

Reproductive biology of the cockle *Cerastoderma glaucum* (Mollusca: Bivalvia) from the north coast of Sfax (Gulf of Gabes, Tunisia)

Biología reproductiva del berberecho *Cerastoderma glaucum* (Mollusca: Bivalvia) de la costa norte de Sfax (Golfo de Gabes, Túnez)

A Derbali*, O Jarboui, M Ghorbel

Institut National des Sciences et Technologies de la Mer, BP 1035, 3018 Sfax, Tunisia. * E-mail: derbali09@yahoo.fr

Abstract

The reproductive cycle of the cockle *Cerastoderma glaucum* from the Gulf of Gabes (southern Tunisia) was studied during a one-year period (January to December 2007). The overall samples presented a balanced sex ratio, with males dominating among smaller individuals and females predominating in larger size classes. Males were found to mature between 12 and 20 mm shell length (SL), whereas females matured between 14 and 21 mm SL. The size at which 50% of the population reached maturity was 15.14 and 16.78 mm SL for males and females, respectively. The seasonal changes assessed through macro- and microscopic properties in the gonads of both sexes indicated a clearly defined annual reproductive cycle. Reproductive activity of *C. glaucum* was greatest from spring to late autumn, with two reproductive peaks (May and November). Gametogenic activity in both sexes was apparently triggered by the rising seawater temperature during spring and summer. These results support previous findings of latitudinal changes in the reproductive behaviour of *C. glaucum*. Due to the extensive period of gonadal activity, *C. glaucum* exhibited a short resting phase that occurred simultaneously in both sexes throughout January and February. Upon inspection for parasitic infections, 15% of *C. glaucum* were found infected by digenean trematode species. The number of specimens showing digenean infestations differed with size class, with a tendency to increase significantly with cockle size.

Key words: *Cerastoderma glaucum*, Gulf of Gabes, parasites, reproductive cycle, sex ratio, size at maturity.

Resumen

Se estudió el ciclo reproductivo del berberecho *Cerastoderma glaucum* del Golfo de Gabes (sur de Túnez) durante un periodo de un año (enero a diciembre de 2007). Las muestras en general presentaron una razón de sexos balanceada, con los machos predominando entre los individuos de menor talla y las hembras entre los de mayor talla. Los machos maduraron al alcanzar entre 12 y 20 mm de longitud de concha (LC) y las hembras entre 14 y 21 mm LC. La talla a la cual 50% de la población alcanzó la madurez fue de 15.14 y 16.78 mm LC para machos y hembras, respectivamente. Los cambios estacionales evaluados a través de propiedades macro y microscópicas de las gónadas de ambos sexos indicaron un ciclo reproductivo anual bien definido. La actividad reproductiva de *C. glaucum* fue mayor entre primavera y finales de otoño, mostrando dos picos (mayo y noviembre). La actividad gametogénica en ambos sexos aparentemente fue provocada por el incremento en la temperatura del agua de mar durante la primavera y el verano. Estos resultados apoyan lo informado anteriormente en cuanto a cambios latitudinales en el patrón reproductivo de *C. glaucum*. Debido al extenso periodo de actividad gonádica, *C. glaucum* presentó una fase corta de descanso, simultánea en ambos sexos durante enero y febrero. Se examinaron los especímenes para detectar infestaciones parasíticas, encontrándose que 15% de aquellos estaban infectados por especies de tremátodos digéneos. El número de especímenes que mostraron tales infestaciones difirió según la clase de talla, con una tendencia a incrementar significativamente con la talla.

Palabras clave: *Cerastoderma glaucum*, ciclo reproductivo, Golfo de Gabes, parásitos, razón de sexos, talla de madurez.

Introduction

The cockle *Cerastoderma glaucum* (Bruguière 1789) is one of the most abundant bivalve species found on soft bottoms of coastal embayments and lagoons. This species has a wide geographical distribution, from the Baltic and North Seas to the Mediterranean Sea (Boyden and Russell 1972, Zaouali 1975, Labourg and Lasserre 1980, Brock and Christiansen 1989). It is frequently found along the southern Tunisian coasts, which are major sources for the clam fisheries. Cockles commonly

Introducción

El berberecho *Cerastoderma glaucum* (Bruguière 1789) es una de las especies de bivalvos más abundantes en los fondos blandos de bahías y lagunas costeras. Esta especie presenta una amplia distribución geográfica, desde los mares Báltico y del Norte hasta el Mar Mediterráneo (Boyden y Russell 1972, Zaouali 1975, Labourg y Lasserre 1980, Brock y Christiansen 1989). Se encuentra a lo largo de las costas del sur de Túnez, las cuales albergan importantes recursos para las pesquerías de

occur in areas where the environmental conditions fluctuate widely. This makes *C. glaucum* an interesting species for cultivation and/or reducing the environmental impact of organic loading in estuarine systems (Trotta and Cordisco 1998).

Several studies have been conducted on *C. glaucum*. They have dealt mainly with diverse aspects of its biology and ecological condition, namely descriptions of the gametogenesis, age and growth rate, sex and reproductive period, mortality, and population structure (e.g., Rygg 1970; Boyden 1971; Kingston 1974; Labourg and Lasserre 1980; Wolowicz 1984, 1987; Kobina 1986; Brock 1991; Jonsson and André 1992; Gontikaki *et al.* 2003). Information has been published on maturation and spawning, but under laboratory conditions and restricted to the Adriatic population of this species (Trotta and Cordisco 1998). Though it is one of the most important components of the benthic fauna, knowledge of the reproductive cycle of *C. glaucum* in Tunisian waters is relatively scarce and limited to the studies made by Zaouali (1974, 1975, 1980).

Knowledge of the reproductive biology of cockles is crucial for its cultivation as a food source for fish and/or as an indicator of environmental conditions. Because of its frequent occurrence recorded in several coastal zones of Tunisia, appropriate information regarding its reproduction is required to facilitate its exploitation. In this context, the present study aims to report basic information on the reproductive biology of *C. glaucum* by evaluating its reproductive cycle and for the first time the sex ratio and size at sexual maturity. The condition index and tissue weight rate, which give an indication of the general physiological status of the animals, were analyzed and cockle infections were also noted.

Material and methods

Sampling

During a one-year study period (January 2007 to December 2007), approximately 200 specimens of *C. glaucum* from the north coast of Sfax (Gulf of Gabes, southern Tunisia) were sampled monthly (fig. 1). Seawater temperature and salinity were recorded during each sampling period, at the same time as the cockle collections. Initially, *C. glaucum* specimens were measured for shell length (SL, mm) with a digital caliper (precision of 0.01 mm) and weighed for total weight (TW, g) on a top-loading digital balance (precision of 0.001 g). Relationships between SL and TW were estimated separately for each sex.

Reproductive analysis

For all sampled cockles, soft tissues were carefully separated from shells and washed in distilled water to remove dirt. Both soft tissue and shells were put in an oven at 60°C for 48 h and then weighed. The condition index (CI) was calculated individually as the ratio between the dry weight of soft tissues and the dry shell weight (SWi) \times 100 (Walne 1976). The tissue

almeja. Los berberechos comúnmente se encuentran en zonas donde las condiciones ambientales fluctúan considerablemente. Por tanto, *C. glaucum* podría ser una especie de interés para cultivar y/o reducir el impacto ambiental de la carga orgánica en sistemas estuarinos (Trotta y Cordisco 1998).

Se han llevado a cabo varios estudios sobre *C. glaucum* que han versado principalmente sobre aspectos diversos de su biología y condición ecológica, como su gametogénesis, edad, tasa de crecimiento, reproducción, mortandad y estructura poblacional (e.g., Rygg 1970; Boyden 1971; Kingston 1974; Labourg y Lasserre 1980; Wolowicz 1984, 1987; Kobina 1986; Brock 1991; Jonsson y André 1992; Gontikaki *et al.* 2003). Se ha publicado información sobre su madurez y desove, pero en condiciones de laboratorio y limitada a la población adriática de esta especie (Trotta y Cordisco 1998). A pesar de ser uno de los componentes más importantes de la fauna béntica, existe poca información sobre el ciclo reproductivo de *C. glaucum* en aguas tunecinas, limitándose a los estudios realizados por Zaouali (1974, 1975, 1980).

El conocimiento de la biología reproductiva de los berberechos es de gran importancia para su cultivo como alimento para peces y/o como indicador ambiental. Se ha registrado su presencia en varias zonas costeras de Túnez, por lo que se requiere información adecuada para facilitar su explotación. En este contexto, el objetivo del presente trabajo es proporcionar información básica sobre la biología reproductiva de *C. glaucum* mediante la evaluación de su ciclo reproductivo y, por primera vez, su razón de sexos y talla de madurez sexual. Se analizaron el índice de condición y la tasa de tejido en peso, los cuales sirven como índices del estado fisiológico general de los animales. Además se examinaron los especímenes en busca de infecciones.

Materiales y métodos

Muestreo

Durante un periodo de un año (enero de 2007 a diciembre de 2007) se muestrearon mensualmente aproximadamente 200 especímenes de *C. glaucum* de la costa norte de Sfax (Golfo de Gabes, sur de Túnez; fig. 1). En cada muestreo mensual, al momento de recolectar los especímenes también se registraron la temperatura y la salinidad del agua de mar. Asimismo, al inicio se registraron la longitud de la concha (LC, mm) y el peso total (PT, g) de cada espécimen de *C. glaucum*, utilizando para ello un calibrador digital (precisión de 0.01 mm) y una balanza digital de plataforma (precisión de 0.001 g), respectivamente. Se estimaron relaciones entre LC y PT por separado para cada sexo.

Análisis reproductivo

Los tejidos blandos de todos los especímenes fueron separados cuidadosamente de las conchas y enjuagados en agua destilada para eliminar la tierra. Se secaron tanto los tejidos

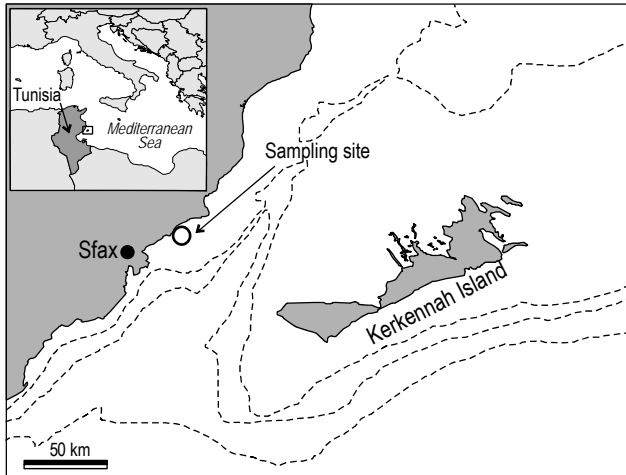


Figure 1. Map of the study area, indicating the sampling location (northern coast of Sfax, Gulf of Gabes, Tunisia).

Figura 1. Mapa de la zona de estudio, indicando el sitio de muestreo (costa norte de Sfax, Golfo de Gabes, Túnez).

weight rate (TiWR) was also calculated using the data obtained: $TiWR = TiW (g) / \{TiW (g) + SWi (g)\} \times 100$ (Choi and Chang 2003).

The reproductive condition of the cockles was determined by (1) examination of the macroscopic appearance of the gonad and (2) microscopic examination of smears of the sexual products (maturity grading given below). Since *C. glaucum* lacks external sexual dimorphism, the shell valves were parted and a subjective estimation of gonad volume made. The visceral mass was then teased apart and smears of the visceral wall with attached gonad were examined at 100 \times magnification. Each specimen was sexed and staged on the basis of gonad size and presence or absence of mature or immature germ cells, as well as on the basis of gonad colour. The sex ratio (expressed as the number of females per male, F:M) was determined. For both sexes, the percentage of mature individuals in 1-mm intervals was calculated. A logistic ogive was fitted to the data in order to estimate the size at which 50% of individuals ($SL_{50\%}$) were sexually mature.

Male and female specimens were staged into five groups according to the descriptions of Boyden (1971) and Wolowicz (1987), one of which included the spent condition.

- Stage I: undifferentiated, beginning of gametogenesis; gonads are not developed and sex is not yet distinguishable.
- Stage II: developmental; gonads start to develop in the foot tissue and around the digestive gland, and sex is distinguishable.
- Stage III: gonads developed and made of a compact tissue, white-cream streamed line in males and yellow-cream granular isles in females.
- Stage IV: reproductive stage; inflated and ripe gonads, isles in females and streamed line in males, flowing.
- Stage V: resting, postreproductive phase or regressive phase; visceral mass becomes flaccid and gonads appear

blandos como las conchas en un horno a 60°C durante 48 h y se pesaron. El índice de condición (IC) se calculó individualmente como la razón entre el peso seco de los tejidos blandos y el peso seco de la concha (PCi) $\times 100$ (Walne 1976). Con los datos obtenidos también se calculó la tasa de tejido en peso (TTeP): $TTeP = TeP (g) / \{TeP (g) + PCi (g)\} \times 100$ (Choi y Chang 2003).

El estado reproductivo de los especímenes se determinó mediante (1) la inspección de la apariencia macroscópica de la gónada y (2) el análisis microscópico de frotis de los productos sexuales (el grado de madurez se explica abajo). Dado que *C. glaucum* no presenta dimorfismo sexual externo, se separaron las valvas de la concha y se realizó una estimación subjetiva del volumen de la gónada. La masa visceral se desprendió y se examinaron frotis de la pared visceral con restos de gónada a una magnificación de 100 \times . Se determinó el sexo y la etapa de madurez de cada individuo con base en el tamaño de la gónada, la presencia o ausencia de células germinales maduras o inmaduras y el color de la gónada. Se determinó la razón de sexos (expresada como el número de hembras por macho, H:M) y, para ambos sexos, se calculó el porcentaje de individuos maduros en intervalos de 1 mm. Se ajustó una ojiva logística a los datos para estimar la talla a la que 50% de los individuos ($LC_{50\%}$) se encontraron sexualmente maduros.

Los especímenes de ambos sexos fueron divididos en cinco grupos de madurez de acuerdo con las descripciones de Boyden (1971) y Wolowicz (1987), uno de las cuales incluye la condición de desove.

- Fase I: indiferenciada, inicio de la gametogénesis; gónadas no desarrolladas y el sexo aún no es distinguible.
- Fase II: en desarrollo; las gónadas empiezan a desarrollarse en el tejido del pie y alrededor de la glándula digestiva, y el sexo ya es distinguible.
- Fase III: gónadas desarrolladas, consistentes de tejido compacto, línea alargada de color blanco cremoso en machos e islas granulares de color amarillo cremoso en hembras.
- Fase IV: etapa reproductiva; gónadas infladas y maduras, islas en hembras y línea alargada en machos, derramándose.
- Fase V: en reposo, posreproducción o regresión; masa visceral flácida y gónadas desovadas, frecuentemente con pocos gametos, difíciles de distinguir por la presencia de algunos cuerpos lúteos.

Debido al parasitismo potencial en berberechos, en cada espécimen fue buscada la presencia de tremátodos digéneos con ayuda de un microscopio de disección, determinándose una prevalencia de infestaciones en relación con la talla.

Análisis estadístico

Se realizó una comparación del tamaño de los especímenes (LC y PT) entre sexos mediante una prueba Z, considerando

spent, often with a few remaining gametes, which are distinguishable with difficulty because of the presence of some *corpora lutea*.

As a result of the potential parasitism in cockles, each specimen was examined for the presence of digenean trematodes under a dissection microscope and the prevalence of infestations was given in relation to the size.

Statistical analysis

Specimens' size (SL and TW) was compared between sexes using a Z-test with statistical significance considered at $P < 0.05$ (Zar 1996). The null hypothesis of no difference between the SL vs TW relationship slopes of males and females was tested, after \log_{10} transformation of the data, with Student's *t*-test (Zar 1996).

Statistically significant deviations from a balanced sexual proportion of 1:1 were assessed by the χ^2 test, with statistical significance considered at $P < 0.05$ (Zar 1996). ANOVA followed by Tukey's *post hoc* test (Zar 1996) was used to confirm critical differences in the reproductive variables (CI and TW) per month. The results are presented as means (\pm standard deviation) and the significance level used for the tests was $P = 0.05$.

Data of cockle infections are given as prevalence (percentage of individuals of the total population infected with trematode species), and significant differences between percentages of parasitized and unparasitized cockles within the size classes were assessed by the χ^2 test (Zar 1996). Statistical analysis was performed using Statistica 6.0 for Windows (StatSoft, Inc., 2002).

Results

Size range and sex ratio

A total of 2208 specimens of *C. glaucum* (886 females, 817 males, and 505 unsexed) were sampled between January and December 2007. Specimens of both sexes presented a broad size range, both in terms of SL (8.45–31.60 mm) and TW (0.30–10.01 g), and on average females were larger and heavier (22.95 ± 3.83 mm and 3.93 ± 1.81 g, respectively) than males (21.69 ± 4.21 mm and 3.46 ± 1.74 g, respectively) (Z-test, $P < 0.05$). The relationships between SL and TW for females and males were significantly different (*t*-test, d.f. = 1699, $P < 0.001$) (fig. 2). Individuals with indeterminate sex ($n = 505$, 22.9%) were found in samples taken in January, February, and March (during the resting phase or in the very early stage of gametogenesis).

The overall sex ratio (F:M = 1.08:1) was not significantly divergent from parity (F:M = 1:1; χ^2 test, $P < 0.05$). In order to detect variations in the sexual proportion as a function of specimen size, data were grouped into size classes (4 mm SL) (fig. 3). Males dominated the small individuals (<16 mm SL),

una significancia estadística de $P < 0.05$ (Zar 1996). Se probó la hipótesis nula de no diferencia entre las pendientes de las relaciones entre LC y PT para machos y hembras, después de la transformación logarítmica de los datos, con una prueba *t* de Student (Zar 1996).

Se evaluaron las desviaciones estadísticas significativas de una proporción sexual balanceada de 1:1 mediante una prueba χ^2 , considerando una significancia de $P < 0.05$ (Zar 1996). Se realizó un análisis de varianza seguido de una prueba *post hoc* de Tukey (Zar 1996) para confirmar las diferencias críticas en las variables reproductivas (IC y PT) mensuales. Los resultados se presentan como la media (\pm desviación estándar) y se utilizó un nivel de significancia de $P = 0.05$ para las pruebas.

Los datos de infestaciones en los berberechos se dan como prevalencia (porcentaje de individuos de la población total infestados con especies de tremátodos), y se evaluaron las diferencias significativas entre los porcentajes de especímenes parasitados y no parasitados dentro de las clases de talla con una prueba χ^2 (Zar 1996). El análisis estadístico se realizó usando el paquete Statistica 6.0 para Windows (StatSoft, Inc., 2002).

Resultados

Intervalo de talla y razón de sexos

Entre enero y diciembre de 2007 se analizaron un total de 2208 especímenes de *C. glaucum* (886 hembras, 817 machos y 505 de sexo indeterminado). Los individuos de ambos sexos presentaron un amplio intervalo de tallas, tanto en cuanto a LC (8.45–31.60 mm) como a PT (0.30–10.01 g), y en general las hembras fueron más grandes y pesadas (22.95 ± 3.83 mm y 3.93 ± 1.81 g, respectivamente) que los machos (21.69 ± 4.21 mm y 3.46 ± 1.74 g, respectivamente) (prueba Z, $P < 0.05$). Las relaciones entre LC y PT para hembras y machos resultaron estadísticamente diferentes (prueba *t*, g.l. = 1699, $P < 0.001$) (fig. 2). Los individuos de sexo indeterminado ($n = 505$, 22.9%) se presentaron en las muestras de enero, febrero y marzo (durante la fase de reposo o a principios de la gametogénesis).

La razón de sexos en general (H:M = 1.08:1) no difirió significativamente de la paridad (H:M = 1:1; prueba χ^2 , $P < 0.05$). Para detectar variaciones en la proporción de sexos en función del tamaño de los individuos, los datos se agruparon en clases de talla (4 mm LC) (fig. 3). Los machos predominaron entre los individuos de talla menor (<16 mm LC), mientras que hubo un balance estadístico de ambos sexos en las clases de talla intermedia (16–24 mm LC), y las hembras predominaron entre los individuos de talla mayor (>24 mm LC) (prueba χ^2 , $P < 0.05$). La fuerte correlación positiva ($r = 0.952$) encontrada en la regresión lineal establecida entre las clases de talla y sus respectivas razones de sexos pone de relieve la reducción de las proporciones de machos por hembras conforme incrementa la talla (fig. 3).

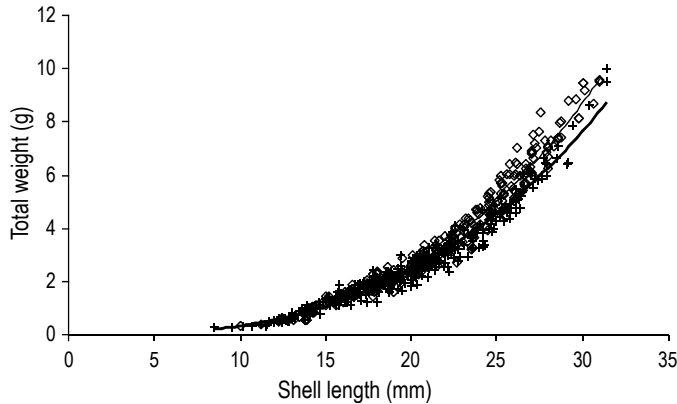


Figure 2. Relationship between total weight and shell length of *Cerastoderma glaucum* males (+) and females (◊) from the northern coast of Sfax. Curves were fitted for males and females: $y = 5 \times 10^{-4} x^{2.851}$ ($r^2 = 0.97$, $n = 817$) and $y = 3 \times 10^{-4} x^{3.021}$ ($r^2 = 0.98$, $n = 886$), respectively.

Figura 2. Relación entre peso total y longitud de la concha en machos (+) y hembras (◊) de *Cerastoderma glaucum* de la costa norte de Sfax. Se ajustaron curvas para machos y hembras: $y = 5 \times 10^{-4} x^{2.851}$ ($r^2 = 0.97$, $n = 817$) e $y = 3 \times 10^{-4} x^{3.021}$ ($r^2 = 0.98$, $n = 886$), respectivamente.

while both sexes were statistically balanced in the intermediate size classes (16–24 mm SL), and females predominated in the larger size classes (>24 mm SL) (χ^2 test, $P < 0.05$). The strong positive correlation ($r = 0.952$) obtained in the linear regression established between the SL size classes and the respective sex ratios further emphasizes the decreasing proportions of males per females with increasing size classes (fig. 3).

Size at first maturity

The relationship between the percentage of mature *C. glaucum* and total SL for both sexes is summarized in figure 4. The smallest mature male was 12 mm SL and the largest immature one was 20 mm SL, whereas male $SL_{50\%}$ was estimated to be 15.14 mm SL. The smallest mature female was 14 mm SL and the largest immature one was 21 mm SL, whereas female $SL_{50\%}$ was estimated as 16.78 mm SL.

Condition index and tissue weight rate

Changes in water temperature in the study area ranged from 12.3°C to 13.9°C in winter and from 21.7°C to 26.8°C in summer. Highest values were recorded in July (26.8°C), whereas the lowest values were recorded in February (12.3°C). Salinity measurements showed an annual fluctuation between 30.6 in winter and 48 in summer (fig. 5).

Monthly changes in CI and TiWR of *C. glaucum* are illustrated in figure 5. The CI varied significantly over the one year monitored. Two peaks occurred, one in May and another in November, in the collections with high proportions of ripe gonads. Statistical analyses showed that there were no significant changes in the CI from May and November. The minimum CI values found in December, January, and February

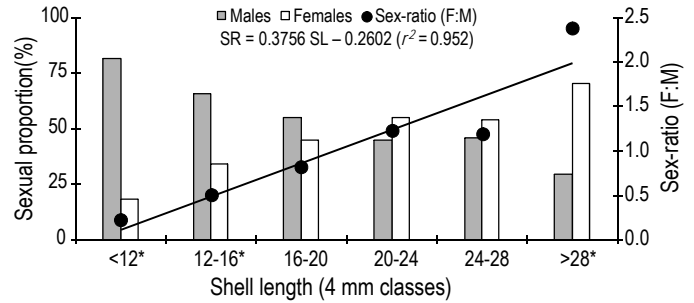


Figure 3. Variation of sexual proportion (%) and sex ratio (F:M) according to specimen size (grouped in 4-mm shell length size classes). The dotted line illustrates an unbiased sexual proportion (F:M = 1:1). * Size classes with unbalanced sex ratio (χ^2 test, $P < 0.05$).

Figura 3. Variación de la proporción sexual (%) y la razón sexual (H:M) de acuerdo con la talla de los especímenes (agrupados en clases de talla de 4 mm de longitud de concha). La línea punteada indica una proporción sexual sin sesgos (H:M = 1:1). * Clases de talla con razón sexual desbalanceada (prueba χ^2 , $P < 0.05$).

Talla de primera madurez

En la figura 4 se resume la relación entre el porcentaje de *C. glaucum* maduros y la LC total para ambos sexos. El macho maduro más pequeño midió 12 mm LC y el macho inmaduro más grande midió 20 mm SL, estimándose $LC_{50\%}$ en 15.14 mm LC para los machos. La hembra madura más pequeña midió 14 mm LC y la hembra inmadura más grande midió 21 mm LC, estimándose $LC_{50\%}$ en 16.78 mm LC para las hembras.

Índice de condición y tasa de tejido en peso

La temperatura del agua en la zona de estudio varió entre 12.3°C y 13.9°C en invierno y entre 21.7°C y 26.8°C en verano, registrándose los valores mayores en julio (26.8°C) y los

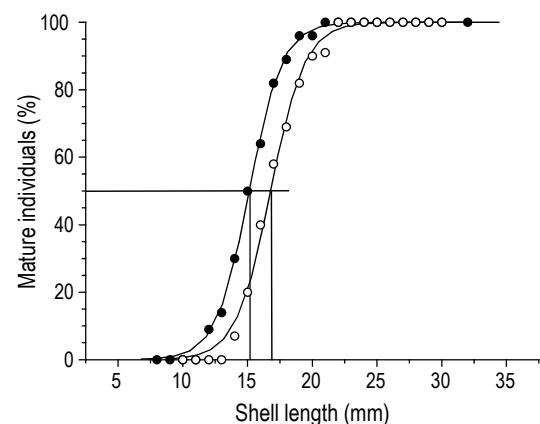


Figure 4. Relationship between percentage of mature individuals of *Cerastoderma glaucum* and total shell length for females (○) and males (●).

Figura 4. Relación entre el porcentaje de individuos maduros de *Cerastoderma glaucum* y la longitud de concha total para hembras (○) y machos (●).

were significantly different from those recorded in May and June, as well as in the autumn months (ANOVA, Tukey's *post hoc*, $P < 0.05$). This index subsequently showed a tendency to decrease in July (in the partial spawning stage) and remained constant in August, before increasing gradually in September, but differences with the values observed in September and November were not significant (ANOVA, Tukey's *post hoc*, $P < 0.05$). The monthly changes in TiWR were similar to those of CI.

Seasonal gonadal changes

Cerastoderma glaucum showed an annual reproductive cycle in the coastal zone of Sfax and the external appearance of both female and male gonads varied in size and colour. At the onset of development, gonads started to develop in the foot

menores en febrero (12.3°C). La salinidad presentó una fluctuación anual entre 30.6 en invierno y 48 en verano (fig. 5).

En la figura 5 se muestran los cambios mensuales del IC y la TTeP de *C. glaucum*. El IC varió significativamente a lo largo del año de estudio, observándose dos picos, uno en mayo y otro en noviembre, en los muestreos con altas proporciones de gónadas maduras. Los análisis estadísticos mostraron que no hubo cambios significativos en los IC de mayo y noviembre. Los valores mínimos del IC registrados en diciembre, enero y febrero fueron significativamente diferentes de los encontrados en mayo y junio, así como de los de otoño (análisis de varianza, *post hoc* de Tukey, $P < 0.05$). Este índice presentó una tendencia a decrecer en julio (en la fase de desove parcial), permaneciendo constante en agosto, antes de incrementar gradualmente en septiembre, pero las diferencias entre los valores de septiembre y noviembre no fueron significativas (análisis de varianza, *post hoc* de Tukey, $P < 0.05$). Los cambios mensuales observados para la TTeP fueron similares a los del IC.

Cambios gonádicos estacionales

Cerastoderma glaucum presentó un ciclo reproductivo anual en la zona costera de Sfax y la apariencia externa de las gónadas tanto de las hembras como de los machos varió en cuanto a tamaño y color. Las gónadas empezaron a desarrollarse en el tejido del pie y alrededor de la glándula digestiva, alcanzando un tamaño considerable durante la temporada de reproducción y casi desapareciendo durante el periodo de menor actividad reproductiva.

Ambos sexos mostraron proporciones variables de todas las fases gametogénicas a lo largo del año, pero su importancia varió durante el ciclo reproductivo (fig. 6). Los resultados de este estudio indican que una gran proporción de la población desova dos veces al año, en mayo/junio y en octubre/noviembre. La gametogénesis no ocurrió hasta febrero. Posteriormente se registró un desarrollo gametogénico muy rápido (etapa *b*) para ambos sexos en marzo y principios de abril, resultando en una gran expansión de la masa visceral. En marzo, los individuos de ambos sexos se encontraron en las etapas previtelogénica y de desarrollo temprano; sin embargo, se registraron porcentajes bajos (15% para hembras y 8% para machos) de estas etapas en abril, cuando la mayoría de los machos y hembras alcanzaron la madurez gonádica (etapa *c*) (86.5% y $\approx 80\%$, respectivamente). La frecuencia de machos y hembras maduros fue alta durante mayo y junio (mayor que 90%). El desove comenzó en julio para ambos sexos, pero la mayoría de las hembras mostraron un periodo de desove relativamente más largo que el de los machos. Después del desove, los individuos permanecieron desovados hasta agosto.

El segundo desarrollo gametogénico de machos y hembras decayó fuertemente en agosto para luego permanecer a un nivel alto en septiembre. Los berberechos aparentemente

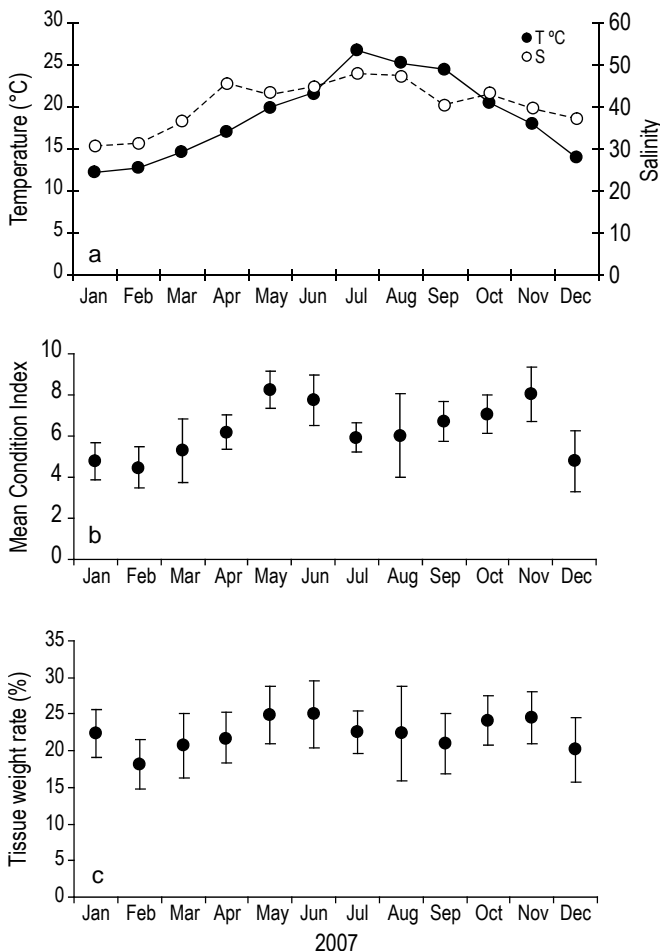


Figure 5. Monthly changes in water temperature and salinity, mean (\pm SD) condition index, and tissue weight rate as percentage of total weight, of *Cerastoderma glaucum*. All monthly samples were > 170 .

Figura 5. Variaciones mensuales en la temperatura y salinidad del agua, índice de condición (media \pm desviación estándar) y tasa de tejido como porcentaje del peso total, de *Cerastoderma glaucum*. En todos los meses el tamaño de la muestra fue > 170 .

tissue and around the digestive gland. During the reproductive season, gonads reached a considerable size and almost disappeared in the period of lowest reproductive activity.

Both sexes showed variable proportions of all stages of gametogenesis throughout the year, but their importance varied during the reproductive cycle (fig. 6). Results from the present study showed that a large proportion of the population spawns twice a year, in May/June and in October/November. Gametogenesis does not occur until February. Very rapid gametogenic development (stage *b*) was then recorded for both sexes in March and the beginning of April, resulting in great distension of the visceral mass. In March, individuals of both sexes were in previtellogenic and early developing stages; however, low percentages (15% for females and 8% for males) of this category stage were recorded in April, when most males and females reached gonad maturity development (stage *c*) (86.5% and \approx 80%, respectively). The frequency of ripe males and females was high during May and June (above 90%). Spawning activity started in late June and continued in July for both sexes, but the majority of females showed a relatively longer spawning period than males. After spawning, cockles remained spent until August.

The second gametogenic development dropped sharply in August but then remained at a high level in September for males and females. Cockles also appeared to undergo rapid gametogenesis, since there were no indeterminate individuals remaining in September. Maturation developed very rapidly for both sexes and the percentage of mature males and females increased quickly from September to November. At the height of maturity, the percentage of ripe cockles was about 90% for males and 88.7% for females. The second spawning season began in late autumn and continued in the early winter months (November/December). In November, the spawning activity started earlier in males (34.7%) than in females (\approx 16%). The main gametogenic and spawning periods throughout the year were roughly synchronous between sexes and were apparently triggered by the rising seawater temperature. For both sexes, gonads were sexually inactive from December to February, as indicated by the prevalence of the postreproductive stage in December and the resting phase in which the gonads were still undifferentiated in January and February. This category stage coincided with the period of lowest seawater temperature during winter.

Infestation of cockles

Upon inspection, 15% of *C. glaucum* were found to be infected by parasites. All parasitized cockles were infected by digenean trematodes and most individuals harboured more than one parasite species. The dominant trematode species utilizing cockles were *Gymnophallus choledocus*, *Labratrema minimus*, *Himasthla elongata*, and *Psilostomum brevicolle*, and they occurred mostly in adults. Metacercariae of these species always filled large parts of the visceral mass and gonads within cockles. The trematodes showed strong organ tissue specificity,

también experimentaron una gametogénesis rápida, ya que no se encontraron individuos indeterminados en septiembre. La maduración de ambos sexos sucedió de forma muy rápida y el porcentaje de machos y hembras maduras incrementó considerablemente de septiembre a noviembre. En plena madurez, el porcentaje de individuos maduros fue alrededor de 90% para los machos y 88.7% para las hembras. La segunda temporada de desove comenzó a finales de otoño y continuó durante principios de invierno (noviembre/diciembre). En noviembre, la actividad de desove empezó más temprano en los machos (34.7%) que en las hembras (\approx 16%). Los principales periodos gametogénicos y de desove de ambos sexos durante el año se presentaron de forma casi sincrónica y aparentemente fueron provocados por el incremento en la temperatura del agua de mar. Las gónadas de ambos sexos permanecieron sexualmente inactivas de diciembre a febrero según lo indica la ocurrencia de la etapa posreproductiva en diciembre y la fase de reposo en enero y febrero, durante la cual las gónadas permanecen indiferenciadas. Esta etapa coincide con el periodo de menor temperatura del agua en invierno.

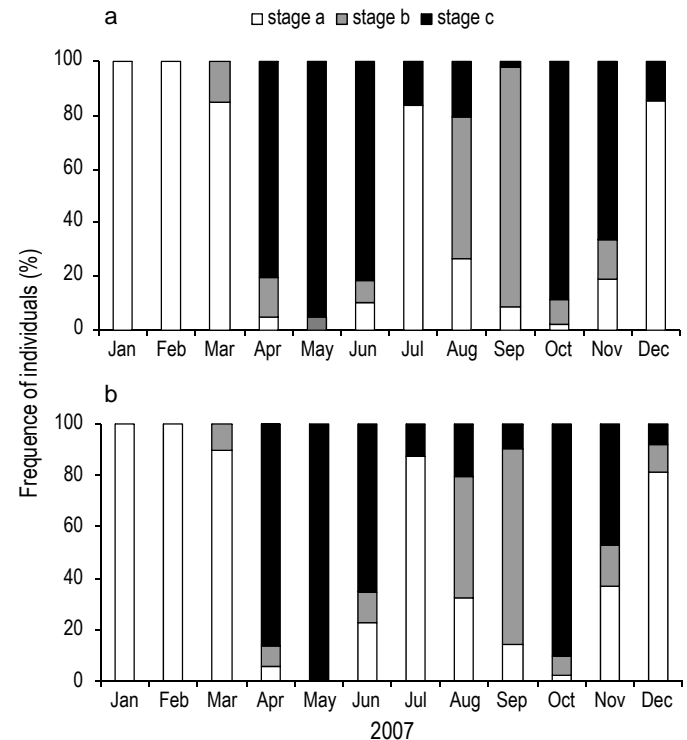


Figure 6. Relationship between the percentage occurrence of reproductive stages in *Cerastoderma glaucum* females (a) and males (b) during the study period. To facilitate reading the figure, fertile specimens from stages III and IV were reported as ripe (stage *c*), stage II as intermediate (stage *b*), and stages I and V as undifferentiated or spent (stage *a*).

Figura 6. Relación entre el porcentaje de ocurrencia de las fases reproductivas de hembras (a) y machos (b) de *Cerastoderma glaucum* durante el periodo de estudio. Para facilitar la lectura de la figura, los especímenes fértiles de las fases III y IV se reportan como maduros (etapa *c*), de la fase II como intermedios (etapa *b*) y de las fases I y V como indiferenciados o desovados (etapa *a*).

with *H. elongata* occurring almost exclusively in the foot, *P. brevicolle* and *G. choledocus* occurring only in the visceral mass, and *L. minimus* occurring in the digestive gland and gonad. The number of cockles with digenean infestations differed with size class, and the prevalence tended to increase significantly with cockle size (χ^2 test, $P < 0.05$) (fig. 7).

Discussion

The specimens of *C. glaucum* collected in this study exhibited similar characteristics to those described for other shellfish species. The relationships between TW and SL differ such that females have a higher weight than males for a given length. The female and male curves for these relationships coincide for low values of SL but diverge with increasing SL. On comparison, *Hexaplex trunculus* from southern Portugal showed similar trends (Paulo *et al.* 2008).

In the present study, a statistically balanced sex ratio in relation to the SL size class was found, which is in agreement with similar studies made using other mollusc species, such as *H. trunculus* from Spain (Tirado *et al.* 2002) and Portugal (Paulo *et al.* 2008). Males dominated among smaller individuals, while females predominated in the larger size classes. On the contrary, Wolowicz (1984) suggested that the sex ratio in the *C. glaucum* population does not vary with age. Ansell (1961) also came to the same conclusion after studying *Venus striatula*. Moreover, a muricid species (*Bolinus brandaris*) from Spain presented a female-biased population, but the size structure was similar for both sexes (Ramón and Amor 2002). Generally, females are more common in older populations of gonochoristic molluscs (Fretter and Graham 1964), and this increasing proportion of females with increasing specimen size is probably explained by differential growth between sexes, with females allocating higher energy expenditure towards growth than for reproduction.

The size at sexual maturity revealed that males matured at a smaller SL than females and reached a smaller maximum SL. No data are available for a comparison with *C. glaucum*; however, for another morphological similar species, *C. edule*, from French coasts, first maturity was recorded at about 20 mm (Dabouineau and Ponsero 2004), which is slightly larger than our records for *C. glaucum*.

Sexual maturity of bivalves is classified according to microscopic properties, such as the presence of gametes in gonads and the degree of their development (Kingston 1974, Keck *et al.* 1975), though sometimes it can be determined from macroscopic properties, i.e., from the appearance and colour of foot tissue. In Pectinidae, Mytilidae, and Limidae, both the sex and degree of gonad development can be determined from the colour of gonads (Lubet 1959). A new modification of the bivalve gonad maturity scale was developed on the basis of the classification accepted by Boyden (1971), Wolowicz (1987), and Trotta and Cordisco (1998), taking into consideration the macro- and microscopic properties. It is important that this classification enable simultaneous consideration of oogenesis

Infestación de berberechos

Al examinar los especímenes de *C. glaucum* se encontró que 15% estaban infestados por parásitos. Todos los individuos parasitados se encontraban infestados por tremátodos digéneos y la mayoría albergaba más de una especie de parásito. Las especies de tremátodos dominantes, los cuales principalmente se encontraron en adultos, fueron *Gymnophallus choledocus*, *Labratrema minimus*, *Himasthla elongata* y *Psilostomum brevicolle*. Las metacercarias de estas especies ocupaban gran parte de la masa visceral y las gónadas de los individuos. Los tremátodos mostraron una fuerte especificidad para los tejidos de órganos, encontrándose *H. elongata* casi exclusivamente en el pie, *P. brevicolle* y *G. choledocus* sólo en la masa visceral, y *L. minimus* en la glándula digestiva y gónada. El número de individuos infestados difirió con la clase de talla, y la prevalencia tendió a incrementar significativamente con el tamaño de los berberechos (prueba χ^2 , $P < 0.05$) (fig. 7).

Discusión

Los especímenes de *C. glaucum* recolectados en este estudio mostraron características similares a las descritas para otras especies de moluscos. Las relaciones entre PT y LC difieren de tal manera que las hembras presentan un mayor peso para una cierta longitud. Las curvas de ambos sexos para estas relaciones coinciden en cuanto a los valores bajos de LC, pero divergen conforme se incrementa la LC. *Hexaplex trunculus* del sur de Portugal mostró tendencias similares (Paulo *et al.* 2008).

En el presente trabajo se encontró una razón de sexos balanceada estadísticamente en relación con la clase de talla, lo cual concuerda con estudios similares realizados con otras especies de moluscos como *H. trunculus* de España (Tirado *et*

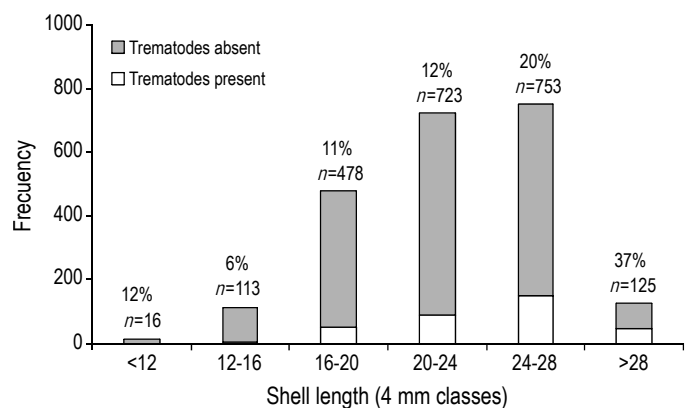


Figure 7. Size frequency and total prevalence digenean trematodes (% infected cockles) in all *Cerastoderma glaucum* specimens studied. Figures above columns indicate the percentage of cockles with trematode infestations and the total number of cockles within that size class.

Figura 7. Frecuencia de tallas y prevalencia total tremátodos digéneos (% de berberechos infestados) en todos los especímenes de *Cerastoderma glaucum* analizados. Encima de las columnas se indica el porcentaje de individuos infestados de tremátodos y el número total de berberechos de cada clase de talla.

and spermatogenesis, and singles out the postreproductive stage. In case of difficulties in sex determination, an additional unidentified stage is often accepted.

The reproductive cycle of bivalves usually takes the following form: a progressive development from a condition in which the gonads are undifferentiated, through differentiation of the gonad (gametogenesis and maturation of the gametes), to spawning (with partial or complete release of gametes), and a return to one of these earlier stages (Boyden 1971). In the present study, a similar gonad maturation cycle was found for *C. glaucum*. At the onset of the reproductive cycle, gonads underwent gametogenic proliferation in early spring (March), after a sexually indeterminate phase during the cold winter months, and culminated in spawning in summer. The same sequence of events has been reported for populations of *C. glaucum* and *C. edule* from England (Boyden 1971), Tunisia (Zaouali 1974, 1975, 1980), and Italy (Matozzo and Marin 2007); however, Creek (1960) reported that gonads initiate gametogenesis earlier during winter months.

In this study, one of the most evident features of the *C. glaucum* gametogenic cycle was the simultaneous occurrence of distinct development stages of gametogenesis in both sexes almost year-round. Sexually developed specimens occurred throughout the year, except in January and February (resting phase), when the gonads of most of the population were inactive. Changes in the reproductive biology of *C. glaucum* were compared among geographic areas. Brock and Wolowicz (1994) mentioned that this species enters sexual maturation phase once a year in the Baltic Sea and twice a year in the northern Mediterranean Sea. For *C. glaucum* from Lesina Lagoon (southern Italy), Trotta and Cordisco (1998) found active gonads throughout the year. Zaouali (1975) states that this cockle develops gonads all year round in Tunisian lagoons, with the exception of one month in autumn. It is common for the same species from the same geographical area to show differences in its reproductive cycle from one site to another. This could be explained by the environmental variability (temperature, salinity, food availability, etc.) involved in defining and controlling gametogenesis (Lubet and Mann 1987, Lubet 1991).

The gametogenic activity in the studied population was linked to the increase in water temperature. The sexual inactivity could coincide with a period when temperature decreased in the study area. On the whole, bivalves are known to show considerable variation in their gametogenic habits (Stephen 1980, Thorarinsdottir 1993). Differences in the timing of gametogenesis and spawning within a species over a latitudinal range occur because critical temperatures are attained at different times (Hesselman *et al.* 1989). Wada *et al.* (1995) reported that the gametogenic cycle in bivalves may be influenced by variations in environmental factors such as temperature and food availability, in particular the former. Moreover, Jaramillo and Navarro (1995) suggested that spawning could be induced by a combination of internal and environmental factors, and that their interaction may vary seasonally, producing annual

al. 2002) y Portugal (Paulo *et al.* 2008). Los machos predominaron entre los individuos de menor talla, mientras que las hembras lo hicieron entre los de mayor talla. Por lo contrario, Wolowicz (1984) sugirió que la razón de sexos en la población de *C. glaucum* no varía con la edad. Ansell (1961) también llegó a la misma conclusión al estudiar *Venus striatula*. Además, una especie de muricido (*Bolinus brandaris*) de España presentó una población sesgada hacia las hembras, pero la estructura de tallas fue similar para ambos sexos (Ramón y Amor 2002). En general las hembras son más comunes en poblaciones más viejas de moluscos gonocóricas (Fretter y Graham 1964), y el incremento de esta proporción de hembras con la talla podría explicarse por el crecimiento diferencial entre sexos, en el que las hembras destinan mayor energía al crecimiento que a la reproducción.

La talla de madurez sexual indicó que los machos maduraron a una menor LC que las hembras y alcanzaron una menor LC máxima. No existen más datos para poder realizar una comparación directa con *C. glaucum*; sin embargo, para otra especie morfológicamente similar, *C. edule*, de las costas de Francia, se registró una talla de primera madurez de alrededor de 20 mm (Dabouineau y Ponsero 2004), la cual es ligeramente mayor que nuestro registro para *C. glaucum*.

La madurez sexual de bivalvos se clasifica según sus propiedades microscópicas, tales como la presencia de gametos en las gónadas y el grado de su desarrollo (Kingston 1974, Keck *et al.* 1975), aunque a veces se puede determinar a través de propiedades macroscópicas, como por la apariencia y el color del tejido del pie. En especies de las familias Pectinidae, Mytilidae y Limidae, se puede determinar tanto el sexo como el grado de desarrollo gonádico por el color de las gónadas (Lubet 1959). Se desarrolló una nueva modificación de la escala de madurez gonádica para bivalvos con base en la clasificación aceptada por Boyden (1971), Wolowicz (1987) y Trotta y Cordisco (1998), tomando en consideración las propiedades macro y microscópicas. Es importante que esta clasificación permita la consideración simultánea de la oogénesis y la espermatogénesis, y permita distinguir la etapa postreproductiva. En caso de dificultades en la determinación del sexo, es común incluir una etapa adicional no identificada.

El ciclo reproductivo de los bivalvos generalmente presenta el siguiente patrón: un desarrollo progresivo de una condición en la cual no es posible diferenciar las gónadas, seguida por la diferenciación de las gónadas (gametogénesis y maduración de los gametos), hasta el desove (con expulsión parcial o completa de gametos), para luego regresar a una de las etapas anteriores (Boyden 1971). En el presente estudio se observó en *C. glaucum* un ciclo de maduración gonádica similar, comenzando con una proliferación gametogénica de las gónadas a principios de primavera (marzo), después de una fase de indeterminación sexual durante los meses fríos de invierno, y culminando con el desove en verano. Se ha informado de una secuencia de eventos similar en poblaciones de *C. glaucum* y *C. edule* de Inglaterra (Boyden 1971), Túnez (Zaouali 1974, 1975, 1980) e Italia (Matozzo y Marin 2007); sin embargo,

variations in the onset and intensity of spawning. The slight variations in temperature and the availability of nutrients could explain the long-lasting ripening and spawning stages as suggested in the literature (Vélez and Epifanio 1981, Bayne and Newel 1983, Joseph and Madhyastha 1984, Fournier 1992, Pouvreau *et al.* 2000).

For *C. glaucum*, seasonal changes in body weight were observed by Petersen (1958) and Wolowicz (1984). The fluctuations of CI may be a consequence of changes in the body weight (Giese and Pearse 1974). The highest values were recorded in spring and autumn, and the lowest in summer and winter. Our study confirms these observations. The increase in body weight during the spring and autumn months related to the development of the gonads. A great decrease in body weight was observed immediately after reproduction. This indicates that the reproductive cells were responsible for the fluctuations in body weight.

Several reports have been made attributing infections in Cardiidae species to trematode infestations throughout their area of distribution, including Germany (Lauckner 1971, Thieltges and Reise 2006), France (Desclaux 2003, Baudrimont *et al.* 2006), and Sweden (Jonsson and André 1992). Impact of the parasitic infections is more detailed for *C. edule* than for *C. glaucum*. Such trematode infections lead to impeded burrowing ability (Lauckner 1971), reduced growth (Wegeberg and Jensen 2003), and enhanced mortality (Jonsson and André 1992, Wegeberg and Jensen 1999, Desclaux *et al.* 2004, Thieltges 2006). At some sites, one of the conspicuous patterns observed was that the prevalence of infections was higher in adult cockles than in juveniles (Thieltges and Reise 2006). Our results confirm these findings. Here, the number of cockles with digenean infestations differed with size class, with a tendency for the prevalence to increase with cockle size. This can be explained mainly by the size and age of the cockles, with adults having experienced a longer exposure to parasite infective stages than juveniles.

Basic information on the size at first sexual maturity, sex ratio, seasonal gonadal changes, and infections of *C. glaucum* has been provided in detail. This baseline study can serve as reference for future research on marine invertebrates as environmental indicators of organic loading in estuarine systems, as well as for the future cultivation of *C. glaucum*. Further research is needed to obtain quantitative data of actual parasite loads in *C. glaucum* gonads from the study area and elucidate their impact on the reproductive cycle.

Acknowledgements

This work was undertaken with the aid of funds provided by INSTM (Sfax). Special thanks to the technical and supporting staff of INSTM for their assistance with field sampling and laboratory analyses. The authors are also grateful to the anonymous referees whose suggestions and comments improved the submitted manuscript.

Creek (1960) encontró que las gónadas inician la gametogénesis más temprano, durante los meses de invierno.

En este estudio, una de las características más evidentes del ciclo gametogénico de *C. glaucum* fue la ocurrencia simultánea de las distintas fases de desarrollo en ambos sexos durante casi todo el año. Se observaron individuos desarrollados sexualmente a lo largo de todo el año, excepto en enero y febrero (fase de reposo) cuando las gónadas de la mayoría de la población se encuentran inactivas. Se compararon los cambios en la biología reproductiva de *C. glaucum* entre zonas geográficas. Brock y Wolowicz (1994) mencionan que esta especie entra en la fase de madurez sexual una vez al año en el Mar Báltico y dos veces al año en el norte del Mar Mediterráneo. En *C. glaucum* de la Laguna de Lesina (sur de Italia), Trotta y Cordisco (1998) encontraron gónadas activas durante todo el año, mientras que en las lagunas de Túnez, Zaouali (1975) observó que esta especie desarrolla gónadas todo el año excepto durante un mes en otoño. Es común observar que una misma especie de una misma zona geográfica puede presentar diferencias en el ciclo reproductivo de un sitio a otro. Esto podría explicarse por la variabilidad ambiental (temperatura, salinidad, disponibilidad de alimento, etc.) relacionada con la definición y el control de la gametogénesis (Lubet y Mann 1987, Lubet 1991).

La actividad gametogénica en la población bajo estudio estuvo relacionada con el incremento en la temperatura del agua. La inactividad sexual podría coincidir con un periodo de baja temperatura en la zona de estudio. En general se sabe que los bivalvos presentan considerable variación en sus hábitos gametogénicos (Stephen 1980, Thorarinsdottir 1993). Las diferencias en cuanto al tiempo en que ocurre la gametogénesis o el desove de una especie a lo largo de un intervalo latitudinal están asociadas con el hecho de que las temperaturas críticas se presentan en diferentes momentos (Hesselman *et al.* 1989). Según Wada *et al.* (1995), el ciclo gametogénico de bivalvos puede verse influenciado por variaciones en factores ambientales como la temperatura y la disponibilidad de alimento, especialmente por la primera. Asimismo, Jaramillo y Navarro (1995) sugieren que el desove puede ser inducido por una combinación de factores internos y ambientales, y que su interacción puede cambiar temporalmente, produciendo variaciones anuales en el inicio y la intensidad del desove. Las pequeñas variaciones en la temperatura y disponibilidad de nutrientes podrían explicar las largas fases de madurez y desove, tal y como se ha sugerido en la literatura (Vélez y Epifanio 1981, Bayne y Newel 1983, Joseph y Madhyastha 1984, Fournier 1992, Pouvreau *et al.* 2000).

Petersen (1958) y Wolowicz (1984) observaron cambios estacionales en el peso corporal de *C. glaucum*. Las fluctuaciones del IC pueden ser una consecuencia de los cambios en el peso corporal (Giese y Pearse 1974). Los valores más altos se registraron en primavera y otoño, y los más bajos en verano e invierno. Nuestro estudio confirma estas observaciones. El incremento en peso corporal durante la primavera y

References

- Ansell AD. 1961. Reproduction, growth and mortality of *Venus striatula* (Da Costa) in Kames Bay, Millport. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 41: 191–215.
- Baudrimont M, De Montaudouin X, Palvadeau A. 2006. Impact of digenean parasite infection on metallothionein synthesis by the cockle (*Cerastoderma edule*): A multivariate field monitoring. *Mar. Pollut. Bull.* 52: 494–502.
- Bayne BL, Newel RC. 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In: Saleuddin ASM, Wilbur KM (eds.), *The Mollusca*. Academic Press, London, pp. 407–515.
- Boyden CR. 1971. A comparative study of the reproductive cycles of the cockles *Cerastoderma edule* and *C. glaucum*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 51: 605–622.
- Boyden CR, Russell PJC. 1972. The distribution and habitat range of a brackish water cockle *Cardium* (*Cerastoderma*) in the British Isles. *J. Anim. Ecol.* 41: 719–734.
- Brock V. 1991. An interdisciplinary study of evolution in the cockles *Cardium* (*Cerastoderma*) *edule*, *C. glaucum*, and *C. lamarcki*. Vestjysk Forlag, Vinderup, Denmark.
- Brock V, Christiansen G. 1989. Evolution of *Cardium* (*Cerastoderma*) *edule*, *C. lamarcki*, and *C. glaucum*: Studies of DNA-variation. *Mar. Biol.* 102: 505–511.
- Brock V, Wolowicz M. 1994. Comparisons of European populations of the *Cerastoderma glaucum*/*C. lamarcki* complex based on reproductive physiology and biochemistry. *Oceanol. Acta* 17: 97–103.
- Choi YH, Chang YJ. 2003. Gametogenic cycle of the transplanted-cultured pearl oyster, *Pinctada fucata martensii* (Bivalvia: Pteriidae) in Korea. *Aquaculture* 220: 781–790.
- Creek GA. 1960. The development of the lamellibranch (*Cardium edule*). *Proc. Zool. Soc. Lond.* 135: 243–260.
- Dabouineau L, Ponsero A. 2004. Synthèse sur la biologie des coques *Cerastoderma edule*. Réserve Naturelle Baie de St-Brieuc, 16 pp.
- Desclaux C. 2003. Interactions hôtes-parasites: Diversité, mécanismes d'infestation et impact des trématodes digènes sur les coques *Cerastoderma edule* (mollusque bivalve) en milieu lagunaire macrotidal. Ph.D. thesis, Univ. Bordeaux.
- Desclaux C, De Montaudouin X, Bachelet G. 2004. Cockle (*Cerastoderma edule*) population mortality: The role of the digenean parasite *Himasthla quissetensis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 279: 141–150.
- Fournier ML. 1992. The reproductive biology of the tropical rocky oyster (*Ostrea iridescens*) (Bivalvia: Ostreidae) on the Pacific coast of Costa Rica. *Aquaculture* 101: 371–378.
- Fretter V, Graham A. 1964. Reproduction. In: Wilbur KM (ed.), *Physiology of Mollusca*. Academic Press, New York, pp. 127–164.
- Giese AC, Pearse JS. 1974. Introduction: General principles. In: Giese AC, Pearse JS (eds.), *Reproduction of Marine Invertebrates*. Academic Press, New York, pp. 1–49.
- Gontikaki E, Antoniadou C, Chintiroglou CC. 2003. Population structure of *Cerastoderma glaucum* and *Abra ovata* in Vouliagmeni Lagoon (Attiki). *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 83: 1095–1097.
- Hesselman DM, Barber BJ, Blake NJ. 1989. The reproductive cycle of adult hard clams, *Mercenaria* spp., in the Indian River Lagoon, Florida. *J. Shellfish Res.* 8: 43–49.
- Jaramillo R, Navarro J. 1995. Reproductive cycle of the Chilean ribbed mussel *Aulacomya ater* (Molina, 1982). *J. Shellfish Res.* 14: 165–171.
- Jonsson PR, André C. 1992. Mass mortality of the bivalve *Cerastoderma edule* on the Swedish west coast by infestation with el otoño estuvo relacionado con el desarrollo de las gónadas. Inmediatamente después de la reproducción se observó una gran reducción en peso corporal. Esto indica que las células reproductivas fueron responsables de las fluctuaciones en el peso corporal.
- Varios trabajos han atribuido las infecciones en especies de la familia Cardiidae a infestaciones de tremátodos a lo largo de su área de distribución, incluyendo en Alemania (Lauckner 1971, Thieltges y Reise 2006), Francia (Desclaux 2003, Baudrimont *et al.* 2006) y Suecia (Jonsson y André 1992). Existe información más detallada sobre el impacto de las infecciones parasíticas en *C. edule* que en *C. glaucum*. Tales infecciones restringen su capacidad para excavar (Lauckner 1971) y su crecimiento (Wegeberg y Jensen 2003), e incrementan su mortandad (Jonsson y André 1992, Wegeberg y Jensen 1999, Desclaux *et al.* 2004, Thieltges 2006). Una característica importante observada en algunos sitios es que la prevalencia de las infecciones resultó mayor en los individuos adultos que en los juveniles (Thieltges y Reise 2006). Esto se vió reflejado en nuestros resultados, ya que el número de especímenes infectados por tremátodos digéneos difirió con la clase de talla, tendiendo a incrementar con la talla. Esta mayor prevalencia podría explicarse debido a que los adultos, de mayor talla y edad, han estado expuestos durante más tiempo a las etapas parasíticas infecciosas que los juveniles.
- En este trabajo se ha generado información básica detallada sobre la talla de primera madurez, la razón de sexos, los cambios gonádicos estacionales y las infecciones de *C. glaucum*. Este estudio de línea base puede servir de referencia para futuras investigaciones sobre invertebrados marinos útiles como indicadores del impacto ambiental de cargas orgánicas en sistemas estuarinos, así como para el futuro cultivo de *C. glaucum*. Se requieren estudios adicionales para obtener datos cuantitativos de la presencia de parásitos en las gónadas de *C. glaucum* de la zona de estudio y determinar su impacto en el ciclo reproductivo.

Agradecimientos

Este trabajo recibió apoyo financiero del INSTM (Sfax). Se agradece al personal técnico y de apoyo su ayuda en el campo y el laboratorio, así como a los revisores anónimos cuyas sugerencias y comentarios ayudaron a mejorar el manuscrito sometido.

Traducido al español por Christine Harris.

the digenean trematode *Cercaria cerastodermae* I. *Ophelia* 36: 151–157.

Joseph MM, Madhyastha MN. 1984. Annual reproductive cycle and sexuality of the oyster *Crassostrea madrasensis* (Preston). *Aquaculture* 40: 223–231.

Keck RT, Maurer D, Lind H. 1975. A comparative study of the hard clam gonad development cycle. *Biol. Bull.* 148: 243–258.

Kingston PF. 1974. Studies on the reproductive cycles of *Cardium edule* and *C. glaucum*. *Mar. Biol.* 28: 317–323.

- Kobina Y. 1986. Observations on byssus systems in the spat of *Cerastoderma glaucum* and *C. edule*. J. Mar. Biol. Assoc. UK 66: 277–292.
- Labourg PJ, Lasserre G. 1980. Dynamique des populations de *Cerastoderma glaucum* dans une lagune aménagée de la région d'Arcachon. Mar. Biol. 60: 147–157.
- Lauckner G. 1971. Zur Trematodenfauna der Herzmuscheln *Cardium edule* und *Cardium Lamarcki*. Helgol. Wiss. Meeresunters. 22: 377–400.
- Lubet P. 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés (mollusques bivalves). Rev. Trav. Inst. Pêches Marit. 23: 387–548.
- Lubet P. 1991. Reproduction des mollusques. In: Barnabé G (coord.), Bases Biologiques de l'Aquaculture. Tec et Doc, Lavoisier, pp. 167–203.
- Lubet P, Mann R. 1987. Les différentes modalités de la reproduction chez les mollusques bivalves. Haliotis 16: 181–195.
- Matozzo V, Marin MG. 2007. First evidence of altered vitellogenin-like protein levels in clam *Tapes philippinarum* and in cockle *Cerastoderma glaucum* from the Lagoon of Venice. Mar. Pollut. Bull. 55: 494–504.
- Paulo V, Belisandra L, Margarida C, Miguel BG. 2008. Gametogenic cycle of *Hexaplex (Trunculariopsis) trunculus* (Gastropoda: Muricidae) in the Ria Formosa lagoon (Algarve coast, southern Portugal). J. Mar. Biol. Assoc. UK 88: 321–329.
- Petersen GH. 1958. Notes of the growth and biology of the different *Cardium* species in Danish brackish water areas. Medd. Danm. Fisk. Havunders. 2: 1–31.
- Pouvreau S, Gangnery A, Tiapari J, Lagarde F, Garnier M, Bodoy A. 2000. Gametogenic cycle and reproduction effort of the tropical blacklip pearl oyster (*Pinctada margaritifera*) (Bivalvia: Pteriidae), cultivated in Taxapoto atoll (French Polynesia). Aquat. Living Resour. 13: 37–48.
- Ramón M, Amor MJ. 2002. Reproductive cycle of *Bolinus brandaris* and penis and genital duct size variations in a population affected by imposex. J. Mar. Biol. Assoc. UK 82: 435–442.
- Rygg B. 1970. Studies on *Cerastoderma edule* (L.) and *Cerastoderma glaucum* (Poiret). Sarsia 4: 65–80.
- Stephen D. 1980. The reproductive biology of the Indian oyster *Crassostrea madrasensis* (Perston). I. Gametogenic pattern and salinity. Aquaculture 21: 139–146.
- Thieltges DW. 2006. Parasite induced summer mortality in the cockle *Cerastoderma edule* by the trematode *Gymnophallus choledocus*. Hydrobiologia 559: 455–461.
- Thieltges DW, Reise K. 2006. Metazoan parasites in intertidal cockles *Cerastoderma edule* from the northern Wadden Sea. J. Sea Res. 56: 284–293.
- Thorarinsdottir GG. 1993. The Iceland scallop, *Chlamys islandica* (OF Muller), in Breidafjörður, West Iceland. II. Gamete development and spawning. Aquaculture 110: 87–96.
- Tirado C, Rodríguez de la Rúa A, Brusón, MA, López JI, Salas C, Márquez I. 2002. La reproducción de bivalvos y gasterópodos de interés pesquero en Andalucía. Consejería de Agricultura y Pesca, Junta de Andalucía, Huelva.
- Trotta P, Cordisco CA. 1998. Gonadal maturation, conditioning, and spawning in the laboratory and maturation cycle in the wild of *Cerastoderma glaucum* Bruguière. J. Shellfish Res. 17: 919–923.
- Vélez A, Epifanio CE. 1981. Effects of temperature and ration on gametogenesis and growth in the tropical mussel (*Perna perna* L.). Aquaculture 22: 21–26.
- Wada KT, Komaru A, Ichimura Y, Kurosaki H. 1995. Spawning peak occurs during winter in the Japanese subtropical population of the pearl oyster, *Pinctada fucata fucata* (Gould 1850). Aquaculture 133: 207–214.
- Walne PR. 1976. Experiments on the culture in the sea of the butterflyfish *Venerupis decussata* L. Aquaculture 8: 371–381.
- Wegeberg AM, Jensen KT. 1999. Reduced survivorship of *Himasthla* (Trematode, Digenea): Infected cockles (*Cerastoderma edule*) exposed to oxygen depletion. J. Sea Res. 42: 325–331.
- Wegeberg AM, Jensen KT. 2003. *In situ* growth of juvenile cockles, *Cerastoderma edule*, experimentally infected with larval trematodes (*Himasthla interrupta*). J. Sea Res. 50: 37–43.
- Wolowicz M. 1984. *Cardium glaucum* (Poiret 1789) population from Gdansk Bay (Baltic Sea). Pol. Arch. Hydrobiol. 31: 33–44.
- Wolowicz M. 1987. A comparative study of a reproductive cycle of cockles *Cardium glaucum* (Poiret 1789) and *C. hauniense* (Petersen, Russell 1971) (Bivalvia), from Gdansk Bay. Pol. Arch. Hydrobiol. 34: 91–105.
- Zaouali J. 1974. Les peuplements malacologiques dans les biocénoses lagunaires tunisiennes. Etude de l'espèce pionnière *Cerastoderma glaucum* Poiret. Ph.D. thesis, University of Caen, France.
- Zaouali J. 1975. Etude du cycle sexuel de *Cerastoderma glaucum* dans les deux lagunes hyperhalines tunisiennes: Lac de Tunis et Mer de Bou Grara. Rapp. Comm. Int. Mer Medit. 23: 79–80.
- Zaouali J. 1980. Étude du cycle sexuel de *Cerastoderma glaucum* (Poiret 1789) (Bivalvia, Eulamellibranchia, Cardiidae) dans la Mer de Bou Ghrara (Tunisie). Arch. Inst. Pasteur Tunis 57: 281–295.
- Zar JH. 1996. Biostatistical Analysis. 3rd ed. Prentice-Hall, New Jersey, 662 pp.

Recibido en diciembre de 2008;
aceptado en marzo de 2009.