Direction du Centre de Nantes/Département Océanographie et Dynamique des Écosystèmes

Unité Littoral/LER Arcachon - Anglet
Florence Sanchez • Nathalie Caill-Milly

Université du Pays Basque (UPV/EHU) – Station Marine de Plentzia (PIE UPV/EHU)
Tifanie Briaudeau • Denis Benito • Pamela Ruiz • Urtzi Izagirre

Août 2022 – ODE/LITTORAL/LERAR 22.013

DÉTERMINATION DE LA TAILLE DE PREMIÈRE MATURITÉ SEXUELLE DE LA PALOURDE JAPONAISE (*RUDITAPES PHILIPPINARUM*) DU BASSIN D'ARCACHON

Fiche documentaire

Titre du rapport : - Détermination de la taille de première maturité sexuelle de la palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum*) du bassin d'Arcachon	
Référence interne : R.ODE/LITTORAL/LER AR 22.013 **Diffusion :** libre (internet) **X** restreinte (intranet) interdite (confidentielle)	**Date de publication :** Août 2022 **Version :** 1.0.0 **Référence de l'illustration de couverture** Florence Sanchez © Ifremer **Langue(s) : français**

Résumé : La taille de première maturité sexuelle SL_{50} (taille à partir de laquelle 50 % des individus sont matures) de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* n'était pas connue pour le bassin d'Arcachon. Elle a été déterminée à partir de l'analyse histologique d'un échantillonnage conséquent d'individus (1420 palourdes) provenant de quatre sites distincts intra-bassin et réalisé au moment où la majorité des individus étaient matures entre juin et août 2021. Au total, 1238 individus de taille comprise entre 10 et 41 mm, ont été considérés pour l'estimation de la SL_{50} (453 mâles, 405 femelles et 380 indifférenciés). Les stades de développement des gonades ont été déterminés selon la nomenclature établie par Drummond et al. (2006) et Moura et al. (2018) qui décrivent 6 stades différents : stade 0 (Inactif ou repos sexuel), stade 1 (Développement précoce), stade 2 (Développement tardif), stade 3 (Maturité), stade 4 (Ponte partielle), stade 5 (Ponte et dégénérescence). Sur l'ensemble des échantillons provenant des quatre sites du bassin d'Arcachon, les pourcentages d'individus immatures (stades 0, 1 et 2) et matures (stades 3, 4 et 5) sont respectivement de 46 % et de 54 % et la SL_{50} est estimée à 26,7 mm (intervalle de confiance 26,2 – 27,2 mm). Elle s'établit à 24,5 mm pour les femelles et à 21,6 mm pour les mâles. D'un point de vue spatial (sites considérés séparément), les valeurs estimées de la SL_{50} varient, avec une valeur minimale de 25,0 mm pour l'Île aux Oiseaux et une valeur maximale de 28,0 mm pour Andernos. Nos résultats mettent également en évidence que la quasi-totalité des palourdes de longueur inférieure à 20 mm n'était pas mature. Les données collectées et analysées dans cette étude permettent de mieux appréhender le fonctionnement de la population de palourdes du bassin d'Arcachon et de le comparer à ceux d'autres sites. La mise en œuvre de mesures de gestion à l'intérieur du bassin d'Arcachon s'appuie sur un socle de connaissances sur les traits de vie biologiques et sur celles relatives à la pêcherie. En matière de stratégies de conservation, l'estimation de la SL_{50} de la palourde japonaise pour le bassin d'Arcachon va permettre d'apporter à la Commission Européenne des éléments manquants pour considérer une révision de la Taille Minimale de Référence de Conservation (TMRC) pour cette espèce.

Abstract: The size at first sexual maturity SL_{50} [size at which 50% of individuals are mature] of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* was unknown for the Arcachon Bay. It was determined from histological analysis of a large sample of individuals (1420 clams) from four distinct intra-basin sites and carried out when most individuals were mature between June and August 2021. A total of 1238 individuals ranging in size from 10 to 41 mm were considered for the SL_{50} estimate (453 males, 405 females and 380 indeterminate). Gonadal maturity stages were determined according to the nomenclature established by Drummond et al. (2006) and Moura et al. (2018), which describe 6 different stages: stage 0 (Inactive or resting), stage 1 (Early Active), stage 2 (Late Active), stage 3 (Maturity), stage 4 (Partial Spent), stage 5 (Spent and Resorbing). The percentages of immature (stages 0, 1 and 2) and mature (stages 3, 4 and 5)

individuals are 46% and 54% respectively. The SL_{50} of the entire sample was estimated at 26.7 mm (confidence intervals 26.2 - 27.2 mm). It was 24.5 mm for females and 21.6 mm for males. Spatially, the estimated SL_{50} values vary, with a minimum of 25.0 mm for Île aux Oiseaux and a maximum of 28.0 mm for Andernos. Our results also show that the clams from a shell length less than 20 mm were not mature. The data analysed in this study allow a better understanding of the functioning of the clam population in the Arcachon Bay and a comparison with other sites. The implementation of management measures within the Arcachon Bay relies on both biological traits and fishery knowledge. Regarding management implications, the estimated SL_{50} for Manila clam from Arcachon Bay constitutes additional element for the European Commission to consider a revision of the Minimum Conservation Reference Size (MCRS) for this species.

Mots-clés : reproduction, histologie, SL_{50}, *Ruditapes philippinarum*, bassin d'Arcachon

Key words: reproduction; histology, SL_{50}, *Ruditapes philippinarum*; Arcachon Bay

Comment citer ce document :
Sanchez, F., Caill-Milly, N., Briaudeau, T., Benito, D., Ruiz, P., Izagirre, U., 2022. Détermination de la taille de première maturité sexuelle de la palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum*) du bassin d'Arcachon. Rapport Ifremer ODE/LITTORAL/LERAR 22.013, 27 p.

Disponibilité des données de la recherche : LERAR

Commanditaire du rapport : CRPMEM NA

Nom / référence du contrat : 21/1002398
Rapport intermédiaire
Rapport définitif **X**

Projets dans lesquels ce rapport s'inscrit (programme européen, campagne, etc.) : ACOPALBA P305-0122 et Biomasse Palourde P305-0057

Auteur(s) / adresse mail	**Affiliation / Direction / Service, laboratoire**
Florence Sanchez / florence.sanchez@ifremer.fr	ODE/LITTORAL/LER AR
Nathalie Caill-Milly / nathalie.caill.milly@ifremer.fr (correspondant)	ODE/LITTORAL/LER AR
Tifanie Briaudeau / tifanie.briaudeau@ehu.eus	UPV/EHU
Denis Benito / denis.benito@ehu.eus	PIE UPV/EHU
Pamela Ruiz / pamela.ruiz@ehu.eus	PIE UPV/EHU
Urtzi Izagirre / urtzi.izagirre@ehu.eus	PIE UPV/EHU

Encadrement(s) : Elvire Antajan

Destinataires : CRPMEM NA, CDPMEM33, CNPMEM, FFP

Validé par : Elvire Antajan, Stéphane Pouvreau, Carine Sauger

Remerciements

Pour mener à bien ce travail, les échantillons de palourdes proviennent de deux sources.

D'une part, des prélèvements ont été réalisés spécifiquement dans le cadre du projet ACOPALBA. Nous remercions les pêcheurs à pied professionnels qui ont été volontaires pour effectuer ces prélèvements sur leur secteur de pêche dans le bassin d'Arcachon : Ankh Geyre, Kévin Bermudez, Délia Bernardi, Maud Vial, Brice Bernardi et David Lamourous.

Le projet ACOPALBA bénéficie du soutien financier :
- de France Filière Pêche - FFP ;
- du Comité National des Pêches Maritimes et des Élevages Marins - CNPMEM ;
- du Comité Régional des Pêches Maritimes et des Élevages Marins – Nouvelle-Aquitaine – CRPMEM NA ;
- du Comité Départemental des Pêches Maritimes et des Élevages Marins de Gironde - CDPMEM33 ;
- de l'Ifremer.

D'autre part, une autre partie des échantillons provient de la campagne de suivi de la population de palourde japonaise qui s'est déroulée en mai-juin 2021 dans le bassin d'Arcachon.

Cette campagne a bénéficié du soutien financier :
- du DLAL-FEAMP Développement Local mené par les Acteurs Locaux - Fonds Européen pour les Affaires Maritimes et la Pêche du bassin d'Arcachon - Val de l'Eyre ;
- de la Région Nouvelle-Aquitaine ;
- du Comité Départemental des Pêches Maritimes et des Élevages Marins de Gironde - CDPMEM33 ;
- de l'Ifremer.

Nous remercions Carine Sauger de l'Ifremer Port en Bessin pour les informations communiquées au sujet des travaux sur la taille de première maturité sexuelle chez les poissons. Nos remerciements s'adressent aussi à Stéphane Pouvreau de l'Ifremer Argenton pour les connaissances partagées sur la physiologie de la reproduction des bivalves. Nous remercions également Claire Kermorvant pour son aide dans les scripts R. Enfin, nous remercions Elvire Antajan, Stéphane Pouvreau et Carine Sauger pour la relecture de ce rapport.

Sommaire

1 INTRODUCTION 1

1.1 CONTEXTE DE L'ETUDE 1
1.2 CONSIDERATIONS GENERALES SUR LA REPRODUCTION 2

2 MATERIELS ET METHODES 4

2.1 METHODE DE PRELEVEMENT 4
2.1.1 Pêches à pied par des professionnels 4
2.1.2 Campagne de suivi de la population de palourde japonaise 4
2.2 TRAITEMENT DES ECHANTILLONS 5
2.2.1 Mesures biométriques 5
2.2.2 Détermination de la taille de première maturité sexuelle 5
2.2.2.1 Procédure histologique 5
2.2.2.2 Identification des stades de maturité 7
2.3 ANALYSE DES DONNEES 8
2.3.1 Stades de maturité des palourdes 8
2.3.2 Taille de première maturité sexuelle 8

3 RESULTATS 9

3.1 STADES DE MATURITE IDENTIFIES 9
3.2 TAILLE DE PREMIERE MATURITE SEXUELLE SL_{50} 13

4 DISCUSSION 14

Bibliographie 18

1 Introduction

1.1 Contexte de l'étude

Introduite dans les années 1970 en France à des fins de vénériculture, la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* a rapidement colonisé différents milieux naturels. Elle supplante aujourd'hui la palourde européenne *Ruditapes decussatus* au sein de certains gisements de la côte atlantique (de Montaudouin et al., 2016). Parmi ces gisements, celui du bassin d'Arcachon est aujourd'hui exploité par une quarantaine d'entreprises de pêche. La pêche y est pratiquée à pied, à marée basse. Ce gisement bénéficie de campagnes de suivi régulières depuis le début des années 2000 et un cadre de gestion de la pêcherie a été mis en place en parallèle (Caill-Milly et al., 2021). Si la biomasse totale est plus ou moins stable ces dix dernières années, la fraction exploitable est marquée par un niveau en nette diminution (Sanchez et al., 2021).

Des travaux scientifiques sur cette espèce ont mis en évidence des spécificités du gisement du bassin d'Arcachon. En particulier, la croissance individuelle diffère fortement de celles d'autres zones ; elle est ralentie à partir d'une trentaine de millimètres. Les palourdes du bassin d'Arcachon semblent par ailleurs être beaucoup moins allongées et de forme plus « globuleuse »[1] que celles d'autres sites, y compris en Europe (Caill-Milly et al., 2012 ; Caill-Milly et al., 2014).

Dans ces conditions, les pêcheurs à pied professionnels estiment que la Taille Minimale de Référence de Conservation (TMRC) de 35 mm[2] n'est pas adaptée à la dynamique de la pêcherie du bassin d'Arcachon et qu'elle pourrait être révisée. Durant le 2nd semestre 2020, sous l'impulsion de la France, et après saisine de l'Ifremer par l'ex Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture (DPMA), le groupe d'États membres des eaux occidentales sud a envoyé une Recommandation Conjointe (RC) à la Commission Européenne (CE) pour diminuer la TMRC de la palourde japonaise à 32 mm dans le bassin d'Arcachon. Au printemps 2021, le comité d'avis de la CE, le Comité Scientifique, Technique et Économique des Pêches (CSTEP), a rendu un avis défavorable sur cette révision de la TMRC, indiquant que la taille de première maturité sexuelle de la palourde japonaise était inconnue pour le bassin d'Arcachon et que les mesures de gestion et de suivi de la pêcherie n'ont pas été détaillées dans la RC.

Pour répondre aux lacunes invoquées par le CSTEP et resoumettre une demande en 2022, un projet a donc été déposé à l'appel à projets « enjeux immédiats » de France Filière Pêche (FFP). Ce projet est porté par le Comité Régional des Pêches Maritimes et des Élevages Marins de Nouvelle-Aquitaine (CRPMEM NA), le Comité Départemental des Pêches Maritimes et des Élevages Marins de Gironde (CDPMEM 33), le Comité National des Pêches Maritimes et des Élevages Marins (CNPMEM) et l'Ifremer LER AR. Les partenaires ont sélectionné la Station Marine de Plentzia (Université du Pays Basque, Espagne) en tant que prestataire pour les analyses histologiques de l'étude. Sont aussi associés à ce projet : l'ex Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture (DPMA) devenue la Direction Générale des Affaires Maritimes, de la Pêche et de l'Aquaculture (DGAMPA), la Direction Inter-Régionale de la Mer Sud-Atlantique (DIRM SA) et la Direction Départementale des Territoires et de la Mer de Gironde (DDTM 33).

---

[1] Les pêcheurs utilisent le terme de « boudeuse »

[2] Pour la palourde japonaise, la TMRC s'applique à la longueur antéropostérieure de la coquille. Cette taille, fixée au niveau européen, diffère selon les zones et a également varié dans le temps. Pour les zones 1 à 5, qui incluent les eaux de l'Atlantique Nord, de la Manche et de la mer du Nord, sauf Skagerrak / Kattergat, la taille était de 40 mm de 1998 à 2008 et a été réduite à 35 mm depuis 2008 (CE Règlement n° 40/2008 prévoyant une dérogation au règlement CE n° 850/1998).

Le projet, qui s'intitule ACOPALBA (**A**mélioration des **CO**nnaissances sur la **PAL**ourde japonaise et la pêcherie associée dans le **B**assin d'**A**rcachon), a comme principal objectif de déterminer la taille de première maturité sexuelle de la palourde japonaise et sa variabilité spatiale intra-bassin. Pour ce faire, la grandeur à estimer est la SL_{50} ; elle représente la taille à partir de laquelle 50 % des individus sont matures. Le 2nd objectif est de rédiger une synthèse des mesures de suivi du stock et de la gestion de la pêcherie depuis les années 1990.

Ce rapport concerne le premier objectif du projet ACOPALBA.

1.2 Considérations générales sur la reproduction

Espèce gonochorique (les sexes sont séparés), la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* est considérée comme sexuellement mature à partir d'une longueur de coquille d'une vingtaine de millimètres (Holland & Chew, 1974). Une augmentation de la production des gonades avec l'âge est observée chez une espèce proche, la palourde européenne *Ruditapes decussatus* (Urrutia et al., 1999), tout comme chez de nombreux bivalves. En milieu contrôlé, une augmentation concomitante du nombre d'œufs à celle de la longueur des individus a été décrite par Chung et al. (2001) pour *Ruditapes philippinarum*. Au Japon en milieu naturel, une quantification de la fécondité en fonction de la taille a été étudiée par Hasegawa et al. (2014) avec des effets site et année.

Le déroulement (temporalité, nombre de pontes) du cycle reproducteur est variable, non seulement d'un site géographique à un autre, mais également à l'échelle interannuelle sur un même site (Ponurovsky & Yakovlev, 1992 ; Miyawaki & Sekiguchi, 1999 ; Dang, 2009). La gamétogénèse dure deux à cinq mois (Binias, 2013). Plusieurs pontes peuvent être observées au cours d'une même année, mais elles sont généralement au nombre d'une ou deux. Sur la côte atlantique, la ponte principale est décrite entre fin août et début septembre. Elle est en général synchrone mais il peut se produire des phénomènes de pontes asynchrones et/ou partielles (tous les individus ne pondent pas en même temps et certains émettent partiellement leurs gamètes) (Laruelle et al., 1994 ; Delgado & Pérez Camacho, 2007). Quatre principaux facteurs environnementaux sont connus pour influer sur la gamétogénèse *(i.e.* maturation) et la ponte : la température, la photopériode, la disponibilité en ressources trophiques et la salinité (Devauchelle, 1990 ; Toba & Miyama, 1995 ; Le Pennec & Benninger, 2000 ; Delgado & Pérez Camacho, 2007 ; Uddin et al., 2012). Ces facteurs exogènes interagissent avec des facteurs endogènes (types neuronal et hormonal) au sein de l'organisme (Choi et al., 2005).

Pour le bassin d'Arcachon, les travaux sur le cycle reproducteur de la palourde japonaise sur 4 sites d'étude nommés « Île aux Oiseaux », « Andernos », « Lanton » et « Gujan » (cf Fig. 3) indiquent un déroulement en adéquation avec les observations rapportées depuis d'autres sites (Laruelle et al., 1994), la population du bassin d'Arcachon pondant une à deux fois par an, à des dates et à une fréquence variant spatialement à l'échelle kilométrique (Dang, 2009 ; Binias, 2013). Sur ce bassin, la gamétogénèse débute en mars lorsque la température du sédiment avoisine les 10-12°C (Dang, 2009). Les gonades commencent à être matures en avril-mai lorsque les températures du sédiment sont comprises entre 14,5°C et 18,0°C. En 2006 et en 2007, la majorité des individus étaient matures durant trois mois, de mai à juillet à Gujan et à l'Île aux Oiseaux et de juin à août à Andernos et à Lanton (Fig. 1). Les pontes surviennent pour des températures du sédiment variant entre un minimum de 18,5°C et un maximum de 25,6°C. Les périodes de frai diffèrent selon les sites et les années avec un délai d'un mois minimum entre les sites les moins internes (Andernos, Gujan et l'Île aux Oiseaux) et celui le plus interne, Lanton [Dang (2009)] (Tab. 1 et Fig. 2).

Tableau 1. Connaissances sur la reproduction sur 4 sites du bassin d'Arcachon entre 2006 et 2007 (Dang, 2009).

Sites	Début de la gamétogénèse	Maturation	Ponte	Nombre de pontes observé
Andernos	Mars	Juin-août	Juin → Octobre	1 ou 2
Lanton	Avril	Juin-août	Juillet → Septembre	1
Gujan	Mars	Mai-juillet	Juin → Août	1
Île aux Oiseaux	Mars	Mai-juillet	Mai → Août	2

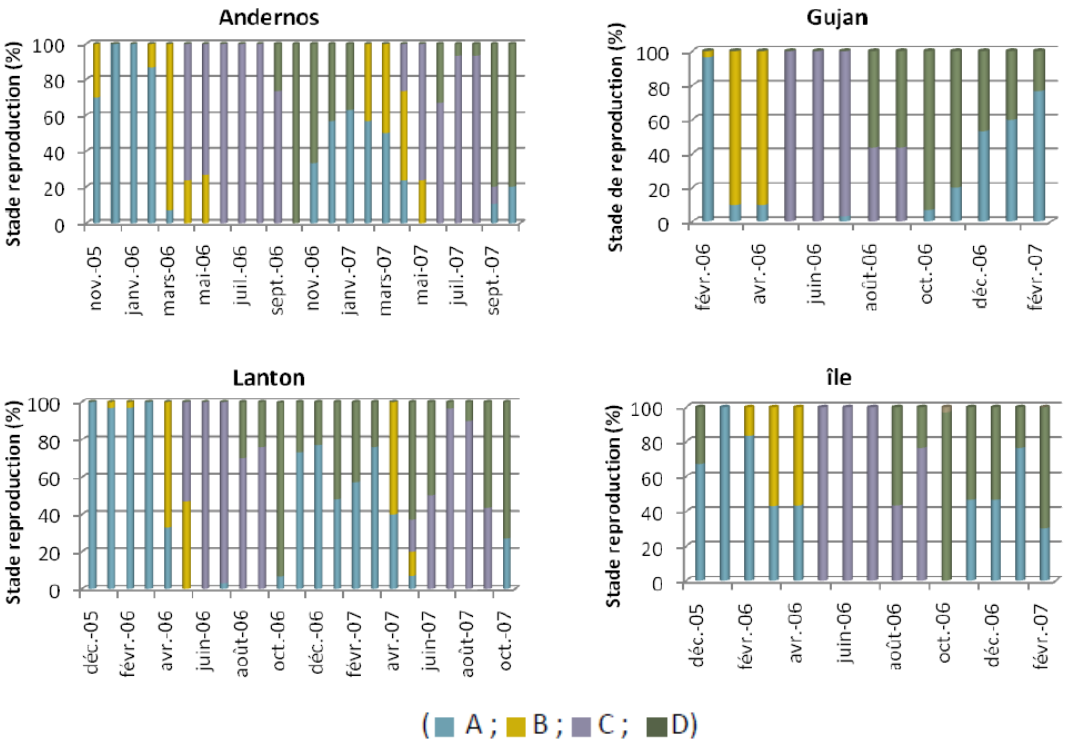


Figure 1. État de maturation des gonades selon l'échelle macroscopique de Lucas (1965) de *Ruditapes philippinarum* pour le bassin d'Arcachon (source : Dang, 2009). Chaque mois, 30 palourdes de 30 à 40 mm ont été prélevées. A : Gonade non développée, stade non déterminable ; B : Gonade en début de développement ; C : Gonade blanche et gonflée, palourde prête à pondre ; D : Gonade flasque et ridée, ponte passée. Le passage du stade C au stade D indique la période de ponte.

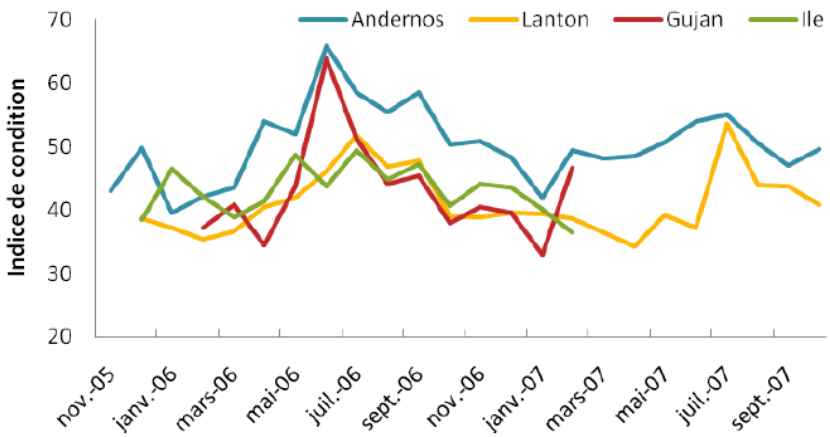


Figure 2. Indice de condition de *Ruditapes philippinarum* sur 4 sites du bassin d'Arcachon de novembre 2005 à septembre 2007 (source : Dang, 2009). L'indice de condition est une indication sur l'état physiologique général de la palourde, obtenu par le rapport de la masse sèche de chair (mg) sur la masse sèche de coquille (g). La maturation conduit à un gain de chair qui se traduit par une augmentation de l'indice de condition qui est maximal avant la ponte.

2 Matériels et méthodes

Les données sont issues à la fois de pêches à pied opérées par des pêcheurs professionnels et de la campagne de suivi de la population de palourde japonaise réalisée en mai-juin 2021 (Sanchez et al., 2021).

2.1 Méthode de prélèvement

2.1.1 Pêches à pied par des professionnels

Des pêcheurs professionnels à pied ont été mobilisés pour prélever des palourdes sur leur zone de pêche. Les tailles ciblées étaient comprises entre 17 et 40 mm. Ces prélèvements se sont déroulés entre juin et août 2021, période correspondant à l'activité sexuelle la plus importante décrite par Dang (2009). Au total, 4 secteurs de pêche ont été échantillonnés, les mêmes que ceux identifiés dans la thèse de Cécile Dang (2009) : Île aux Oiseaux, Andernos, Lanton et Gujan (Fig. 3). Les palourdes ont été prélevées à la main à marée basse. Pour réaliser ces pêches, les professionnels ont reçu l'autorisation spécifique et ponctuelle de la Direction Inter-Régionale de la Mer Sud-Atlantique (DIRM SA).

2.1.2 Campagne de suivi de la population de palourde japonaise

Durant la campagne de suivi réalisée en mai-juin 2021, des palourdes ont été prélevées le 7 juin 2021 sur le secteur de l'Île aux Oiseaux pour les besoins de cette étude (Fig. 3). Ces prélèvements ont été réalisés avec une benne Hamon (Fig. 4). Cet engin permet de récolter des espèces profondément enfouies comme la palourde qui se répartit à des profondeurs comprises entre 7 et 12 cm (Le Treut, 1986). Les prélèvements ont été rincés et tamisés sur deux tables de tri composées de trois tamis de maille carrée de 20, 10 et 5 mm (Fig. 4).

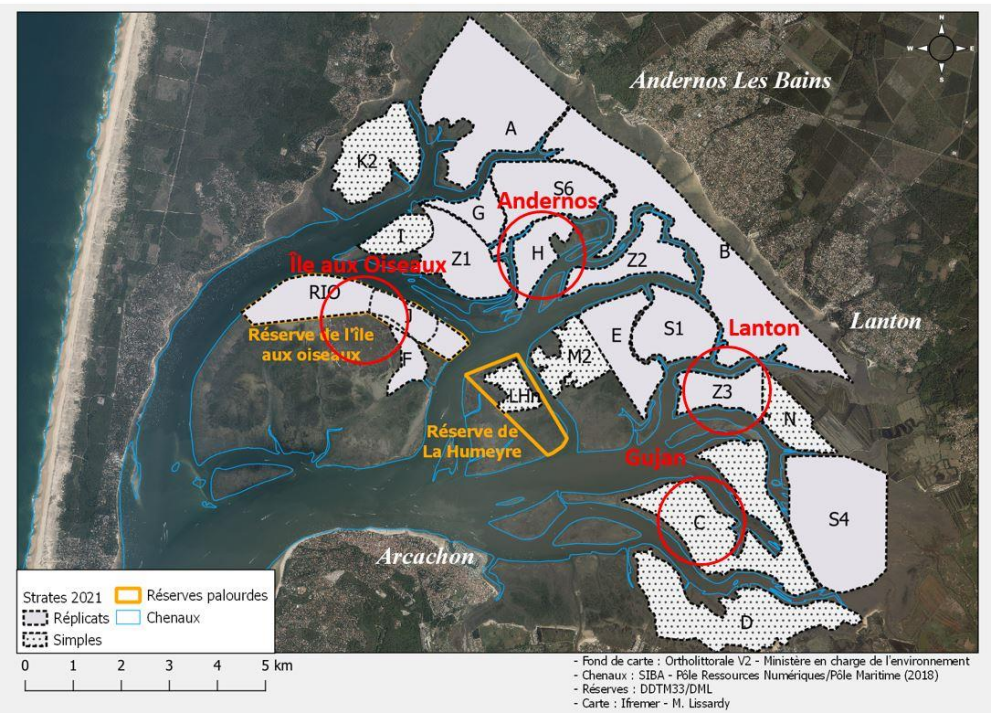


Figure 3. Localisation des prélèvements. Les cercles rouges définissent les zones de prélèvements échantillonnées par pêche à pied entre juin et août 2021 par les professionnels (les sites sont nommés Île aux Oiseaux, Andernos, Lanton et Gujan). Les zones en grisé sont les strates retenues pour la campagne 2021 (les zones de réserve sont indiquées en orange).

Figure 4. Mise en œuvre de la benne Hamon (godet de 0,25 m²) et tables de tri composées de trois tamis de maille carrée de 20, 10 et 5 mm. L'utilisation d'un couvercle ouvert à son sommet, pourvu de petites gouttières permet de limiter les projections d'eau et la perte des petites palourdes.

2.2 Traitement des échantillons

2.2.1 Mesures biométriques

Les palourdes prélevées ont été mesurées et pesées en laboratoire (Fig. 5). Les mesures biométriques (Longueur *L*, Hauteur *H*, Largeur *W* en mm) ont été relevées au pied à coulisse électronique (Digital IP67 Mitutoyo, précision 0,01 mm). Les individus entiers ont été pesés à l'aide d'une balance de précision Ohaus® Scout® STX 223 (masse maximale 220 g ; précision 0,001 g). Les palourdes ont ensuite été décoquillées et la masse de chair fraîche a été pesée en g. Pour ce rapport, seules les données de longueur sont exploitées pour l'estimation de la taille de première maturité sexuelle SL_{50}.

Figure 5. Préparation des échantillons et mesures en laboratoire des palourdes prélevées.

2.2.2 Détermination de la taille de première maturité sexuelle

2.2.2.1 Procédure histologique

Avant de réaliser les coupes histologiques des gonades, il a été nécessaire de préparer les échantillons de chair. La masse viscérale de chaque palourde a été séparée des branchies et des siphons pour ne conserver que la partie centrale qui contient les gonades. Les tissus ont été déposés individuellement dans des cassettes histologiques puis fixés dans une solution de formaldéhyde tamponnée à 4 % pendant 24 heures à 4°C. Une

solution de 1 litre permet la fixation de 20 cassettes maximum (soit 20 échantillons biologiques). Les tissus ont ensuite été conservés dans de l'éthanol à 70 % au frais à 4°C (Fig. 6) jusqu'à leur traitement complet.

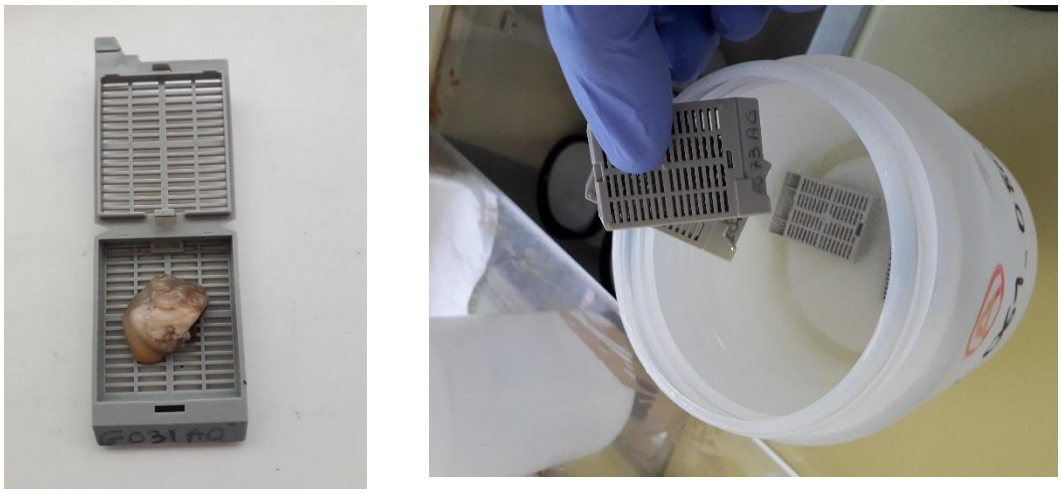


Figure 6. Préparation des échantillons pour les coupes histologiques.

Le traitement des échantillons fixés a été réalisé dans un préparateur de tissus (Leica ASP 300S). Les différentes étapes du protocole sont résumées dans le tableau 2 : les échantillons ont tout d'abord été déshydratés dans une série de solutions d'éthanol à différents degrés (de 70 % à 100 %) puis traités au xylène avant de pouvoir être imprégnés dans de la paraffine. Les blocs de paraffine ont été préparés individuellement pour chaque échantillon à l'aide d'une station d'inclusion de paraffine (Leica EG 1150 H). Une fois inclus en paraffine, les échantillons ont été coupés au microtome (Leica RM2125 RTS) afin d'obtenir des sections de 5µm qui, une fois sèches, ont été colorées à l'hématoxyline-éosine (Tab. 3).

Tableau 2. Traitement des échantillons en vue des coupes histologiques.

Éthanol 70 %	1 h
Éthanol 96 % (1er bain)	1 h
Éthanol 96 % (2nd bain)	1 h
Éthanol 100 % (1er bain)	1 h
Éthanol 100 % (2nd bain)	1 h
IMS	1 h
Xylène (1er bain)	1 h
Xylène (2nd bain)	1 h
Paraffine (1er bain)	2 h
Paraffine (2ème bain)	2 h
Paraffine (3ème bain)	2 h

IMS : proportion 1:1 100 % éthanol et xylène

Tableau 3. Protocole de coloration hématoxyline-éosine.

Xylène	10 min
Xylène	10 min
Éthanol 100 % (1er bain)	2 min
Éthanol 100 % (2nd bain)	2 min
Éthanol 96 %	2 min
Éthanol 70 %	2 min
dH_2O	5 min
Hématoxyline	4 min
dH_2O	4 min
Acide-alcool	10 s
dH_2O	5 min
Carbonate de lithium	10 s
dH_2O	1 min
Éosine	1 min 30 s
dH_2O	5 s
dH_2O	1 min 30 s
Éthanol 70 %	5 s
Éthanol 96 %	10 s
Éthanol 100 % (1er bain)	15 s
Éthanol 100 % (2nd bain)	20 s
Xylène (1er bain)	1 min
Xylène (2nd bain)	1 min

2.2.2.2 Identification des stades de maturité

Les échantillons de gonades ont été analysés au microscope optique (Nikon Eclipse E200) afin de déterminer le sexe et le stade de développement des gonades de chaque individu. Les stades de maturité ont été déterminés selon la nomenclature établie par Drummond et al. (2006) et Moura et al. (2018) qui décrivent 6 stades différents : stade 0 (Inactif ou repos sexuel), stade 1 (Développement précoce), stade 2 (Développement tardif), stade 3 (Maturité), stade 4 (Ponte partielle), stade 5 (Ponte et dégénérescence). Les principaux critères d'identification incluent la présence/absence de follicules et l'identification et proportion de gamètes à différents degrés de développement cellulaire dans chacun des follicules observés (ex. spermatogonies, spermatocytes, spermatides, spermatozoïdes, dans le cas des mâles ; cf Fig. 9). Dans le cas des femelles, l'augmentation du diamètre des ovocytes (gamète femelle) contenus dans les follicules servait aussi de critère d'identification des stades de maturité de la gonade. Lorsque différents degrés de développement cellulaire étaient observés entre follicules d'un même individu, le stade de maturité attribué pour cet individu correspondait au stade le plus observé entre follicules sur l'ensemble de la coupe analysée. Dans notre cas, les individus sont considérés matures lorsque les gonades sont classées en stade 3 (mature) et stade 4 (ponte partielle) ou stade 5 (ponte et dégénérescence) (Annexe 1).

Lors de l'analyse histologique des échantillons, toutes infections, lésions ou présence de parasite(s) ont été notées en observation. Les données ne seront pas présentées dans le rapport présent. La Figure 7 présente deux exemples de parasites observés pendant cette étude.

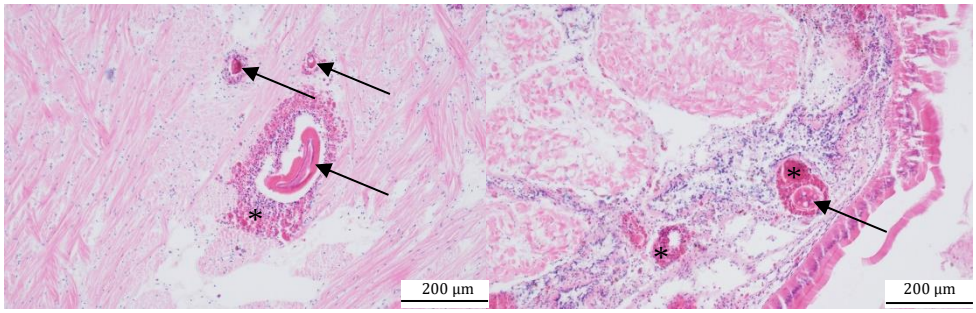


Figure 7. Détection de parasites (pointes des flèches) dans des tissus de palourdes prélevées montrant une réaction inflammatoire (astérisques) par l'hôte.

2.3 Analyse des données

2.3.1 Stades de maturité des palourdes

L'analyse au microscope des coupes histologiques permet de décrire les différents stades observés au moment de l'échantillonnage pour le bassin d'Arcachon. Elle est complétée par des graphiques montrant la proportion de chaque stade sur l'ensemble du bassin et pour chacun des quatre sites, par sexe et par classe de taille.

2.3.2 Taille de première maturité sexuelle

Pour l'estimation de la SL_{50}, tous les individus (sexés et indéterminés) sont considérés. La taille de première maturité sexuelle est estimée à partir d'une fonction logistique reliant les proportions des individus matures et la longueur, selon l'équation (King, 1995) :

$$P = \frac{1}{(1 + e^{-(a+b*L)})}$$

où P représente la proportion des individus matures ; a et b constantes de la régression ; L, Longueur des individus (mm).

La SL_{50}, taille (en mm) à partir de laquelle 50 % des individus sont matures, est estimée par :

$$SL_{50} = \frac{-a}{b}$$

Cette SL_{50} est calculée sous R à l'aide du package sizeMat (Torrejon-Magallanes, 2020) basé sur une régression logistique faisant appel à un modèle linéaire généralisé et à un ré-échantillonnage par bootstrap avec 999 itérations. Cette estimation est réalisée sur la totalité des échantillons puis par site pour considérer une possible variabilité spatiale intra-bassin et pour chaque sexe.

3 Résultats

Les tailles des palourdes échantillonnées sont comprises entre 10 et 41 mm (Fig. 8). La distribution des effectifs par classe de taille est bien répartie pour les différents sites hormis pour l'Île aux Oiseaux où peu d'individus de taille inférieure à 26 mm ont pu être collectés (Annexe 2).

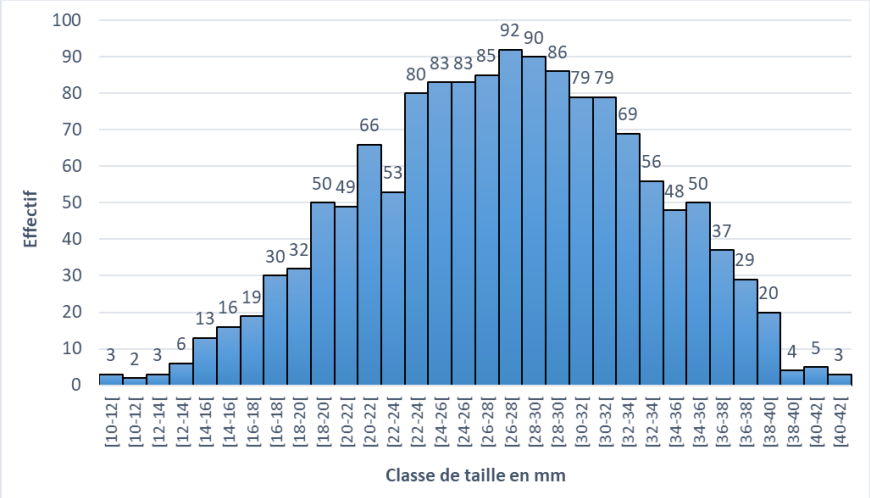


Figure 8. Distribution des effectifs par classe de taille en mm sur l'ensemble des sites échantillonnés.

Les coupes histologiques ont été réalisées sur 1420 échantillons de gonades. Au total, les stades de maturité ont été déterminés sur 1238 coupes histologiques ; 182 coupes n'ont pas pu être interprétées pour des raisons variées (individus trop petits, pas de tissus de gonade, follicules illisibles…) (Tab. 4). Tous sites confondus, les pourcentages de mâles, de femelles et d'individus indifférenciés sexuellement sont respectivement de 37 %, 32 % et 31 %. Le sex-ratio global calculé n'est pas significativement différent du sex-ratio théorique 1:1 (χ^2 observé = 2,68, *p*-value = 0,1013), il y a donc un équilibre des sexes dans la population échantillonnée. Par site, il y a également un équilibre entre mâles et femelles à l'exception du site d'Andernos où le sex-ratio est en faveur des mâles (χ^2 observé = 9,39, *p*-value = 0,0021).

Tableau 4. Nombre de palourdes japonaises échantillonnées/analysées par site et pourcentages par sexe.

		Lanton	Andernos	Gujan	Île aux Oiseaux	Total
Nombre de palourdes	Échantillonnées	450	400	370	200	**1420**
	Analysées	357	362	338	181	**1238**
Pourcentages	Mâles	37 %	35 %	37 %	39 %	**37 %**
	Femelles	34 %	22 %	34 %	49 %	**32 %**
	Indifférenciés	29 %	44 %	29 %	13 %	**31 %**

3.1 Stades de maturité identifiés

En s'appuyant sur la nomenclature établie par Drummond et al. (2006) et celle de Moura et al. (2018), les six stades de maturité ont été identifiés sur nos échantillons (Fig. 9). Les individus de stade 0 sont caractérisés par l'absence de follicules et de gamètes, rendant l'identification du sexe impossible. Au stade 1, stade de développement précoce, les follicules sont mieux définis même si le tissu conjonctif est encore très présent. Les premiers gamètes peuvent être observés à la périphérie des follicules (spermatocytes chez les mâles et ovocytes chez les femelles). Le stade de développement tardif (ou stade 2) est caractérisé par la présence de gamètes libres au centre des follicules ; chez les femelles certains ovocytes pouvaient encore apparaître liés à

la membrane basale. Les individus de stade 3 montraient des follicules abondants (absence presque totale de tissu conjonctif), remplis de gamètes matures ; chez les mâles, les follicules sont remplis de spermatozoïdes et chez les femelles, les ovocytes augmentent en taille et prennent une forme ovale ou polygonale. Le stade 4 correspond à la ponte, soit la libération de gamètes matures dans le milieu. Les follicules apparaissent progressivement vides laissant des espaces vides entre les gamètes matures dans les follicules. Certains follicules commencent à montrer des signes de dégradation notamment avec la rupture de la membrane basale. Finalement, les individus en stade 5, stade de dégénérescence, présentent peu de follicules et un tissu conjonctif de plus en plus abondant. Les follicules restants montrent des signes clairs de dégénérescence et quelques gamètes matures résiduels pouvaient encore être observés. Il est intéressant de noter que chez certains individus en stade 5, des gamètes précoces sont parfois observés, suggérant le début du prochain cycle de développement gonadique.

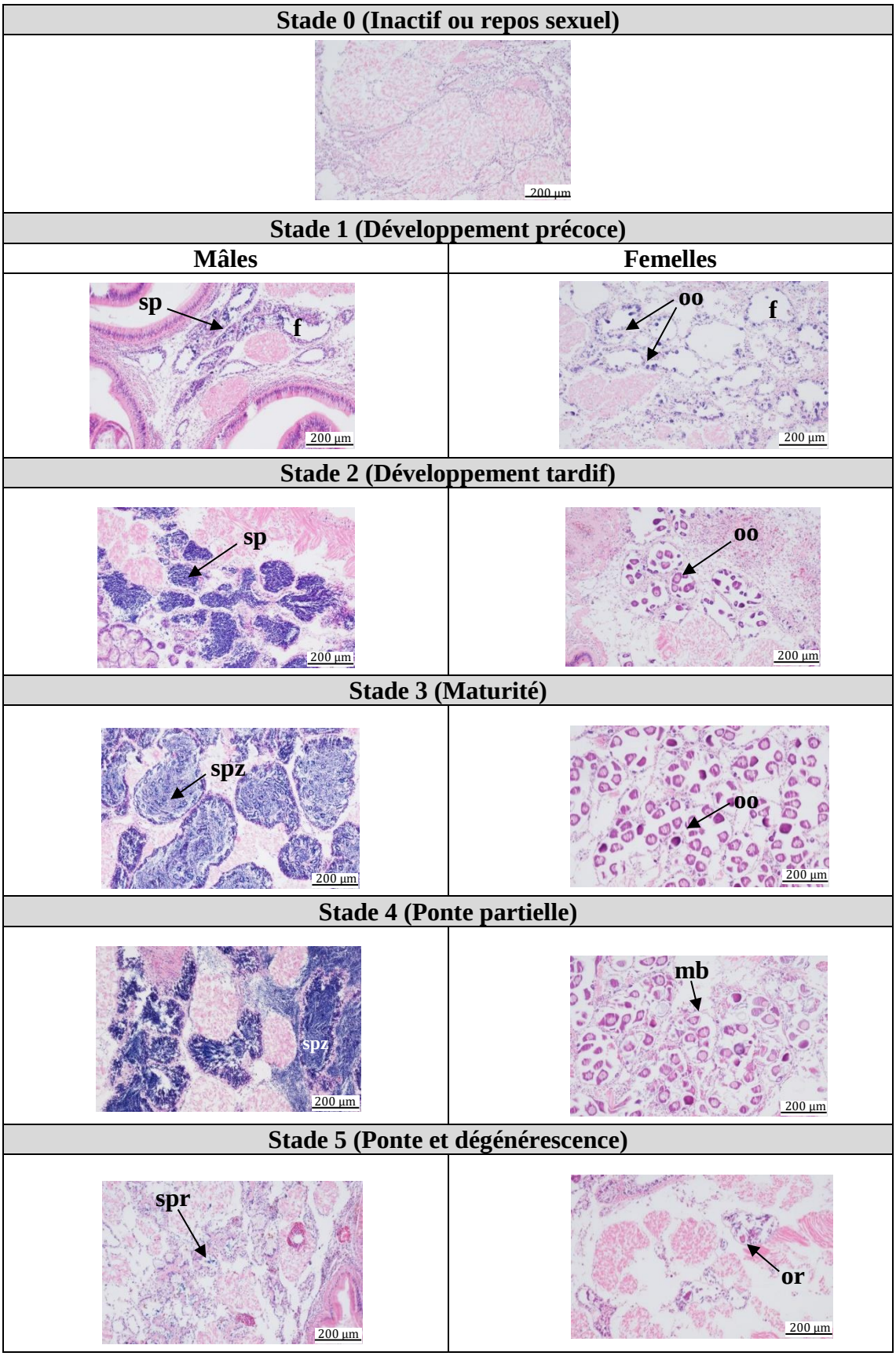


Figure 9. Micrographies présentant les différents stades de développement gonadique identifiés ; f : follicules ; sp : spermatocytes ; oo : ovocytes ; spz : spermatozoïdes ; mb : rupture de la membrane basale ; spr : spermatozoïdes résiduels ; or : ovocytes résiduels.

Sur la période d'étude (de juin à août 2021) et sur la totalité des échantillons, tous les stades de maturité sont observés (Fig. 10). Les pourcentages d'individus immatures (stades 0, 1 et 2) et matures (stades 3, 4 et 5) sont respectivement de 46 % et de 54 %. Chez les mâles, c'est le stade 3 (maturité) qui est le plus observé (54 %) alors que 49 % des femelles sont déjà en stade 4 (ponte partielle) (Fig. 11).

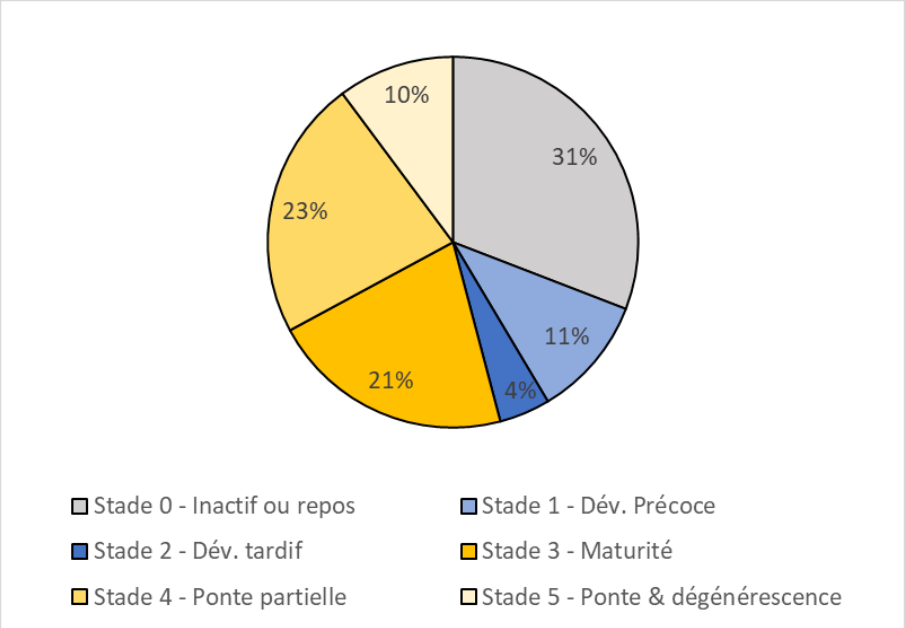


Figure 10. Pourcentage des différents stades observés sur l'ensemble des palourdes analysées sur la période d'étude, tous sites confondus.

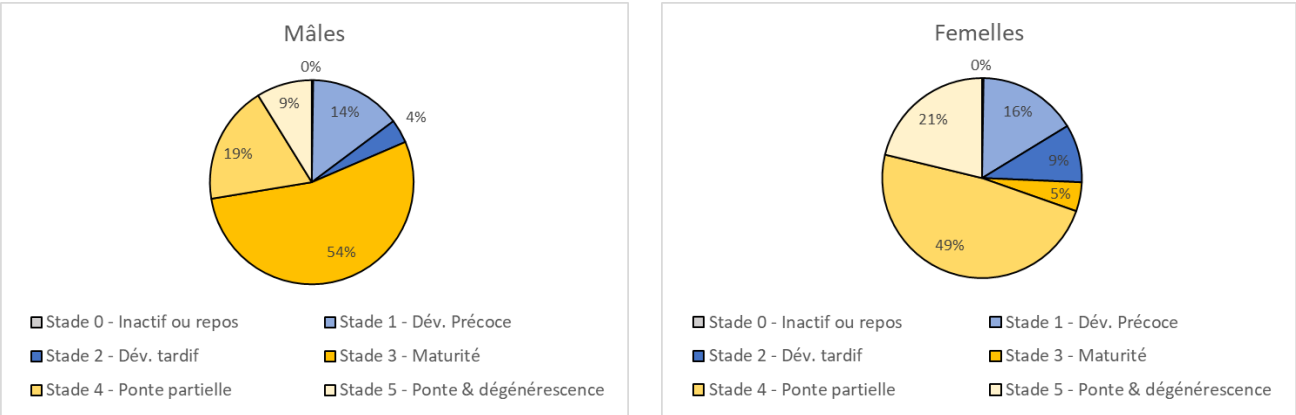


Figure 11. Pourcentage des différents stades observés par sexe, tous sites confondus.

Jusqu'à la classe de taille [22-24[mm, les palourdes sont majoritairement inactives (Fig. 12). Par la suite, les classes de tailles supérieures présentent des pourcentages variables des différents stades (Fig. 12). La figure 12 met en évidence qu'une petite fraction des plus grands individus (à partir de 38 mm) présente des gonades en phase de repos ou de développement précoce ou tardif. Cela traduit un redémarrage du cycle pour ces grands individus qui se sont déjà reproduits.

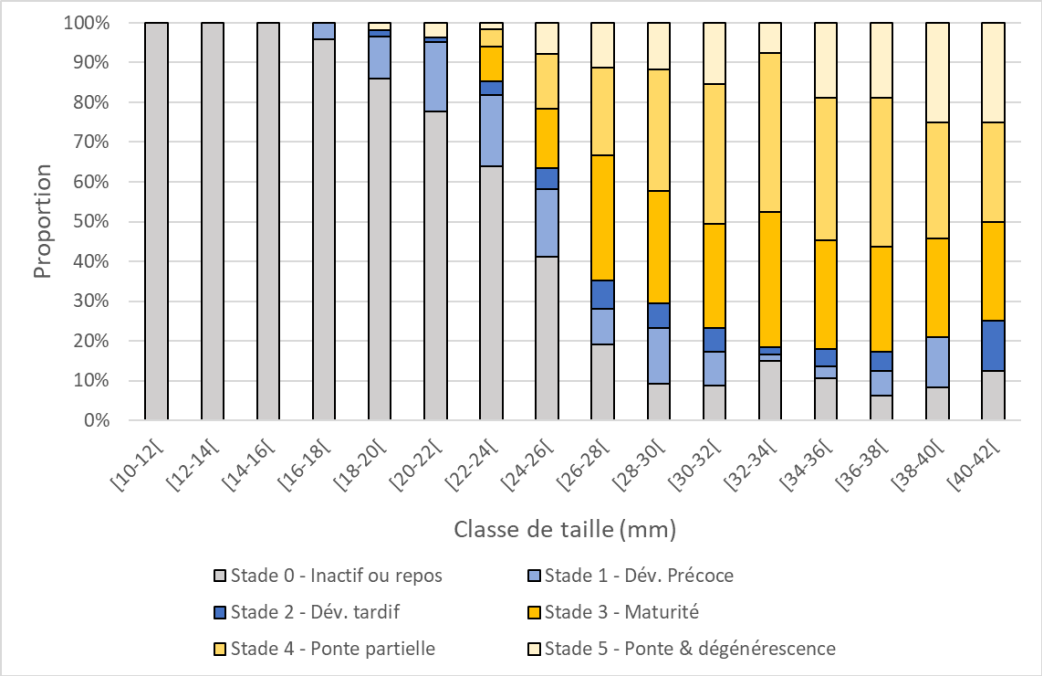


Figure 12. Fréquence relative des différents stades de maturité de la palourde japonaise observés sur l'ensemble des 4 sites du bassin d'Arcachon en fonction des classes de taille exprimée en mm (période d'étude : de juin à août 2021).

Par site, tous les stades de maturité sont observés (Annexe 3) avec pour le site d'Andernos, une proportion de palourdes en stade 0 de 43 % alors que pour l'Île aux Oiseaux, ce pourcentage s'établit à 13 %. Pour ce site, les stades matures (3, 4 et 5) représentent 67 % (Annexe 3). Ces derniers résultats s'expliquent par la faible proportion de juvéniles (10-20 mm) dans l'échantillon.

3.2 Taille de première maturité sexuelle SL_{50}

Au total, 1238 individus de taille comprise entre 10 et 41 mm, ont été considérés pour l'estimation de la taille de première maturité sexuelle SL_{50} (453 mâles, 405 femelles et 380 indifférenciés). Sur l'ensemble des échantillons provenant des 4 sites du bassin d'Arcachon, la SL_{50} est estimée à 26,7 mm (intervalle 26,2 – 27,2 mm ; Fig. 13).

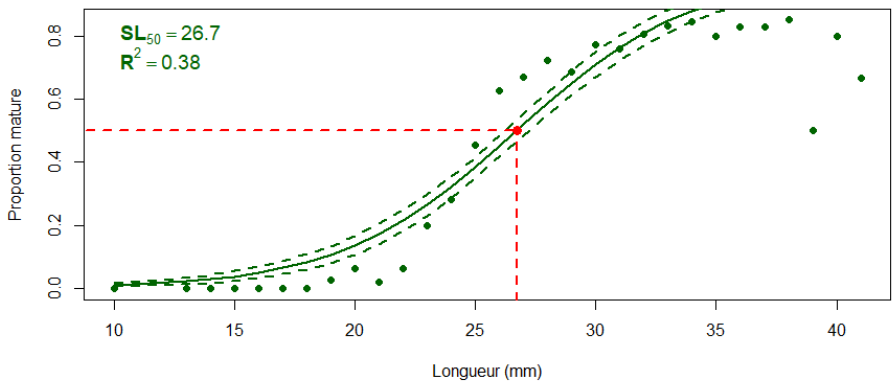


Figure 13. Taille de première maturité sexuelle SL_{50} (en mm) chez la palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum*) du bassin d'Arcachon (échantillonnage sur 4 sites (Lanton, Andernos, Gujan et Île aux Oiseaux) entre juin et août 2021). La courbe logistique est représentée en trait plein et les intervalles de confiance en pointillé. La ligne en pointillée rouge indique la valeur de la SL_{50}, sur l'axe des x à partir de laquelle 50 % des individus sont matures.

D'un point de vue spatial (sites considérés séparément), les valeurs estimées de la SL_{50} varient, avec une valeur minimale de 25,0 mm pour l'Île aux Oiseaux (21,1 – 26,7 mm) et une valeur maximale de 28,0 mm pour Andernos (27,0 – 28,9 mm) (Tableau 5 et Annexe 4). La qualité de l'estimation pour l'Île aux Oiseaux est faible avec un R^2 de 0,13. Lanton et Gujan présentent des valeurs proches avec 26,1 mm (25,3 – 26,8 mm) et 26,3 mm (25,2 – 27,4 mm), respectivement.

Chez les femelles, la taille de première maturité sexuelle est de 24,5 mm (22,3 – 25,9 mm) tandis que chez les mâles, elle est estimée à 21,6 mm (19,2 – 23,0 mm) (Tab. 5 et Fig. 14).

Tableau 5. Taille de première maturité sexuelle estimée de la palourde japonaise par site et par sexe dans le bassin d'Arcachon.

	Longueur des individus (mm) (médiane)	***SL_{50}* (mm)**	**Intervalle de confiance (mm)**	**R^2**	**Nombre d'échantillons considérés**
4 Sites	10 – 41 (27)	26,7	26,2 - 27,2	0,38	1238
Lanton	10 – 41 (27)	26,1	25,3 – 26,8	0,57	357
Andernos	14 – 40 (27)	28,0	27,0 – 28,9	0,41	362
Gujan	15 – 41 (27)	26,3	25,2 – 27,4	0,26	338
Île aux Oiseaux	19 – 40 (30)	25,0	21,1 – 26,7	0,13	181
Mâles	17 – 40 (29)	21,6	19,2 – 23,0	0,21	453
Femelles	19 – 41 (30)	24,5	22,3 – 25,9	0,19	405

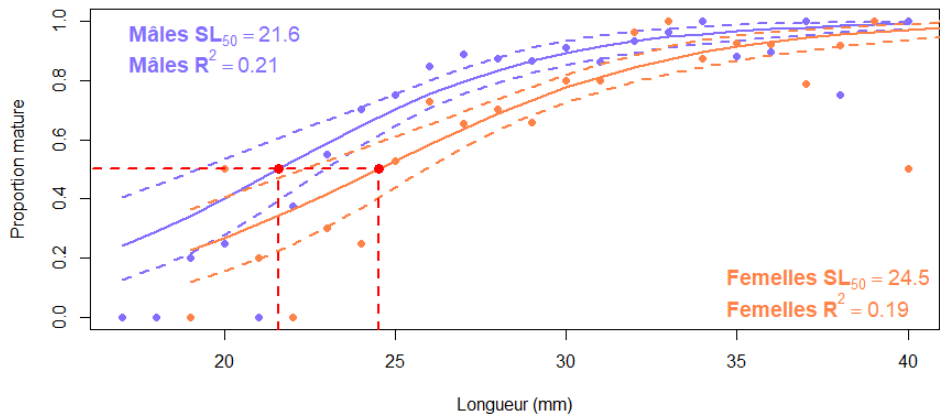


Figure 14. Taille de première maturité sexuelle SL_{50} (en mm) par sexe chez la palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum*) du bassin d'Arcachon (échantillonnage sur 4 sites (Lanton, Andernos, Gujan et Île aux Oiseaux) entre juin et août 2021). Les courbes logistiques sont représentées en trait plein et les intervalles de confiance en pointillé. Les lignes en pointillée rouge indiquent les valeurs de la SL_{50}, sur l'axe des x à partir de laquelle 50 % des individus sont matures.

4 Discussion

La taille de première maturité sexuelle (SL_{50}) de la palourde japonaise n'était jusqu'ici pas connue pour le bassin d'Arcachon. Cette étude permet d'en donner une première estimation à partir de l'analyse histologique d'un échantillonnage conséquent d'individus (1420 palourdes) provenant de quatre sites distincts intra-bassin et réalisé au moment où la majorité des individus sont matures. Il faut rappeler que la reproduction de la palourde d'Arcachon (période de gamétogénèse, nombre de pontes) ne présente pas de caractéristiques atypiques par rapport à d'autres sites en Europe (Caill-Milly et al., 2020). En effet, dans le bassin d'Arcachon, la gamétogénèse débute en mars ; les gonades commencent à être matures en avril-mai et la majorité des individus sont prêts à pondre entre juin et août. Les travaux de Laruelle et al. (1994) sur d'autres sites en France (rade de Brest, golfe du Morbihan) indiquent que des individus femelles matures sont observés de mai à

octobre. Sur d'autres sites européens comme dans l'estuaire du Tage au Portugal, la maturation des gonades a lieu principalement en avril et mai lorsque les températures de l'eau augmentent pour atteindre environ 17–19°C. Cette maturation est suivie d'une période de ponte qui s'étend jusqu'en novembre-décembre. Elle intervient avant la période où la température de l'eau est la plus chaude (juin-août ~ 21–23°C) (Moura et al., 2018). Sur un autre site portugais, la Ria de Aveiro, l'émission des gamètes débute et se termine un mois plus tôt (avril-octobre). La ponte est observée entre août et septembre (Maia et Gaspard, 2014). Dans l'Ouest de l'Irlande (Baies de Dungloe et de Drumcliff), la gamétogénèse débute en février et la majorité des gamètes sont matures en mai. La période de ponte s'étale de mai à septembre (Drummond et al., 2006). En Corée dans la baie d'Incheon, Uddin et al. (2012) observent les plus grandes proportions d'individus matures entre mai et juillet, avec des pics de ponte également en août et en septembre. Concernant les pics de ponte, un à deux pics sont observés en fonction des gisements (Moura et al., 2018). Dans notre cas, les stades immatures (0 ou 1) observés chez des individus de grande taille (> 38 mm) nous laissent penser qu'ils commencent un second cycle au cours de l'année observée. D'une manière générale et par modélisation stochastique de processus biologiques, Rand (1973) affirme que les stratégies de reproduction sont variables suivant un gradient latitudinal : une seule ponte synchronisée caractérise les climats septentrionaux, deux pontes sont typiques de climats tempérés, comme c'est le cas du bassin d'Arcachon, alors qu'une ponte tout au long de l'année caractérise les climats tropicaux.

Chez la palourde japonaise, la gonade fait partie de la masse viscérale (Park et Choi 2004), elle est située proche de la glande digestive et progresse au fur et à mesure de son développement vers la base du pied (Chung et al. 2001). Dans le travail présent, l'identification des stades de maturité de la gonade s'est faite au microscope pour chaque individu et était basée sur les descriptions de Drummond et al., (2006) et Moura et al., (2018). Le stade de maturité de chaque individu est identifié selon la présence et la proportion de gamètes à différents stades de développement (ex. spermatogonies, spermatocytes, spermatides, spermatozoïdes, dans le cas des mâles). Pour les femelles, l'augmentation du diamètre des ovocytes contenus dans les follicules servait aussi de critère d'identification du stade de maturité. Au moins un cas de chaque stade a été identifié durant l'analyse des échantillons, avec un stade immature et cinq stades différents décrits pour chaque sexe. Pour le calcul de la SL_{50}, les stades considérés comme immatures sont les stades 0 (Inactif ou repos sexuel), 1 (Développement précoce) et 2 (Développement tardif) et les stades matures sont les stades 3 (Maturité), 4 (Ponte partielle) et 5 (Ponte et dégénérescence). Selon la même échelle utilisée (6 stades), les stades considérés matures peuvent différer selon les auteurs. Pour Maia et al. (2014 ; 2021), les stades matures sont les stades 3 à 5 alors que Moura et al. (2018) ne prennent en compte que les stades 3 et 4. Chez d'autres espèces, comme *Scrobicularia plana*, les stades classés matures sont les stades 3, 4 et 5. Dans notre cas, nous avons considéré le stade 5 comme mature comme Maia et al. (2014) puisque des gamètes résiduels sont observés et qu'il correspond à la fin d'un cycle.

Suite à une analyse de régression logistique, la SL_{50} a été ainsi estimée à 26,7 mm pour la totalité des échantillons considérés avec une variabilité spatiale modérée. Si seuls les individus sexés sont pris en compte dans l'estimation, elle s'établit à 24,5 mm pour les femelles et à 21,6 mm pour les mâles. Nos résultats mettent également en évidence que la quasi-totalité des palourdes de longueur inférieure à 20 mm n'était pas mature.

Dans la littérature disponible sur la palourde japonaise, pour différents gisements en Europe (Angleterre, Irlande, Portugal dans la Ria de Aveiro) ou dans le monde, la taille de première maturité sexuelle est généralement observée entre 15 et 25 mm (Holland & Chew, 1974 ; Ponurovsky & Yakovlev, 1992 ; Chung et al., 2001 ; Tumnoi, 2012 ; Maia et al., 2014 ; Maia et al., 2021). À notre connaissance et pour l'Europe, seules les SL_{50} estimées concernent le Portugal (Ria de Aveiro, Estuaire du Tage) ; elles sont comprises entre 20 et 29 mm (Maia et al., 2021 ; Moura et al., 2018). Dans le premier cas, elles ont été estimées séparément

pour chacun des deux sexes ; dans le second pour les deux sexes confondus. Des différences méthodologiques sur les stades de maturité et sur les caractéristiques de la population (sexe) sont aussi relevées entre l'Europe et les travaux conduits en Corée et au Japon, zone d'origine de l'espèce (Tab. 6). Malgré ces différences méthodologiques, les résultats obtenus pour le bassin d'Arcachon sont en cohérence avec les estimations de la SL_{50} décrites dans la littérature.

Tableau 6. Éléments méthodologiques retenus pour l'estimation de la SL_{50} de *Ruditapes philippinarum* en fonction des gisements considérés (F = Femelles ; M = Mâles ; T = Totale).

Localisation	**Taille de l'échantillon**	**Taille des individus (mm)**	**Stades de maturité**	**Population**	**SL_{50} estimée (mm)**	**Référence**
Portugal – Estuaire du Tage	88	23.9–38.6	3 et 4	T	29,4	Moura et al., 2018
Portugal – Rio de Aveiro	308	13-55	3, 4 et 5	F et M	F : 20,2 M : 20,2	Maia et al., 2021
Corée du Sud - Baie de Komso	216 (102 mâles et 114 femelles)	8,4-54,6	« Late active » à « Spent/Inactive stage)	F et M	F : 15,1-20,0 M : 15,1-20,0	Chung et al., 2001
Corée du Sud - Simpo Jollabuk-do	135 mâles	8,4-54,6	« Late active » à « Spent/Inactive stage)	M	M : 17,16	Chung et al., 2013
Corée du Sud -Simpo	210 femelles	8,4-54,6	« Late active » à « Spent/Inactive stage)	F	F : 17,83	Choi et al., 2005
Japon - Baie de Mutsu,	169 (58 femelles, 67 mâles et 44 indifférenciés)	7,97-40,58	Individus présentant des acini germinaux de stades 3, 4 ou 5	F et M	F : 21,1 M : 18,5	Sugiura et Kikuya, 2022

Notre choix méthodologique a été effectué pour permettre une comparaison avec les autres gisements européens de palourdes japonaises mais aussi pour être reconnu par la Commission européenne (CE) car les stades que nous avons considérés comme matures sont identiques à ceux de *Chamelea gallina* en mer Adriatique (Bargione et al., 2021). Pour cette espèce, un travail conséquent (incluant l'évaluation de la SL_{50} pour chacun des sexes) a été réalisé avant une révision de sa TMRC en 2020. Pour ces stocks locaux à forte composante locale et/ou régionale en matière de gestion, il n'y a pas la même dynamique d'harmonisation des pratiques que celle impulsée depuis plusieurs années par le CIEM grâce aux groupes Workshop for MATurity staging CHairs (WKMATCH) et Workshop for Advancing Sexual Maturity Staging in Fish (WKASMSF) pour les espèces démersales et pélagiques de poissons, les élasmobranches, des céphalopodes et des crustacés. Cette dynamique fait défaut pour les bivalves en Europe.

Concernant les aspects spatiaux, à notre connaissance, aucune étude ne s'est intéressée à la variabilité spatiale de la SL_{50} de la palourde japonaise au sein d'un même gisement. La dimension spatiale (à l'échelle d'un estuaire ou de sites éloignés) a surtout été appréhendée pour l'effort de reproduction (pendant le frai), la fécondité, l'indice de condition ou la gamétogénèse de *Ruditapes philippinarum* en Asie (Hasegawa et al., 2014 ; Kang et al., 2015).

La TMRC à 35 mm est supérieure à la SL_{50} estimée (26,7 mm) de 31 % (29 à 34 % si on considère les bornes de l'intervalle de confiance) ; une TMRC à 32 mm serait supérieure à cette SL_{50} de 20 % (18 à 22 % si on considère là aussi l'intervalle de confiance). De plus, une TMRC à 32 mm pour le bassin d'Arcachon

resterait dans tous les cas au-dessus de la borne supérieure des intervalles de confiance calculée pour les SL_{50} pour l'ensemble des quatre sites et pour chacun des sites.

Dans le bassin d'Arcachon, la croissance linéaire a été étudiée à partir d'expérimentations en enclos (sans toit) positionnées sur différents sites et à différents niveaux hypsométriques (Dang et al., 2010). Quatre sites correspondent à ceux retenus pour ce travail sur la SL_{50}. Pour ces derniers et en utilisant les différentes équations de Von Bertalanffy établies (Dang et al., 2010), il est donc possible d'estimer les âges d'individus de 35 mm (TRMC actuelle), de 32 mm (TMRC demandée par la profession) et de 26,7 mm (SL_{50} obtenue pour le bassin d'Arcachon) (Tab. 7).

Tableau 7. Âge estimé de *Ruditapes philippinarum* aux longueurs de 26,7 mm (SL_{50}), de 32 mm et de 35 mm pour quatre sites (Andernos, Gujan, Lanton et l'Ile aux Oiseaux) du bassin d'Arcachon et quatre niveaux hypsométriques (Q1 le plus bas niveau, Q2, Q3, Q4 le plus haut niveau) d'après les équations de Von Bertalanffy établies par Dang et al. (2010).

Sites	**Niveaux hypsométriques**	**Âge estimé pour 26,7 mm (SL_{50}) (années)**	**Âge estimé pour 32 mm (années)**	**Âge estimé pour 35 mm (années)**
Lanton	Q1	2,1	3,0	3,6
	Q2	1,6	2,2	2,7
	Q3	2,0	2,8	3,5
	Q4	1,9	2,7	3,3
Andernos	Q1	2,2	3,0	3,7
	Q2	0,9*	1,2*	1,6*
	Q3	1,2	1,7	2,3
	Q4	1,2	1,7	2,3
Gujan	Q1	1,2	1,7	2,2
	Q2	1,9	2,7	3,4
	Q3	2,4**	3,4**	4,3**
	Q4	1,9	2,8	3,6
Île aux Oiseaux	Q1	1,2	1,8	2,4
	Q2	1,3	1,9	2,5
	Q3	1,3	1,9	2,5
	Q4	1,8	2,7	3,7
Moyenne tous les sites et niveaux confondus		**1,6**	**2,3**	**2,9**

* Minimum ; ** Maximum

Tous sites et niveaux confondus, il est ainsi estimé que la SL_{50} est atteinte à 1,6 ans en moyenne. Les longueurs 32 mm et 35 mm sont en moyenne atteintes aux âges de 2,3 et 2,9 ans respectivement. Il faut noter une variabilité élevée à l'échelle des couples site-niveaux hypsométriques. Si la TMRC est réduite à 32 mm, au moins la moitié des palourdes auront pu frayer au minimum une fois avant leur capture potentielle.

Les données collectées et analysées dans cette étude sont des informations précieuses sur la biologie de l'espèce. En venant compléter celles déjà acquises antérieurement, elles permettent de mieux appréhender le fonctionnement de la population de palourdes du bassin d'Arcachon et de le comparer à ceux d'autres sites. La mise en œuvre de mesures de gestion à l'intérieur du bassin d'Arcachon s'appuie sur ce socle de connaissances sur les traits biologiques et sur celles relatives à la pêcherie. En matière de stratégies de conservation, l'estimation de la SL_{50} pour la palourde japonaise du bassin d'Arcachon va permettre d'apporter à la CE des éléments supplémentaires pour considérer une révision de la TMRC pour cette espèce.

Bibliographie

Bargione, G., Donato, F., Barone G., Virgili, M., Penna, P., Lucchetti, A., 2021. *Chamelea gallina* reproductive biology and Minimum Conservation Reference Size: implications for fishery management in the Adriatic Sea. BMC Zoology, 6(32), 1-16.

Binias, C., 2013. Epizootiologie et essais de caractérisation de l'agent infectieux de la maladie du muscle marron (BMD), une pathologie émergente de la palourde japonaise, *Venerupis (= Ruditapes) philippinarum*, PhD thesis, University of Bordeaux I, France.

Caill-Milly, N., 2012. Relations entre l'état d'une ressource et son exploitation *via* la compréhension et la formalisation des interactions de socio-écosystèmes. Application à la palourde japonaise (*Venerupis philippinarum*) du bassin d'Arcachon. Thèse UPPA, 199 p.

Caill-Milly, N., Bru, N., Mahe, K., Borie, C., D'Amico, F., 2012. Shell Shape Analysis and Spatial Allometry Patterns of Manila Clam (*Ruditapes philippinarum*) in a Mesotidal Coastal Lagoon. Journal of Marine Biology, 2012(ID 281206), 1-11. Publisher's official version: https://doi.org/10.1155/2012/281206, Open Access version: https://archimer.ifremer.fr/doc/00116/22684/

Caill-Milly, N., Bru, N., Barranger, M., Gallon, L., D'Amico, F., 2014. Morphological Trends of Four Manila Clam Populations (*Venerupis philippinarum*) on the French Atlantic Coast: Identified Spatial Patterns and Their Relationship to Environmental Variability. Journal of Shellfish Research, 33(2), 355-372.

Caill-Milly, N., Sanchez, F., Bru, N., de Montaudouin, X., 2020. Détermination des impacts éventuels sur le gisement d'une modification de la taille minimale [de capture] de la palourde japonaise sur le bassin d'Arcachon. DPMA - Direction des Pêches Maritimes & de l'Aquaculture, Sous-direction de l'Aquaculture et de l'Économie des Pêches, Bureau de l'Aquaculture, La Défense, Ref. DG/2020.431 - Saisine n° 20-15409 du 2 mars 2020, 6p., 2p., 50p. https://archimer.ifremer.fr/doc/00631/74284/

Caill-Milly, N., Sanchez, F., Lissardy, M., de Montaudouin, X., Bru, N., Kermorvant, C., Ganthy, F., 2021. Drawing lessons from a pluridisciplinary approach associating stakeholders for a better management of a bivalve population (french atlantic coast)? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 251, 107194, 12 p.

Choi, K. H., Park, G. M., Chung, E. Y., 2005. Ovarian Maturation in Female *Ruditapes philippinarum* on the West Coast of Korea. Development and Reproduction, 9 (2), 123-134.

Chung, E. Y., Hur, S.B., Hur, Y.-B., Lee J.S., 2001. Gonad maturation and artificial spawning of the Manila clam, *Ruditapes philippinarum* (Bivalvia: Veneridae) in Komso Bay, Korea. Journal of Fisheries Science and Technology 4(4), 208–218.

Dang, C., 2009. Dynamique des populations de palourdes japonaises (*Ruditapes philippinarum*) dans le bassin d'Arcachon, conséquences sur la gestion des populations exploitées. PhD thesis, University of Bordeaux I, France.

Dang, C., de Montaudouin, X., Gam, M., Bru, N., Paroissin, C., Caill-Milly, N., 2010, The Manila clam population in Arcachon Bay (SW France): can it be kept sustainable? Journal of Sea Research 63, 108-118.

de Montaudouin, X., Arzul, I., Caill-Milly, N., Khayati, A., Labrousse, J-M., Lafitte, C., Paillard, C., Soudant, P., Goulletquer, P., 2016. Asari clam (*Ruditapes philippinarum*) in France: history of an exotic species 1972 – 2015. Bulletin of Japan Fisheries Research and Education Agency, (42), 35-42. Open Access version: https://archimer.ifremer.fr/doc/00366/47767/

Delgado, M., Pérez Camacho, A., 2007. Influence of temperature on gonadal development of *Ruditapes philippinarum* (Adams and Reeve, 1850) with special reference to ingested food and energy balance. Aquaculture, 264(1-4), 398-407.

Devauchelle, N., 1990. Sexual development and maturity of *Tapes philippinarum*. In *Tapes philippinarum*, Biologia e Sperimentazione, E.S.A.V. (Ed.), E.S.A.V., Treviso, 49-58.

Drummond, L., Mulcahy, M., Culloty, S., 2006. The reproductive biology of the Manila clam, *Ruditapes philippinarum*, from the North-West of Ireland. Aquaculture 254, 326–340.

Hasegawa, N., Sawaguchi, S., Unuma, T., Onitsuka, T., and Hamaguchi, M., 2014. Variation in Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) fecundity in eastern Hokkaido. Japan. J. Shellfish Res. 33, 739–746. doi: 10.2983/035.033.0308

Holland, D.A., Chew, K.K., 1974. Reproductive cycle of the Manila clam (*Venerupis japonica*) from Hood Canal, Washington. Proceedings of the National Shellfish Association, 64, 53-58.

Laruelle, F., Guillou, J., Paulet, Y., 1994. Reproductive Pattern of the Clams, *Ruditapes Decussatus* and *R-Philippinarum* on Intertidal Flats in Brittany. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 74, 351–366.

Le Pennec, M., Benninger, P.G., 2000. Reproductive characteristics and strategies of reducing-system bivalves. Comparative Biochemistry and Physiology, 126, 1-16.

Le Treut, Y., 1986. La palourde. Anatomie - Biologie - Elevage - Pêche - Consommation – Inspection sanitaire. PhD thesis, École Nationale Vétérinaire, Université de Nantes, France.

Maia, F., Barroso, C., Gaspar, M., 2014. Reproductive cycle and condition index of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) in Ria de Aveiro lagoon (NW Portugal). Poster September 2014
DOI: 10.13140/RG.2.2.25726.74562

Maia, F., Barroso, C., Gaspar, M., 2021. Ciclo reprodutivo, índice de condição e primeira maturação da amêijoa-japonesa *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) na Ria de Aveiro, Portugal. Relatórios Científicos e Técnicos do IPMA (http//ipma.pt) nº 28, 32 pp.

Miyawaki, D., Sekiguchi, H., 1999. Interannual variation of Bivalve Populations on Temperate Tidal Flats. Fisheries Science, 65(6), 817-829.

Moura, P., Vasconcelos, P., Pereira, F., Chainho, P., Lino Costa, J., Gaspar, M., 2018. Reproductive cycle of the Manila clam (*Ruditapes philippinarum):* an intensively harvested invasive species in the Tagus Estuary (Portugal). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 98(7), 1645-1657.

Park, K.I., Choi, K.S., 2004. Application of enzyme-linked immunosorbent assay for studying of reproduction in the Manila clam *Ruditapes philippinarum* (Mollusca: Bivalvia) I. Quantifying eggs. Aquaculture 241, 667–687.

Ponurovsky, S.K., Yakovlev, Y.M., 1992. The reproductive biology of the Japanese littleneck, *Tapes philippinarum* (A. Adams and Reeve, 1850) (Bivalvia: Veneridae). Journal of Shellfish Research, 11, 265-277.

Rand, W. M., 1973. A Stochastic Model of the Temporal Aspect of Breeding Strategies. Journal of Theoretical Biology 40, 337-351.

Richard, G., 2015. Approche mécanistique de la réponse de la palourde japonaise, *Ruditapes philippinarum*, exposée à la bactérie *Vibrio tapetis* : influence de la température et du régime algal. Biologie animale. Université de Bretagne occidentale Français. NNT : 2015BRES0103. tel-02272897

Sanchez, F., Caill-Milly, N., Lissardy, M., Antajan, E., Meteigner, C., 2021. Suivi de la population de palourde japonaise dans le bassin d'Arcachon - Année 2021. Rapport ODE/LITTORAL/LER AR 21.018., 49 p. https://archimer.ifremer.fr/doc/00747/85909/

Sugiura, D. Kikuya, N., 2022. Cycle of reproduction, oocyte atresia, and maturation size of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* on a pebble beach in Mutsu Bay, Northern Japan, Invertebrate Reproduction & Development, 66:1, 8-15, DOI: 10.1080/07924259.2021.1999337

Toba, M., Miyama, Y., 1995. Influence of temperature on the sexual maturation in Manila clam *Ruditapes philippinarum*. Suisanzoshoku, 43, 305-314.

Torrejon-Magallanes, J. sizeMat: an R package to estimate size at sexual maturity. CRAN R-Project; 2020.

Tumnoi, W., 2012. The Autecology of *Tapes philippinarum* (Adams and Reeve, 1850) in Southampton Water, UK, Ph D, University of Southampton, 161 p.

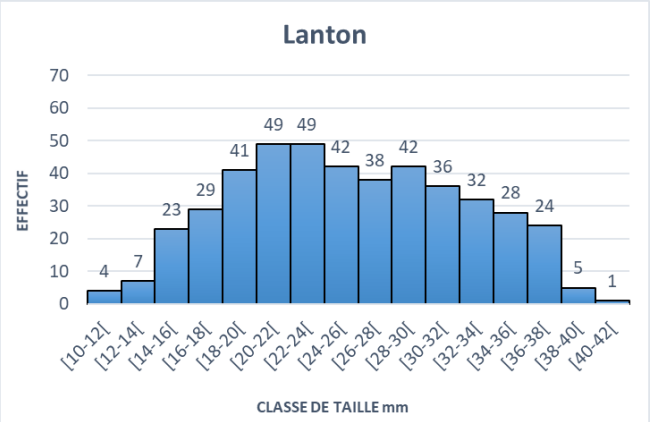
Uddin, M. J., Yang, H. S., Park, K. J., Kang, C. K., Kang, H.S., Choi, K.S., 2012. Annual reproductive cycle and reproductive efforts of the manila clam *Ruditapes philippinarum* in incheon bay off the west coast of Korea using a histology-elisa combined assay. Aquaculture, 364-365, pp. 25-32, 10.1016/j.aquaculture.2012.07.006

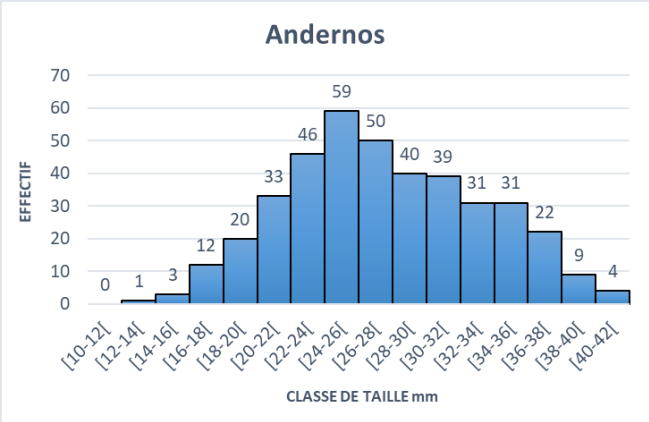
Urrutia, M.B., Ibarrola, I., Iglesias, J.I.P., Navarro, E., 1999. Energetics of growth and reproduction in a high-tidal population of the clam *Ruditapes decussatus* from Urdaibai Estuary (Basque Country, N. Spain). Journal of Sea Research, 42(1), 35–48.

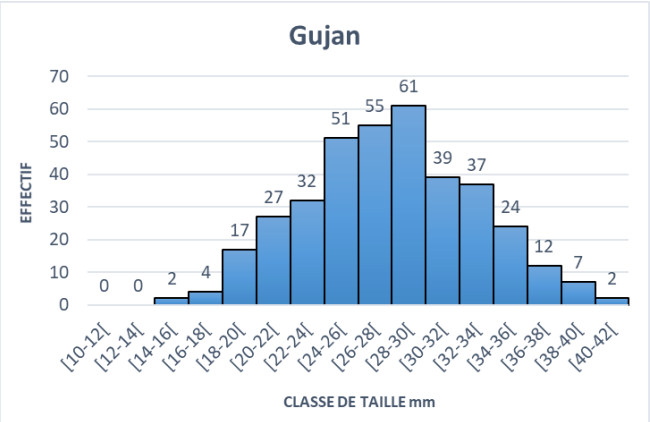
Annexe 1 - Description des stades de maturité en fonction du sexe chez *Ruditapes philippinarum* (Drummond et al., 2006 *in* Richard G., 2019).

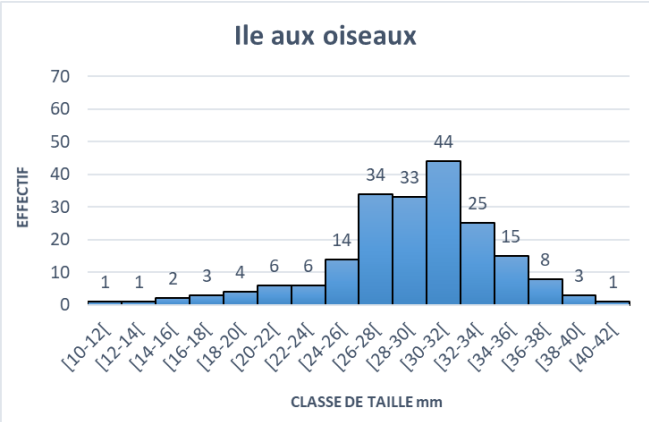
Males		Femelles	
Stade 0 : Repos	Gonade constituée de tissu conjonctif – sexe non distinguable	**Stade 0 : Repos**	Gonade constituée de tissu conjonctif – sexe non distinguable
Stade 1 : Développement précoce	Prolifération de la gonade – follicules avec spermatogonies se développant au niveau de leur paroi, présence de spermatocytes	**Stade 1 : Développement précoce**	Prolifération de la gonade – augmentation du nombre d'ovogonies dans les parois des follicules – petits ovocytes en développement
Stade 2 : Développement tardif	Coexistence de spermatogonies, spermatocytes, spermatides et spermatozoïdes au sein des follicules	**Stade 2 : Développement tardif**	Moins de la moitié des ovocytes en développement sont libres dans le lumen – ovocytes en développement attachés à la paroi des follicules
Stade 3 : Maturité	Spermatozoïdes essentiellement au sein des follicules, leur flagelle étant dirigé vers le lumen – formations concentriques caractéristiques	**Stade 3 : Maturité**	La plupart des ovocytes sont matures et libres dans le lumen des follicules
Stade 4 : Ponte partielle	Spermatozoïdes très visibles avec leur forme caractéristique « tournoyante » – possibilité d'observer des espaces vides dus à la libération de gamètes	**Stade 4 : Ponte partielle**	Nombre d'ovocytes matures par follicule largement diminué – possibilité d'observer des espaces vides dus à la libération de gamètes
Stade 5 : Ponte & dégénérescence	Parois des follicules détruites et follicules vidés – chez les individus aux stades les plus avancés, spermatozoïdes résiduels et présence d'hémocytes	**Stade 5 : Ponte & dégénérescence**	Parois des follicules détruites et follicules vidés – chez les individus aux stades les plus avancés, ovocytes matures résiduels et présence d'hémocytes

Annexe 2 – Distribution des fréquences de taille des palourdes échantillonnées sur les 4 sites d'étude du bassin d'Arcachon entre juin et août 2021.

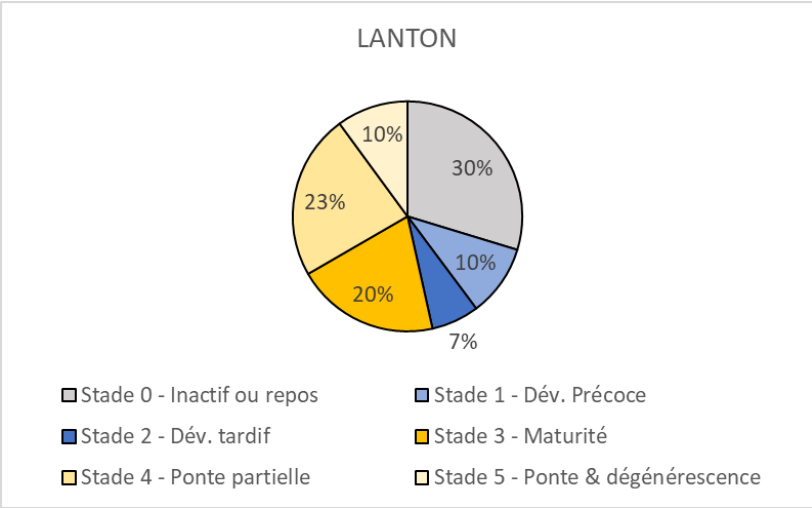


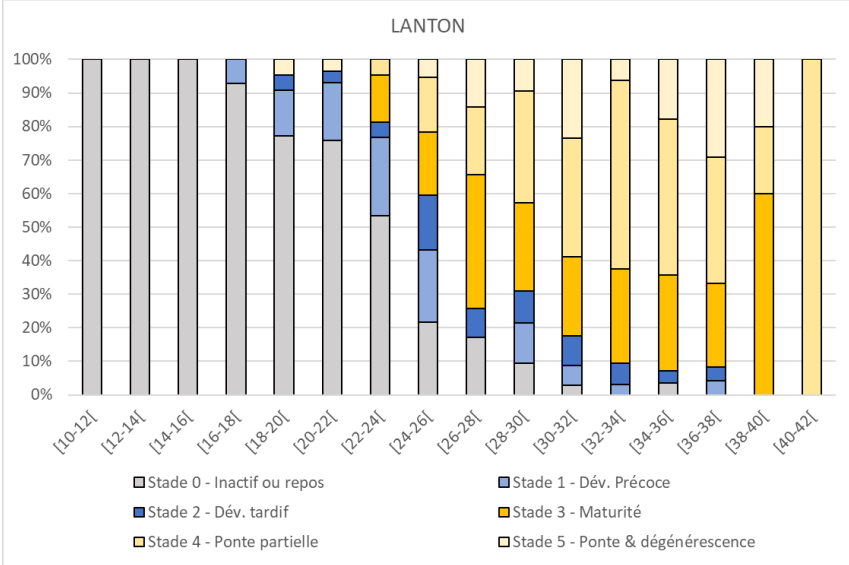


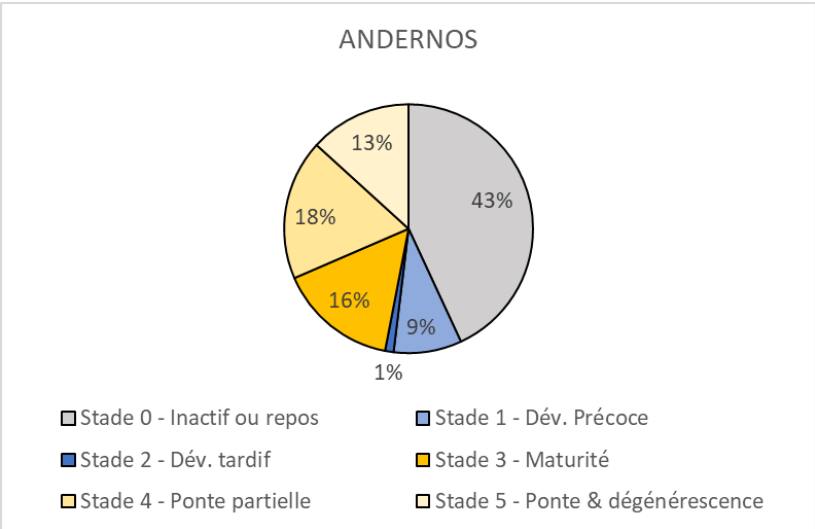


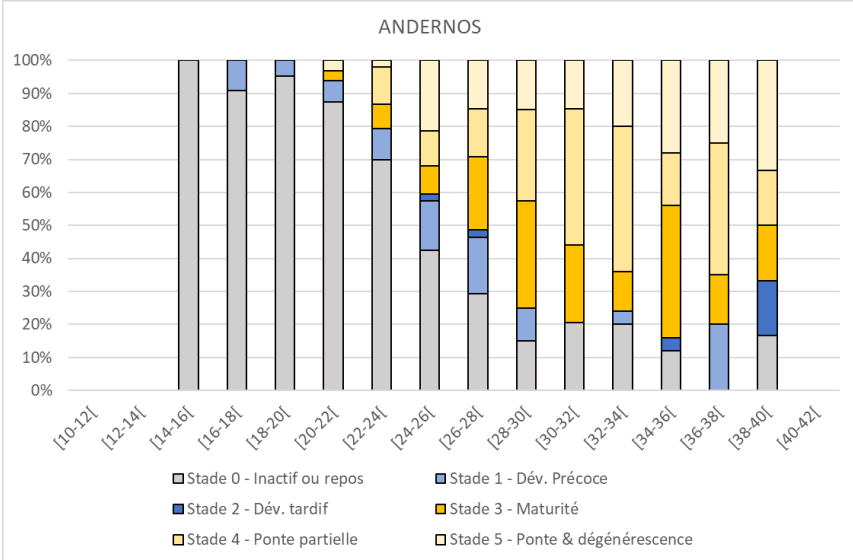


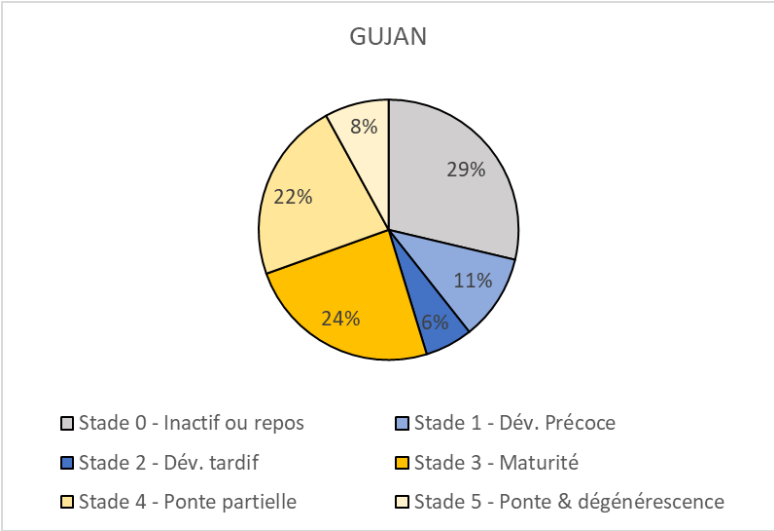
Annexe 3 – Stades de maturité des palourdes japonaises en fonction de la classe de taille en mm pour chaque site échantillonné du bassin d'Arcachon entre juin et août 2021.

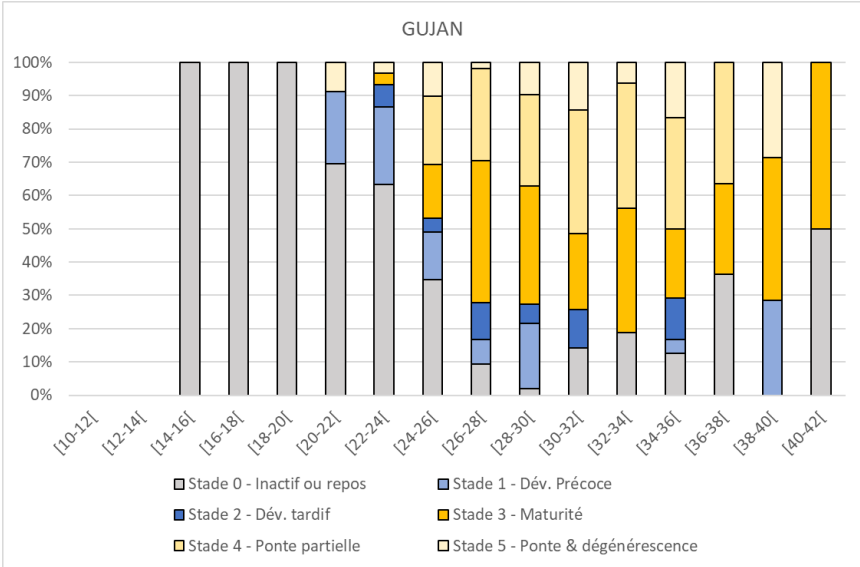


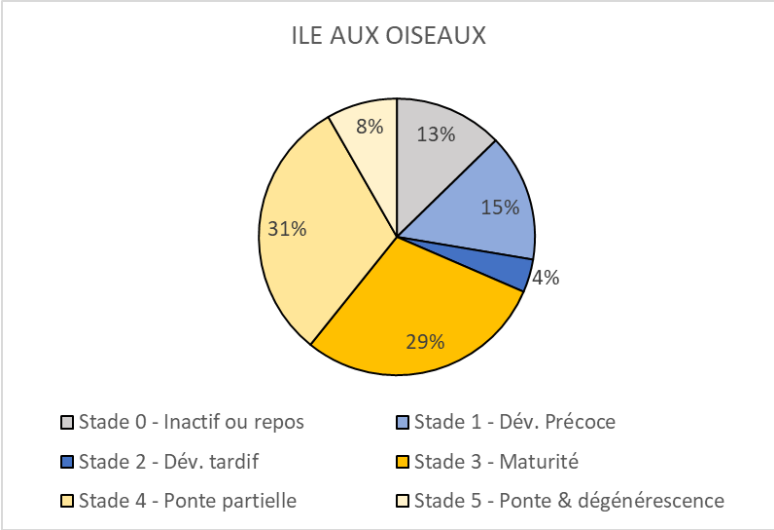


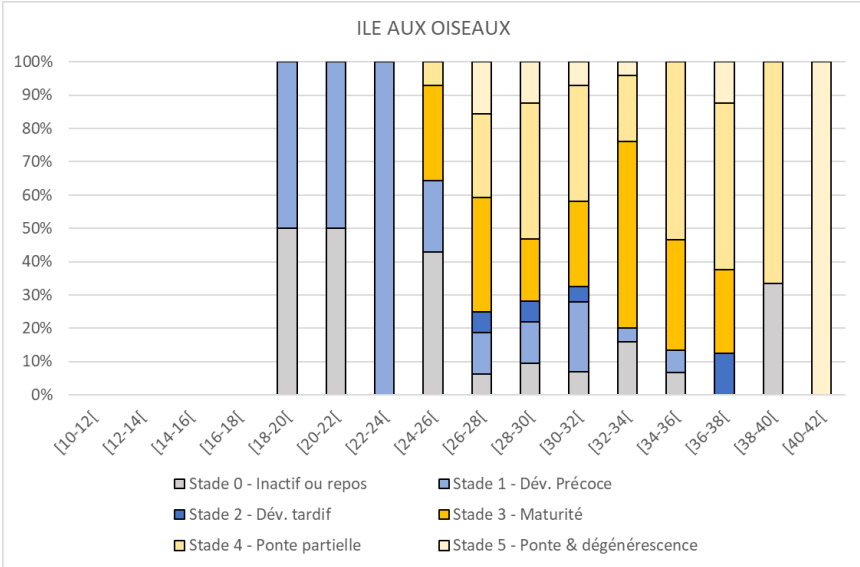





GUJAN
29%
11%
6%
24%
22%
8%
Stade 0 - Inactif ou repos
Stade 1 - Dév. Précoce
Stade 2 - Dév. tardif
Stade 3 - Maturité
Stade 4 - Ponte partielle
Stade 5 - Ponte & dégénérescence

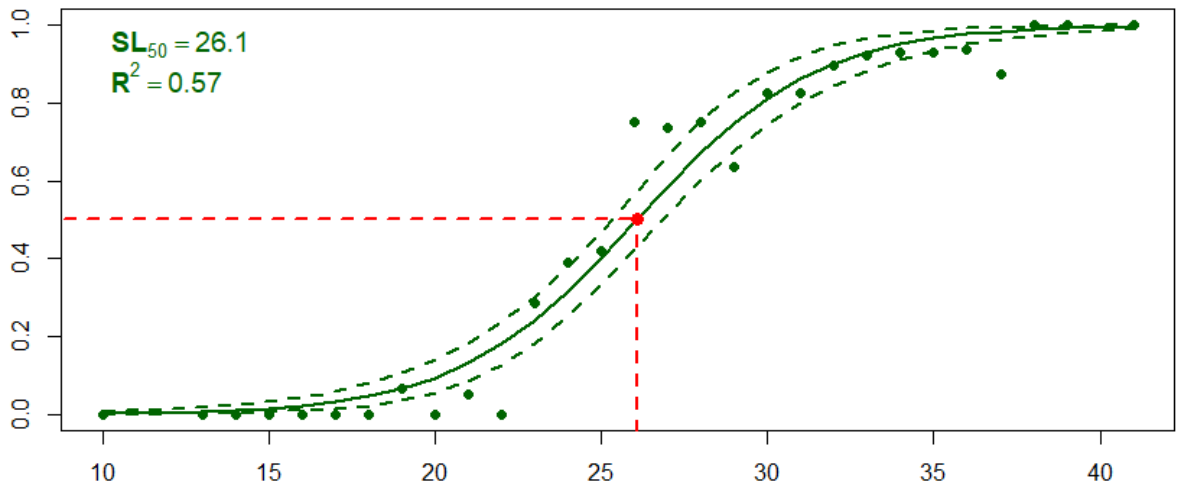

GUJAN
100%
90%
80%
70%
60%
50%
40%
30%
20%
10%
0%
[10-12[
[12-14[
[14-16[
[16-18[
[18-20[
[20-22[
[22-24[
[24-26[
[26-28[
[28-30[
[30-32[
[32-34[
[34-36[
[36-38[
[38-40[
[40-42[
Stade 0 - Inactif ou repos
Stade 1 - Dév. Précoce
Stade 2 - Dév. tardif
Stade 3 - Maturité
Stade 4 - Ponte partielle
Stade 5 - Ponte & dégénérescence


ILE AUX OISEAUX
13%
15%
4%
29%
31%
8%
Stade 0 - Inactif ou repos
Stade 1 - Dév. Précoce
Stade 2 - Dév. tardif
Stade 3 - Maturité
Stade 4 - Ponte partielle
Stade 5 - Ponte & dégénérescence

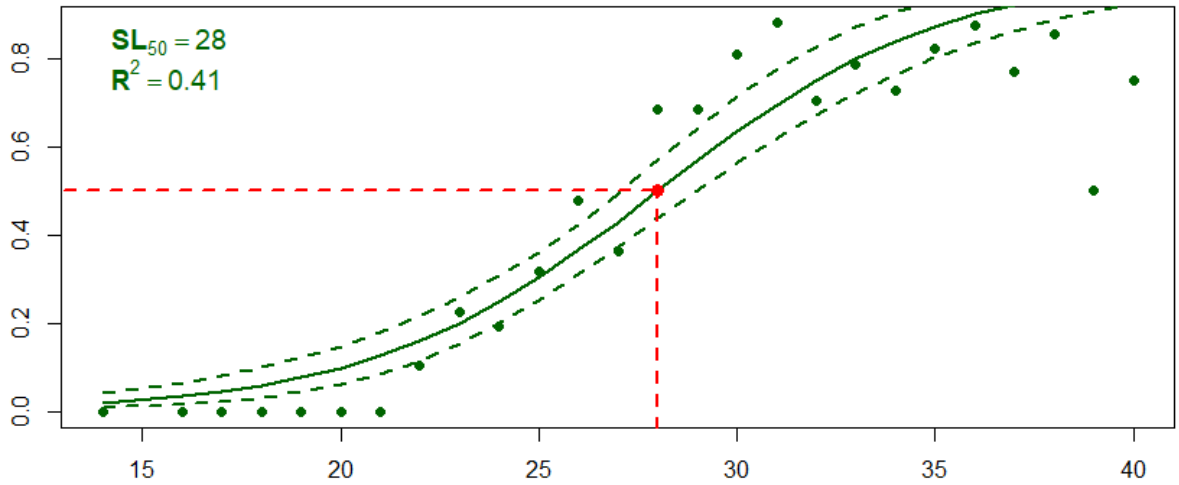

ILE AUX OISEAUX
100%
90%
80%
70%
60%
50%
40%
30%
20%
10%
0%
[10-12[
[12-14[
[14-16[
[16-18[
[18-20[
[20-22[
[22-24[
[24-26[
[26-28[
[28-30[
[30-32[
[32-34[
[34-36[
[36-38[
[38-40[
[40-42[
Stade 0 - Inactif ou repos
Stade 1 - Dév. Précoce
Stade 2 - Dév. tardif
Stade 3 - Maturité
Stade 4 - Ponte partielle
Stade 5 - Ponte & dégénérescence

Annexe 4. Taille de première maturité sexuelle (*SL_{50}*) de la palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum*) estimée en mm pour chacun des 4 sites du bassin d'Arcachon à partir du package sizeMat (Torrejon-Magallanes, 2020). Représentation de la proportion des individus matures en fonction de la longueur en mm.

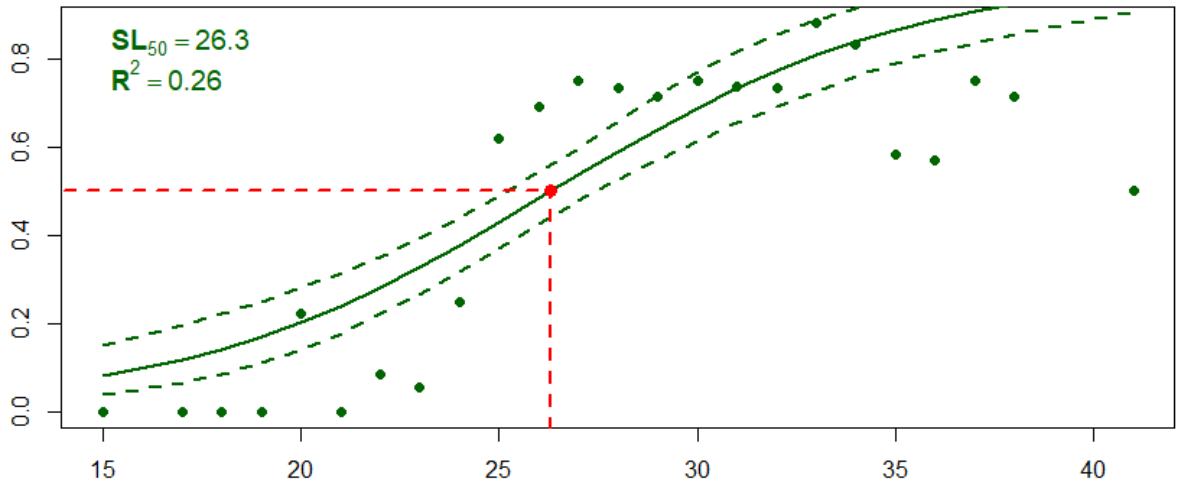
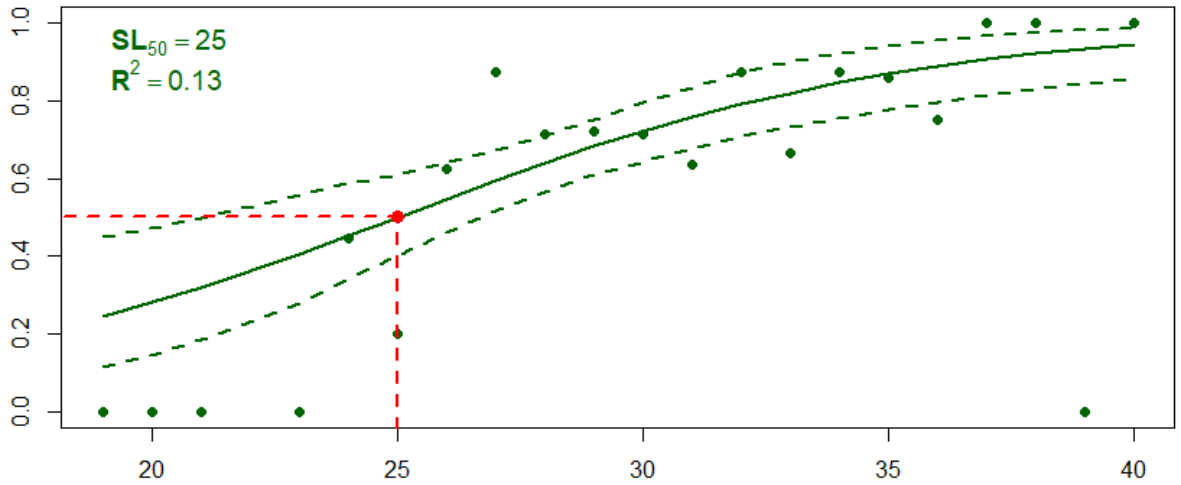
LANTON



ANDERNOS



GUJAN



ILE AUX OISEAUX