

RÉPONSES ADAPTATIVES A DIFFÉRENTES TEMPÉRATURES CHEZ LES DEUX SOUS-ESPÈCES *D'OPHRYOTROCHA PUERILIS* (CLAPARÈDE ET MECZNIKOW), AU COURS DE LA PHASE MÂLE

par

Gabriella Sella

Institut de Zoologie, Université de Turin.

Résumé

Les deux sous-espèces atlantique et méditerranéenne du Polychète *Ophryotrocha puerilis*, élevées à trois températures différentes, présentent une inversion au sexe femelle pour une longueur et un âge significativement différents avec chaque température. La plasticité distincte des deux sous-espèces dans les mêmes conditions d'élevage est clairement en relation avec les conditions thermiques de leurs milieux d'origine à Roscoff et à Livourne.

Introduction

Il existe, chez *Ophryotrocha puerilis* (Claparède et Mecznirow), Polychète à hermaphrodisme protérandique, une sous-espèce méditerranéenne — *Ophryotrocha puerilis puerilis* — et une sous-espèce atlantique — *Ophryotrocha puerilis siberti*. Ces deux sous-espèces se distinguent par quelques petites différences morphologiques, biologiques et cytogénétiques, décrites par Bacci et La Greca (1953 a, b), par Parenti et Fantola (1966) et par Åkesson (1973) ; en outre, elles présentent, à un degré variable mais jamais négligeable, un isolement de reproduction suivant la nature des populations croisées (Åkesson, 1975). Dans les deux sous-espèces, les spermatozoïdes apparaissent dans le coelome lorsque les animaux atteignent le stade de 9-10 segments sétigères (Zunarelli, 1962 ; Åkesson, 1973) ; l'inversion peut se vérifier plus d'une fois pour le même individu soit isolé soit en couple.

Si des témoins isolés de chaque sous-espèce sont élevés à la température de 18°C \pm 1° et nourris avec *Dunaliella* (= *Chlamydomonas*, dans les précédentes publications de Bacci), ceux de la sous-espèce méditerranéenne présentent leur première inversion sexuelle

dès qu'ils atteignent une longueur d'environ 18 segments sétigères, tandis que ceux de la sous-espèce atlantique montrent le même phénomène pour 19-20 segments sétigères (Bacci et La Greca, 1953 a, b ; Bacci, 1954, 1955 ; Bacci et Bortesi, 1960).

Le déterminisme génétique de l'inversion sexuelle semble dû à un système multifactoriel (Bacci, 1955, 1965) dont les effets ont été amplement étudiés en ce qui concerne le nombre de segments sétigères pour lequel s'opère le virage, mais très peu en ce qui concerne le nombre de jours nécessaires pour atteindre la phase femelle. Une étude détaillée des effets de la température sur ces deux aspects de l'inversion sexuelle n'a pas encore été faite, à l'exception de quelques observations de Bacci et Voria (1970) sur une population de la sous-espèce méditerranéenne de Livourne.

Nous donnons dans ce travail les résultats expérimentaux relatifs aux variations constatées dans les tailles et le temps nécessaires pour parvenir à l'inversion sexuelle chez des individus isolés des deux sous-espèces élevés à diverses températures. Ces expériences ont été conduites dans le but de déterminer le degré de plasticité de chaque sous-espèce à la température et de vérifier s'il existe un rapport entre cette plasticité et les conditions thermiques qui prévalent dans les milieux d'origine des deux sous-espèces.

Matériels et méthodes

333 individus d'*Ophryotrocha puerilis siberti*, nés de 12 couples d'animaux récoltés à Roscoff, ont été partagés en trois lots comprenant chacun des échantillons de même taille de la descendance des 12 couples. Le premier lot a été maintenu à 10°C, le second à 18°C et le dernier à 21°C. Tous ont été élevés selon la méthode décrite par Bacci (1955) et nourris avec *Dunaliella*. Pour chaque individu, on a observé sa taille d'inversion, mesurée par le nombre de segments atteints au moment du changement de sexe et son temps d'inversion, correspondant au nombre de jours écoulés entre le stade à 10 segments (auquel apparaissent les premiers spermatozoïdes) et le début de la phase femelle. Ces données ont été comparées avec celles de Bacci et Voria (1970) pour les individus de *O.p. puerilis* de Livourne.

Résultats

Les moyennes différentes de longueur d'inversion obtenues suivant le traitement thermique pour les deux sous-espèces sont reportées dans le tableau 1. La figure 1 en donne la représentation graphique.

Dans les deux cas, la diminution du nombre de segments sétigères observée en réponse à l'élévation de la température d'élevage n'est pas proportionnelle à l'augmentation de cette dernière ; notamment, on constate chez *O.p. puerilis*, des anticipations de l'inversion de même valeur, en rapport soit avec l'écart de trois degrés entre 18° et 21°, soit avec la différence thermique entre 10° et 18°.

TABLEAU 1

Nombre de segments sétigères atteints au moment de l'inversion sexuelle et nombre de jours qui s'écoulent entre le stade à 10 segments et le début de la phase femelle chez les deux sous-espèces *Ophryotrocha puerilis*, élevées à 10°C, 18°C et 21°C.

Sous-espèces	Températures	10oC	18oC	21oC
<i>O.p. puerilis</i>	N	369	369	369
	longueurs moyennes	18,1 ± 0,1718	17,09 ± 0,3401	16,04 + 0,4268
	temps moyens	40,3 + 2,129	12,5 + 0,667	10,7 ± 1,186
<i>O.p. siberti</i>	N	115	122	96
	longueurs moyennes	20,04 + 0,1841	19,07 ± 0,1848	18,89 + 0,2100
	temps moyens	34 ± 0,245	22,3 ± 1,037	24,4 ± 1,304

N : nombre d'individus observés.

Chez *O.p. siberti*, au contraire, on n'observe pas de différence entre les moyennes de longueur d'inversion aux températures de 18° et 21°.

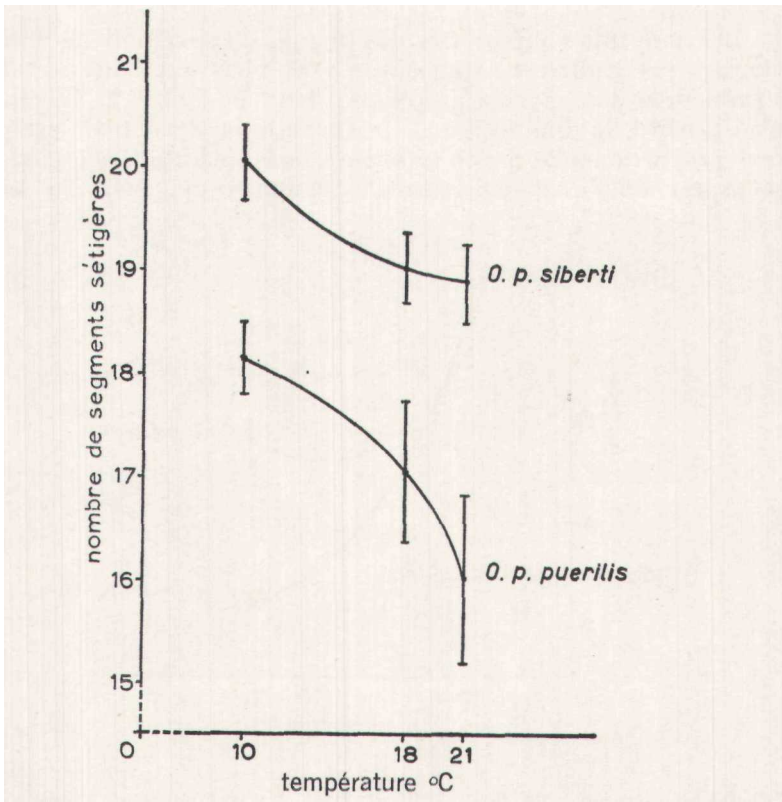


FIG. 1

Effet des températures de 10°C, 18°C et 21°C sur le nombre des segments sétigères auquel se constate l'inversion du sexe chez *O. p. puerilis* et *O. p. siberti*.

Une comparaison des moyennes dans les deux sous-espèces, effectuée selon un modèle factoriel d'analyse de la variance (tableau 2), montre qu'à chacune des trois températures d'élevage, les variations de longueur d'inversion sont simplement additives, sans aucune interaction entre traitements thermiques et sous-espèces. En outre, les réponses à l'intérieur de chaque sous-espèce diffèrent de façon significative entre elles et avec celles de l'autre sous-espèce, à l'exception des réponses à 18° et 21° chez *O.p. siberiti*.

TABLEAU 2

Analyse non pondérée de la variance des moyennes des nombres de segments sétigères présents au début de la phase femelle, chez *Ophryotrocha puerilis* et chez *O.p. siberiti*, aux températures de 10°C, 18°C et 21°C. Les données ont été préalablement transformées en échelle logarithmique pour réduire l'hétérogénéité de la variance.

Sources de variation	D.I.	Somme quadratique	Variance	F
entre sous-espèces	1	0,694	0,694	3691,6**
entre températures	2	0,594	0,297	1579,78**
interaction	2	0,003	0,0002	1,06
erreur	1434		0,00018	

d.l. : degrés de liberté ; ** : P<0,01.

Les moyennes différentes des temps d'apparition de l'inversion obtenues par traitement thermique sont résumées dans le tableau 1 et présentées sous forme graphique dans la figure 2. Il y apparaît qu'en général, la diminution de la durée de la phase mâle est inversement proportionnelle à l'élévation de la température d'élevage. Pour cet aspect de l'inversion sexuelle, comme déjà pour la longueur

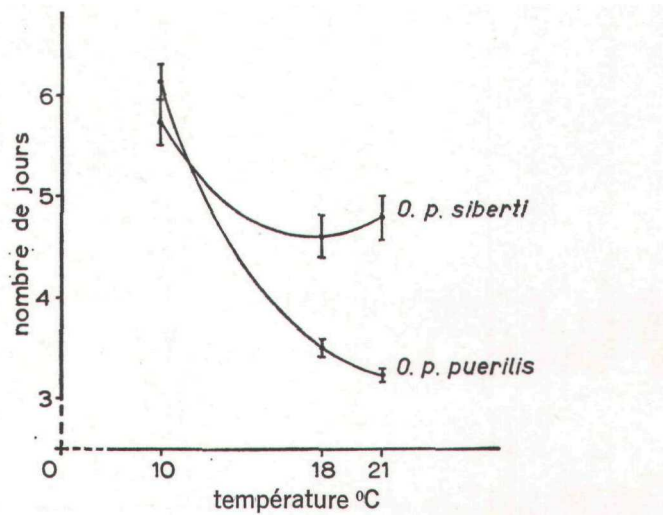


FIG. 2

Effet des températures de 10°C, 18°C et 21°C sur le nombre de jours s'écoulant du stade à 10 segments jusqu'à l'inversion du sexe chez *O. p. puerilis* et *O. p. siberiti*.

Les données primitives ont été transformées en leur racine carrée.

moyenne correspondant à l'inversion, les deux sous-espèces présentent une plasticité différente. En effet, à 10°C, il faut aux individus *d'O.p. puerilis* beaucoup plus de temps pour atteindre le virage qu'aux individus *d'O.p. siberti* ; mais, aux températures plus élevées, les premiers sont plus rapides que les seconds. De nouveau, chez *O.p. siberti*, on ne remarque pas de différences entre les réponses à 18° et à 21°.

TABLEAU 3
Analyse de la variance des moyennes des nombres de jours nécessaires aux deux sous-espèces *d'Ophryotrocha puerilis* pour atteindre l'inversion sexuelle aux températures de 10°C, 18°C et 21°C.

Sources de variation	D.I.	Somme quadratique	Variance	F
entre sous-espèces	1	1011,6426	1011,6426	1034,71 **
entre températures	2	195,5286	97,7643	99,99 **
interaction	2	43,3696	21,6848	22,18 **
erreur	1434	1407,041	0,9777	

d.l. : degrés de liberté ; ** : P<0,01.

Puisque la distribution du nombre de jours nécessaires pour changer le sexe présente dans les deux sous-espèces une sensible asymétrie vers la droite (cf. fig. 2 dans l'article de Bacci et Voria, 1970), ce qui est assez fréquent pour ce type de variable, leurs données ont été remplacées par les racines carrées et leur variance analysée par la méthode des moindres carrés (tableau 3). Ce tableau montre que, sur la durée de la phase mâle, les effets des deux sources principales de variation — à savoir les régimes thermiques

TABLEAU 4
Equations des régressions curvilignes de la longueur (nombre de segments sétigères) et du temps (nombre de jours) nécessaires pour l'inversion du sexe avec la température, chez les deux sous-espèces d'*O. puerilis*.

	Courbe température/longueur	Courbe température/temps
<i>O.p. puerilis</i> <i>O.p. siberti</i>	$y=15,96+0,41x-0,019x^2$ $y = 22,72-0,34x+0,008x^2$	$y' = 13,43-0,95x+0,02x^2$ $y' = 10,67-0,63x+0,019x^2$

x : température ; y nombre attendu de segments sétigères au commencement de la phase femelle ; y' : nombre attendu de jours nécessaires pour atteindre la phase femelle.
Les données primitives ont été remplacées par leurs racines carrées.

et le pool génétique de chaque sous-espèce — aussi bien que leur interaction, sont statistiquement significatifs. Le fait que l'interaction entre les sources principales de variation, quoique significative, soit beaucoup plus faible que les effets principaux, peut simplement signifier que, lorsque les animaux sont soumis aux deux températures plus élevées, leurs réponses présentent une variation moindre que ce qu'on pouvait attendre. D'autre part, on peut presque sûrement exclure que cette interaction soit provoquée par quelque facteur

ambiant non contrôlé, agissant de façon systématique sur un des lots et non sur les deux autres.

Dans les limites des trois températures utilisées, les relations entre les traitements thermiques et la durée, ou bien le nombre de segments nécessaires à l'obtention de la phase femelle, s'ajustent bien à des régressions rectilignes (tableau 4), qui présentent cependant une allure différente chez les deux sous-espèces, en rapport avec leur réponse différente aux températures plus élevées (Fig. 1 et Fig. 2).

Les données de cette expérience permettent de décrire le mode d'accroissement des animaux pendant la durée de la phase mâle, pour chacune des températures d'élevage : dans les deux sous-espèces, il s'agit d'un simple processus de croissance additive à allure approximativement linéaire et à rapidité croissante avec la tempéra-

TABLEAU 5

Paramètres statistiques obtenus à partir de l'analyse des données de la figure 3.

Comparaisons	d.l.	Équations des droites de régression	Test F	r
10°C				
<i>O.p. puerilis</i>	367	$y = -46,75 + 4,75x$	F=0,13	0,194 **
<i>O.p. sibirici</i>	113	$y = -61,95 + 4,8x$	d.l. = 1:480 n.s.	0,708 **
18°C				
<i>O.p. puerilis</i>	367	$y = -16,02 + 1,7x$	F=0,35	0,259 **
<i>O.p. sibirici</i>	120	$y = -15,7 + 2,07x$	d.l. = 1:487 n.s.	0,351 **
21°C				
<i>O.p. puerilis</i>	367	$y = -2,15 + 0,8x$	F=0,37	0,26 **
<i>O.p. sibirici</i>	94	$y = 3,99 + 1,08x$	d.l. = 1:461 n.s.	0,174
x : nombre de segments sétigères observés ; y nombre de jours attendus ; d.l. : degrés de liberté ; n.s. : différence non significative ; r : coefficient de corrélation ; ** : r significativement différent de 0, pour $P < 0,01$.				

ture (tableau 5 et Fig. 3). La figure 3 permet de remarquer encore une fois l'étroitesse du domaine de réponses des individus de la sous-espèce atlantique comparé à celui des individus de la sous-espèce méditerranéenne : en effet, les droites de régression de la première se trouvent toutes trois dans le plan compris entre les droites de régression à 10° et à 18° de la seconde.

Pour chaque traitement thermique, les deux droites de régression obtenues, l'une chez *O.p.p.* et l'autre chez *O.p.s.*, peuvent être considérées comme parallèles, leur différence d'inclinaison n'étant pas statistiquement significative (tableau 5, troisième colonne) quoique, naturellement, à l'intérieur de chaque sous-espèce, l'accroissement soit affecté de façon différente par chacun des traitements thermiques : dans les deux sous-espèces, le laps de temps nécessaire à

l'addition d'un nouveau segment sétigère est approximativement de 5 jours à 10°, 2 jours à 18° et d'un jour à 21°C.

Enfin, pour chaque traitement thermique, on peut encore remarquer, dans les deux sous-espèces, un degré différent de corrélation rectiligne entre le nombre de segments et le temps nécessaire pour atteindre l'inversion du sexe, dans ce sens que l'association la plus

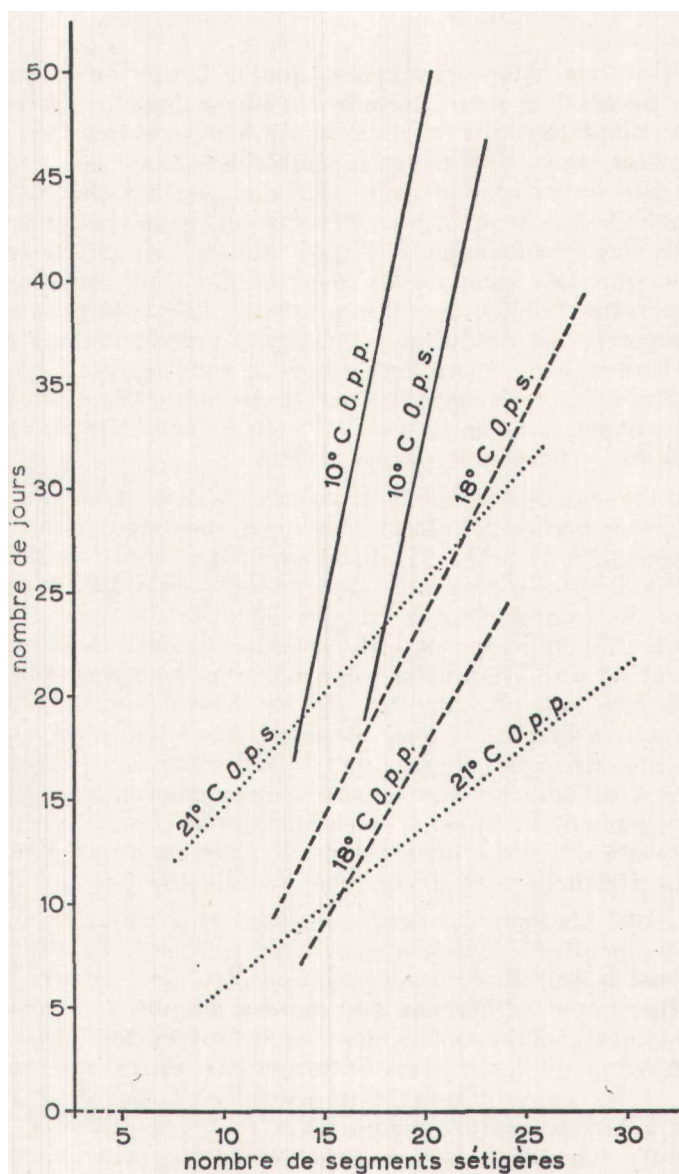


FIG. 3

Droites de régression du nombre de jours vers le nombre de segments sétigères nécessaires pour inverser le sexe aux températures de 10°C, 18°C et 21°C, chez les deux sous-espèces de *O. puerilis*. Chaque droite couvre le domaine de variation observé pendant le nombre de jours. Les deux variables sont mesurées dans leur échelle primitive.

O.p.p. : *Ophryo trocha puerilis puerilis* ; O.p.s. : *Ophryolrocha puerilis siberti*.

étroite entre ces deux variables se vérifie, chez *O.p. puerilis*, aux températures de 18° et 21° et, chez *O.p. siberti*, à 10° (tableau 5, dernière colonne).

Discussions et conclusions

Les résultats obtenus indiquent que le temps ou le nombre de segments nécessaires pour atteindre la phase femelle correspondent de façon adaptative aux variations de température. Ces réponses se présentent sous des aspects semblables dans les deux sous-espèces : une augmentation de la durée et de la taille inversement proportionnelle à la température d'élevage et, pour chaque traitement thermique, des accroissements d'égale vitesse. Des différences apparaissent lorsque l'on compare les réponses des deux sous-espèces aux trois températures d'élevage. Cette plasticité différente peut être mise en relation avec les conditions thermiques prévalant dans le milieu d'où proviennent les échantillons des deux sous-espèces : à Livourne, dans les Sèches de la Meloria, les variations annuelles de la température sont comprises entre 12°5 et 24°2 (Bacci *et al.*, 1969) et, à Roscoff, entre 8° — 9° et 15° (Faure, 1959).

Chez la sous-espèce méditerranéenne vivant dans des eaux à température superficielle plutôt élevée en moyenne, l'inversion du sexe se produit à 18° et à 21° dans un temps moitié moindre qu'il n'en faut à la sous-espèce atlantique, tandis qu'à 10°, température à laquelle ne sont généralement pas soumises les populations de *O.p. puerilis*, les individus de cette sous-espèce ont besoin, pour leur changement de sexe, d'un délai beaucoup plus long que celui qui est nécessaire aux individus de *O.p. siberti*. Néanmoins, le nombre de segments sétigères pour lequel s'opère l'inversion chez *O.p.p.* est toujours moindre que chez *O.p.s.* L'incapacité de la sous-espèce atlantique à différencier ses réponses aux températures de 18° et 21°, qui dépassent les valeurs thermiques normales dans son milieu d'origine, reste difficile à interpréter : il pourrait s'agir d'une conséquence du déclenchement de quelque mécanisme homéostatique.

La faculté distincte des deux sous-espèces à s'ajuster aux variations de température peut-être considérée comme le résultat évolutif d'une pression sélective exercée, parmi d'autres facteurs, par les régimes thermiques différents des zones d'origine. En conséquence, les patrimoines génétiques des deux sous-espèces modulent maintenant différemment les mêmes informations provenant du milieu extérieur. Elles peuvent donc être considérées, par leur réactivité différente à la température, comme des écotypes distincts. Quoique la littérature scientifique sur ce sujet comporte principalement des ouvrages traitant de différences interspécifiques dans la capacité génétique d'adaptation aux changements de température, d'autres cas analogues d'écotypes intraspécifiques dûs à la température se trouvent être cités dans les travaux de Bullock (1955) et de Kinne (1963, 1970).

Summary

Samples of the atlantic and mediterranean subspecies of the protandrous hermaphrodite polychaete worm *Ophryotrocha puerilis*, reared at three different temperatures, showed significantly different responses in regard to the body length and the age at which sex reversal occurs. The different plasticity of the two subspecies samples is adaptive and is clearly related to the peculiar environmental temperatures to which each subspecies is exposed in its original habitat.

Riassunto

Le due sottospecie, atlantica e mediterranea, del polichete ermafrodita proterandrico *Ophryotrocha puerilis*, mantenute a tre differenti temperature, hanno presentato l'inversione al sesso femminile ad una lunghezza e ad un'età significativamente diverse ad ogni temperatura. Questa diversa plasticità delle due sottospecie viene messa in relazione alle specifiche condizioni termiche a cui ogni sottospecie è esposta nel proprio ambiente d'origine, rispettivamente Roscoff e Livorno.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AKESSON, B., 1973. — Reproduction and larval morphology of five *Ophryotrocha* species (Polychaeta, Dorvilleidae). *Zool. Scr.*, 2, pp. 145-155.
- AKESSON, B., 1975. — Reproduction in the genus *Ophryotrocha* (Polychaeta, Dorvilleidae). *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 39, Suppl. 1, pp. 377-398.
- BACCI, G., 1954. — Controllo genetico della inversione sessuale in individui isolati di *Ophryotrocha*. *Caryologia*, Suppl. vol. 6, pp. 944-948.
- BACCI, G., 1965. — Sex Determination, pp. 165-172. Pergamon Press, **Oxford**.
- BACCI, G., BADINO, G., LODI, E., Rossi, L., 1969. — Biologia delle secche della Meloria. Prime ricerche e problemi di conservazione e ripopolamento. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.* 24, pp. 5-31.
- BACCI, G., e BORTESI, o., 1960. — Conferma della variabilità dei genotipi sessuali nel polichete ermafrodita *Ophryotrocha puerilis siberti*. *Acc. Naz. dei Lincei*, 28, pp. 92-95.
- BACCI, G., e LA GRECA, M., 1953 a. — Genetic and morphological evidence for sub-specific differences between Naples and Plymouth populations of *Ophryotrocha puerilis*. *Nature*, 171, pp. 1115.
- BACCI, G., e LA GRECA, M., 1953 b. — La differenziazione intraspecifica di *Ophryotrocha puerilis* (Clap. et Mecz. n.), nel Mediterraneo e nell'Atlantico. *Boll. Zool.*, 20, pp. 93-98.
- BACCI, G., e VORIA, p., 1970. — The influence of temperature upon the change from the male to the female phase in *Ophryotrocha puerilis*, a polychaete worm: *Experientia*, 26, p. 1273.
- BULLOCK, T.H., 1955. — Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. *Biol. Bull.* 30, pp. 311-337.
- FAURE, L., 1959. — Variations de la température et de la salinité de l'eau de mer aux environs de Roscoff. *Rev. Trav. O.S.T.P.M.*, 23 (2), pp. 153-160.
- KINNE, o., 1963. — The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. 1. Temperature. *Oceanogr. Mar. Biol. A. Rev.*, 1, pp. 301-340.
- KINNE, o., 1970. — Environmental factors, Part. 1. Temperature. Invertebrates. Marine ecology, (O. Kinne ed.) ; vol. 1, pp. 478-479. Wiley Interscience, New York.
- PARENII u., e FANICOLA, G., 1966. — Cariotipi di *Ophryotrocha puerilis puerilis* ed *Ophryotrocha puerilis siberti*. *Atti Soc. Nat. e Mat. Modena*, 97, pp. 3-5.
- zuNARELLI, R., 1962. — Il differenziamento citosessuale di tre specie di *Ophryotrocha*. *Boll. Zool.* 29, pp. 417-423.