

Cycle de reproduction et déterminisme sexuel chez le
Lucinidae Phacoïdes pectinatus (Gmelin, 1791) (Mollusque
Lamelibranche).

LILIANE FRENKIEL et MARCEL MOUËZA
Laboratoire de Biologie animale
Université Antilles-Guyane
B.P. 592 - F 97167 Pointe à Pitre CEDEX
Guadeloupe

ABSTRACT

Phacoïdes pectinatus is a large edible clam harvested in Guadeloupe where it is called "Palourde grise". Its gonad development and spawning season were assessed by sampling twice a month from July 1984. Immediate microscopic study onwards of a hundred animals and histological study of a subsample showed that most of the population is sexually active all the year round. A definite period of spawning could not be ascertained.

The sex ratio of the population was studied at the same time on a total of 2,656 animals. The proportion of males is very high in the small sizes and is greater than 50% until the animals reach 55 mm in size. For most of the monthly samples, the distribution of males and females is different according to their size (Mann and Whitney's U test). The mean size of males is significantly smaller than the mean size of females. These results suggest that in Phacoïdes pectinatus at least half the population undergoes a sex reversal from male to female.

INTRODUCTION

Le Lucinidae Phacoïdes pectinatus (Gmelin, 1791) qui vit profondément enfoui dans la vase molle des bordures de mangrove est l'un des coquillages les plus consommés en Guadeloupe où il est connu sous le nom de "Palourde grise". Bien que l'aire d'extension de cette espèce aille de la Caroline du Nord au Brésil (Abbott, 1974), son cycle de reproduction n'est connu qu'au Brésil, à la latitude de la baie de Bahia (Assis, 1978). Une étude sur la biologie de P. pectinatus a été entreprise en Guadeloupe à partir de Juillet 1984 et le présent travail a pour objet l'analyse de la sexualité de cette espèce.

MATERIEL ET METHODES

Les échantillons de P. pectinatus étudiés proviennent de la "Manche-à-Eau" lagune de mangrove reliée par un chenal à la Rivière Salée qui sépare la Grande-Terre de la Basse-Terre (fig. 1).

L'étude a été réalisée sur des échantillons bimensuels d'une centaine d'individus récoltés par les pêcheurs ce qui exclut - compte tenu des méthodes de récolte - les individus d'une taille inférieure à 20 mm. La longueur de la coquille mesurée au 1/10

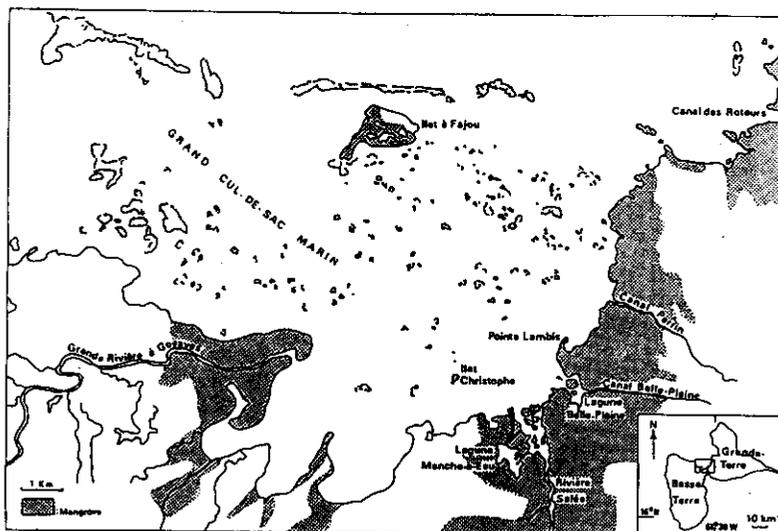


Figure 1. Situation en Guadeloupe de la zone de prélèvements (in Louis, 1983).

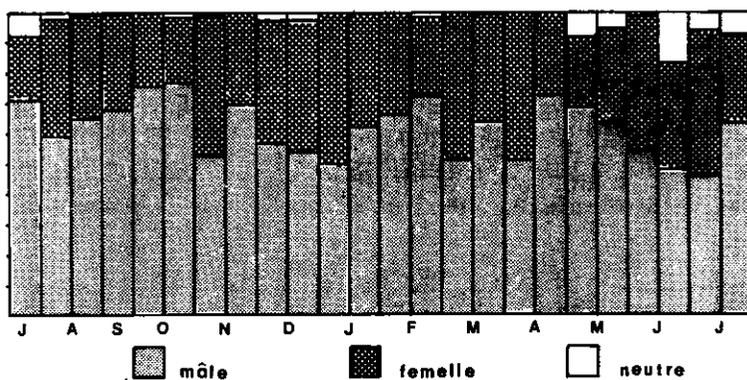


Figure 2. Diagramme des proportions d'individus non reconnaissables, mâles et femelles exprimées en pourcentage de la population totale pour chaque échantillon mensuel ou bimensuel.

mm a permis la répartition des individus en classes de taille de 5 mm, de 20 mm à 80 mm. Le sexe et l'état de la gonade selon l'échelle pratique de Lucas (1965) ont été notés à partir d'une biopsie extemporannée examinée au microscope sans coloration. Un sous-échantillon, composé de 2 individus de chaque sexe représentatifs de chaque stade macroscopique observé et des individus dont le sexe n'est pas identifiable sur préparation extemporannée, a été fixé au liquide de Bouineau de mer pour une étude histologique ultérieure.

La proportion de mâles par classe de taille - taux de masculinité - a été calculée pour l'effectif sexué examiné de Juillet 1984 à Juin 1985, soit 2.656 individus. Les intervalles de confiance de ces proportions ont été établis pour $p = 0,99$.

Le test U de Mann et Whitney (in Siegel, 1956) a été employé pour chaque échantillon afin de déterminer si la moyenne de taille des mâles est significativement plus faible que la moyenne de taille des femelles.

RESULTATS

Période de maturité

La proportion d'individus à gonade immature ou en phase de résorption totale ne permettant pas l'identification du sexe sur préparation extemporannée - Stade A selon l'échelle de Lucas - est négligeable durant 9 mois de début Août 84 à fin Avril 85. En Mai, Juin et Juillet, cette proportion est plus importante sans toutefois atteindre 8% à l'exception du prélèvement de début Juillet 85 où il atteint 17% (fig. 2).

Les gonades dont le sexe est identifiable sur biopsie - Stade B exceptionnel et Stade C - ont un aspect turgescent, correspondant à l'état de réplétion, ou plus ou moins flasque, correspondant à un état de vidange partielle. Dans la grande majorité des cas, les ovaires sont bruns et les testicules blanc crème. Ces colorations ne permettent toutefois pas d'identifier le sexe avec certitude du fait que les ovaires peu développés d'individus de petite taille peuvent être clairs et confondus avec des testicules. En outre chez les individus les plus gros, les gonades mâles en phase d'involution se chargent de pigments et devenant grisâtres ou brunâtres, peuvent être confondues avec les gonades femelles. L'examen microscopique est donc toujours de rigueur.

Sexualité

Le sex ratio est globalement déséquilibré en faveur des mâles qui représentent 64% de l'effectif sexué. Il apparaît surtout très variable d'un échantillon à l'autre, les proportions de mâles observées allant de 78% à 50% (Tabl. 1). Cette valeur globale de la proportion de mâles apparaît donc comme un mauvais indicateur de l'état sexuel de la population. Ces variations selon les échantillons étant en relation apparente avec l'amplitude des tailles d'individus récoltés nous avons cherché à pré-

Tableau 1. Proportion d'individus dont le sexe n'est pas reconnaissable sur préparation extemporanée (A) et proportion des mâles pour chaque échantillon. Test de Mann et Whitney de comparaison de rang (Z mâles/femelles) des mâles et femelles.

| | σ^m | q | A | T | A/T | σ^f | $\sigma^m + q$ | $Z \sigma^m$ | P | |
|----------|------------|-----|----|-----|-------|------------|----------------|--------------|----------|---------------|
| 12. 7.84 | 67 | 20 | 7 | 94 | 7,45 | 71,3 | 77,0 | - 3,43 | < 0,001 | |
| 9. 8.84 | 45 | 29 | 2 | 76 | 2,63 | 59,2 | 60,8 | - 2,52 | * 0,0114 | |
| 16. 8.84 | 45 | 50 | 1 | 145 | 0,69 | 64,8 | 65,3 | - 4,40 | < 0,001 | |
| 20. 9.84 | 148 | 70 | 1 | 219 | 0,46 | 67,6 | 67,9 | - 7,77 | < 0,001 | |
| 22.10.84 | 100 | 33 | 1 | 140 | 0,71 | 75,7 | 76,3 | - 4,23 | < 0,001 | |
| 16.10.84 | 179 | 50 | 3 | 232 | 1,29 | 77,2 | 78,0 | - 5,72 | < 0,001 | |
| 22.11.84 | 101 | 80 | 1 | 188 | 0,5 | 53,7 | 54,0 | - 0,04 | NS | ? |
| 23.11.84 | 107 | 45 | 0 | 152 | 0,0 | 70,4 | 70,4 | - 4,58 | < 0,001 | |
| 5.12.84 | 42 | 66 | 4 | 162 | 2,41 | 56,8 | 58,2 | - 1,15 | NS | ? |
| 19.12.84 | 41 | 32 | 2 | 75 | 2,7 | 54,6 | 56,2 | - 0,22 | NS | ? |
| 11. 1.85 | 89 | 40 | 0 | 179 | 0,0 | 49,7 | 49,7 | - 1,86 | 0,06 | ? |
| 22. 1.85 | 41 | 25 | 0 | 66 | 0,0 | 62,1 | 62,1 | - 3,38 | < 0,001 | |
| 02. 2.85 | 64 | 32 | 0 | 96 | 0,0 | 66,6 | 64,0 | - 3,47 | < 0,001 | |
| 22. 2.85 | 50 | 18 | 1 | 69 | 1,45 | 72,4 | 73,5 | - 4,00 | < 0,001 | |
| 8. 3.85 | 60 | 58 | 0 | 118 | 0,0 | 50,8 | 50,8 | - 1,78 | NS | ? |
| 20. 3.85 | 86 | 49 | 1 | 136 | 0,74 | 63,2 | 63,7 | - 0,59 | NS | ? |
| 3. 4.85 | 101 | 96 | 1 | 198 | 0,51 | 51,0 | 51,2 | - 3,09 | * 0,002 | |
| 24. 4.85 | 48 | 18 | 0 | 66 | 0,0 | 72,7 | 72,7 | - 1,86 | 0,06 | Pas de petite |
| 10. 5.85 | 73 | 25 | 8 | 106 | 7,55 | 68,8 | 74,5 | - 2,41 | * 0,153 | pas de petite |
| 22. 5.85 | 42 | 24 | 4 | 70 | 5,71 | 60,6 | 63,0 | - 2,31 | * 0,02 | |
| 5. 6.85 | 57 | 48 | 1 | 106 | 0,94 | 53,77 | 54,3 | - 1,65 | NS | pas de petite |
| 8. 7.85 | 64 | 48 | 23 | 135 | 17,04 | 47,4 | 57,1 | - 3,23 | * 0,001 | |
| 18. 7.85 | 44 | 49 | 6 | 100 | 6,0 | 45,0 | 47,9 | - 1,37 | NS | pas de petite |
| 11. 7.85 | 102 | 46 | 12 | 160 | 7,5 | 63,7 | 68,9 | - 3,57 | < 0,001 | |

Tableau 2. Proportion de mâles par classe de taille.

| Sexe Taille | σ^m | q | $\sigma^m + q$ | $\sigma^m / \sigma^m + q$ | σ |
|----------------|------------|-----|----------------|---------------------------|----------|
| 20 - 24 | 27 | 1 | 28 | 96,4 | |
| 25 - 29 | 184 | 10 | 194 | 94,8 | 0,0346 |
| 30 - 34 | 317 | 109 | 426 | 77,4 | 0,02 |
| 35 - 39 | 419 | 260 | 679 | 61,7 | 0,0173 |
| 40 - 44 | 302 | 212 | 514 | 59 | 0,0224 |
| 45 - 49 | 211 | 153 | 364 | 58 | 0,0265 |
| 50 - 54 | 120 | 91 | 211 | 57 | 0,0346 |
| 55 - 59 | 49 | 60 | 109 | 45 | 0,048 |
| 60 - 64 | 27 | 27 | 54 | 50 | 0,0678 |
| 65 - 69 | 17 | 24 | 41 | 41,4 | 0,0768 |
| 70 - 74 | 16 | 14 | 30 | | |
| 75 - 79 | 3 | 3 | 6 | 52,8 | 0,0831 |

ciser la relation entre le sexe et la taille des individus (Tabl. 2, fig. 3 et 4).

Pour les classes de 20 mm et 25 mm la proportion de mâles atteint 95%. Elle diminue rapidement avec l'augmentation de taille et n'est plus que de 60% dans la classe de 35 mm. Les intervalles de confiance calculés à un risque de 1% permettent de montrer que jusqu'à la taille de 50 mm la proportion de mâles est de façon très significative supérieure à 50%. Au-delà et jusqu'aux tailles maximales récoltées, le taux de mâles ne s'écarte pas de façon significative de 50%.

Le test de Mann et Whitney appliqué à 24 échantillons a permis d'établir que pour 14 échantillons les rangs de classement des mâles sont différents de ceux des femelles, ce qui revient à établir que la moyenne de taille des mâles est très différente de celle des femelles. Pour 10 échantillons le test de Mann et Whitney n'est pas significatif et on ne peut conclure.

DISCUSSION

La très grande majorité des gonades mâles et femelles étant durant toute l'année en état de réplétion ou de vidange partielle, il n'est pas possible de définir une période précise de reproduction pour Phacoïdes pectinatus. L'augmentation sensible du nombre de gonades totalement vidangées entre Mai et Juillet indique une période d'émission accrue des produits génitaux que l'étude histologique devrait permettre de préciser. Cette période correspondrait dans l'hémisphère Nord à la période d'émission maximale observée par Assis (1978) de Septembre à Décembre dans l'hémisphère Sud. En tout état de cause P. pectinatus présente en Guadeloupe comme au Brésil, un cycle de reproduction circannuel sans période de repos, très différent de celui de Codakia orbicularis, autre Lucinidae tropical dont la reproduction a été décrite par Alatalo et al. (1984) aux Bahamas. En effet C. orbicularis a une période de reproduction bien délimitée et une période de repos de près de 6 mois.

L'essentiel de cette étude vise à définir si Phacoïdes pectinatus est une espèce gonochorique ou une espèce hermaphrodite protandre, question préalable à un travail plus général sur la reproduction. Le test de Mann et Whitney a permis d'établir que pour 14 échantillons sur 24 les tailles des mâles sont différentes des tailles des femelles. Pour 10 échantillons le test ne permet pas de conclure. Pour 4 de ces 10 cas, il existe un biais d'échantillonnage - absence des individus des classes de 20, 25 et 30 mm -; pour les 6 autres cas, les raisons pour lesquelles le test de Mann et Whitney ne permet pas de séparer les mâles des femelles sont plus complexes et n'ont pas été élucidées. Toutefois les résultats obtenus avec une très large marge de sécurité pour une majorité d'échantillons nous autorise à affirmer que le sexe est lié à la taille. Or lorsque dans une population il existe une proportion très élevée de mâles atteignant 95% dans les petites classes de taille et que cette proportion diminue à mesure que la taille augmente, l'existence d'une différence significative entre les moyennes de taille des deux sexes ne peut être

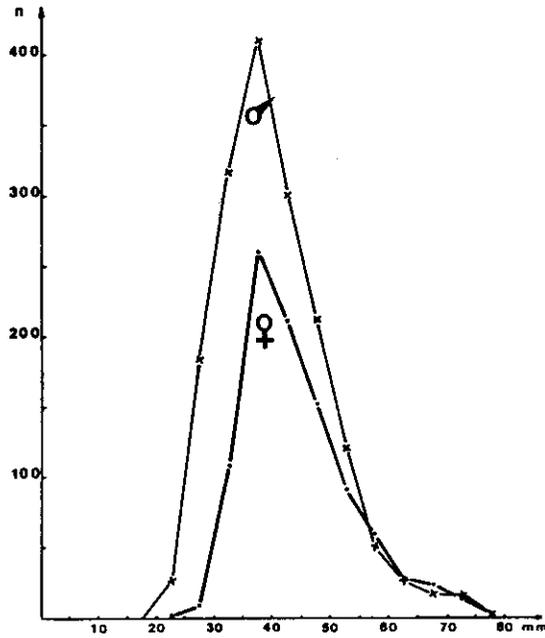


Figure 3. Polygone de fréquence des mâles et femelles sur l'ensemble des prélèvements de Juillet 1984 à Juin 1985.

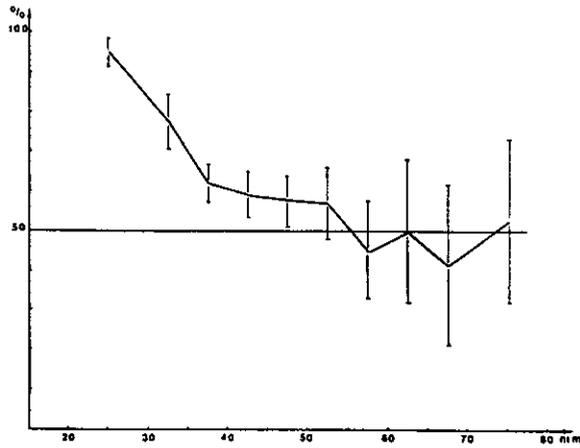


Figure 4. Taux de masculinité = $\frac{\sigma^{\sigma}}{\sigma^{\sigma}_0} \times 100$ par classe de taille.

Les intervalles de confiance ont été calculés pour $p = 0,99$.

expliquée que par un hermaphroditisme protandre.

Ce mode de sexualité considéré par Pelsener (1894, 1912) comme exceptionnel chez les Lamellibranches a depuis été décrit chez de nombreuses espèces de cette classe de Mollusques (Orton, 1933; Coe, 1943; Fretter et Graham, 1964; Lucas, 1965; Sastry, 1979). Dans certains cas la proportion de femelles tend vers 100% chez les individus les plus grands mais cette proportion peut fluctuer et rester peu différente de 50%. Dans ce cas qui est celui de Phacoides pectinatus, il y a 2 explications possibles: soit la population comporte 50% de "vrais" mâles et 50% de femelles passant par un stade mâle précoce; soit la population est en majorité hermaphrodite protandre mais il existe des changements de sexe secondaires de la phase femelle à une nouvelle phase mâle. Dans ce dernier cas, démontré expérimentalement par LUCAS (1965) chez Chlamys varia, la proportion de mâles peut varier notablement dans les plus grandes classes de taille.

En l'état actuel des choses, nous avons pu montrer l'existence d'un hermaphroditisme protandre chez Phacoides pectinatus, mais la maîtrise de l'élevage et une expérimentation à long terme seront nécessaires pour en connaître les modalités précises.

REMERCIEMENTS

Cette étude a bénéficié de la collaboration technique de R. Hamparian. Elle a été financée par une aide du Fond de la Recherche, Action MIR Océanologie n° 422.

BIBLIOGRAPHIE

- Abbott R.T., 1974. American Seashells. 2^{éd.} Van Nostrand Reinhold Co., N.Y., 663 p.
- Alatalo P., Berg C.J. and D'ASARO C.N., 1984. Reproduction and development in the lucinid clam Codakia orbicularis (Linné, 1758). Bull. Mar. Sci. 34: 424-434.
- Assis R.C.F., 1978. Anatomia funcional de Lucina pectinata (Gmelin, 1791) Bivalvia Lucinidae; um subsidio ao conhecimento do ciclo sexual. Thèse, 93 p., Instituto de Biociencias, Sao Paulo.
- Coe W.R., 1943. Sexual differentiation in Mollusks. I. Pelecypods. Q. Rev. Biol. 18: 154-164.
- Fretter V. and Graham A., 1964. Reproduction. pp. 127-164 in K.M. Wilbur and C.M. Yonge (ed.), Physiology of Mollusca Vol. 1 Acad. Press.
- Louis M., 1983. Biologie, écologie et dynamique des populations de poissons dans les mangroves de Guadeloupe (Antilles françaises). Thèse d'état, U.S.T.L. Montpellier, 275 p.
- Lucas A., 1965. Recherches sur la sexualité des Mollusques bivalves. Bull. Biol. Fr. Belg. 99: 115-247.
- Orton J.H., 1933. Observation and experiment on sex change in the European oyster (O. edulis). J. mar. biol. Ass. U.K. 16: 1-54.

- Pelseneer M.J., 1894. Hermaphroditism in Mollusca. *Quart. J. Micro. Sci.* 37: 19-46.
- Pelseneer P., 1912. L'hermaphroditisme chez les Lamellibranches. *Verh. Int. Zool. Kongr. 8th Graz*: 444-446.
- Sastry A.N., 1979. Pelecypoda (excluding Ostreidae). pp 113-292, in A.C. Giese and J.S. Pearse (ed.), *Reproduction of Marine Invertebrates. V. Molluscs: Pelecypods and lesser classes.* Acad. Press Inc., N.Y. 369 p.
- Siegel S., 1956. *Non-parametric statistics for the behavioral sciences.* McGraw Hill, N.Y., 312 p.