

# LE FARDEAU GÉNÉTIQUE CHEZ *OPHRYOTROCHA* (EUNICIDAE, POLYCHAETA).

## II. LA POPULATION D'*OPHRYOTROCHA PUERILIS SIBERTI* DE ROSCOFF.

par

Gabriella Sella

Institut de Zoologie de l'Université de Turin

### Résumé

L'auteur décrit les effets de la consanguinité au niveau des coefficients de consanguinité de 0,25 et de 0,375 sur deux composantes de la valeur sélective et sur quelques aspects du cycle biologique de la population d'*Ophryotrocha puerilis siberti* de Roscoff, déjà étudiée pour d'autres aspects de sa variabilité génétique (Sella, 1981 b). La variabilité génétique masquée, estimée par la régression de la fertilité et de la viabilité sur le coefficient de consanguinité, y apparaît élevée. Quelques considérations sont ajoutées sur les relations fonctionnelles entre les aspects étudiés et la valeur sélective de cette population.

### Introduction

Un article précédent a fourni les résultats d'une étude sur les effets de la consanguinité (Sella, 1981 a) dans une population de *O. labronica* provenant de Naples. L'étude a été conduite dans le but d'obtenir des informations sur la variabilité génétique masquée présente dans cette population, dont quelques autres aspects sont déjà connus (Robotti, 1979). L'estimation du fardeau génétique ainsi obtenue est de l'ordre de grandeur attendu pour des populations d'espèces qui, comme *O. labronica*, ont une grande tolérance écologique. Dans le présent travail, l'auteur a voulu estimer, par la même méthode, la variabilité génétique masquée de la population de Roscoff de *O. puerilis siberti*, sous-espèce atlantique de *O. puerilis*.

Parmi les espèces du genre *Ophryotrocha*, seules les deux sous-espèces de *O. puerilis* sont formées d'individus hermaphrodites protérandiques, chez lesquels l'on observe le *paarkultur-effekt* (Pfannenstiel, 1977), c'est-à-dire l'établissement, à l'intérieur d'un couple constitué par deux individus en phase femelle, d'interactions induisant le passage à la phase mâle du partenaire qui présente un génotype sexuel à nombre inférieur de facteurs de féminité.

Plusieurs aspects de la biologie de la sous-espèce *O. p. siberti* ont été décrits en utilisant, comme échantillon, la population de Roscoff

(Åkesson, 1975 ; Bacci e Bortesi, 1961 ; Bortesi, 1965 ; Parenti, 1960, 1961 ; Parenti e Fantola, 1966 ; Sella, 1978 ; Zunarelli, 1962, 1967). En particulier, sur cette population, Bacci et Bortesi (1967) ont mis en évidence l'existence d'interactions hétérotiques qui s'établissent au sein de couples constitués par des individus à génotype sexuel différent et conduisent à une augmentation significative de la fertilité, par rapport à celle de couples d'individus ayant un génotype sexuel semblable. Le même type d'interactions, mutuellement avantageuses, concernant la fertilité et s'établissant entre individus à génotype différent, a été observée par Sella (1981 b), en étudiant, toujours chez la population de Roscoff, un cas de polymorphisme de la couleur des œufs.

Enfin, à la différence de ce qui a été observé chez *O. labronica*, le flux génique entre les populations de cette sous-espèce semble pratiquement illimité, puisque Åkesson (1977) en croisant des populations d'origine géographique très éloignée, y compris la population de Roscoff, n'a observé aucune forme de barrière reproductive entre elles.

Ces données semblent indiquer une grande hétérogénéité génétique dans la population de Roscoff.

A côté d'une estimation de la variabilité génétique masquée permettant de connaître un autre aspect de la structure génétique de cette population, il a paru intéressant d'étudier aussi les effets de la consanguinité sur quelques traits physiologiques liés au cycle vital.

### Matériel et méthodes

Un échantillon d'une soixantaine d'individus de *O. p. liberti* a été récolté dans l'aquarium de la Station biologique de Roscoff en mai 1979 et élevé, selon les techniques décrites par Åkesson (1970) à 18 °C. Dans la population de laboratoire composée de leurs descendants, 48 individus ont été prélevés et accouplés au hasard pour constituer une génération de référence G<sub>0</sub>, à partir de laquelle, au moyen de croisements frère-sœur, on a obtenu deux générations consanguines consécutives avec des coefficients théoriques de consanguinité F=0,25 et F=0,375 respectivement.

Chaque couple a été maintenu en observation pendant 60 jours, c'est-à-dire jusqu'à ce qu'il ait effectué quatre pontes successives. Les paramètres utilisés pour estimer la valeur sélective sont la viabilité (mesurée par le rapport du nombre d'individus ayant atteint 10 segments sétigères au nombre d'œufs fécondés), le taux brut et le taux net de reproduction (Sella, 1981 a). Les caractères physiologiques pris en considération concernent les diverses phases du cycle vital : 1) l'intervalle en jours entre la première et la deuxième pontes, 2) l'intervalle entre une ponte et la dispersion des larves, 3) la durée de la phase juvénile que l'on considère comme terminée quand les animaux atteignent la longueur de 10 segments sétigères (Åkesson, 1973), 4) la durée de la phase mâle, 5) le nombre de segments sétigères atteints au commencement de la phase femelle et 6) l'intervalle moyen entre deux générations.

### Résultats

Les données relatives aux effets de la consanguinité sur la viabilité sont rassemblées dans le tableau 1.

TABLEAU 1

Pourcentages moyens et écart-types de la viabilité (V) des couples croisés au hasard et des couples consanguins.

F	nombre de couples	nombre d'œufs	nombre d'adultes	V	C.V.	P
G <sub>0</sub>	0	21	10 230	7 223	70,6±3,21	25,2
G <sub>1</sub>	0,25	26	6 750	2 434	36,1±3,23	43,9 <0,01
G <sub>2</sub>	0,37	8	1 750	290	16,1±2,75	34,8 0,01-0,02

F : coefficient théorique de consanguinité ; C.V. : coefficient de variation ; P : probabilité correspondante au paramètre de Student.

La probabilité de survie diminue de moitié à chaque génération consanguine : les différences entre les moyennes, comparées entre elles, après application aux données primitives de la transformation angulaire, sont hautement significatives, ainsi que la différence entre le coefficient de variation de la génération G<sub>0</sub> et ceux des deux générations consanguines.

Le fardeau génétique a été estimé par la régression pondérée des données de viabilité sur les coefficients F, selon la méthode de Morton et al. (1956), modifiée par Malogolowkin-Cohen et al. (1964). Cette régression est linéaire ( $F_{1,52}=49,57$ ;  $P<0,01$ ) et les déviations de la linéarité sont négligeables. Les estimations des coefficients de la droite de régression, A, B, du rapport B/A et de leurs écart-types sont les suivants :

$$A=0,4 \pm 0,08 \quad B=4,01 \pm 0,45 \quad B/A=9,96 \pm 2,42$$

Les données relatives à la fertilité sont résumées dans le tableau 2. L'on peut y remarquer que, pour le nombre d'oeufs fécondés et le taux brut de reproduction, l'effet dépresseur de la consanguinité est important surtout au passage de la génération G<sub>0</sub> à la génération G<sub>1</sub>, tandis que, pour le taux net de reproduction, la diminution de valeur est linéaire et plus spectaculaire, à cause, non seulement de la chute linéaire de la viabilité, mais aussi à cause du nombre croissant de couples qui, dans les deux générations consanguines, se sont révélés complètement stériles. Par ailleurs, comme chez *Drosophila pseudoboseura* (Marinkovic, 1967), les moyennes des taux de reproduction présentent, en comparaison des moyennes de viabilité, une variance phénotypique beaucoup plus grande, en partie dépendante du milieu et du développement dans le temps de ce caractère.

Les effets de la consanguinité sur les diverses phases du cycle biologique de *O. p. siberti* — intervalle entre la première et la deuxième pontes (11 jours), intervalle entre la ponte des œufs et la dispersion des larves (10-11 jours), durée de la phase juvénile (15 jours), intervalle moyen entre les générations (72 jours) — ne semblent point influencés par l'augmentation de la consanguinité car

TABLEAU 2

Pourcentages de couples fertiles et d'œufs fécondés ; valeurs moyennes des taux bruts et des taux nets de reproduction des couples croisés au hasard et des couples consanguins. Pour la définition de ces paramètres, l'auteur s'est référé à Jacquard (1970).

générations	G <sub>0</sub>	G <sub>1</sub>	G <sub>2</sub>
F	0	0,25	0,37
N couples étudiés	24	46	24
Pourcentage de couples fertiles	87,5	56,6	33,3
P <sup>1</sup>	<0,01	0,01-0,02	
Pourcentage d'œufs fécondés	80,9	46	48,6
P <sup>1</sup>	<0,01	0,99	
Taux brut	955±118,2	443±75,5	214±73,2
C.V.	60,6	115,5	167,24
P <sup>2</sup>	<0,01	0,05-0,10	
Taux net	660,7±91,6	152,8±35,2	38,5±16,8
C.V.	67,9	156,2	214,6
P <sup>2</sup>	<0,01	<0,01	

F : valeur théorique du coefficient de consanguinité ; P<sup>1</sup> : probabilité correspondante au test du y<sup>2</sup> ; P<sup>2</sup> : probabilité correspondante au test de Student ; C.V. : coefficient de variation.

ils ne varient pas de façon significative. Au contraire, la durée de la phase mâle et la longueur mesurée en segments sétigères pour laquelle s'opère l'inversion au sexe femelle augmentent de façon significative (tableau 3). Les coefficients de variation de ces deux caractères sont beaucoup plus faibles que ceux de la viabilité et des taux de reproduction, ce qui semble propre à la variance phénotypique des durées des phases de développement (Lewontin, 1965).

TABLEAU 3

Moyennes et écart-types de la durée de la phase mâle et de la taille mesurée en segments sétigères, atteinte au commencement de la phase femelle des couples croisés au hasard et des couples consanguins.

F	N	durée	phase mâle	C.V.	P	taille	C.V.	P
G <sub>0</sub>	0	158	11,9±0,48	17,3	<0,01	19,0±0,72	3,8	<0,01
G <sub>1</sub>	0,25	156	15,3±0,43	34,7	<0,01	21,5±0,13	7,6	<0,01
G <sub>2</sub>	0,37	104	16,5±0,27	16,5	<0,01	22,1±0,11	5,2	<0,01

N : nombre d'individus observés ; C.V. : coefficient de variation ; P : probabilité correspondante au paramètre de Student.

### Discussion et conclusions

Les effets de la dépression consanguine fournissent des indications sur les relations fonctionnelles entre les caractères étudiés et la valeur sélective de la population de Roscoff.

La viabilité et la fertilité (taux brut et taux net de reproduction) subissent fortement les effets dépresseurs de la consanguinité, comme on pouvait s'y attendre, indiquant par là que, dans leur variance génétique, doivent être présents des effets génétiques non additifs.

Mais ces effets ne se manifestent pas encore au niveau de consanguinité de 0,37 car la relation entre ces deux caractères et les coefficients théoriques de consanguinité considérés ne présente pas de déviations de la linéarité qui auraient pu indiquer la présence d'interactions épistatiques (Kosuda, 1972). En outre, la perte du pouvoir homéostatique du génome sur ces deux composantes de la valeur sélective par suite de la consanguinité, est révélée par l'augmentation de leurs coefficients de variation. En ce qui concerne les diverses phases du cycle vital, la plupart d'entre elles ne présentant pas de dépression, on peut en conclure qu'il s'agit de traits qui, dans cette espèce, sont neutres par rapport à la valeur sélective (Falconer, 1960).

Le nombre de segments sétigères et de jours nécessaires pour le changement de sexe sont au contraire sensibles à la dépression provoquée par la consanguinité, ce qui indique qu'il s'agit de caractères en connection plus étroite avec la valeur sélective. Cette conclusion s'accorde avec celle de Sella (1980) obtenue par l'analyse, au moyen du *joint scaling test* (Mather and Jinks, 1971) de la structure génétique du système polygénique qui règle l'inversion sexuelle chez *O. puerilis* : il s'agit ainsi de caractères ayant, dans les populations naturelles, une valeur optimale intermédiaire et qui sont sujets principalement à l'action d'une sélection stabilisatrice.

La détermination du fardeau génétique selon le modèle de Morton *et al.* (1956), quoique elle ait été sujette à des critiques, surtout en ce qui concerne le rapport B/A (*vide* Spiess, 1977), peut néanmoins offrir une estimation approximative des effets des gènes létaux ou désavantageux présents dans la population et relatifs aux composantes de la valeur sélective étudiées. Il apparaît ainsi que ces effets sont, dans la population de *O. p. siberti* de Roscoff, beaucoup plus grands que chez la population de *O. labronica*, déjà étudiée (Sella, 1981 a). La même différence entre les deux populations s'observe si l'on prend en considération les estimations du fardeau de stérilité (Temin, 1966), obtenues par la régression non pondérée des pourcentages de croisements fertiles par rapport aux coefficients de consanguinité : dans ce cas, la valeur de B est égale à 2,48 chez la population de *O. p. siberti* et à 0,17 chez la population de *O. labronica*.

### Riassunto

Si descrivono gli effetti dell'inicrocio a diversi livelli di consanguineità su due componenti della *fitness* e su vari aspetti del ciclo vitale della popolazione di *O. p. siberti* di Roscoff. Da tali effetti vengono ricavate alcune inferenze sulle relazioni funzionali tra i caratteri considerati e la *fitness* della popolazione studiata. La variabilità genetica nascosta, stimata dalla regressione della sopravvivenza e della fertilità sui coefficienti di inincrocio, appare non transcurabile.

### Summary

The genetic load in *Ophryotrocha*. (Eunicidae, Polychaeta).

#### II. The population of *O. puerilis siberti* from Roscoff.

In a population of *Ophryotrocha puerilis siberti* collected from Roscoff, the effects of inbreeding on viability, fertility and some other characters related to its life cycle, were evaluated from viability and fertility depression in generations

with 0,25 and 0,37 values for F coefficients. The magnitude of the hidden genetic variability so estimated seems not negligible. Some inferences are drawn about the functional relationships between all the characters studied and the fitness of this population.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AKESSON, D., 1970. — *Ophrgotrocha labronica* as test animal for the study of marine pollution. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, 20, pp. 293-303.
- AKESSON, B., 1973. — Reproduction and larval morphology of five *Ophryotrocha* species (Polychaeta, Dorvilleidae). *Zool. Scr.*, 2, pp. 146-155.
- AKESSON, B., 1975. — Reproduction in the genus *Ophryotrocha*. *Pnbb. Staz. Zool. Napoli*, 39, Suppl., pp. 377-398.
- AKESSON, B., 1977. — Crossbreeding and geographic races: experiments with the Polychaete genus *Ophryotrocha*. *Mikrofauna Meerestoden*, 61, pp. 11-18.
- BACCI, G. and BORTESI, O., 1961. — Pure males and females from hermaphroditic strains of *Ophryolrocha puerilis*. *Experientia*, 17, pp. 229.
- BACCI, G. and BORTESI, O., 1967. — The reestablishment of sex balance in *Ophrgotrocha puerilis* through interactions between individuals from arrhenogenous and thelygenous lines. *Experientia*, 23, pp. 448.
- BORTESI, O., 1965. — Ibridazione tra sottospecie di *Ophryotrocha puerilis*. *Doll. Zool.* 32, pp. 1141-1150.
- FALCONER, D.S., 1960. — Introduction to quantitative genetics. Oliver and Boyd, Edinburgh and London, 365 pp.
- JACQUARD, A., 1970. — Structures génétiques des populations, éd. Masson et Cie, 399 pp.
- KOSUDA, K., 1972. — Synergistic effects of inbreeding on viability in *Drosophila viridis*. *Genetics*, 72, pp. 461-468.
- LEWONTIN, R.C., 1965. — Selection for colonizing ability. In: The genetics of colonizing species (Baker, K. ed.), pp. 77-94.
- MOLOGOLKIN-COHEN, C., LEVENE, H., DOBZHANSKY, N.P., SIMMONS, A.S., 19C4. — Inbreeding and the mutational and the balanced load in natural populations of *Drosophila willistoni*. *Genetics*, 50, pp. 1299-1311.
- MARINKOVIC, D., 1967. — Genetic loads affecting fecundity in natural populations of *Drosophila pseudobscura*. *Genetics*, 26, pp. 61-71.
- MATHER, K. and JINKS, J.L., 1971. — Biometrical genetics. Chapman and Hall, London, 382 pp.
- MORTON, N.F., CROW, F.G., and MULLER, H.G., 1956. — An estimate of the mutational damage in man from consanguineous marriages, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 42, pp. 855-863.
- PARENTI, U., 1960. — Citoassonomia del genere *Ophryotrocha*. *Atti Accad. Naz. Lincei*, 28, pp. 386-389.
- PARENTI, U., 1961. — *Ophryotrocha puerilis siberli*, *O. hrnlmanni*, ed *O. bacci* nelle acque di Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 2, pp. 437-445.
- PARENTI, U., FANTOLA, G., 1966. — Cartiotipi di *Ophryotrocha puerilis puerilis* e *O. puerilis siberti*. *Atti Soc. Nat. e Mat. Modena*, pp. 3-5.
- PFANNENSTIEL, H.D., 1977. — Experimental analysis of the "paarkultur effekt" in the protandrie polychaete *Ophryolrocha puerilis*. *J. exp. mur. Biol. Ecol.*, 28, pp. 31-40.
- ROBOTTI, C., 1979. — Electrophoresis of proteins in three populations of *Ophryotrocha labronica*. *Experientia*, 35, p. 696.
- SELLA, C., 1978. — Réponses adaptatives à différentes températures chez les deux sous-espèces d'*Ophryotrocha puerilis* au cours de la phase mâle. *Cah. Biol. Mar.*, 19, pp. 117-125.
- SELLA, G., 1980. — The genetic system controlling the body length at which sex change occurs in *Ophryolrocha puerilis*. *Atti Snc. Tose. Sci. Nat. Mem. Serie B*, 87, pp. 197-203.
- SELLA, G., 1981 a. — Le fardeau génétique chez *Ophryotrocha* (Eunicidae, Polychaeta). I. La population de *O. labronica* de la baie de Naples. *Cah. Biol. Mar.* 22, pp. 83-88.

- SELLA, G., 1981 b. — Genetic control of egg colour polymorphism in *Ophrgotrocha puerilis siberti*. *Atti. Soc. Ital. Sci. nat. Museo civ. Stor. nat. Milano*, 122, pp. 62-66.
- SPIESS, E.B., 1977. — Genes in populations. J. Wiley and Sons, New York, 780 pp.
- TIMIN, R.G., 1966. — Homozygous viability and fertility loads in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 53, pp. 27-46.
- ZUNARELLI, R., 1962. — Il differenziamento citosessuale di *Ophryotrocha puerilis siberti*. *Atti Accad. Naz. Lincei*, 32, pp. 397-402.
- ZUNAHELLI-VANDINI, R., 1967. — Azioni reciproche sulle gonadi in coppie omeo-specifiche ed eterospecifiche di *Ophrgotrocha puerilis siberti* ed *O. labronica*. *Arch. Zool. Ital.*, 52, pp. 179-192.