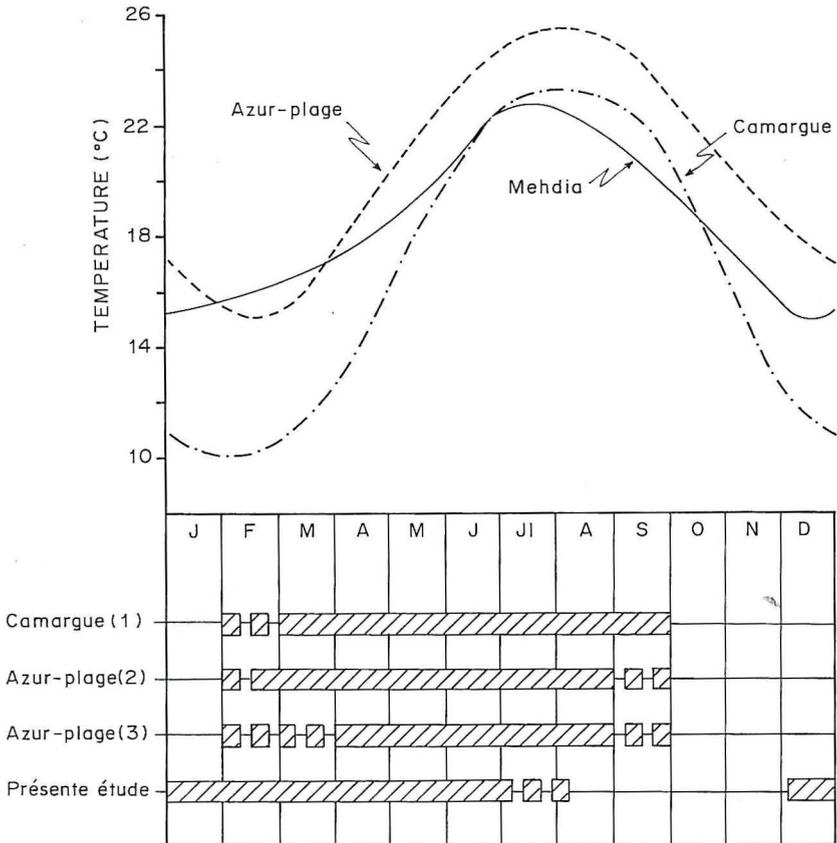


Fig. 3 : Variation latitudinale des périodes d'activité de la gonade chez *Donax trunculus* et Cycles de température. (1) Ansell & Bodoy, 1979 ; (2) Moeza & Frankiel-Renault, 1973 ; (3) Ansell & al., 1980.

DISCUSSION

Le présent travail élargit le cadre géographique des recherches relatives à la reproduction de *D. trunculus* en fournissant des données pour une population méridionale. La figure 3 donne pour les sites de Camargue, d'Azur-plage et de Mehdià, les périodes d'activité de la gonade et cycles de température. Elle suggère que le déclenchement du cycle de reproduction se produit après le minimum thermique annuel : décembre à Mehdià et février pour les populations méditerranéennes. Ce qui expliquerait le décalage observé dans le démarrage de la première gamétogenèse du cycle. Mais, pour l'ensemble des populations, les durées respectives des deux parties du cycle de reproduction sont comparables.

A Azur-plage, la période de ponte se déroule en été, en même temps que la gamétogenèse, et prend fin en automne avec la régression des gonades (Moueza & Frankiel-Renault, 1973 ; Ansell *et al.*, 1980). En Camargue, la période de ponte est plus étendue. Elle s'observe d'avril à septembre où gamétogenèse et ponte se déroulent simultanément avec deux émissions massives de gamètes localisées en juin-juillet d'une part et septembre-début octobre d'autre part (Ansell & Bodoy, 1979). A Mehdià, la ponte se déroule en deux phases principales : printemps et été.

D'autres travaux ont fourni quelques données sur le cycle reproducteur de *D. trunculus* : en Méditerranée, sur les côtes italiennes (Leghorn), (Badino & Marchionni, 1972) et en Atlantique, sur la côte française d'Arcachon (Poli, 1972) et de Morgat (Lucas, 1965). Dans ces trois cas, l'époque de ponte n'a pas été précisée et les cycles observés sont comparables à ceux notés en Camargue et à Azur-plage.

Lorsque la population de Mehdià commence sa gamétogenèse en décembre, la température de l'eau de mer est de 15°C ; c'est le minimum annuel (la température moyenne de l'air est de 12,5°C, min. = 7,5°C ; max. = 17,5°C). La gamétogenèse se poursuit jusqu'en juillet, où la température de l'eau de mer atteint 23°C (maximum annuel ; la température moyenne de l'air est de 22,5°C, min. = 18,5°C ; max. = 27°C). La reproduction se déroule pendant la phase d'augmentation de la température et se termine juste après les maximums estivaux. Le développement complet des gonades et la ponte partielle ont été observés, en 1981, quand la température se situe entre 17 et 20°C (de mars à mai), tandis que la ponte devient complète, probablement en juillet, lorsque la température maximale est atteinte (22-23°C).

La courbe de poids sec (P.S.) (Fig. 2) montre une décroissance nette de mai à juin qui correspond à une première ponte. Ceci s'est traduit en avril par une légère dépression dans les valeurs de l'index gonadique. De juillet à décembre, il y a un accroissement assez régulier du poids sec avec une certaine stabilisation entre juillet et octobre. Durant cette dernière période, plusieurs phénomènes interfèrent. D'une part, la période de croissance pour la population de Mehdià s'étend de mai à novembre (Bayed & Guillou, 1985), d'autre part, s'est produite une ponte complète entre juillet et le 18.08.81 puisque tous les individus récoltés jusqu'au 16.11.81 sont au stade 0 (l'observation histologique de juillet 1981 n'a pas été effectuée). La croissance du tissu somatique et l'évacuation des spermatozoïdes et des ovules entrent en jeu simultanément, ce qui provoque une stabilisation des valeurs du poids sec entre juillet et août. De août à octobre, les gamètes non pondus sont ingérés par les

amoébocytes. Les débris cellulaires engendrés sont évacués, ce qui maintient la courbe P.S a des valeurs comparables en compensant le gain de poids en pleine période de croissance. Entre novembre et décembre, il y a une nette élévation de la courbe P.S. qui s'identifie à une production de tissus et à une accumulation de réserves qui seront rapidement dépensées dès le début de la période hivernale coïncidant avec un nouveau cycle de reproduction. Ce qui se traduit par une décroissance de poids sec en janvier suivie d'une stabilisation jusqu'en avril.

Les fluctuations de poids de *D. trunculus* de Camargue (Ansell & Bodoy, 1979) montrent trois maximums. Ceux du printemps (avril-mai) et de l'été (août) se déroulent pendant la période de reproduction. Celui de l'automne (novembre et décembre) se produit, par contre, pendant la période de repos sexuel. Il est à noter aussi qu'entre avril et septembre, la fluctuation de la courbe de poids traduit la résultante entre activité de ponte et redémarrage de la gamétogenèse. La population d'Azur-plage montre, elle aussi, pendant la période étendue de la reproduction durant l'été, une interférence entre croissance, gamétogenèse et ponte qui se déroulent ensemble (Ansell & al. 1980).

Par ailleurs, il a été montré chez *D. trunculus* d'Azur-plage (Ansell & al. 1980), une relation étroite entre variations temporelles du poids sec des tissus et fluctuations de la composition biochimique ; ces dernières sont distinctement liées au cycle saisonnier de la reproduction. Ainsi, le pourcentage des lipides augmente de l'hiver jusqu'au printemps et la fin de l'activité de reproduction correspond à une diminution de la quantité des lipides. Ando & al. (1976) observent une forte augmentation des lipides totaux associée à la période de vitellogenèse. Il est à remarquer aussi que la fin du cycle de reproduction, marqué par la régression des gonades, s'accompagne d'une augmentation maximale du pourcentage d'eau dans les tissus (Ansell & al., 1980).

CONCLUSION

La population marocaine de *Donax trunculus* étudiée à Mehdiâ montre une période de repos sexuel qui s'étale sur quatre mois (août-novembre) et une période d'activité de la gonade de décembre à juillet. Le démarrage de la gamétogenèse en décembre se produit deux mois plus tôt par rapport aux populations méditerranéennes et nord-atlantiques de la même espèce, alors que les durées respectives des deux parties du cycle de reproduction sont équivalentes pour l'ensemble des populations. Ce démarrage précoce de l'activité de la gonade coïncide avec le minimum annuel de température observé en décembre, à Mehdiâ, où la reproduction se déroule durant la période pendant laquelle la courbe de température est ascendante. La fin de cette période est localisée après le maximum annuel de température observée en juillet. Les stades de développement de la gonade, les variations du poids sec de l'individu standard et de l'index de condition, montrent qu'une première ponte se produit au printemps alors que la ponte complète se réalise en juillet.

RÉFÉRENCES

- ANDO, T., M. MOUEZA & H.J. CECCALDI, 1976. Variations des lipides et stérols chez *Donax trunculus* L. (Mollusque Lamellibranche) durant les mois d'automne et d'hiver. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, 170 : 149-153.
- ANSELL, A.D. & A. BODOY, 1979. Comparison of events in the seasonal cycle for *Donax vittatus* and *D. trunculus*. In, *Cyclic phenomena in marine plants and animals, Proc. 13th Europ. mar. Biol. Symp.*, E. Naylor & R.G. Hartnoll Eds. Pergamon Press, Oxford and New York : 191-198.
- ANSELL, A.D., L. FRENKIEL & M. MOUEZA, 1980. Seasonal changes in tissue weight and biochemical composition for the Bivalve *Donax trunculus* L. on the Algerian Coast. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 45 : 105-116.
- BADINO G. & V. MARCHIONNI, 1972. Neurosecretion and gonad maturation in a population of *Donax trunculus* L. from Leghorn (Italy). *Boll. Zool.*, 39 : 321-326.
- BAYED, A., 1982. *Écologie descriptive et Dynamique des plages de la région de Rabat (Maroc)*. Thèse Doctorat 3^e cycle., Univ. Bretagne Occid., Brest, 123 pp.
- BAYED, A. & J. GUILLOU, 1985. Contribution à l'étude des populations du genre *Donax* : la population de *D. trunculus* L. (Mollusca, Bivalvia) de Mehdiya (Maroc). *Ann. Inst. océanogr., Paris*, 61(2) : 139-147.
- FISCHER, W., G. BIANCHI & W.B. SCOTT (eds) 1981. *Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Atlantique centre-est ; zones de pêche 34, 47 (en partie)*. Canada Fonds de Dépôt. Ottawa, Ministère des Pêcheries et Océans Canada, en accord avec la FAO, vol. 6 (Bivalves).
- GUILLOU, J. & Y. LE MOAL, 1980. Aspects de la dynamique des populations de *Donax vittatus* et *D. trunculus* en baie de Douarnenez. *Ann. Inst. océanogr., Paris*, 56 (1) : 55-64.
- KENNEDY, V.S., 1978. Reproduction in *Mytilus edulis aoteanus* and *Aula lacomia maoriana* (Mollusca : Bivalvia) from Taylors mistake, New Zealand. *N.Z. Journal of marine and freshwater Research*, II(2) : 255-267.
- LUCAS, L., 1965. Recherche sur la sexualité des Mollusques Bivalves. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 99 : 115-247.
- MARTOJA, R. & M. MARTOJA, 1967. *Initiation aux techniques de l'histologie animale*. Masson, Paris, 345 pp.
- MOUEZA, M. & L. RENAULT, 1970. Contribution à l'étude de la sexualité chez *Donax trunculus*. *Haliotis*, 1 : 21-22.
- MOUEZA, M. & L. FRENKIEL-RENAULT, 1973. Contribution à l'étude de la biologie de *Donax trunculus* L. (Mollusques Lamellibranches) dans l'algerois : la reproduction. *Cah. Biol. mar.*, 14 (3) : 261-283.
- POLI, G., 1972. *Cycle reproducteur de Mollusques, Lamellibranches et Gastéropodes, du bassin d'Arcachon*. Thèse Doct. Spécialité, Univ. Paris VI, 230 pp.
- WILSON, J.M. & R. SEED, 1979. Reproduction in *Mytilus edulis* L. (Mollusca : Bivalvia) in Carlinh ford lough, North Ireland. *Irish Fisheries Investigation, series B (Marine)*, 15 : 30 pp.