

**ÉTUDE STATISTIQUE
DE LA PRÉSENCE D'UN TRACTUS GÉNITAL MALE EXTERNE
CHEZ LES FEMELLES
D'UN MOLLUSQUE SASTÉROPODE GONOCHORIQUE :
OCENEBRA ERINACEA (L.).**

par

Colette Féral

Laboratoire d'Endocrinologie et d'Embryologie expérimentales,
Equipe de Recherche associée au C.N.R.S. n° 491. Université de Caen.
Institut universitaire de Biologie marine, 33120 Arcachon.

Résumé

L'observation, dans le Bassin d'Arcachon, de femelles à tractus génital mâle externe chez *Ocenebra erinacea*, espèce gonochorique, permettait de penser à l'existence possible d'un hermaphroditisme successif pour tout ou partie de la population (Poli, 1973). Une étude systématique d'échantillons récoltés pendant une année dans deux stations : Granville, Bassin d'Arcachon, montre qu'une telle particularité n'apparaît pas dans les populations de Granville alors que dans le Bassin d'Arcachon les femelles à pénis sont présentes dans tous les prélèvements.

L'étude statistique de la croissance et de la répartition des sexes montre que les deux populations suivent une évolution parallèle. *Ocenebra* présente les caractéristiques d'une espèce gonochorique dans les deux stations.

Introduction

Poli (1973) signale chez les femelles d'*Ocenebra erinacea*, espèce considérée comme gonochorique, la présence d'un tractus génital mâle externe. Ce phénomène, observé dans le Bassin d'Arcachon, se traduit par une dissociation des polygones de fréquence représentant la distribution des mâles et des femelles selon la taille. Les mâles étant plus petits que les femelles, cet auteur envisage l'existence possible d'un hermaphroditisme successif protandre pour tout ou partie de la population d'Arcachon. Cette particularité n'a jamais été observée par les auteurs qui ont étudié la sexualité de ce Mollusque (Pelseneer, 1926 ; Fretter et Graham, 1962).

Etant donné le petit nombre d'individus examinés dans le Bassin d'Arcachon, il était nécessaire de reprendre cette étude afin d'établir la réalité du phénomène et d'en connaître l'importance pour plusieurs stations. Une étude statistique de populations d'*Ocenebra erinacea* prélevées à Granville et dans le Bassin d'Arcachon a été réalisée afin de déterminer si l'espèce en cause présentait les caractéristiques de populations hermaphrodites ou gonochoriques.

Matériel et traitement des échantillons

L'étude statistique est réalisée à partir de prélèvements mensuels d'une centaine d'individus récoltés pendant une année. A Granville (Côte de la Manche), *Ocenebra* est récolté sur le platier rocheux entre le niveau de BMVE coefficient 80 et le niveau de BMVE coefficient 110. Cette station est soumise à une influence océanique directe ; les caractéristiques hydrologiques sont stables.

Dans le Bassin d'Arcachon, les animaux vivent à demi enfouis dans la vase, fixés au bas des pignots bordant les parcs à huîtres. Le milieu de prélèvement constitue un site calme, protégé, caractérisé par la grande variabilité des facteurs climatiques et hydrologiques.

Les *Ocenebra* récoltés sont mesurés au pied à coulisse selon leur plus grande longueur (précision de la mesure : 0,1 mm). Les animaux sont alors répartis en classes de taille allant de 2 en 2 mm. Le sexe des individus est déterminé par examen macroscopique du tractus génital et sur frottis de la gonade. La présence ou l'absence de pénis ne constituant pas un critère de détermination, le sexe pris en considération est le sexe de la gonade.

Les méthodes biométriques utilisées sont celles décrites par Lamotte (1962).

RÉALITÉ ET IMPORTANCE DU PHÉNOMÈNE

On distingue trois types d'animaux dans les populations d'*Ocenebra* récoltées :

- des mâles caractérisés par une gonade constituée par des acini petits, fins, de couleur orangé, une prostate blanche développée et un pénis situé en arrière du tentacule oculaire droit ;
- des femelles présentant une gonade jaune d'or à acini fortement granuleux, un utérus développé et des annexes du tractus génital femelle caractéristiques (glande brune, glande de l'albumine) ;
- des « femelles à pénis ». Ces dernières possèdent une gonade femelle, des glandes annexes du tractus génital du même sexe mais ont, en plus, la particularité de posséder un pénis situé en arrière du tentacule oculaire droit, dans une position analogue à celle du pénis chez le mâle.

L'observation des animaux récoltés mensuellement pendant une année (1972-1973) n'a révélé la présence d'aucune femelle à tractus génital mâle externe à Granville. La non-apparition du phénomène est-elle liée à l'origine géographique de la population ou à la période étudiée ? L'examen de prélèvements effectués l'année suivante (1973-1974) confirme les résultats obtenus. Le phénomène ne semble donc pas se manifester à Granville.

De nombreuses femelles à pénis ont été récoltées dans le Bassin d'Arcachon.

Analyse de la fréquence des femelles à pénis dans le Bassin d'Arcachon

I. Fluctuations saisonnières du taux de femelles à pénis.

Dans le Bassin d'Arcachon, les femelles à tractus génital mâle externe se retrouvent dans les récoltes tout au long de l'année. Le pourcentage de femelles à pénis par rapport au nombre total d'individus récoltés (Fig. 1 a) est important et varie peu puisqu'il est situé entre 30 et 50. La présence de femelles à pénis n'est donc pas accidentelle.

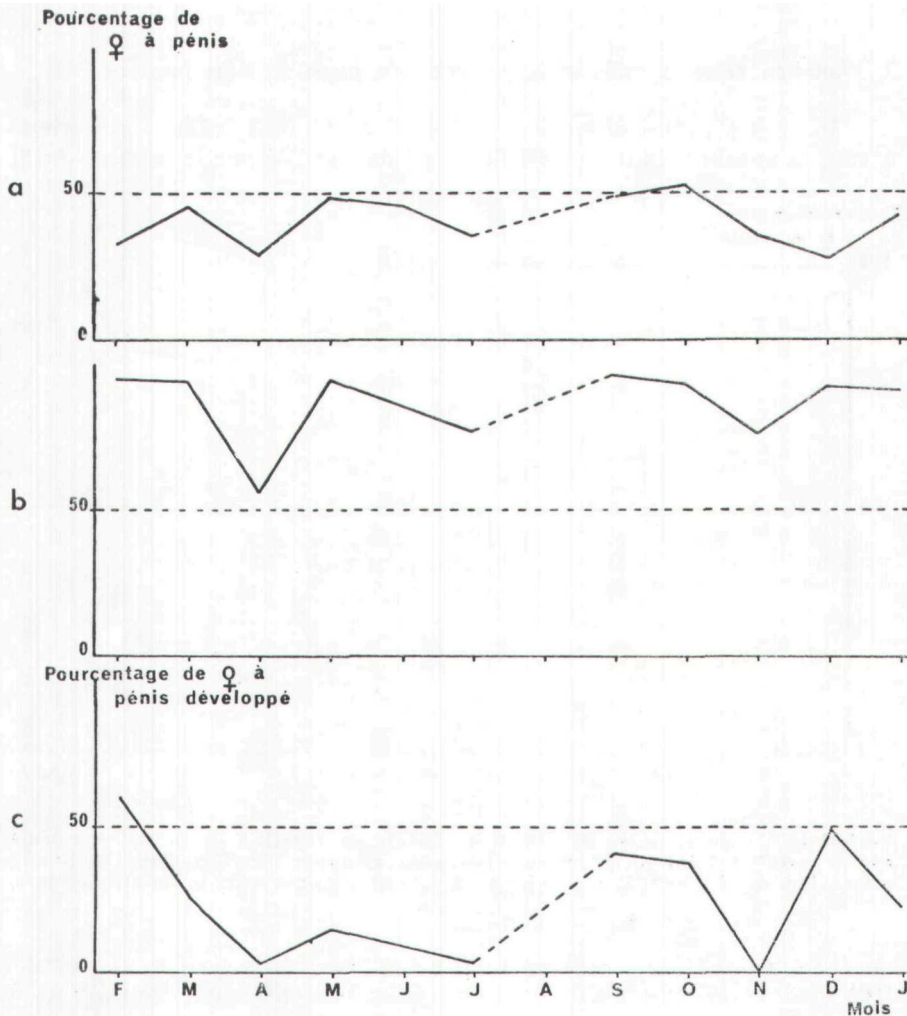


FIG. 1

Fréquence des femelles à tractus génital mâle externe chez *Ocenebra erinacea* du Bassin d'Arcachon de février 1973 à janvier 1974.

a : variations mensuelles du pourcentage de femelles à pénis par rapport au nombre total d'individus récoltés ; b : variations mensuelles du pourcentage de femelles à pénis par rapport au nombre total de femelles récoltées ; c : variations mensuelles du pourcentage de femelles à pénis développé par rapport au nombre de femelles à pénis.

Le pourcentage de femelles à pénis par rapport au nombre de femelles récoltées (Fig. 1 b) est élevé : 56 à 95. Ces femelles peuvent présenter soit un pénis développé dont la taille est comprise entre 2 et 9 mm, soit une ébauche de 0,5 à 2 mm.

Le pourcentage de femelles à pénis développé par rapport au nombre de femelles à pénis (Fig. 1 c) varie au cours de l'année.

L'étude de ces deux dernières courbes montre que le pénis disparaît ou régresse en avril, c'est-à-dire, au moment de la ponte. Un phénomène similaire se reproduit en novembre, moins accentué cependant qu'en avril. Il semble correspondre à une reprise de l'activité reproductrice intervenant du fait de conditions climatiques clémentes.

2. Relation entre la taille et la présence du pénis chez les femelles.

Pour des tailles comprises entre 20 et 44 mm (effectif supérieur à 10), le nombre total de femelles à pénis, calculé sur le nombre total

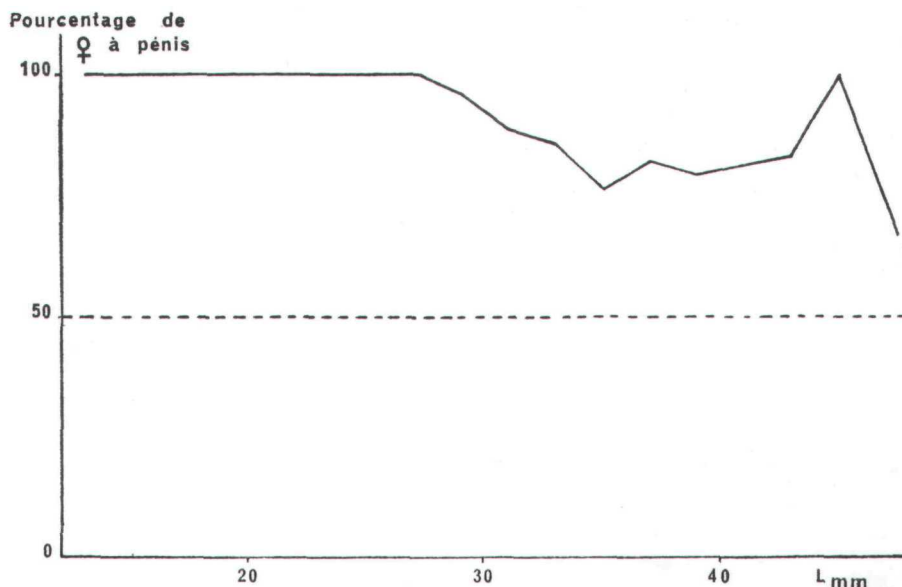


FIG. 2

Variations du pourcentage de femelles à pénis en fonction de la taille, calculé sur le nombre total de femelles d'*Ocenebra erinacea* récoltées dans le Bassin d'Arcachon de février 1973 à janvier 1974. - Lmm : longueur de la coquille en mm.

de femelles (Fig. 2), est maximal pour les petites tailles et décroît légèrement vers les grandes tailles sans être inférieur cependant à 75 p. 100.

La taille moyenne des femelles à pénis est de $34,6 \pm 0,5$ mm ; la taille moyenne des femelles sans pénis est de $36,9 \pm 0,5$ mm. Cette différence est hautement significative (t de Student = 3,15).

L'étude de la répartition des femelles à pénis réduit, à pénis développé et sans pénis, selon la taille, montre que les femelles à

pénis réduit sont réparties dans toutes les classes de taille, les femelles à pénis développé, dans les classes intermédiaires alors que les femelles sans pénis sont localisées dans les grandes tailles.

Ces résultats permettent de penser qu'un pénis apparaît chez les jeunes femelles, qu'il se développe lorsque l'animal grandit, puis qu'il régresse ou disparaît chez les femelles de grande taille.

ÉTUDE DE L'ÉVOLUTION DES POPULATIONS

Cette étude est effectuée d'après l'examen des courbes de croissance établies pour les populations mâle et femelle et permet de faire apparaître les divergences pouvant exister entre l'évolution des deux sexes.

1° Évolution de la population de Granville

a) Évolution de la population mâle.

La courbe de croissance établie pour la population mâle (Fig. 3) peut se diviser en deux parties :

- une partie ascendante d'octobre à avril. L'examen des échantillons mensuels fait apparaître que cette période correspond à l'apparition des jeunes et à la disparition des animaux de grande taille dans les prélèvements ;
- un plateau d'avril à septembre traduit une stabilité de la population mâle.

b) Évolution de la population femelle.

La courbe de croissance montrant l'évolution de la population femelle (Fig. 3) présente deux paliers :

- un palier inférieur (octobre à mars) correspond à la disparition des femelles de grande taille pendant l'hiver et à l'introduction de quelques jeunes individus ;
- un palier supérieur (mars à septembre) traduit une stabilité de la population femelle.

c) Comparaison de l'évolution des populations mâle et femelle.

L'étude de la croissance de la population mâle et de la population femelle montre que l'évolution est sensiblement la même dans les deux sexes.

Pendant l'hiver (octobre à avril), la taille moyenne diminue par suite d'une disparition des animaux de grande taille, mâles et femelles, alors que, d'avril à septembre, les deux populations sont relativement

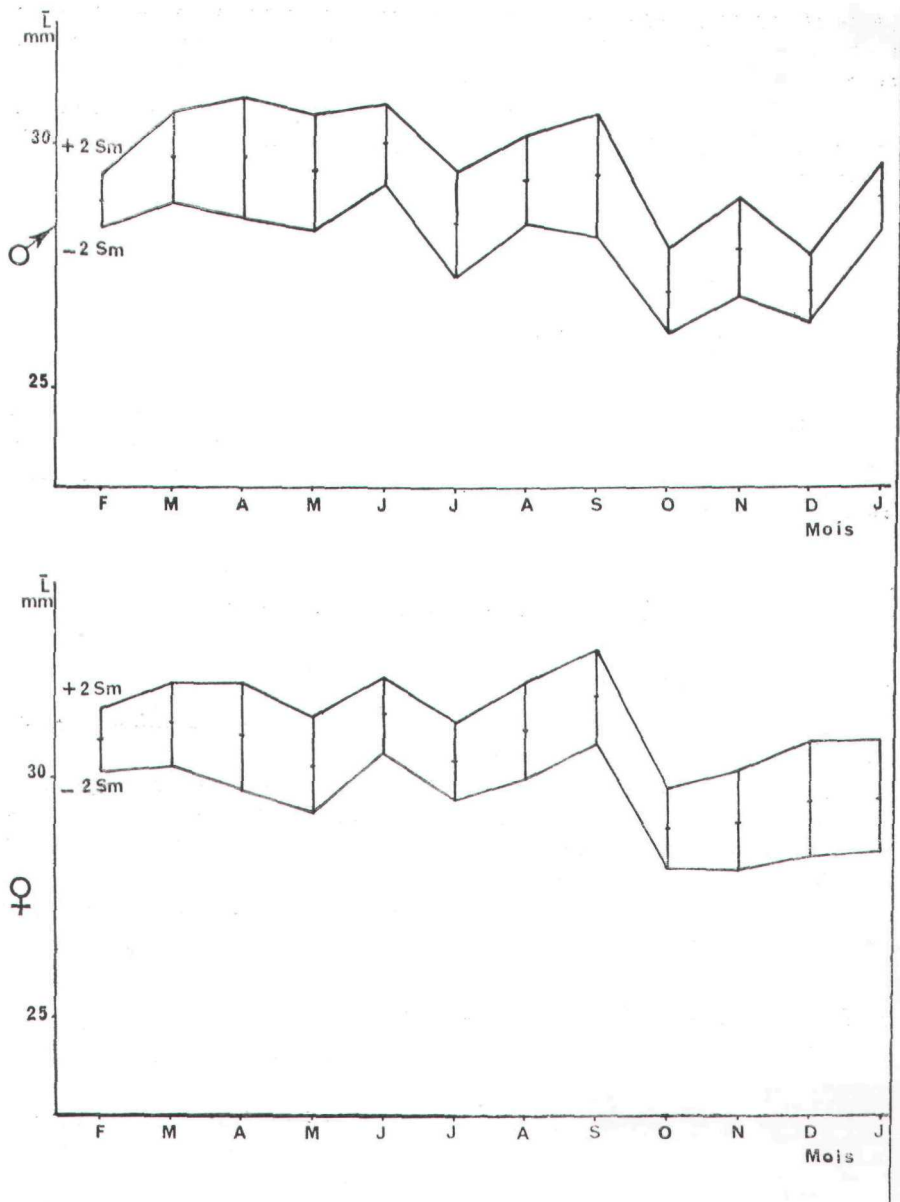


FIG. 3

Courbes de croissance des populations mâle et femelle d'*Ocenebra erinacea*, prélevées à Granville de février 1972 à janvier 1973.

F : février ; M : mars ; A : avril ; etc.

Lmm : longueur moyenne de l'échantillon en mm ; Sm : erreur standard à la moyenne.

stables. L'apparition de jeunes mâles dans les prélèvements est nette alors que l'introduction des jeunes femelles est plus progressive.

Ce parallélisme entre l'évolution du sexe mâle et l'évolution du sexe femelle confirme le gonochorisme d'*Ocenebra* à Granville.

2° Évolution de la population d'Arcachon

a) Évolution de la population mâle.

La courbe de croissance établie pour la population mâle (Fig. 4) fait apparaître deux périodes de récoltes de jeunes individus :

- en octobre 1973 : les animaux de petite taille apparus dans les prélèvements proviennent certainement des pontes du printemps 1972 ;
- en mai 1973 : les quelques jeunes *Ocenebra* récoltés peuvent provenir des pontes tardives de l'automne 1971.

D'octobre à mars, on observe une croissance progressive de la population.

b) Évolution de la population femelle.

L'examen de la courbe de croissance établie pour le sexe femelle (Fig. 4) met en évidence une croissance progressive de la population d'octobre à juin. Quelques jeunes femelles apparaissent dans l'échantillonnage en mai mais c'est surtout en octobre qu'elles sont abondantes. De juin à septembre, la population semble stable.

c) Comparaison de l'évolution des populations mâle et femelle.

L'examen des courbes de croissance permet de mettre en évidence une évolution parallèle des populations mâle et femelle. Les jeunes individus mâles et femelles apparaissent simultanément dans les prélèvements en octobre. Dans les deux sexes, on observe une croissance progressive entre octobre et avril alors que, de juin à septembre, les populations sont plus stables.

Cette évolution parallèle entre le sexe mâle et le sexe femelle est caractéristique d'une espèce gonochorique.

3° Comparaison de l'évolution des populations de Granville et d'Arcachon

a) Comparaison de l'évolution des populations mâles.

Les populations mâles suivent sensiblement la même évolution dans les deux stations. Les courbes de croissance présentent les mêmes caractéristiques :

- apparition nette des jeunes mâles dans l'échantillonnage en automne (octobre) ;
- croissance progressive entre octobre et avril-mai ;
- stabilité pendant les mois d'été.

b) Comparaison de l'évolution des populations femelles.

L'évolution des populations femelles à Granville et dans le Bassin d'Arcachon présente une grande analogie et diffère peu de l'évolution

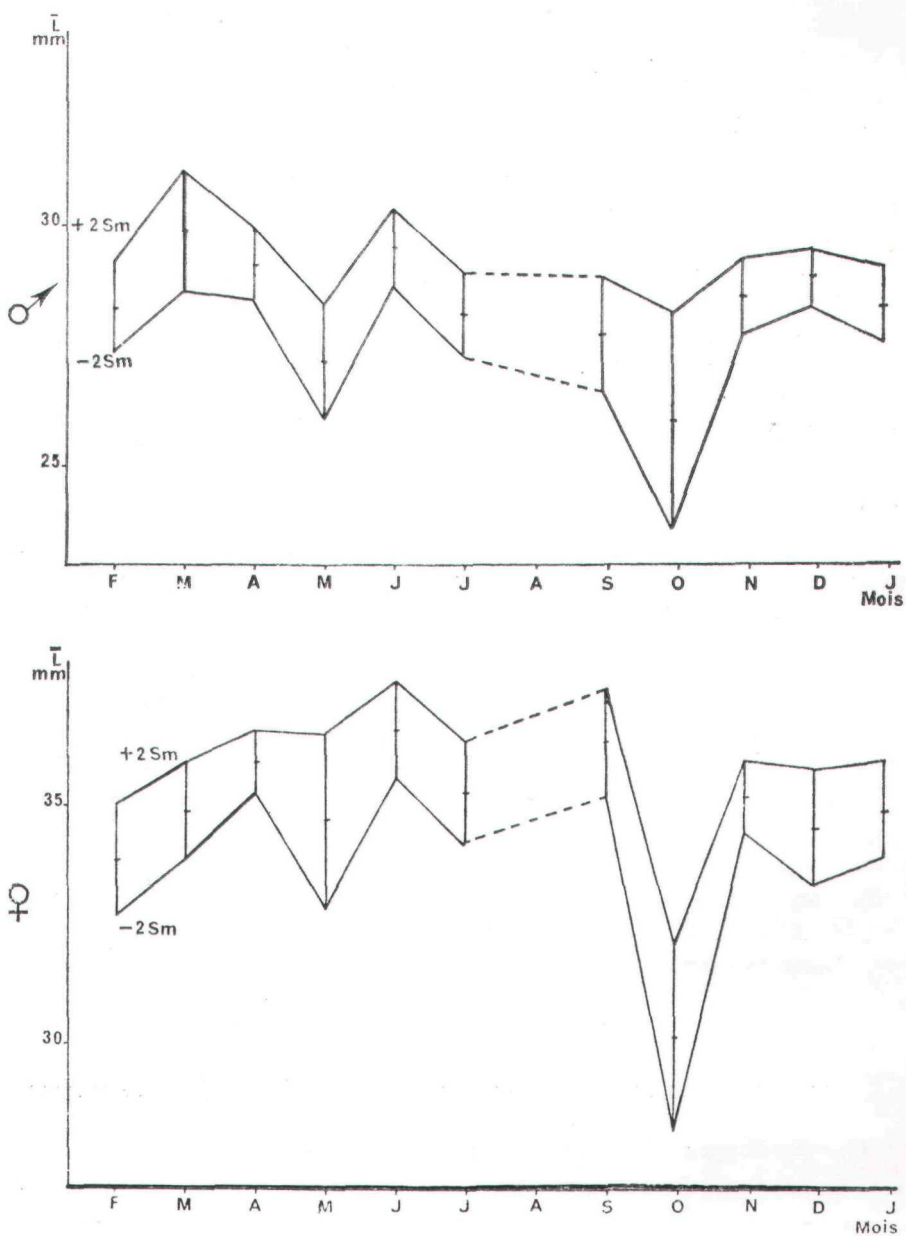


FIG. 4

Courbes de croissance des populations mâle et femelle d'*Ocenebra erinacea*, prélevées dans le Bassin d'Arcachon de février 1973 à janvier 1974.

F : février ; M : mars ; A : avril ; etc.

Lmm : longueur moyenne de l'échantillon en mm ; Sm : erreur standard à la moyenne.

des populations mâles. Les courbes de croissance montrent la même structure :

- une partie ascendante, d'octobre à avril, correspond à l'apparition et à la croissance des jeunes ;

- un plateau traduit une stabilité des populations femelles pendant la fin du printemps et l'été.

Conclusion

Cette étude montre qu'il existe un grand parallélisme dans l'évolution des populations de Granville et d'Arcachon ; *Ocenebra* apparaît comme une espèce gonochorique dans les deux stations.

ÉTUDE DE LA RÉPARTITION DES SEXES

I. Répartition des sexes en fonction de la taille.

a) Population de Granville.

La répartition des sexes selon la taille, représentée sur la figure 5, fait apparaître une superposition des polygones de fréquences mâle et femelle. Ce résultat est caractéristique d'une espèce gonochorique. Un léger décalage existe cependant entre les pics mâle et femelle pour plusieurs échantillons. Afin de déterminer si cette différence est significative, les tailles moyennes des mâles et des femelles ont été comparées mensuellement (test de Student). La différence de taille est statistiquement significative pour huit des douze récoltes.

Ces résultats permettent de penser que *Ocenebra* présente un dimorphisme sexuel portant sur la taille ; les mâles sont, dans tous les cas, plus petits que les femelles.

b) Population d'Arcachon.

La distribution dimensionnelle des mâles et des femelles figurée sous forme de polygones de fréquence (Fig. 6) montre que les deux pics se recouvrent presque. *Ocenebra* apparaît comme une espèce gonochorique. Un léger décalage entre les polygones de fréquences mâle et femelle existe cependant pour plusieurs prélèvements. Des différences de taille significatives apparaissent dans neuf cas sur onze. Cela permet de penser à l'existence d'un dimorphisme sexuel portant sur la taille ; les mâles sont, dans tous les cas, plus petits que les femelles.

2. Analyse des pourcentages sexuels.

a) Étude du taux de masculinité.

— Pour la population de Granville.

Le calcul du pourcentage de mâles en fonction de la longueur de la coquille pour la totalité des animaux récoltés fait apparaître que

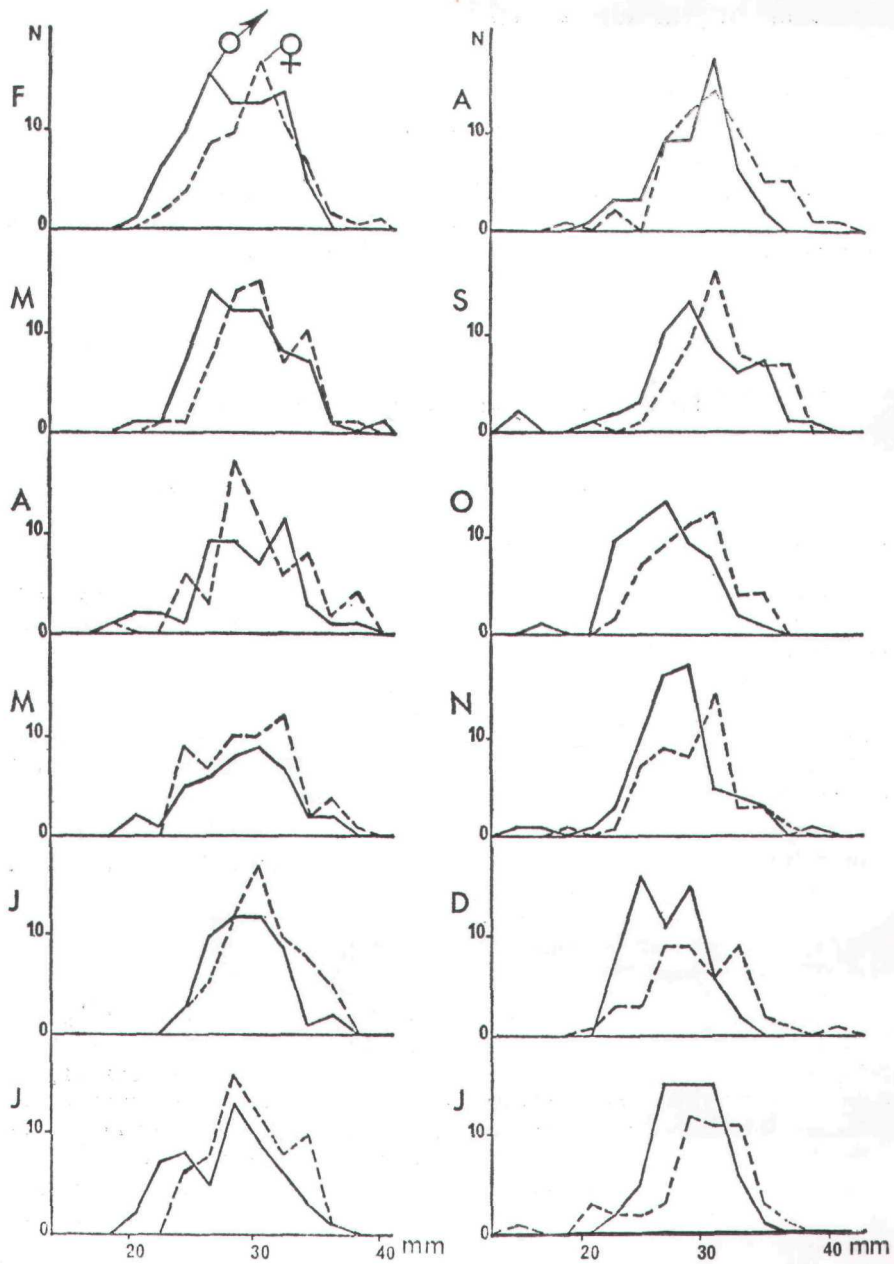


FIG. 5

Représentations, sous forme de polygones de fréquence de la distribution des *Ocenebra erinacea* mâles et femelles selon la taille à Granville de février 1972 à janvier 1973.

F : février ; M : mars ; A : avril ; etc.

En ordonnée : N : fréquence d'animaux par classes de taille ; en abscisse : Lmm : longueur de la coquille en mm (mâles et femelles).

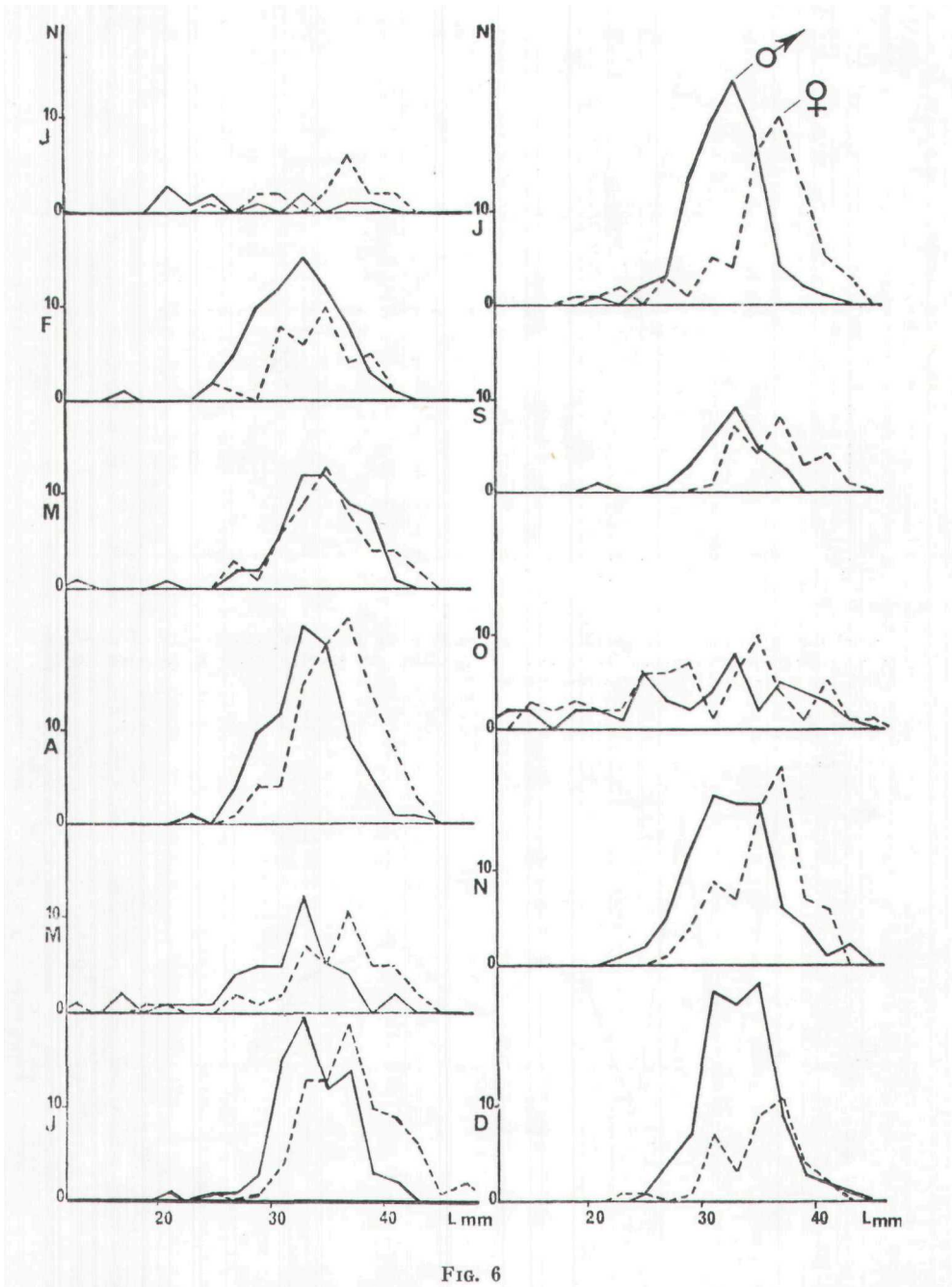


FIG. 6

Représentation sous forme de polygones de fréquences de la distribution des *Ocenebra erinacea* mâles et femelles selon la taille. Bassin d'Arcachon, février 1973 à janvier 1974.

En ordonnée, N : fréquence d'animaux par classe de taille ; en abscisse, Lmm : longueur de la coquille en mm (mâles et femelles).

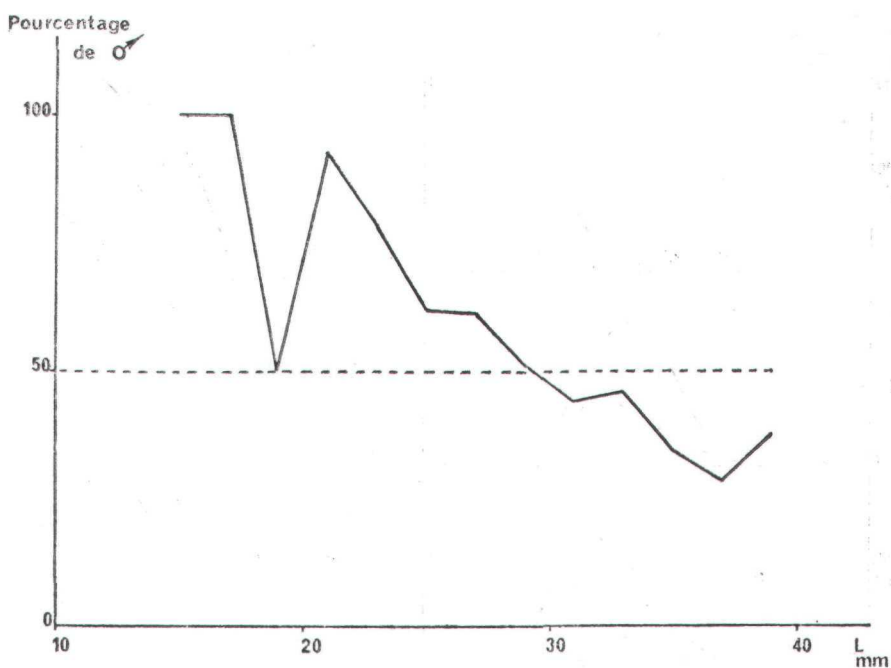


FIG. 7

Variations du taux de masculinité en fonction de la taille, établi sur le nombre total d'*Ocenebra erinacea* récoltés à Granville, de février 1972 à janvier 1973. Lmm : longueur de la coquille en mm.

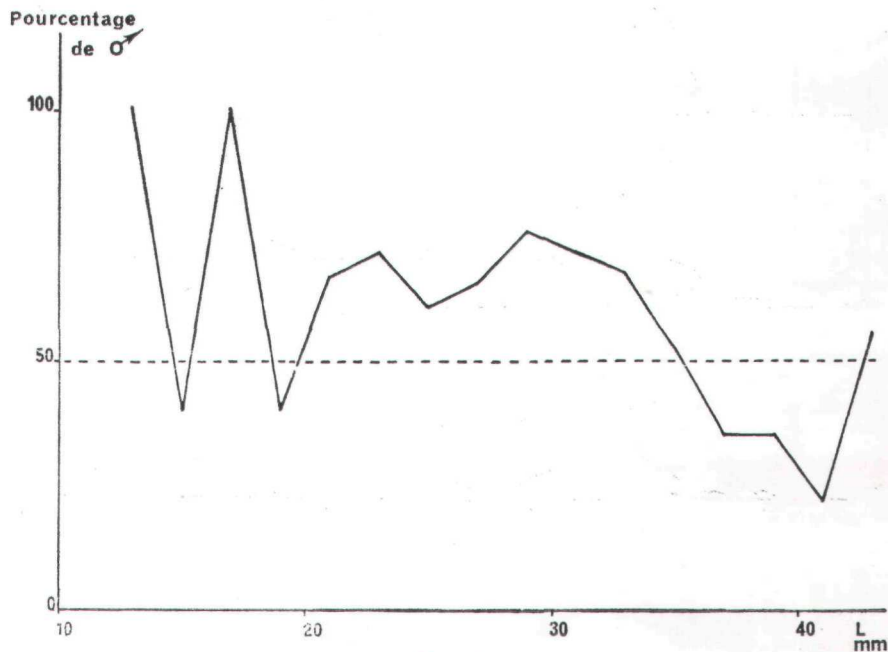


FIG. 8

Variations du taux de masculinité en fonction de la taille, établi sur le nombre total d'*Ocenebra erinacea* récoltés dans le Bassin d'Arcachon de février 1973 à janvier 1974.

Lmm : longueur de la coquille en mm.

le taux de masculinité décroît progressivement vers les grandes tailles ; ce taux n'est jamais inférieur à 30 p. 100 cependant (Fig. 7).

Ce résultat ne met pas en doute de gonochorisme de l'espèce mais confirme l'existence d'un dimorphisme portant sur la taille.

— Pour la population d'Arcachon.

Pour les classes millimétriques comprises entre 20 et 40 mm, le pourcentage de mâles en fonction de la longueur de la coquille, pour la totalité des animaux récoltés, est voisin de 50 (Fig. 8). Il n'est que de 30 pour des tailles supérieures à 34 mm ; ce résultat ne met pas en doute le gonochorisme d'*Ocenebra* dans le Bassin d'Arcachon mais confirme la prédominance des femelles dans les grandes tailles.

b) Fluctuations mensuelles du taux de masculinité.

Les taux de masculinité sont comparés à un taux 1/1, grâce au test de χ^2 de Pearson. Pour la population de Granville, aucun χ^2 n'est significatif : le taux de masculinité est normal (tab. 1). Pour la popu-

TABLEAU 1
Ocenebra erinacea

Analyse des taux de masculinité mensuels (test de χ^2 de Pearson) de février 1972 à janvier 1973 à Granville.

NS : non significatif.

Le taux de masculinité diffère significativement d'un taux 1/1, si le χ^2 est supérieur ou égal à 3,84 (coefficient de sécurité 95 p. 100).

Mois	Fréquence	Nombre de mâles	Nombre de femelles	Taux de masculinité	χ^2	Différence
Février	272	151	121	1,24	3,30	NS
Mars	122	64	58	1,10	0,29	NS
Avril	102	47	55	1,10	0,62	NS
Mai	97	42	55	0,76	1,74	NS
Juin	109	49	60	0,81	1,11	NS
Juillet	115	54	61	0,88	0,42	NS
Août	110	50	60	0,83	0,90	NS
Septembre ..	109	54	55	0,98	0,009	NS
Octobre	106	53	53	1	0	NS
Novembre ..	108	61	47	1,29	1,81	NS
Décembre ..	102	58	44	1,31	1,92	NS
Janvier	108	59	49	1,20	0,92	NS

lation d'Arcachon, il est normal pour 9 des 11 prélèvements (tab. 2). Les mâles sont prédominants en février (65 p. 100) et en décembre (70 p. 100). Etant donné le caractère brusque de ces variations, on peut penser qu'elles sont accidentelles et que le taux de masculinité ne diffère pas d'un taux 1/1 dans le Bassin d'Arcachon.

c) Comparaison de la fréquence relative des mâles à Granville et dans le Bassin d'Arcachon.

Les résultats obtenus pour la population d'Arcachon sont analogues à ceux obtenus pour la population de Granville. L'étude des

TABLEAU 2
Ocenebra erinacea

Analyse des taux de masculinité mensuels (test de χ^2 de Pearson) de février 1973 à janvier 1974, dans le Bassin d'Arcachon.

NS : non significatif ; S : significatif.

Le taux de masculinité diffère significativement d'un taux 1/1, si le χ^2 est supérieur ou égal à 3,84 (coefficient de sécurité 95 p. 100).

Mois	Fréquence	Nombre de mâles	Nombre de femelles	Taux de masculinité	χ^2	Différence
Février	106	69	37	1,86	7,84	S
Mars	104	54	50	1,08	0,15	NS
Avril	173	89	90	0,98	0,28	NS
Mai	85	42	43	0,97	0,01	NS
Juin	152	72	80	0,9	0,42	NS
Juillet	161	87	74	1,05	1,04	NS
Septembre ..	56	28	28	1	0	NS
Octobre	109	47	62	0,75	2,06	NS
Novembre ..	156	85	71	1,19	1,25	NS
Décembre ..	130	91	39	2,33	20,80	S
Janvier	99	53	46	1,15	0,50	NS

TABLEAU 3
Ocenebra erinacea

Comparaison des fréquences relatives des mâles dans les populations de Granville et d'Arcachon.

NS : non significatif ; S : significatif.

Mois	Fréquence relative des mâles		S_d	t	Différence
	Granville	Arcachon			
Février	0,56 \pm 0,06	0,65 \pm 0,08	0,05	1,80	NS
Mars	0,52 \pm 0,08	0,52 \pm 0,09	0,06	0	NS
Avril	0,46 \pm 0,09	0,48 \pm 0,07	0,06	0,33	NS
Mai	0,43 \pm 0,10	0,49 \pm 0,10	0,07	0,85	NS
Juin	0,45 \pm 0,09	0,47 \pm 0,08	0,06	0,33	NS
Juillet	0,47 \pm 0,09	0,54 \pm 0,07	0,06	1,16	NS
Septembre ..	0,50 \pm 0,09	0,50 \pm 0,13	0,08	0	NS
Octobre	0,50 \pm 0,09	0,43 \pm 0,09	0,06	1,16	NS
Novembre ..	0,56 \pm 0,09	0,54 \pm 0,07	0,06	0,33	S
Décembre ..	0,57 \pm 0,09	0,70 \pm 0,08	0,06	2,16	NS
Janvier	0,54 \pm 0,09	0,54 \pm 0,10	0,06	0	NS

deux populations peut être complétée en comparant mensuellement la fréquence relative des mâles dans les deux stations (tab. 3). Ce calcul va permettre de déterminer si les échantillons proviennent d'une même population, homogène en ce qui concerne la proportion des sexes.

Les fréquences relatives des mâles varient entre les deux stations (tab. 3). Ces fréquences ont été comparées mensuellement

(test de comparaison de deux pourcentages). Les calculs statistiques font apparaître que le test n'est pas significatif pour 10 des 11 prélèvements. La différence significative observée en décembre provient d'un échantillonnage accidentel d'un grand nombre de mâles dans le Bassin d'Arcachon.

On peut donc considérer que les deux populations sont homogènes en ce qui concerne la proportion des sexes.

CONCLUSION

L'étude comparée de deux populations d'*Ocenebra erinacea*, originaires de Granville et du Bassin d'Arcachon, a permis de mettre en évidence les résultats suivants :

aucune femelle à tractus génital mâle externe n'a été récoltée à Granville. Dans le Bassin d'Arcachon, les femelles à pénis sont présentes dans tous les prélèvements. Leur fréquence élevée montre que le phénomène n'est pas accidentel. La répartition de ces femelles en fonction de la taille fait apparaître un cycle du pénis lié au cycle sexuel et à la taille de l'animal ;

l'évolution des populations et la répartition des sexes ne mettent cependant pas en doute le gonochorisme de l'espèce ; il n'existe aucune différence entre la croissance des mâles et des femelles, les taux de masculinité ne diffèrent pas d'un taux 1/1. La comparaison des échantillons d'*Ocenebra erinacea* prélevés dans le Bassin d'Arcachon et à Granville montre que les deux populations sont homogènes quant à la proportion des sexes ;

l'apparition de femelles à tractus génital mâle externe ne traduit pas l'existence d'un hermaphroditisme successif chez *Ocenebra* dans le Bassin d'Arcachon. L'étude comparée de populations prélevées en deux stations a permis de montrer que le phénomène ne se manifeste pas sur toute l'étendue de l'aire de répartition de l'espèce.

Summary

Statistic analysis of females with penis-like outgrowth in *Ocenebra erinacea*, a gonochoristic Gastropod Mollusc.

In Bassin d'Arcachon, the observation of females with a penis-like outgrowth in *Ocenebra erinacea*, a gonochoristic species, suggests that the whole or part of the population presents a successive hermaphroditism (Poli, 1973).

A systematic investigation of batches gathered during one year in two localities (Granville, Bassin d'Arcachon) shows that the phenomenon does not appear in Granville; in Bassin d'Arcachon females with a penis-like structure are observed in each sample.

The analysis of growth and of sex-repartition shows that the two populations follow a similar evolution. *Ocenebra* appears as a gonochoristic species in the two localities.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- FRETTER, v. et GRAHAM, A., 1962. — British Prosobranch Molluscs, their functional anatomy and ecology. London, Ray Society, 755 pp., 316 fig.
- LAMOTTE, M., 1962. — Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Masson édit., Paris, 145 pp., 26 fig., 11 tabl.
- PELSENEER, p., 1926. — La proportion relative des sexes chez les animaux et particulièrement chez les Mollusques. *Mém. Acad. R. Belg. Sci.*, 8, 11, 258 pp.
- POLI, G., 1973. — Cycle reproducteur de Mollusques, Lamellibranches et Gastéropodes du Bassin d'Arcachon. Thèse de Doctorat en Océanographie ; Paris VI, 241 pp., 95 fig., 13 tabl.