

Fréquence et degré d'expression du pseudohermaphrodisme chez quelques Prosobranches Sténoglosses des côtes françaises (surtout de la baie de Morlaix et de la Manche).

2. Situation jusqu'au printemps de 1992*

J. Oehlmann, E. Stroben et P. Fioroni

Institut für Spezielle Zoologie und Vergleichende
Embryologie der Universität Münster

Résumé : L'évolution du pseudohermaphrodisme (= PSH ; imposéx) depuis 1988 est décrite à partir des prélèvements portant aujourd'hui sur 20 560 individus de 10 espèces de Méso- et Néogastéropodes, surtout des côtes de Bretagne et de Normandie.

En plus des espèces déjà mentionnées en 1988 (Fioroni *et al.*, 1991a), nous décrivons également *Lamellaria perspicua*, *Trivia arctica*, *T. monacha*, *Ocinebrina aciculata* et *Colus gracilis*.

Un assez grand nombre de stades/types nouveaux (Fig. 2) permet d'établir un nouveau système évolutif du PSH applicable à toutes les espèces.

La fréquence de l'imposéx atteint presque partout 100 % ; l'indice VDS (vas deferens séquence) (p. 4) se démontre comme meilleur paramètre pour exprimer l'intensité du PSH.

Malgré la législation restreignant l'usage du TBT (tributylétain), le PSH a encore augmenté, surtout chez les Muricidae, et conduit jusqu'à la stérilisation et un sexratio déséquilibré chez *Ocinebrina aciculata* et *Nucella lapillus*.

Malgré l'augmentation générale de l'imposéx, les localités éloignées des zones portuaires restent moins touchées.

Abstract : The further development of imposéx on the French coasts (namely Brittany and Normandy) is analysed for 10 species of Meso- and Neogastropods (20 560 individuals).

Beside the species already mentioned in 1988 (Fioroni *et al.*, 1991a) our description includes also *Lamellaria perspicua*, *Trivia arctica*, *T. monacha*, *Ocinebrina aciculata* and *Colus gracilis*.

New stages/types of imposéx (Fig. 2) allow a new evolutionary system of imposéx valid in all species.

The frequency of imposéx attains mostly 100 % ; the VDS index is the best parameter for its intensity.

Despite the official restrictions in the use of TBT (tributyltin), imposéx has still more advanced namely in the Muricidae and attains in several species sterility and a shift of the sex ratio in favour of males (*Ocinebrina aciculata*, *Nucella lapillus*).

Despite the general increase of imposéx, the localities distant from harbours have conserved their favoured position.

INTRODUCTION

Le pseudohermaphrodisme des Prosobranches (PSH (Jenner, 1970) = imposéx (Smith, 1971)) se traduit par l'apparition chez la femelle pseudohermaphrodite (= ♀♂) de parties de l'appareil génital mâle (vas deferens, pénis) sous l'influence du tributylétain (TBT). Ce phénomène est largement étudié (Fioroni *et al.*, 1990, 1991). La sensibilité des Prosobranches envers le TBT est extrêmement grande comparée aux autres animaux (Rexrode, 1987) ; p. ex. 0,5 ng TBT-Sn/l suffisent à provoquer l'imposéx chez *Nucella lapillus* (Gibbs *et al.*, 1987 ; p. 15).

* Ces résultats font partie des thèses universitaires de J. Oehlmann et E. Stroben.

L'imposex a progressé surtout sur le littoral britannique (Bailey & Davies, 1989, Davies *et al.*, 1987, Gibbs *et al.*, 1988, 1990, 1991). La situation du PSH sur les côtes bretonnes et normandes en 1988 a été décrite à partir des prélèvements portant sur un nombre restreint d'environ 600 animaux (Fioroni *et al.*, 1991a) ; le fait que le PSH était moins avancé en France que sur le littoral de la Grande-Bretagne nous a conduit à poursuivre nos analyses. Malgré les restrictions et interdictions légales de l'usage du TBT (Champ & Lowenstein, 1987), l'imposex a progressé considérablement.

Le but de ce travail est donc de décrire l'évolution du PSH aux localités déjà analysées en 1988 ainsi qu'à de nouvelles stations (Fig. 1).

Ce procédé nous permet de tester l'efficacité des mesures législatives d'une interdiction partielle du TBT (Alzieu, 1986) existant en France depuis 1982 pour les bateaux de moins de 25 m, et de montrer s'il existe une amélioration réelle sur les côtes françaises ou plutôt une stabilisation à un niveau assez haut. Nous voulons également déterminer si la concentration sans effets ("no observable effect concentration" de Alzieu *et al.* (1991)) de 2 ng TBT-Sn/l (= 5 ng TBT/l) est suffisante ou doit être abaissée.

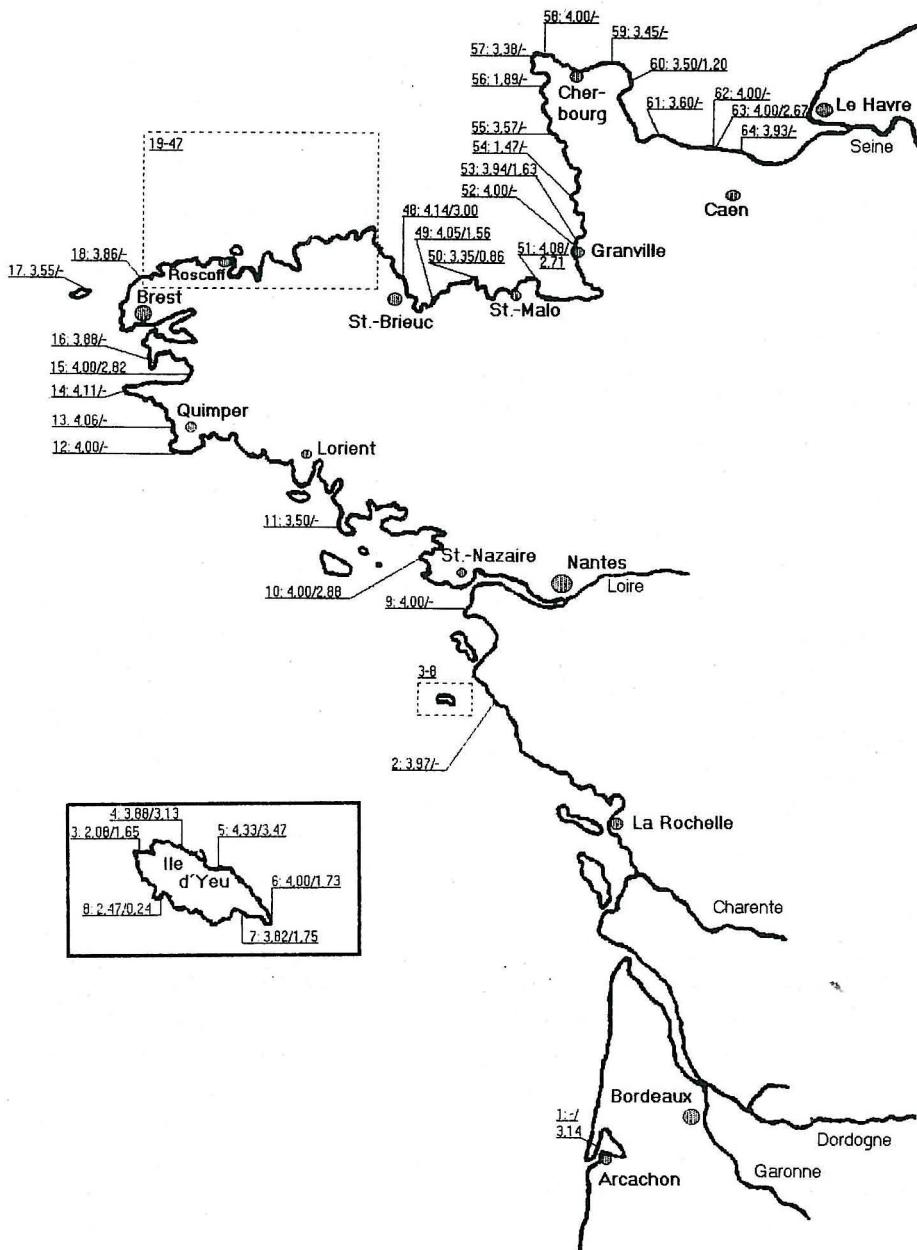
MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le nombre d'individus analysés de chaque espèce est indiqué aux p. 10 suivis en parenthèses. Avant l'analyse morphologique sous la loupe binoculaire, les animaux ont été anesthésiés dans une solution de chlorure de magnésium (7 % dans l'eau distillée) et leurs coquilles ont été brisées ensuite à l'aide d'un étau et enlevées. Des individus douteux ont été fixés (Bouin) (pour mieux voir l'extension du spermiducte) et quelquefois coupés en séries (Oehlmann *et al.*, 1991).

Le nombre augmenté de stades/types trouvés depuis 1988 (p. ex. Oehlmann *et al.* 1991, 1992, 1993, Stroben *et al.*, 1992, 1992a, 1992b) nous a conduit à établir une nouvelle classification évolutive du PSH ; elle contient 6 stades (1-6), chacun renfermant plusieurs types (a-c, et *) (Fig. 2 et p. 5 suiv.) et inclut également le changement de sexe et les stades de la classification britannique plus simple (Gibbs *et al.*, 1987). Elle est aisément applicable à toutes les espèces des Prosobranches. Des images de ces stades/types effectués à l'aide du microscope électronique à balayage se trouvent chez Oehlmann *et al.* (1991) (*Nucella lapillus*), Stroben *et al.* (1992a) (*Hinia reticulata*), Oehlmann *et al.* (1992) (*Ocenebra erinacea*) et Stroben *et al.* (1992) (*Trivia arctica* et *T. monacha*).

La transformation de nos "types" antérieurs (Fioroni *et al.*, 1991a) dans les stades de la nouvelle classification est donnée dans les pages suivantes. Les formes spéciales, qui compliquent encore le système, et qui sont expliquées chez Fioroni *et al.* (1990, 1991), Oehlmann *et al.* (1991, 1992, 1993) et Stroben *et al.* (1992a, 1992b), ne sont pas traitées en détail dans le présent travail.

De plus, la fréquence des femelles touchées par l'imposex exprimée en pourcentage (Tab. I, chez Fioroni *et al.*, 1991a) n'est plus un paramètre généralement valable parce qu'il



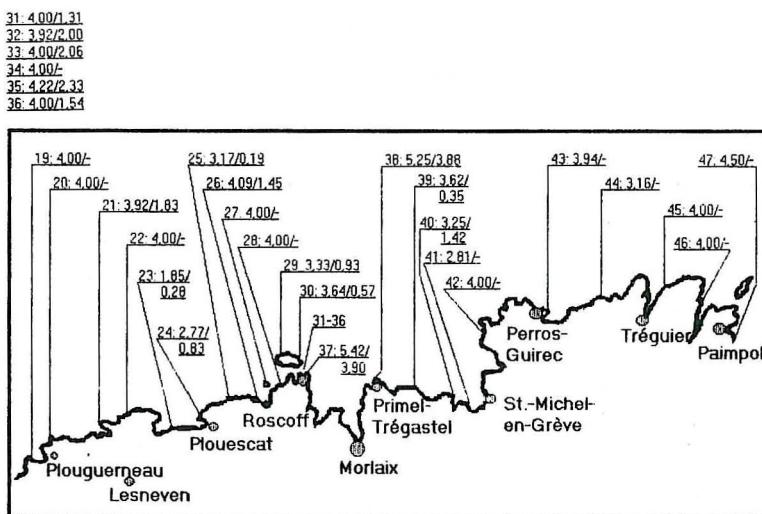


Fig. 1 : Répartition des différentes stations. Les chiffres 1-64 indiquent les localités. Les deux autres chiffres informent du VDS (valeurs moyennes) de *Nucella lapillus* et *Hinia reticulata*. Localités : 1 : Arcachon, 2 : Sion s/l'Océan, 3 : Pnt du But, 4 : Pnt du Boite, 5 : Ker Chalon, 6 : Pnt des Corbeaux, 7 : La Croix, 8 : Pnt du Châtelet, 9 : Pnt de St-Gildas, 10 : Piriac s/Mer, 11 : Pnt du Percho, 12 : St-Guénolé, 13 : Penhors, 14 : Pnt du Raz, 15 : Anse de Kerviguen, 16 : Pnt de Dinan, 17 : Ile d'Ouessant, 18 : Kerros, 19 : Penn Enez, 20 : Pnt de Lilia, 21 : Mentoul, 22 : Kerverven, 23 : Méan Mélen, 24 : Menfig, 25 : Kerbrat, 26 : Moguérie, 27 : Ile de Siec, 28 : Tévenn, 29 : Ile de Prés, 30 : Ile de Batz, 31 : Lédanet, 32 : Le Loup, 33 : Roche Gaurec, 34 : Porz an Ilis, 35 : Roscoff institut, 36 : Roscoff ile Verte, 37 : Roscoff port, 38 : Primel Trégastel, 39 : Beg an Fry, 40 : Locquirec, 41 : St-Michel-en-Grève, 42 : Trébeurden, 43 : Pnt du Château, 44 : Iles des Femmes, 45 : Kerbors, 46 : Kermouster, 47 : Pnt de Guilben, 48 : Étables s/Mer, 49 : Pnt de Pléneuf, 50 : Cap Fréhel, 51 : Pnt du Nez, 52 : Granville port, 53 : Granville côte, 54 : Coutainville, 55 : St-Georges, 56 : Siouville-Hague, 57 : Cap de la Hague, 58 : Port Racine, 59 : Cap Lévy, 60 : Pnt de Fouly, 61 : Grandcamp-Maisy, 62 : Port-en-Bessin port, 63 : Port-en-Bessin côte, 64 : Luc s/Mer.

atteint maintenant à presque toutes les localités 100 % (Tab. I). Nous employons donc aujourd'hui avant tout l'indice VDS (vas deferens séquence), qui représente la valeur moyenne d'une population exprimée par la somme des chiffres des stades (1-6) des femelles pseudohermaphrodites (= $\varphi^{\delta} \varphi^{\delta}$) divisée par leur nombre. Nous préférons cet indice à l'indice RPS (relative penis size) des auteurs britanniques (= [longueur moyenne des pénis des φ^{δ}] divisée par la longueur moyenne des pénis des δ^{δ}] x 100). Ce dernier n'est pas stable à cause des variations saisonnières de la longueur du pénis mâle (Oehlmann *et al.*, 1991, 1992, Stroben *et al.* 1992a). Comme paramètres supplémentaires peuvent servir la longueur moyenne des pénis des femelles et l'indice RPL (relative penis length = RPS non cubé), surtout aux sites où la contamination est forte (Tab. I ; Oehlmann *et al.*, 1992, Stroben *et al.*, 1992, 1992a).

Une vingtaine de stations ont été écartées des résultats montrés (Tab. I, Fig. 1) du fait du trop faible nombre des individus récoltés, ne permettant pas une analyse statistique satisfaisante.

L'analyse du TBT dans l'eau de mer et les tissus a été effectuée selon Stroben *et al.*, (1992a). 0,5 ou 1,0 litre d'eau de mer ou 1,00 g de tissu frais homogénéisé sont acidifiés avec HCl et le dibutylétain (DBT) plus le TBT sont extraits dans l'héxane. La détermination est réalisée à l'aide de la spectrométrie d'absorption atomique (Perkin-Elmer HGA-500 avec Perkin-Elmer 5000 AAS ; longueur d'ondes 224,6 nm, largeur de fente 0,7 nm). Le TBT est dosé après un lavage de l'extrait d'héxane avec NaOH. Des matériaux de référence certifiés ont servi à la validation. Les limites de détection dans les tissus sont 7,4 µg DBT-Sn/kg (poids sec) et 8,8 µg TBT-Sn/kg (poids sec) et 1,5 ng TBT-Sn/l dans l'eau de mer.

RÉSULTATS

Répartition du PSH chez les différentes espèces

En addition aux espèces que nous avons déjà inventoriées en 1988-1989, nous décrivons également des formes d'imposex chez les espèces suivantes : parmi les Mésogastéropodes *Lamellaria perspicua*, *Trivia arctica* et *T. monacha* et parmi les Sténoglosses *Ocinebrina aciculata* et *Colus gracilis*.

Le degré d'expression morphologique du PSH

Stades (1-6) et types (a-c, *) du PSH (voir Fig. 2)

Stade 0 : système femelle sans aucune différenciation mâle [= type 0 (Fioroni *et al.*, 1991a)]

Stade 1a : petit pénis sans conduit pénial derrière le tentacule oculaire droit [= type 3 (Fioroni *et al.*, 1991a)]

Stade 1b : sans pénis ; courte partie distale du vas deferens (spermiducte) derrière le tentacule oculaire droit au fond de la cavité palléale [= type 1 (Fioroni *et al.*, 1991a)]

Stade 1c : sans pénis ; courte partie proximale du vas deferens partant de l'orifice du vagin

Stade 2a : pénis avec conduit pénial qui se termine en cul-de-sac [= type 4 (Fioroni *et al.*, 1991a)]

Stade 2b : sans pénis ; une courte partie distale et également une partie proximale du vas deferens

Stade 2c : petit pénis avec courte partie proximale du vas deferens

Stade 3a : pénis avec conduit pénial, qui se poursuit par un vas deferens court [= type 5 (Fioroni *et al.*, 1991 a)]

Stade 3b : sans pénis ; avec vas deferens continual qui entre en contact direct avec l'orifice du vagin [= type 2 (Fioroni *et al.*, 1991a)]

Stade 3c : une courte partie distale du vas deferens se rajoute aux caractéristiques du stade 2c

Stade 4 : pénis avec conduit pénial, qui se poursuit dans un vas deferens complet [= type 6 (Fioroni *et al.*, 1991a)]

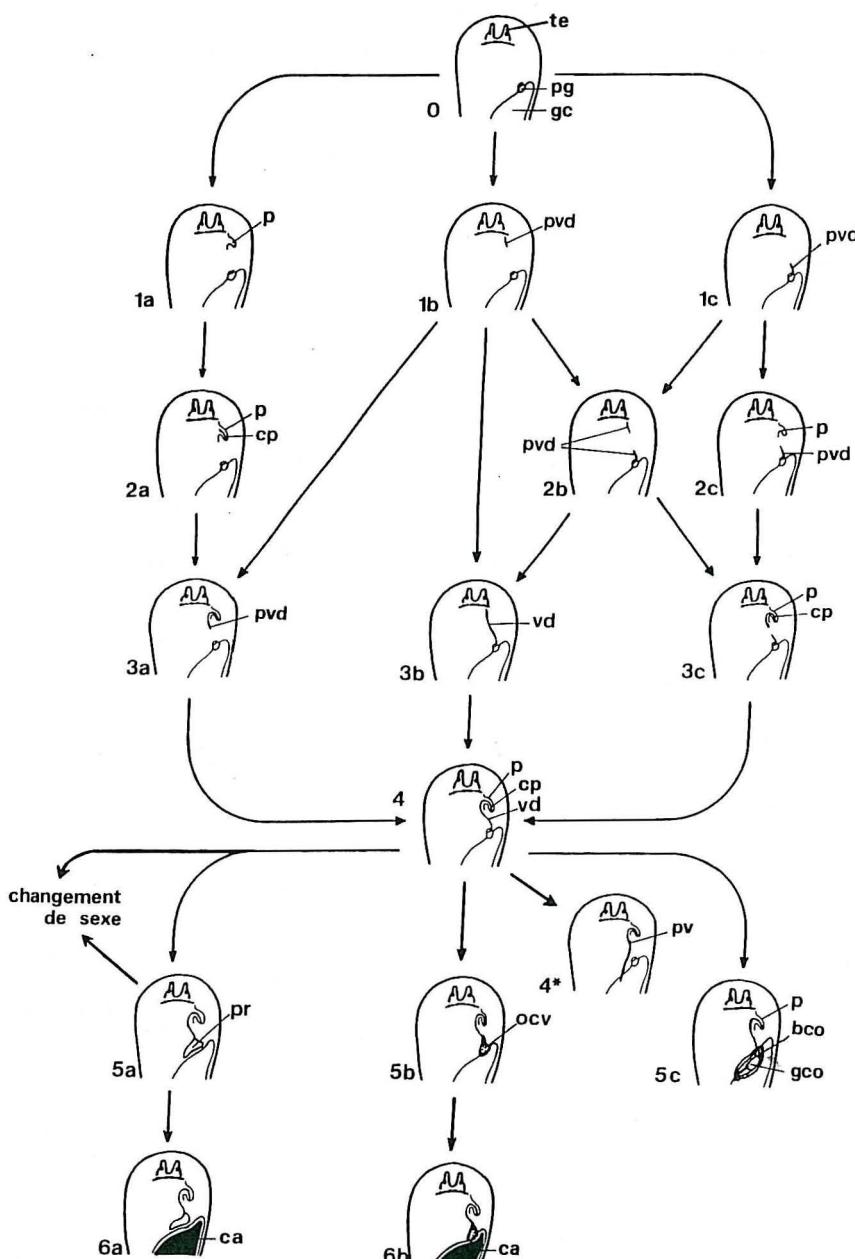


Fig. 2 : Stades/types de l'imposex (vues dorsales schématiques). comp. p. 15). Abréviations : 0 → 6b : stades et types. bco : bourse (poche) copulatrice (bursa copulatrix) ouverte, ca : capsules abortives, cp : conduit pénial, gc : glande capsulaire, gco : glande capsulaire ouverte, ocv : orifice du vagin fermé, p : pénis ; pg : papille génitale, pr : prostate, pv : vas deferens passant l'orifice du vagin, pvd : partie du vas deferens, te : tentacule, vd : vas deferens.

TABLEAU I

Fréquence et expression du PSH dans les années 1988-1992 à quelques localités de la région de Roscoff.

Les chiffres (en parenthèses) se rapportent à la Fig. 1, qui informe des différents sites des prélèvements.

Spèce	Localités (= n°)	Années	Nombre des prélèvements	Nombre des individus	% des ♀♂♂	Longueur de pénis (mm)	VDS	RPL (%)	♂: ♀	% des formes spéciales
<i>Lamellaria perspicus</i>	Roscoff (île Verte) (= 36)	1991	2	46	91,7	6,63	4,36	3,74	65,9	0,92
		1992	1	39	100,0	4,74	3,20	3,87	67,5	0,70
<i>Trivia arctica</i>	Méan Mélen (= 23)	1992	1	41	85,7	4,82	0,10	2,67	2,1	0,95
		Roscoff (île Verte) (= 36)	1988	1	19	100,0	5,25	1,61	4,00	30,7
			1989	7	264	99,1	4,35	1,19	3,85	27,3
			1990	7	229	100,0	3,75	1,29	3,91	35,2
			1991	4	144	100,0	4,34	1,12	3,87	25,9
			1992	1	39	100,0	4,12	1,06	3,90	25,7
<i>Trivia monacha</i>	Roscoff (port) (= 37)	1989	7	124	100,0	4,08	2,74	3,99	69,1	1,48
		1990	7	156	100,0	3,60	2,30	3,98	64,7	1,14
		1991	4	137	100,0	3,88	1,93	4,00	49,8	1,08
		1992	1	31	100,0	4,28	2,33	4,00	54,4	2,10
		Beg an Fry (= 39)	1992	1	9	100,0	3,85	0,00	3,00	0,0
<i>Nucella lapillus</i>	Méan Mélen (= 23)	1991	4	9	71,4	3,90	0,00	2,00	0,0	0,29
		1992	1	7	50,0	3,54	0,00	1,50	0,0	2,50
<i>Nucella lapillus</i>	Roscoff (île Verte) (= 36)	1988	1	3	100,0	-	1,17	3,67	-	0,0
		1989	3	5	100,0	4,90	1,18	4,00	17,2	0,67
		1990	3	15	100,0	2,58	1,51	3,92	29,9	1,14
		1991	3	4	100,0	4,00	1,55	4,00	38,8	1,00
		1992	1	3	100,0	4,00	2,20	4,00	62,9	2,00
<i>Nucella lapillus</i>	Roscoff (port) (= 37)	1989	6	15	100,0	4,48	3,27	4,00	95,8	0,36
		1990	7	24	100,0	3,30	2,13	4,00	64,1	0,50
		1991	4	13	100,0	3,97	2,32	4,00	69,0	0,63
		1992	1	9	100,0	2,70	2,73	4,00	101,1	2,00
		Méan Mélen (= 23)	1989	3	119	66,7	6,17	0,46	1,60	7,7
<i>Nucella lapillus</i>	Moguériec (= 26)	1990	6	188	80,6	6,71	0,44	1,82	6,4	0,92
		1991	4	130	81,3	6,94	0,35	1,75	5,1	1,71
		1992	2	61	87,5	6,45	0,32	1,85	4,9	2,81
		Moguériec (= 26)	1989	3	112	100,0	6,22	2,33	3,97	37,6
			1990	6	190	100,0	6,93	3,12	4,05	45,2
<i>Nucella lapillus</i>	Moguériec (= 26)	1991	4	131	100,0	6,89	3,06	4,19	44,5	1,30
		1992	2	61	100,0	6,92	3,04	4,09	44,2	1,44
		Roscoff (institut) (= 35)	1988	2	146	100,0	5,78	2,21	3,54	38,0
			1989	3	139	100,0	5,72	2,33	3,93	41,4
			1990	1	43	100,0	6,44	2,79	4,14	43,3
<i>Nucella lapillus</i>	Roscoff (institut) (= 35)	1992	1	31	100,0	6,58	2,68	4,22	40,7	2,44
		Moguériec (= 26)	1988	2	146	100,0	5,78	2,21	3,54	1,56
			1989	3	139	100,0	5,72	2,33	3,93	1,67
			1990	1	43	100,0	6,44	2,79	4,14	57,1
			1992	1	31	100,0	6,58	2,68	4,22	55,6

Espèce	Localités (= n°)	Années	Nombre	Nombre	Longueur de		VDS	RPL	♂ : ♀	% des
			des préle- vements	des individus	% des	pénis (mm)	♂	♀	formes spéciales	
Roscoff (île Verte) (= 36)	1989	7	306	100,0	5,71	1,72	3,74	30,6	1,66	11,2
	1990	7	240	100,0	5,71	1,90	3,95	34,5	2,87	19,2
	1991	5	164	100,0	6,18	2,18	4,00	35,8	2,28	23,1
	1992	2	73	100,0	6,13	2,17	4,00	35,7	4,62	53,8
Roscoff (port) (= 37)	1988	1	5	100,0	4,33	4,00	4,00	92,3	1,50	0,0
	1989	7	228	100,0	5,91	4,68	4,95	79,8	2,51	52,1
	1990	6	190	100,0	6,12	5,00	4,70	83,2	2,73	63,4
	1991	4	134	100,0	6,74	5,39	5,24	80,2	1,98	83,6
	1992	2	64	100,0	6,83	5,69	5,42	83,3	2,56	86,1
Primel Trégastel (= 38)	1989	1	30	100,0	4,94	3,33	5,25	67,3	6,50	75,0
	Beg an Fry (= 39)	1988	1	40	84,0	7,07	0,93	1,76	13,2	0,60
		1989	2	69	100,0	5,66	1,53	3,59	26,8	0,68
		1990	1	31	100,0	5,73	1,47	3,44	25,7	0,72
		1992	1	31	100,0	5,83	1,68	3,62	27,3	1,38
Ocenebra erinacea	Méan Mélen (= 23)	1991	3	52	63,0	6,04	0,12	0,64	2,0	0,93
		1992	1	32	64,0	5,50	0,07	0,64	1,3	0,28
Roscoff (île Verte) (= 36)	1988	1	32	83,3	6,15	0,81	2,63	13,1	0,07	0,0
	1989	7	274	100,0	4,75	1,03	3,35	22,0	0,69	7,8
	1990	7	248	99,3	4,84	1,12	3,27	24,0	0,75	6,6
	1991	5	175	100,0	5,33	1,10	3,45	21,2	0,80	6,8
	1992	1	35	100,0	5,33	1,00	3,48	18,7	0,52	17,4
Roscoff (port) (= 37)	1989	5	114	100,0	4,70	2,91	3,97	63,8	1,43	0,0
	1990	7	219	100,0	5,23	2,69	4,03	54,2	0,62	1,4
	1991	4	146	100,0	5,89	2,49	4,13	43,1	1,43	4,4
	1992	1	32	100,0	6,24	2,25	4,17	36,1	0,78	17,4
Primel Trégastel (= 38)	1989	1	12	100,0	2,94	2,00	4,40	68,0	1,40	0,0
	1992	1	33	100,0	6,34	2,20	4,40	34,7	1,20	13,3
Beg an Fry (= 39)	1989	2	54	89,3	4,74	0,55	1,82	11,2	0,93	14,3
	1990	1	20	91,7	4,98	0,47	2,50	9,4	0,67	33,3
	1992	1	32	93,3	6,72	0,35	1,73	5,3	1,13	13,3
Ocinebrina aciculata	Roscoff (île Verte) (= 36)	1989	6	140	100,0	2,37	1,43	4,08	64,3 ^b	5,36
		1990	7	224	100,0	2,23	1,82	4,44	82,3	3,98
		1991	5	251	100,0	2,27	1,87	4,31	82,4	7,37
		1992	1	66	100,0	2,33	1,87	4,27	80,3	5,00
Roscoff (port) (= 37)	1989	3	6	100,0	2,67	2,00	5,00	66,7	5,00	100,0
	1990	6	17	100,0	2,27	2,03	4,50	81,6	4,67	50,0
	1991	3	11	100,0	2,66	1,55	4,00	64,6	4,50	100,0
	1992	1	4	100,0	2,27	1,80	5,00	79,4	3,00	0,0
Buccinum undatum	Roscoff (île Verte) (= 36)	1989	1	1	100,0	-	1,20	1,00	-	0,0
		1990	1	4	33,3	4,00	1,00	0,33	25,0	0,50
Roscoff (port) (= 37)	1990	1	5	33,3	16,50	-	1,33	-	0,67	0,0
	1992	1	31	15,8	38,58	0,06	0,16	0,2	0,63	0,0

Espèce	Localités (= n°)	Années	Nombre des prélevements	Nombre des individus	% des ♀♂♂	Longueur de pénis (mm)		VDS	RPL (%)	♂: ♀	% des formes spéciales
						♂	♀				
<i>Colus gracilis</i>	Roscoff (port) (= 37)	1989	3	3	0,0	12,50	4,00	0,00	0,0	2,00	0,0
		1990	2	19	14,3	13,39	0,10	0,10	0,8	1,71	0,0
		1991	2	47	12,0	11,15	0,08	0,24	0,7	0,88	0,0
<i>Hinia incrassata</i>	Roscoff (institut) (= 35)	1991	1	33	55,6	4,83	0,10	1,17	2,1	0,83	0,0
		1988	1	17	30,0	8,50	0,02	0,30	0,2	0,70	0,0
	Roscoff (île Verte) (= 36)	1989	7	260	14,3	7,84	0,02	0,15	0,2	0,69	0,0
		1990	7	237	25,4	5,97	0,03	0,33	0,6	0,67	0,0
		1991	4	132	12,0	7,74	0,02	0,17	0,2	0,76	0,0
		1992	1	40	13,0	7,33	0,01	0,13	0,2	0,74	13,3
	Roscoff (port) (= 37)	1989	6	138	95,3	8,73	0,47	2,50	5,4	1,16	0,0
		1990	7	231	89,3	6,55	0,40	2,41	6,3	0,91	0,8
		1991	4	141	87,0	8,39	0,44	2,37	5,3	0,83	0,0
		1992	1	34	88,9	8,84	0,46	2,11	5,2	0,89	0,0
	Primel Trégastel (= 38)	1989	1	4	100,0	6,50	0,20	3,00	3,1	1,00	0,0
		1992	1	30	100,0	8,57	0,19	2,73	2,2	1,00	0,0
	Beg an Fry (= 39)	1989	1	6	0,0	5,07	0,00	0,00	0,0	1,00	0,0
		1990	1	5	0,0	9,33	0,00	0,00	0,0	1,50	0,0
		1992	1	35	5,3	8,92	0,01	0,05	0,1	0,84	0,0
	<i>Hinia reticulata</i>	1991	4	109	25,5	15,86	0,06	0,28	0,4	1,14	0,0
		1992	1	34	27,7	16,69	0,05	0,28	0,3	0,89	0,0
	Moguériec (= 26)	1989	2	65	48,6	15,50	0,33	1,09	2,0	0,86	0,0
		1990	3	94	63,8	15,75	0,37	1,15	2,4	1,00	0,0
		1991	4	128	70,8	16,12	0,40	1,39	2,5	0,78	0,0
		1992	2	62	84,6	16,54	0,34	1,45	2,0	1,38	0,0
	Roscoff (institut) (= 35)	1988	2	113	67,9	13,66	0,31	1,55	2,3	0,40	0,0
		1990	1	33	52,9	13,31	0,38	1,24	2,8	0,94	0,0
		1992	1	30	88,9	15,08	1,66	2,33	11,0	0,67	5,6
	Roscoff (île Verte) (= 36)	1989	7	273	79,6	14,58	0,34	1,57	2,4	0,74	0,0
		1990	7	227	75,7	13,69	0,29	1,52	2,2	0,97	0,8
		1991	5	155	84,9	14,05	0,53	1,88	3,8	1,12	0,0
		1992	2	64	91,7	14,85	0,32	1,54	2,1	0,78	0,0
	Roscoff (port) (= 37)	1988	1	36	100,0	12,53	8,05	3,68	64,2	0,71	0,0
		1989	7	220	99,1	14,97	7,84	3,45	52,9	1,08	22,7
		1990	7	234	100,0	14,15	9,38	3,74	66,3	1,44	23,2
		1991	4	130	100,0	15,22	9,29	3,91	61,1	1,03	26,7
		1992	2	63	100,0	14,36	9,05	3,90	63,0	0,58	40,4
	Primel Trégastel (= 38)	1989	1	33	94,4	10,27	3,38	3,28	33,0	0,83	0,0
		1992	1	32	100,0	12,23	2,55	3,88	20,9	0,88	25,5
	Beg an Fry (= 39)	1989	2	66	22,6	11,81	0,03	0,30	0,2	1,13	0,0
		1990	1	32	85,7	10,18	0,03	0,14	0,3	0,52	0,0
		1992	1	32	34,8	17,11	0,06	0,35	0,3	0,39	0,0

Stade 4* : identique au stade 4, mais le vas deferens passe l'orifice vaginal et prend contact avec le conduit ventral de la glande capsulaire

Les stades 4 représentent les derniers pour lesquels les ♀♂♀♂ sont encore fertiles

Stade 5a : identique au stade 4, mais le vas deferens se poursuit dans une prostate. Le vagin et souvent la bourse copulatrice sont réduits et la vulva est absente

Stade 5b : identique au stade 4, mais l'orifice du vagin est fermé par le tissu proliférant du vas deferens formant souvent des excroissances en forme de nodules

Stade 5c : identique au stade 4, mais la bourse (poche) copulatrice et la glande capsulaire sont ouvertes

Stade 6a : identique au stade 5a, mais la glande capsulaire est pleine de capsules abortives

Stade 6b : identique au stade 5b, mais la glande capsulaire est pleine de capsules abortives

Dernier stade : changement de sexe

La situation chez les différentes espèces (Tab. I et Fig. 1)

Nous emploierons par la suite les abréviations suivantes : **fi** (fréquence de l'imposex [= pourcentage des ♀♂♀♂]), **fs** (formes spéciales de l'imposex), **lp ♀** et **lp ♂** (respectivement longueur du pénis des femelles et des mâles), **RPL** (indice RPL ; voir p. 4), **sr** (sexratio (relation du sexe)), **VDS** (indice VDS ; voir p. 4). La succession des espèces traitées suit la systématique de Thiele (1931).

La place limitée nous contraint à une documentation très réduite qui considère dans la Fig. 1 seulement les **VDS** de *Nucella lapillus* et *Hinia reticulata* et qui informe dans les Tab. I et II exclusivement de quelques localités (les stations de Roscoff et quelques places proches de Roscoff avec des pollutions très différentes). Des tableaux détaillés concernant toutes les 64 stations peuvent être obtenus par demande chez les auteurs.

Lamellaria perspicua (89 exemplaires)

Nous n'avons découvert l'imposex chez cette espèce qu'après 1988 bien qu'elle semble soumise à ce phénomène déjà depuis quelque temps : la **fi** est supérieure à 90 %, les stades (à côté de 0 seulement 3a, 3b et 4) sont avancés et le **VDS** est élevé (jusqu'à 3,87). La **lp ♀** atteint 2/3 de la **lp ♂**. Le **sr** est normal et tous les animaux sont encore fertiles. Une tendance vers une détérioration est visible.

Trivia arctica (1 157 exemplaires)

A l'exception de Méan Mélen (trois stades 0), la **fi** est toujours de 100 %. De plus, les stades sont toujours avancés (3a, 3b et 4) et le **VDS** s'équilibre vers 4 (à exception des localités favorables comme Méan Mélen et Beg an Fry (2,67 respectivement 3,0). La PSH est donc fortement prononcée, ce qui est confirmé par le **sr** favorisant légèrement les ♂♂. La **lp ♀** (1/3 de la **lp ♂**) est plus petite que chez *Lamellaria*, mais atteint au port fortement pollué de Roscoff des valeurs plus hautes. Des **fs** sont rares, à l'exception de cette dernière station leur pourcentage est inférieur à 0,5 %.

TABLEAU II

Teneur en TBT-Sn et en DBT-Sn dans l'eau de mer (ng/l, = ppt) de quelques stations de la région de Roscoff.

Localités (n°)	Année	N° des prélèvements	en ng/l	TBT-Sn min-max	en ng/l	DBT-Sn min-max
Méan Mélen (= 23)	1989	3	< 1,50	< 1,50-1,65	< 1,50	< 1,50-< 1,50
	1990	6	< 1,50	< 1,50-< 1,50	1,53	< 1,50-3,25
	1991	4	< 1,50	< 1,50-1,62	< 1,50	< 1,50-3,52
	1992	2	< 1,50	< 1,50-< 1,50	< 1,50	< 1,50-< 1,50
Moguéric (= 26)	1989	3	< 1,50	< 1,50-1,80	< 1,50	< 1,50-1,77
	1990	6	1,95	< 1,50-3,02	3,12	< 1,50-8,69
	1991	4	2,47	1,35-3,27	2,33	< 1,50-4,42
	1992	2	2,00	1,83-2,16	3,79	2,76-4,81
Roscoff (institut) (= 35)	1989	3	< 1,50	< 1,50-2,23	< 1,50	< 1,50-1,95
	1990	1	2,78		3,51	
Roscoff (île Verte) (= 36)	1989	7	1,76	< 1,50-5,09	1,92	< 1,50-3,54
	1990	6	1,78	< 1,50-3,55	1,92	< 1,50-5,91
	1991	5	1,94	< 1,50-3,82	3,03	1,91-4,16
	1992	2	1,94	1,83-2,05	2,86	2,78-2,94
Roscoff (port) (= 37)	1989	7	12,99	8,80-19,40	12,10	3,67-17,30
	1990	6	17,54	8,45-29,60	18,98	7,72-31,81
	1991	4	14,15	9,33-26,28	10,28	5,54-16,40
	1992	2	20,20	18,93-21,47	21,76	19,81-23,70
Primel Trégastel (= 38)	1989	2	28,96	26,42-31,50	19,04	13,98-24,10
	1992	1	25,67		26,48	
Beg an Fry (= 39)	1989	2	1,72	1,34-2,10	2,15	< 1,50-3,79
	1990	1	1,35		< 1,50	
	1992	1	< 1,50		1,69	

La **Ip** ♀ et le **VDS** démontrent pour l'Ile Verte une faible amélioration.

Trivia monacha (120 exemplaires)

Le nombre restreint d'individus ne permet que des conclusions restreintes.

La **fi** atteint partout 100 %, à l'exception du site favorable de Méan Mélen (50 % ; **VDS** 1,5 (!)). Le **VDS** atteint souvent la valeur 4 (seuls les stades 3b et 4 sont trouvés). Des **fs** sont fréquentes (à l'exception de Méan Mélen presque toujours 50 %) et incluent souvent des penes doubles ou multiples. La **Ip** ♀ correspond plus ou moins à celle de *T. arctica* (1/3 de la **Ip** ♂) et est surtout accentuée dans le port de Roscoff. Le **sr** est équilibré.

Nucella lapillus (8 585 exemplaires)

A cause des nombreux exemplaires analysés à des localités très variées, il n'est pas facile de résumer en quelques lignes.

Déjà, depuis 1988, la **fi** est souvent de 100 %, à l'exception des endroits les moins pollués qui atteignent cependant des valeurs supérieures à 80 %. La **lp** ♀ est relativement grande avec 30 jusqu'à plus que 50 % de la valeur masculine (dépendant de la teneur en TBT pollution).

Alors que nous n'avons trouvé en 1988 que des stades/types 0, 1a, 1b, 2a, 3a, 3b, 3c, 4 et 5b, maintenant toutes les possibilités de l'imposex (Fig. 2) sont présentes chez cette espèce la plus variable (à l'exception de 4* et 5c manquant toujours chez *Nucella*). Y compris est le changement de sexe, rencontré chez cinq individus. A l'exception des lieux favorables (Méan Mélen, Beg an Fry et Coutainville (0,19 (!)), le **VDS** se situait en 1988 à des valeurs légèrement supérieures à 3,0 ; maintenant, on trouve des valeurs de 4,0 et plus. Dans le dernier cas, certaines ♀♂♀♂ sont stériles et la **sr** se déplace légèrement en faveur des ♂♂. Figure 5 montrant la distribution des fréquences des stades pseudohermaphrodites dans les années 1988-1992 démontre une augmentation continue du stade 4 et des stades stériles 5 et 6, pendant que les stades 0, 1 et 3 diminuent. La situation du stade 2 n'est pas homogène. Une tendance générale vers des stades supérieurs est cependant très claire. Le pourcentage de **fs**, encore rares en 1988, a augmenté et atteint parfois plus de 50 %, avec un maximum de 84 % dans le port de Roscoff.

L'aggravation du PSH depuis 1988 est donc documentée par une augmentation de la **lp** ♀, du **VDS**, des **fs**, un plus grand nombre de stades/types qui démontrent quelquefois même un blocage du vagin et une stérilité des femelles et finalement par le rare changement de sexe. Aux localités jugées comme favorables, l'intensité du PSH a également augmenté.

Ocenebra erinacea (1 657 exemplaires)

La **fi**, proche de 80 % en 1988, atteint aujourd'hui 100 %, à l'exception de Méan Mélen et de Beg an Fry. La **lp** ♀ reste toujours considérablement plus petite que la **lp** ♂ et dépasse la moitié de la **lp** ♂ uniquement à Roscoff (port) et Primel Trégastel. Les stades/types observés en 1988 (0, 1a, 1b, 2a, 3a et 4) ont été complétés à ces deux stations par le stade stérile 5c ; le **VDS** est très souvent montée de 2,63 vers plus de 3. Méan Mélen et Beg an Fry avec un **VDS** de 0,64 et 1,73 respectivement se montrent de nouveau comme avantageux. Les **fs** n'ont pas augmenté beaucoup (souvent inférieurs à 10 %). Leur grand nombre à Beg an Fry est fondé sur des formes avec trois ébauches du *vas deferens* qui n'existent pas dans notre classification et ne sont absolument pas pathologiques. Le **sr** est perturbé un peu au port de Roscoff et à Primel Trégastel.

On ne peut pas constater une amélioration du PSH depuis 1988.

Ocinebrina aciculata (720 exemplaires)

La survie de cette espèce, trouvée seulement à Roscoff, est en danger. 84,1 % des animaux sont des mâles à l'Ile Verte et environ 50 % des ♀♂♀♂ sont stériles ; des ♀♀ normales n'existent plus. La **fi** est de 100 % depuis 1988 et le **VDS** dépasse souvent 4,0. On trouve seulement des stades/types avancés 4, 5a, 5b, 5c et 11 femelles montrant un changement de sexe. Des **fs** sont très fréquentes (43-100 %).

Buccinum undatum (152 exemplaires)

Le nombre limité et l'origine peu connue de nos exemplaires restreint nos conclusions. La **fi** faible, les stades peu avancés depuis 1988 (0, 1a, 2a, 3a et 4) et la fécondité conservée ainsi que les **fs** absentes sont les indications d'une faible sensibilité envers le TBT, probablement à cause du mode de vie sublittoral de cette espèce (p. 17). La **Ip** ♀ avec 5-85 % (!) des valeurs mâles varie extrêmement.

Colus gracilis (70 exemplaires)

L'habitat précis de cette espèce sublittorale n'est pas connu précisément. Des **fs** manquent et les stades 0, 1a, 1b et 3a et le fait que la **Ip** ♀ est toujours inférieure à 1/10 de la **Ip** ♂ démontrent une faible expression de l'imposex, qui ressemble à celle de *Buccinum*.

Hinia incrassata (1 424 exemplaires)

Les stades/types trouvés en 1988 (0, 1a et 1b) ont été enrichis par 2a, 3a et 4. Le **sr** est équilibré, des **fs** manquent et le **VDS** est faible (0,17-0,33), à l'exception du port de Roscoff et de Primel Trégastel, où les valeurs sont supérieures à 2. L'absence d'imposex à Beg an Fry confirme la faible sensibilité de cette espèce. La **Ip** ♀ est souvent inférieure à 1 % de la **Ip** ♂. Roscoff (port) et Primel Trégastel ont une **fi** très haute (89-100 %).

Malgré des fluctuations annuelles, cette espèce jamais stérile montre par ses **fi**, **Ip** ♀ et **VDS**, une tendance à une légère amélioration.

Hinia reticulata (6 586 exemplaires)

En analogie avec le pourpre, beaucoup de localités avec des pollutions très différentes ont été analysées.

A l'exception du port de Roscoff, la **fi** est souvent bien en dessous de 100 %. On retrouve aujourd'hui tous les stades/types présents déjà en 1988 (0, 1a, 1b, 2a, 3b et 4), mais en plus le stade 4* ; des animaux stériles manquent. Conformément, le **VDS** très variable est inférieur à 1,5, mais évolue d'autre part au port de Roscoff entre 3,45 et 3,91. Des **fs** manquent (à l'exception d'Arcachon et du port de Roscoff) et le **sr** est équilibré. La **Ip** ♂ est d'habitude basse, mais montre une variabilité entre sous 1 % (Méan Mélen) jusqu'à 70 % (Roscoff (port)) de la **Ip** ♂. La situation peu polluée à Méan Mélen et à Beg an Fry se confirme de nouveau par les **VDS** (0,28 respectivement 0,03).

Hinia reticulata est un peu plus sensible que *H. incrassata*. Ses valeurs d'imposex ne se sont pas améliorées (comp. port de Roscoff) ; seulement les animaux de Granville montrent peut-être une certaine amélioration.

La situation à diverses localités

Plusieurs espèces de Prosobranches sont de bons indicateurs de la pollution de l'eau de mer par le TBT ; leur **VDS** (p. 4) représente un paramètre proportionnel au degré de contamination que ce soit de l'eau de mer ou dans les tissus (Oehlmann *et al.*, 1991 (*Nucella lapillus*), Oehlmann *et al.*, 1992 (*Ocenebra erinacea*), Stroben *et al.*, 1992a, 1992b (*Hinia reticulata*) ; voir Tab. I, II et Fig. 4).

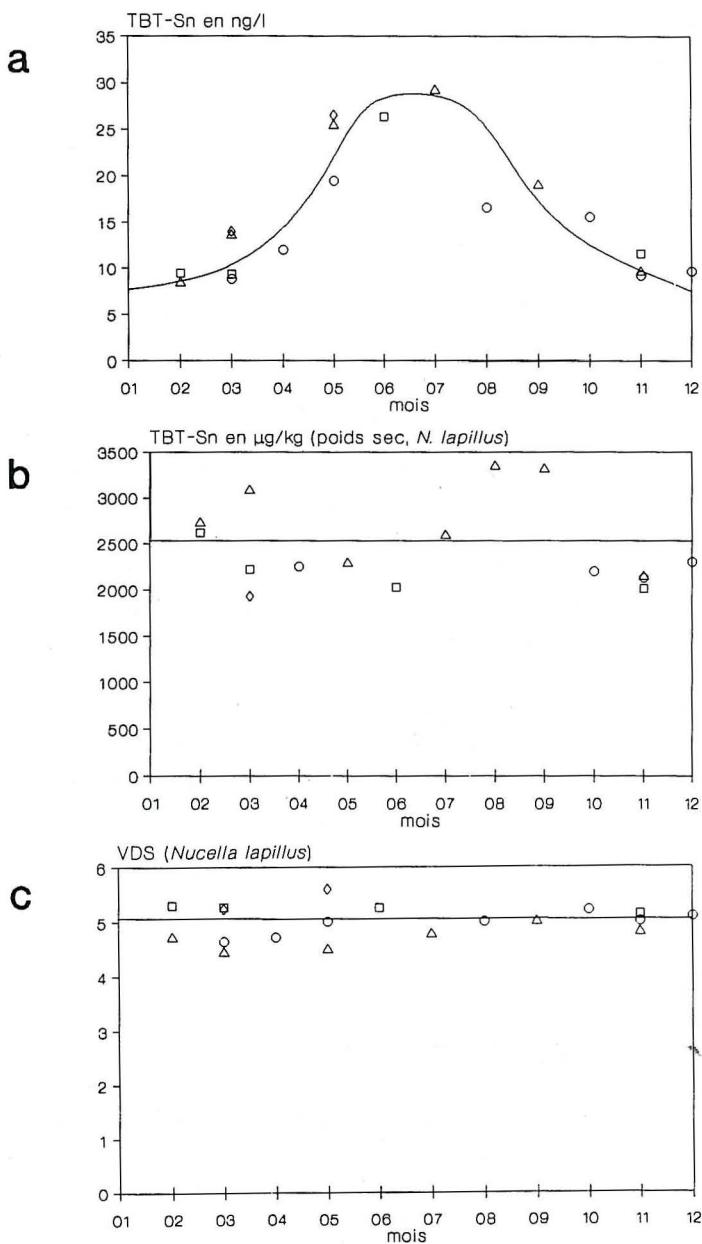


Fig. 3 : Les variations saisonnières du port de Roscoff (37) pendant quatre ans - o : 1989, Δ : 1990, □ : 1991, ◊ : 1992.

a : teneur en TBT dans l'eau de mer,
 b : teneur en TBT dans les tissus de *Nucella lapillus*
 c : VDS chez *N. lapillus*.

Chez des espèces qui cohabitent, les valeurs du **VDS** sont, suivant leurs sensibilités différentes, comparablement élevées ou faibles. On compare p. ex. à Méan Mélen les valeurs basses pour *Trivia arctica*, *Nucella lapillus*, *Ocenebra erinacea* et *Hinia reticulata* ou à Beg an Fry pour *T. arctica*, *N. lapillus*, *O. erinacea*, *H. incrassata* et *H. reticulata*. D'autre part, des intensités fortes de l'imposex se trouvent à Roscoff (port) pour *T. arctica* et *T. monacha*, *N. lapillus*, *O. erinacea*, *H. incrassata* et *H. reticulata* respectivement à Primel Trégastel pour *N. lapillus*, *O. erinacea*, *H. incrassata* et *H. reticulata*. Des autres paramètres comme la **RPL** ou la **lp ♀** se comportent d'une manière correspondante (Tabl. I).

Comme la **fi** (en %), les diverses valeurs à bases morphologiques donnent donc une bonne indication de la pollution par le TBT à une certaine station sans la nécessité absolue d'une analyse chimique. Une comparaison des Tabl. I et II et la Fig. 4 montrent la concordance entre un fort **VDS** et un contenu élevé en TBT dans l'eau de mer.

Comme déjà prouvé dans beaucoup de travaux ainsi que dans notre étude précédente (Fioroni *et al.*, 1991a), la concentration nocive du TBT est plus élevée dans les zones portuaires et dans des biotopes clos.

L'imposex est initié chez la plupart des espèces par une concentration en TBT de 1,5 ng TBT-Sn/l ou moins chez les Muricidae (Fig. 4) ; un taux plus important en TBT conduit à la stérilité (Fig. 4a + b). L'espèce la plus sensible est *Ocinebrina aciculata*. Des femelles stériles se trouvent déjà à 1,5 ng TBT-Sn/l, (ce qui correspond à notre limite de détection) ; le même phénomène est atteint chez *Nucella lapillus* à partir de 2 ng TBT-Sn/l et chez *Ocenebra erinacea* seulement au-dessus de 8 ng TBT-Sn/l. Il apparaît donc qu'une concentration de 2 ng TBT-Sn/l considérée encore aujourd'hui comme étant sans effet, est beaucoup trop haute. Elle devrait être abaissée au-dessous de ce seuil pour permettre la survie des espèces sensibles comme *Ocinebrina aciculata*.

DISCUSSION

Notre matériel très riche en comparaison avec 1988 nous permet à notre avis de démontrer des tendances assez claires. Il nous a été possible d'élargir le catalogue du PSH depuis 1988 par plusieurs espèces (p. 5). D'autres nouvelles espèces pourraient encore suivre. Aujourd'hui, il est sûr que même des doses très élevées de TBT ne provoquent pas l'imposex chez les ♀♀ des Littorinidae, bien que leur ovipositeur est homologue avec la base du pénis mâle (Fioroni *et al.*, 1991).

La continuation de la "véritable explosion du phénomène" du PSH (Féral, 1980) depuis 1988 (Fig. 5) se manifeste non seulement par les **fi** atteignant maintenant très souvent 100 % (= absence de femelles normales), mais aussi par une augmentation de la **lp ♀**, l'apparition de nouveaux stades/types (aboutissant à la stérilisation des ♀♂♀♂) et des **fs** supplémentaires non traitées ici en détail (Fioroni *et al.*, 1991, Oehlmann *et al.*, 1991, 1992, 1993, Stroben *et al.*, 1992, 1992a).

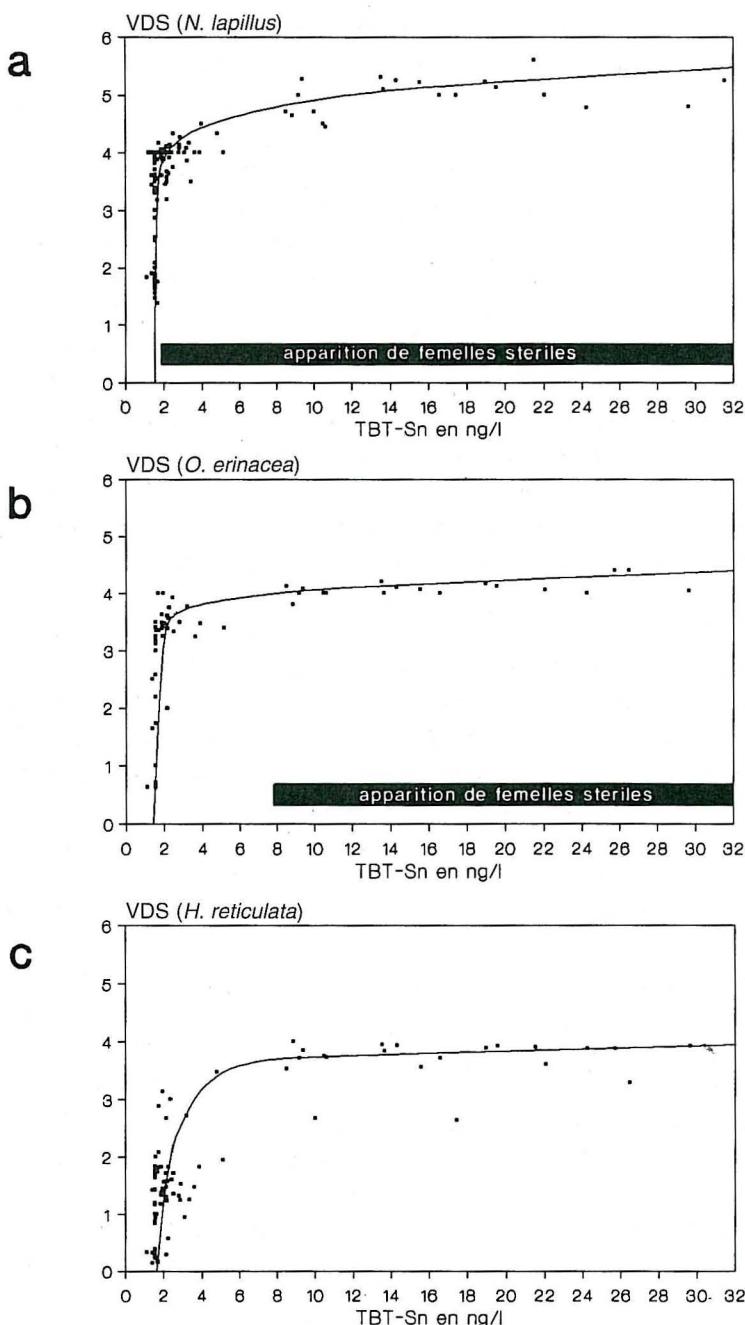


Fig. 4 : Relations du VDS chez *Nucella lapillus* (a), *Ocenebra erinacea* (b) et *Hinia reticulata* (c) avec le teneur en TBT dans l'eau de mer.

Des femelles stériles se trouvent aujourd'hui en France chez *Ocenebra erinacea*, *Nucella lapillus* et *Ocinebrina aciculata* et entraînent chez ces populations un **VDS** supérieur plus haut que 4,0. Les deux dernières espèces exhibent assez rarement un changement de sexe (Oehlmann *et al.*, 1991, 1993). Contrairement aux Muricidae, une stérilité induite par TBT ou même un changement de sexe n'a pas été observé chez les Mésogastéropodes et ni les Buccinidae. Ainsi, ces groupes atteignent un **VDS** maximal de 4,0 (Fig. 4).

Une altération du **sr** en faveur des mâles prouvée statistiquement a été observée surtout chez *Ocinebrina aciculata*, mais aussi chez quelques populations de *Nucella lapillus*. A notre opinion, une survie de la première espèce à Roscoff est mise en question (Oehlmann *et al.*, 1993). Également chez *N. lapillus*, une espèce avec une répartition très vaste, une extinction est à craindre à plusieurs stations ; nous n'avons plus trouvé de pourpres à Primel-Trégastel depuis août 1991.

Toutes ces dégradations mentionnées des populations de Prosobranches des côtes françaises montrent une évolution de celle des côtes britanniques.

Comme en 1988, les plus fortes intensités du PSH se trouvent de nouveau dans les zones portuaires, pendant que les biotopes plus favorables comme Méan Mélen et Beg an Fry ont conservé, malgré une certaine augmentation, des valeurs plus basses.

Seulement trois espèces montrent à quelques stations des tendances à une faible amélioration telles que *Trivia arctica* (Ile Verte), *Hinia incrassata* (Roscoff) et *H. reticulata* (Granville) (Tabl. I). Mais généralement, malgré la législation sur l'usage du TBT, un certain niveau de l'imposex reste relativement constant (Fig. 5). Ceci peut être expliqué par un usage continu du TBT dans les peintures antiallisseurs (au moins sur les grands navires, qui sont autorisés à utiliser de telles peintures), et un piégeage de cette molécule toxique dans les sédiments et les tissus des proies de ces Prosobranches (Bryan *et al.*, 1989, Oehlmann *et al.*, 1991). Un apport supplémentaire en TBT provient du relargage à partir des limones des stations d'épuration (Fent & Müller, 1991). Chez *Hinia reticulata*, le contenu du TBT dans les animaux de proie joue même un rôle plus important que sa pollution dans l'eau de mer (Stroben *et al.*, 1992b).

Les Prosobranches soumis à l'imposex ne montrent pas une diminution de ce phénomène, même si on les garde pendant plus de 18 mois dans l'eau de mer pure et les nourrit avec des proies non contaminées (Stroben *et al.*, 1992b). Le taux du TBT, qui est encore long-temps conservé dans les tissus, nous semble responsable pour ce phénomène.

La faible expression du PSH chez *Buccinum undatum* et *Colus gracilis* dépend peut-être de la plus grande taille de ces espèces ou de la contamination éventuellement plus basse dans leurs biotopes soustidales. Ce problème reste à résoudre. A Banyuls, nous avons cependant constaté que *Murex (Trunculariopsis) trunculus*, qui est plus proche de la côte, et *Murex brandaris* des plus grandes profondeurs possèdent tous les deux une **fi** de 100 % et un **VDS** de 4,0.

Notre nouveau système avec six stades et différents types (Fioroni *et al.*, 1991) (Fig. 2) peut être appliqué à toutes les espèces de Prosobranches soumises à l'imposex comme *Trivia arctica* et *T. monacha* (Stroben *et al.*, 1992), *Nucella lapillus* (Oehlmann *et al.*, 1991,

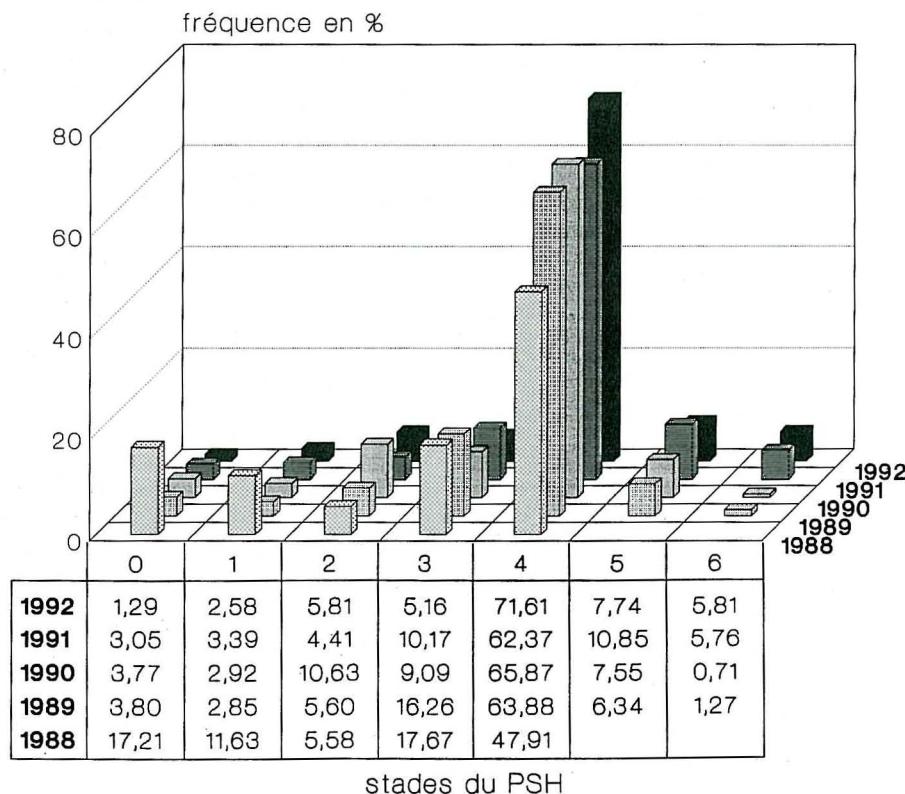


Fig. 5 : Distribution des stades (%) du PSH dans les années 1988-1992 chez *Nucella lapillus*.

Stroben *et al.*, 1992b), *Ocenebra erinacea* (Oehlmann *et al.*, 1992), *Ocinebrina aciculata* (Oehlmann *et al.*, 1993), *Hinia reticulata* (Stroben *et al.*, 1992a, 1992b).

Il permet, grâce au **VDS**, d'effectuer aisément des études statistiques sur la contamination par le TBT.

La caractérisation d'une localité soumise au TBT par le **VDS** est meilleure que celle par le contenu de celui-ci dans l'eau de mer parce qu'elle ne représente pas seulement l'état actuel de la pollution (qui peut changer assez rapidement), mais une valeur moyenne fondée sur des bases morphologiques beaucoup plus stables (Fig. 3a + c). Également la teneur en TBT dans le tissu est plus stable que celle dans l'eau de mer (Fig. 3a + b).

Nous continuerons d'analyser l'imposex sur les côtes françaises. Ce qui sera très intéressant, si les tendances très faibles d'une amélioration se confirment. Mais il est à craindre que les forts taux de TBT dans l'eau de mer et dans les tissus entraîneront le maintien d'une forte expression du PSH et que le danger d'extinction de certaines espèces continuera si aucune restriction supplémentaire dans l'usage du TBT n'est promulguée.

Zusammenfassung : Die weitere Entwicklung des Pseudohermaphroditismus der Prosobranchier (= PSH, Imposex) seit 1988 wird anhand von 20 560 Individuen von 10 Arten der Meso- und Neogastropoden für die Küsten der Bretagne und der Normandie beschrieben.

Unsere Darstellung erfaßt zusätzlich zu den für die Situation 1988 schon beschriebenen Arten (Fioroni *et al.*, 1991a) neu *Lamellaria perspicua*, *Trivia arctica* und *T. monacha*, *Ocinebrina aciculata* und *Colus gracilis*.

Eine größere Anzahl neuer Stadien/Typen (Fig. 2) erlaubt die Aufstellung eines alle Arten einschließenden Evolutionsschemas des PSH.

Da die Imposex-Frequenz heute fast überall 100 % erreicht, ist der VDS (Vas deferens Sequenz) Index heute der bessere Parameter.

Trotz der offiziellen Restriktionen in der TBT (Tributylzinn)- Anwendung hat sich die Intensität des PSH v.a. bei den Muriciden noch erhöht und bei mehreren Arten auch zu sterilen Tieren und zu einem gestörten Geschlechterverhältnis (*Ocinebrina aciculata*, *Nucella lapillus*) geführt.

Trotz der generellen Imposex-Zunahmen haben die von Häfen entfernten Standorte ihre günstigere Position bewahrt.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M. M. Huet, M. J. Lange et Mlle Chr. Stening pour leur aide respecti-ve. Enfin, nous remercions vivement Monsieur le Professeur P. Lasserre des excellentes conditions de travail qui nous sont toujours offertes dans sa station d'Océanologie et de Biologie marine de Roscoff et aussi Monsieur le Professeur C. Petzelt pour un séjour dans son Laboratoire International de Biologie cellulaire (Ile d'Yeu).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALZIEU, C., 1986. TBT detrimental effects on oyster culture in France, evolution since antifouling paint regulation. *Oceans'86* 4 : 1130-1134.
- ALZIEU, C., P. MICHEL, I. TOLOSA, E. BACCI, L.D. MEE & J.W. READMAN, 1991. Organotin compounds in the Mediterranean : a continuing cause of concern. *Mar. Environ. Res.* 32 : 261-270.
- BAILEY, S.K., & I.M. DAVIES, 1989. The effects of tributyltin on dogwhelks (*Nucella lapillus*) from Scottish coastal waters. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 69 : 335-354.
- BRYAN, G.W., P.E. GIBBS, L.G. HUMMERSTONE & G.R. BURT, 1989. Uptake and transformation of ¹⁴C-labelled tributyltin chloride by the dog-whelk, *Nucella lapillus*. Importance of absorption from the diet. *Mar. Environ. Res.* 28 : 247-251.
- CHAMP, M.A. & F.L. LOWENSTEIN, 1987. TBT : the dilemma of high-technology antifouling paints. *Oceanus* 30 : 69-77.
- DAVIES, I.M., S.K. BAILEY & P.C. MOORE, 1987. Tributyltin in Scottish sea lochs as indicated by degree of imposex in the dog-whelk, *Nucella lapillus* (L.). *Mar. Pollut. Bull.* 18 : 400-404.
- FENT, K. & M.D. MÜLLER, 1991. Occurrence of organotins in municipal wastewater and sewage sludge and beha-
vior in a treatment plant. *Environ. Sci. Technol.* 25 : 489-493.
- FERAL, C., 1980. Variations dans l'évolution du tractus génital mâle externe des femelles de trois Gastéropodes Prosobranches gonochoriques de stations atlantiques. *Cah. Biol. Mar.* 21 : 479-491.
- FIORONI, P., J. OEHLMANN & E. STROBEN, 1990. Le pseudohermaphrodisme chez les Prosobranches ; analyse morpho-
logique et histologique. *Vie Milieu* 40 : 45-56.
- FIORONI, P., J. OEHLMANN & E. STROBEN, 1991. The pseudohermaphroditism of prosobranchs ; morphological aspects. *Zool. Anz.* 226 : 1-26.
- FIORONI, P., J. OEHLMANN & E. STROBEN, 1991a. Fréquence et degré d'expression du pseudohermaphrodisme chez quelques Prosobranches Sténoglosses de la baie de Morlaix et de la Manche. 1. Situation au printemps de 1988. *Cah. Biol. Mar.* 32 : 281-294.
- GIBBS, P.E., G.W. BRYAN, P.L. PASCOE & G.R. BURT, 1987. The use of the dog-whelk, *Nucella lapillus*, as an indicator of tributyltin (TBT) contamination. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 67 : 507-523.

- GIBBS, P.E., G.W. BRYAN, P.L. PASCOE & G.R. BURT, 1990. Reproductive abnormalities in female *Ocenebra erinacea* (Gastropoda) resulting from tributyltin-induced imposex. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 70 : 639-656.
- GIBBS, P.E., G.W. PASCOE & G.W. BRYAN, 1991. Tributyltin-induced imposex in stenoglossan gastropods : pathological effects on the female reproductive system. *Comp. Biochem. Physiol.* 100 C : 231-235.
- GIBBS, P.E., P.L. PASCOE & G.R. BURT, 1988. Sex change in the female dogwhelk, *Nucella lapillus*, induced by tributyltin from antifouling paints. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 68 : 715-731.
- JENNER, M.G., 1979. Pseudohermaphroditism in *Ilyanassa obsoleta* (Mollusca : Neogastropoda). *Science* 205 : 1407-1409.
- OEHLMANN, J., E. STROBEN & P. FIORONI, 1991. The morphological expression of imposex in *Nucella lapillus* (Linnaeus) (Gastropoda : Muricidae). *J. Moll. Stud.* 57 : 375-390.
- OEHLMANN, J., E. STROBEN & P. FIORONI, 1992. The rough tingle *Ocenebra erinacea* (Neogastropoda : Muricidae) : an exhibitor of imposex in comparison to *Nucella lapillus*. *Helgoländer Meeresunters.* 46 : 311-328.
- OEHLMANN, J., E. STROBEN & P. FIORONI, 1993. Tributyltin (TBT) effects on *Ocenebrina aciculata* (Gastropoda, Muricidae) : imposex development, sterilization, sex change and population decline. *Zool. Jb. Abt. System.* (in press).
- REXRODE, M., 1987. Ecotoxicity of tributyltin. *Oceans'87* 4 : 1443-1455.
- SMITH, B.S., 1971. Sexuality in the American mud snail, *Nassarius obsoletus* Say. *Proc. Malacol. Soc. Lond.* 39 : 377.
- STROBEN, E. C. BRÖMMLER, J. OEHLMANN & P. FIORONI, 1992. The genital systems of *Trivia archica* and *Trivia monacha* (Prosobranchia, Mesogastropoda) and tributyltin induced imposex. *Zool. Beiträge* 34 : 349-374.
- STROBEN, E., J. OEHLMANN & P. FIORONI, 1992a. The morphological expression of imposex in *Hinia reticulata* (Gastropoda : Buccinidae) : a potential indicator of tributyltin pollution. *Mar. Biol.* 113 : 625-636.
- STROBEN, E., J. OEHLMANN & P. FIORONI, 1992b. *Hinia reticulata* and *Nucella lapillus*. Comparison of two gastropod tributyltin bioindicators. *Mar. Biol.* 114 : 289-296.
- THIELE, J., 1931. Handbuch der systematischen Weichtierkunde. *G. Fischer, Jena. I. Band.*