

Fréquence et degré d'expression du pseudohermaphroditisme chez quelques Prosobranches Sténoglosses de la Baie de Morlaix et de la Manche 1. Situation au printemps de 1988.

P. Fioroni, E. Stroben et J. Oehlmann
Institut für Spezielle Zoologie und Vergleichende
Embryologie der Universität Münster

Résumé : La fréquence de l'apparition du pseudohermaphroditisme est décrite à partir des prélèvements portant sur 589 Prosobranches de 5 espèces de la Baie de Morlaix (surtout Roscoff) et de la côte française de la Manche (Port-en-Bessin, Coutainville, Granville).

Le pseudohermaphroditisme est démontré pour la première fois chez *Hinia (Nassarius) incrassata* et confirmé pour Roscoff chez *Nucella lapillus*, *Ocenebra erinacea*, *Buccinum undatum* et *Hinia (Nassarius) reticulata* (Tabl. II et III).

Six types de degré d'expression du pseudohermaphroditisme sont décrits pour les différentes espèces (Tabl. III ; Fig. 1) ; l'apparition des femelles pseudohermaphrodites avec un vas deferens (d'une longueur variable), mais sans pénis, est démontrée pour la première fois.

La fréquence élevée du pseudohermaphroditisme (par rapport aux pourcentages d'apparition ainsi qu'à l'intensité morphologique) dans les régions portuaires, connue déjà de la littérature, est confirmée pour les régions examinées (Tabl. II et III).

D'autre part, l'expansion continue du phénomène est démontrée pour des localités où le pseudohermaphroditisme n'existait pas en 1972 - 1978 (Granville, Coutainville) ou montrait des pourcentages plus faibles (Tabl. I), alors qu'en 1988 on l'observe pour la première fois ou à des pourcentages plus élevés.

Abstract : The frequency of the pseudohermaphroditism is analysed in 589 individuals of 5 Prosobranch species of the Bay of Morlaix (namely Roscoff) and of the french coast of the Channel (Port-en-Bessin, Coutainville, Granville).

The pseudohermaphroditism is demonstrated for the first time in *Hinia (Nassarius) incrassata* and confirmed for Roscoff in *Nucella lapillus*, *Ocenebra erinacea*, *Buccinum undatum* and *Hinia (Nassarius) reticulata* (Tabl. II and III).

Six different morphological types are distinguished and the differences of the species are described (Table III and Fig. 1) ; the appearance of pseudohermaphroditic $\sigma^{\circ}\sigma^{\circ}$ without a penis, but with a vas deferens of a various length is presented for the first time. The accentuated occurrence of the pseudohermaphroditism in marinas and ports, already known by the literature, is confirmed as well in respect to the percentual frequency as to the intensity of morphological expression (Tabl. II and III).

The continuous expansion of the pseudohermaphroditism is demonstrated ; in several localities, where it was - between 1972 and 1978 - not present (Granville, Coutainville) or only in lower percentages, it is demonstrated in 1988 for the first time or confirmed in higher levels.

INTRODUCTION

Le pseudohermaphroditisme des Prosobranches s'est répandu beaucoup au cours des dernières années. Contrairement à la définition originelle (présence d'un pénis chez la femelle fertile), nous sommes obligés d'élargir cette définition sur la base de nos connaissances morphologiques approfondies (Fioroni *et al.*, 1990) : il s'agit en effet de l'apparition chez la

femelle des parties du système mâle plus ou moins développées (Tabl. III et IV). Dans ce travail, nous identifions les femelles pseudohermaphrodites comme $\overset{\delta}{\sigma}\overset{\delta}{\sigma}$. À côté de ce pseudohermaphroditisme chez des animaux à gonade femelle, on trouve très rarement un pseudohermaphroditisme de détermination mâle (chez des animaux à gonade mâle) lequel n'est pas traité dans le présent travail (Fioroni *et al.*, 1990).

On a observé le phénomène du pseudohermaphroditisme presque dans le monde entier (Tabl. I), notamment sur les côtes américaines (Jenner 1979, Smith 1971), dans le nord de la Russie en mer Blanche (Kantor 1984) et sur le littoral anglais (Blaber 1970, Bryan *et al.*, 1986, 1987, Gibbs & Bryan 1986, Gibbs *et al.*, 1987) et français (Poli 1973, Féral 1974).

La fréquence de l'apparition du pseudohermaphroditisme varie de 0-100 % en relation avec le biotope, les saisons et d'autres conditions écologiques même à l'intérieur d'une espèce. Depuis 1970, une augmentation considérable a été généralement observée (Tabl. I).

Nos connaissances sur les différents degrés d'expression morphologique du pseudohermaphroditisme sont cependant assez limitées (Gibbs & Bryan 1986, Fioroni *et al.*, 1990, Stroben *et al.*, 1988). Cette raison ainsi que le fait que depuis les recherches de Féral nous ne disposons plus d'étude statistique des populations des côtes françaises atlantiques, nous a conduit à effectuer des prélèvements sur les côtes de la Manche (Normandie et Bretagne) afin de vérifier, si cette expansion du pseudohermaphroditisme s'est poursuivie dans cette région depuis les recherches de Féral. Nous soulevons aussi la question de savoir si le pseudohermaphroditisme se trouve chez des espèces autres que celles déjà analysées par Féral (*Nucella lapillus*, *Ocenebra erinacea* et *Hinia (Nassarius) reticulata*). Nous étudions comment l'étendue de l'expression des caractères mâles est représentée au niveau des diverses espèces.

Nos recherches se fondent surtout sur des analyses anatomiques et décrivent la situation en 1988. Des études ultérieures seront consacrées d'une part aux aspects histologiques détaillés, comme nous en possédons déjà pour *Nucella lapillus* et *Hinia (Nassarius) reticulata* (Gibbs & Bryan 1986, Stroben *et al.*, 1988, Fioroni *et al.*, 1990) ; d'autre part, la progression du pseudohermaphroditisme sera décrite pour les côtes de la Manche.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les 589 individus examinés ont été récoltés au printemps 1988. De nombreux témoins de chaque espèce ont été fixés (Bouin) ($\sigma\sigma$ normaux, $\sigma\sigma$ normales et des $\overset{\delta}{\sigma}\overset{\delta}{\sigma}$ avec les divers degrés du pseudohermaphroditisme) pour effectuer des comparaisons morphologiques et des analyses histologiques ; 37 *Nucella lapillus*, 3 *Ocenebra erinacea*, 4 *Buccinum undatum*, 12 *Hinia (Nassarius) reticulata* et 2 *Hinia incrassata* ont été coupés en séries complètes.

Les tableaux II et III indiquent l'origine et le nombre des individus analysés.

TABLEAU I

Fréquence d'apparition du pseudohermaphrodisme (jusqu'en 1987) d'après les informations de la littérature. Pour *Nucella lapillus*, il faut également citer les travaux de Bryan *et al.* (1986), Davies *et al.* (1987) Gibbs & Bryan (1986) et Gibbs *et al.* (1987) qui déterminent le degré du pseudohermaphrodisme à l'aide d'un index qui compare la longueur moyenne du pénis avec celle du pénis mâle.

Espèce	Localités	Dates	% des ♀ ♀	nombre des individus	Référence
<i>Rissoina bruguieri</i>	Villefranche, Banyuls	1975-77	100	?	Thiriot 1977
<i>Rissoa aurisalpium</i>	" "	"	"	"	
<i>Rissoa ventricosa</i>	" "	"	"	"	
<i>Rissoa violacea</i>	" "	"	"	"	
<i>Nucella</i> (Thais) <i>emarginata</i>	Californie (Dillon Beach)	1970	1,2	144	Houston 1971
<i>Nucella</i> (Thais) <i>lapillus</i>	Plymouth	1969-70	20-100	?	Blaber 1970
	Black Rock (Sussex)	1969	30	?	"
	Millport (Schottland)	1970	5	?	"
	Granville	1972-73	0	1 340	Féral 1980
		1978	47-100	?	"
	Luc-sur-Mer	1972-73	0	?	"
		1977-78	93-100	?	"
	Côte du Calvados (Port-en-Bessin)	1972	0	?	"
	Côte est du Cotentin (Saint-Vaast la-Hougue)	1977	100	?	"
	Roscoff	1986	100	35	Oehlmann 1987
	Côte de New England	1982	0-100	240	Miller-Pondick 1984
<i>Urosalpinx cinerea</i>	Connecticut	1973 ff	100 (?)	?	Hall & Feng 1976
<i>Urosalpinx cinerea</i> <i>follyensis</i>	USA	?	98	51	Carriker & Van Zandt 1972
<i>Ocenebra erinacea</i>	Arcachon	1970	19	99	Poli 1973
	" Ile des Oiseaux	1972-74	56-95	1 331	Féral 1976/78, 1980
	" " "	1975-79	100	2 853	Féral 1980
	Grand Banc	1978	100	?	"
	Gorp	1978	100	?	"
	Eyrac	1978	100	118	Poli <i>et al.</i> 1971
	La Rochelle (Fouras)	1975-78	11,9-62,7	647	Féral 1976 (1978), 1980
	Brest (Bindy)	1977	12-62	123	Féral 1980
	Granville	1970	0	277	Poli 1973
		1972-73	0	1 460	Féral 1976/78, 1980
		1977-79	0-10,3	485	Féral 1980
	Côte ouest du Cotentin :				
	Coutainville	1973-74	0	297	Féral 1976 (1978)
		1977-78	0	?	Féral 1980
	St Germain-sur-Ay	1973-74	0	?	"
		1977-78	0	?	"
	Ile de Chausey	1977	0	?	"
	Côte nord du Cotentin :				
	Cherbourg	1973-76	4,1-59,2	573	Féral 1976 (1978)
	Nacqueville	1976	38,8	70	"
	Anse Saint-Martin	1976	0	109	Féral 1976, 1980
	Cap Lévy	1976	0	27	"
	Toulon (Tamaris)	1972-75	100	94	Féral 1976/78
<i>Buccinum undatum</i>	Mer Blanche (Iles de Slotovetsk)	?	78,9	?	Kantor 1984
<i>Hinia</i> (<i>Nassarius</i>) <i>reticulata</i>	Arcachon	1973	55-90	?	Féral 1980
	Granville	1972-73	0	1 400	"
		1978	0	75	"
	Roscoff	1986	53,3	15	Stroben 1987
<i>Hinia</i> (<i>Nassarius</i>) <i>obsoleta</i>	Long Island Sound (Connecticut)	1968-1971?	23-98	313	Smith 1971
	Long Island Sound (Connecticut)	1972-76	0-100	1 057	Smith 1981 ff
	Nordcarolina, Delaware, Virginia		0-99	>10 000	Jenner 1979
	Côte de Rhode Island (Connecticut) jusqu'à Georgia	1973-75	0-100	3 090	Smith 1981 a

RÉSULTATS

Répartition chez les différentes espèces

Nous avons démontré le pseudohermaphrodisme parmi les Stenoglosses pour la première fois chez *Hinia (Nassarius) incrassata* et confirmé, à Roscoff, le pseudohermaphrodisme, déjà connu dans d'autres localités, pour *Nucella lapillus*, *Ocenebra erinacea*, *Buccinum undatum* et *Hinia (Nassarius) reticulata*.

Fréquence

Le pseudohermaphrodisme de *Nucella lapillus*, complètement absent à Granville en 1972/73 pour atteindre en 1978 une fréquence de 47-100 %, est aujourd'hui observé partout au taux de 100 % ; ceci est valable pour le port et la côte libre de Granville. Encore absent à Port-en-Bessin en 1972, il y atteint 88,9 % (côte) jusqu'à 100 % (port) en 1988. La fréquence est de 16,7 %, ce qui est encore faible, pour les pourpres à Coutainville, un lieu où le pseudohermaphrodisme n'existait pas encore en 1973-1978 chez *Ocenebra erinacea* (*Nucella* n'a pas été analysé dans le passé à cet endroit).

A Roscoff, *Nucella* présente, à la grève aussi bien qu'au port, une fréquence de 100 % ; celle-ci diminue dans les biotopes "plus libres" et plus éloignés des navires (comme sur la côte de l'Île de Batz vers la mer libre et sur la côte est de Beg en Fry (loin d'un grand port) respectivement à 87,5 et 84,0 %.

En 1978, le pseudohermaphrodisme était encore absent chez *Hinia (Nassarius) reticulata* à Granville ; il atteint aujourd'hui 100 %. Dans la Baie de Morlaix, les valeurs varient entre 39,1 et 100 % ; comme chez la pourpre, le pourcentage est plus bas dans les régions éloignées d'un port (à la grève et à la côte ouverte de l'Île de Batz).

Le pseudohermaphrodisme d'une fréquence de 80,8 % est également considérable chez *Ocenebra erinacea*, mais ce taux est en effet plus bas que chez *Nucella*. En comparaison avec *Hinia (Nassarius) reticulata* (68,6 %), les 30 % observés chez *Hinia incrassata* dans le même biotope sont nettement plus faibles. Le pseudohermaphrodisme reste très modeste à Roscoff avec seulement 9,5 % chez *Buccinum undatum*, une espèce qui, dans la mer Blanche, atteint une fréquence beaucoup plus élevée (78,9 %).

Le degré d'expression morphologique

Comme il a déjà été dit, le pseudohermaphrodisme se manifeste sous diverses formes morphologiques ; il n'est pas limité, comme il est souvent admis dans la littérature, au seul cas des femelles fertiles dotées d'un pénis.

Nous distinguons différents types (Fioroni *et al.*, 1990 ; le tableau III explicite les différents degrés d'apparition chez les espèces analysées) :

1. Pas de pénis, mais une courte partie du vas deferens (= spermiducte) qui se termine en cul-de-sac, est visible au fond de la cavité palléale (Fig. 1 a).

TABLEAU II

Fréquence d'apparition du pseudohermaphrodisme et longueur de la coquille chez les ♂♂, ♀♀ et ♂♀ analysés.

Espèce	Localité	Fréquence nombre : % des				Longueur de la coquille (mm) (avec valeur moyenne)		
		♂	♀	♂ ♀	♂♂ ♀♀	♂	♀	♂ ♀
<i>Nucella lapillus</i>	Port-en-Bessin (1)	6	0	24	100	26,0-29,08-33,5	-	26,5-30,09-34,0
	Port-en-Bessin (5)	13	2	16	88,9	26,0-28,5-31,0	31,5-31,75-32,0	26,0-29,88-34,0
	Coutainville (5)	24	30	6	16,7	24,5-26,42-29,0	24,5-26,28-29,0	24,5-26,83-28,5
	Granville (1)	12	0	0	100	25,0-26,79-30,0	-	25,0-27,29-31,0
	Granville (5)	10	0	19	100	26,0-27,10-29,0	-	25,0-27,84-31,0
	Roscoff (2)	48	0	29	100	26,0-30,42-34,0	-	16,5-30,64-38,5
	Roscoff (4)	23	2	14	87,5	27,5-30,0-35,5	33,5-37,0 -40,5	23,5-30,43-34,5
	Roscoff (1)	3	0	2	100	23,0-24,67-27,0	-	23,0-24,75-26,5
	à l'est de Beg an Fry (5)	15	4	21	84	26,5-29,03-34,0	24,5-28,5 -31,0	24,5-25,29-32,0
<i>Ocenebra cerinacea</i>	Roscoff (2)	2	5	21	80,8	25,0-26,5-28,0	20,5-28,5-32,5	15,0-24,04-33,5
<i>Buccinum undatum</i>	Roscoff (2) / Morgat	34	38	4	9,5	71,0-85,9-96,0	n	76,5-78,88-80,0
<i>Hinia (Nassarius) incrassata</i>	Roscoff (2)	7	7	3	30	9,0-9,86-10,5	9,5-10,21-11,5	10,0-11,0-11,5
<i>Hinia (Nassarius) reticulata</i>	Roscoff (1)	15	0	22	100	19,5-26,27-30,5	-	24,5-28,06-33,5
	Roscoff (2)	5	11	24	68,6	26,0-26,2-26,5	21,5-26,27-27,5	24,5-28,34-32,5
	Roscoff (4)	8	14	9	39,1	24,5-28,38-32,0	25,5-29,5-33,0	27,5-29,89-32,0
	Granville (5)	8	0	12	100	n	-	n

n : non mesuré ; (1) : port, (2) : grève, (3) : Ile verte, (4) : Ile de Batz, (5) : côte.

TABLEAU III

Variations morphologiques du pseudohermaphrodisme (A) et du pénis du ♂ (B). Les chiffres indiquent le nombre d'individus correspondant aux différentes catégories.

Espèce	Localité	♀								♂							
		A				Pénis				B				Pénis			
		1	2	3	4	5	6	p	g	1 ()	o	6	p	g	1 ()		
<i>Nucella lapillus</i>	PB (1)						24	24		n		6		6	n		
	PB (5)						16	16		n		13		13	n		
	C (5)			6				6 ¹⁾		n		24		24	n		
	G (1)						18	14	4	n		12		12	n		
	G (5)						19	19		n		10		10	n		
	R (2)			3	2		24	28	1	1-3,28-8,0 (213,41)		48	12	36	2-4/5,0-6,62-9,0 (60,42)		
	R (4)			11	1	1	1	14		<1-1,19-2,0 (100,84)	1	23		23	6,0-6,92-9,0 (60,42)		
	R (1)						2		2	4		3	1	2	3,0-4,67-6,0 (64,24)		
	Baf (5)	4		9		1 ²⁾	7	17		1,0-1,25-2,0 (93,02)		15		15	6,0-7,07-8,0 (28,29)		
<i>Ocenebra erinacea</i>	R (2)				1	2	18	21		2 - 5		2		2	10		
<i>Buccinum undatum</i>	R (2) M				2	1	1	4		2,0-6,38-11,0 (141,07)		34	1	33	13 - 40		
<i>Hinia (Nassarius) incrassata</i>	R (2)	1	2								2	7		7	6,0-8,50-11,0 (58,82)		
<i>Hinia (Nassarius) reticulata</i>	R (1)		1			6	15	1	20	3,0-7,95-11,0 (100,63)	13	15	2	13	6,0-13,53-16,0 (79,81)		
	R (2)	1		7		16		23		1-0,75-1,0 (240)	7	5		5	15,0-15,80-17,0 (12,66)		
	R (4)	3		1		5		6		1-0,80-2,0 (350)	5	8		8	13,0-16,75-21,0 (47,76)		
	G (5)			6		6	12			n		8		8	n		

n : non mesuré.

1 : pénis manquant, vas deferens court, 2 : pénis manquant, vas deferens long, 3 : pénis présent, 4 : pénis avec un conduit pénial, 5 : pénis avec conduit pénial et un vas deferens court, 6 : comme 5, mais avec un vas deferens long, o : nombre des ♀ avec des oothèques dans leur glande de la capsule, g : grand, p : petit, l : longueur, () déviations de la moyenne, ¹⁾ pénis très petit, ²⁾ pénis sans conduit pénial, mais vas deferens présent. Baf : Beg an Fry, C : Coutainville, G : Granville, M : Morgat, PB : Port-en-Bessin, R : Roscoff - (1)-(5) : voir tab. II.

2. Ce vas deferens atteint l'orifice du vagin et entre en contact direct avec le système femelle (Fig. 1 b).
3. Petit pénis sans conduit (Fig. 1 c).
4. Pénis doté d'un conduit pénial court qui se termine en cul-de-sac (Fig. 1 d).
5. Le conduit se poursuit dans un vas deferens court (dans le sens de l) (Fig. 1 e).
6. Le spermiducte long, qui communique avec le conduit pénial, est en contact avec l'ouverture génitale femelle (Fig. 1 f).

Chez les types 3 et 4, le pénis est le plus souvent petit, voire très petit ; chez les types 5 et 6 la taille du pénis démontre cependant des variations remarquables (Tabl. III).

En plus de ces types caractérisés, on trouve parfois des formes intermédiaires. Une ♂ de *Nucella lapillus* p. ex. montre un pénis avec un vas deferens court (selon notre type 5), mais sans un conduit pénial. Dans trois cas du type 6 de *Nucella lapillus*, l'oviducte était plié. Le pénis d'une ♀ de *Buccinum undatum* contient deux conduits péniaux parallèles, dont les parties proximales se terminent toutes les deux en cul-de-sac ; l'un forme aussi distalement un cul-de-sac, pendant que l'autre s'ouvre vers l'extérieur par la papille péniale.

Les différents types ne sont pas spécifiques de l'espèce ; plusieurs possibilités sont assez souvent réalisées à l'intérieur d'une même espèce surtout chez *Nucella lapillus* et *Hinia (Nassarius) reticulata* (Tabl. III). Les variantes 1 et 2 (les parties mâles sont réduites à un spermiducte plus ou moins long), qui ne sont pas encore mentionnées dans la littérature, se trouvent surtout chez *Hinia (Nassarius) incrassata* (comme seule forme possible !) et rarement chez *Hinia (Nassarius) reticulata* et *Nucella lapillus* (seulement type 1), où dominent les ♀ dotées d'un pénis (d'une taille différente).

Parmi les Sténoglosses, nous avons trouvé - en plus des Nassidae déjà mentionnés - quatre ♂ du type 1 chez *Nucella lapillus*. Chez cette espèce, le type 3 connu jusqu'à présent seulement par la littérature (Blaber 1970) a été trouvé en grand nombre à Roscoff.

Chez les ♂ avec un pénis, celui-ci est presque toujours essentiellement plus petit que le pénis du mâle (Tabl. III). Des nombreuses mesures prouvent que la taille du pénis n'a pas une relation directe avec la longueur de la coquille de l'animal correspondant (Tabl. IV).

Par analogie avec le pourcentage de fréquence plus haute dans les biotopes, qui ne sont plus naturels (ports), la comparaison des degrés d'expression du pseudohermaphrodisme chez les représentants de divers biotopes montre que ceux-ci sont également plus marqués en zone portuaire : la variante 3 de *Nucella lapillus*, pourvue seulement d'un petit pénis, apparaît seulement dans les biotopes libres, pas dans le port, donc surtout dans des biotopes où le pourcentage du pseudohermaphrodisme n'atteint pas 100 % (Tabl. II et III). Ces relations sont également très claires chez *Hinia (Nassarius) reticulata* ; les ♂ avec un pénis long dominant dans le port. Les pénis - là où ils sont - sont toujours petits chez les représentants de la grève et de l'île de Batz. Dans ces localités, on trouve en outre presque toujours les types 1 et 2 (sans pénis) ou le type 3 avec un pénis qui est dépourvu d'un conduit pénial (Tabl. III). Le même est vrai chez *Hinia (Nassarius) reticulata* de la côte libre de Granville (Tabl. III).

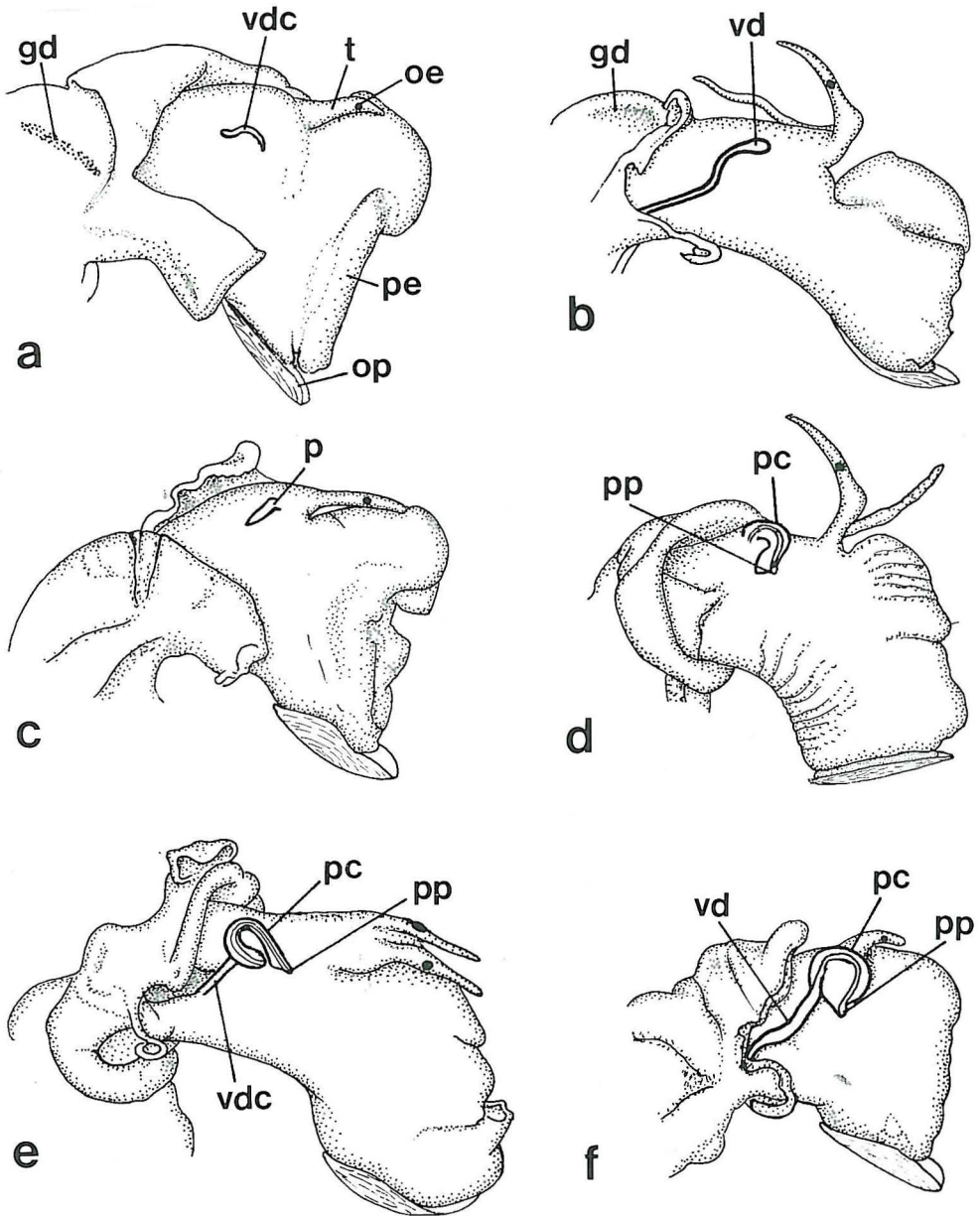


Fig. 1 : Exemples de différents degrés d'expression morphologique du pseudohermaphroditisme observé à Roscoff. Vue latérale du cephalopodium. Le toit de la cavité palléale est partiellement enlevé (a, b, c, e + f) ou plié (d). a : type 1 (ici représenté par *Nucella lapillus*), b : type 2 (*Hinia (Nassarius) reticulata*), c : type 3 (*Nucella lapillus*), d : type 4 (*Buccinum undatum*), e : type 5 (*Hinia (Nassarius) reticulata*), f : type 6 (*Nucella lapillus*). gd : glandes de l'appareil reproducteur femelle, oe : œil, op : opercule, p : pénis sans conduit pénial, pc : pénis avec conduit pénial, pe : pied, pp : papille péniale (avec l'ouverture du conduit pénial), t : tentacule, vd : vas deferens continu, vdc : vas deferens court.

TABLEAU IV

Relation entre la longueur du pénis (mm) (a) et celle de la coquille (mm) (b) chez les ♀♀ (A) et les ♂♂ (B).
c : nombre d'individus analysés.

	espèce	a	b	c
A	<i>Nucella lapillus</i>	<1	27-30,71-34	12
		1	24,5-28,58-31,5	6
		1,5	29,5-30,7-32,5	5
		2	23,5-28,44-34,5	12
		3	26,5-31,64-38,5	7
		4	23-27,43-30,5	7
		5	25	1
		6	27-30,25-34	4
		7	27-29,08-31,5	6
		8	26,5-27,83-29,5	6
	<i>Buccinum undatum</i>	2-3	80	1
		6	76,5-78,25-80	2
		11	79	1
	<i>Hinia (Nassarius) reticulata</i>	<1	24,5-28,5-32	24
		1	27,5-28-28,5	2
		2	28-28,5-29	2
		3	26,5	1
		6	29,5	1
		7	27,5	2
		8	24,5-27,83-28,5	6
		9	24,5-28-31,5	6
		10	27-27,5-28	2
		11	32,5-33-33,5	3
B	<i>Nucella lapillus</i>	2	22,5	1
		3	24	1
		4	27,5-29,9-34,	5
		5	23-27	2
		5,5	30	1
		6	27-31,04-34	11
		7	27-29,58-33	13
		8	27,-28,25-29,5	12
		9	26-28,63-31,5	4
	<i>Hinia (Nassarius) reticulata</i>	6	25	1
		7	25	1
		8	27,5	1
		11	27,5	1
		12	13,5-19,5	2
		13	26,5-30,5	2
		14	23,5-26,5-29	6
		14,5	13,5	1
		15	26-26,5	2
		16	13,5-23,75-29	4
		17	26,5-30,17-32	3
		18	24,5-26,83-29,5	3
		21	27	1

DISCUSSION

Cette étude a élargi le catalogue des espèces qui montrent le pseudohermaphroditisme (Tabl. I, Fioroni *et al.*, 1990) par *Hinia (Nassarius) incrassata*. Des recherches futures ajouteront certainement d'autres espèces au présent "inventaire".

Le catalogue d'expression morphologique du pseudohermaphroditisme a pu être complété par deux types nouveaux. Il s'agit des variations 1 et 2 (sans pénis) qui ne sont pas rares chez *Hinia (Nassarius) reticulata* et sont toujours réalisées chez *Hinia (Nassarius) incrassata*. En outre, le type 5 (avec pénis et un vas deferens court), qui était connu jusqu'à présent seulement chez les Nassidae, a été trouvé une fois chez *Ocenebra erinacea*, deux fois chez *Nucella lapillus* et souvent chez *Hinia (Nassarius) reticulata*. La variante 3 (avec un pénis sans conduit pénial des exemplaires anglais de *Nucella lapillus* (Blaber 1970) a pu être confirmée pour les pourpres des côtes françaises ; elle a été découverte comme nouveau type chez *Hinia (Nassarius) reticulata*.

Gibbs & Bryan (1986) et Gibbs *et al.* (1987) démontrent pour *Nucella lapillus* respectivement trois et six types morphologiques du pseudohermaphroditisme, qui ne correspondent que partiellement à nos variations. Le type 3 de ces auteurs, qui n'apparaît pas à Roscoff, est une variante supplémentaire d'un pseudohermaphroditisme très avancé : le vas deferens se superpose à l'ouverture du vagin (souvent en combinaison avec des replis de l'épithélium palléal, qui conduisent à la formation des excroissances en forme de nœud). Ces divergences pourraient être le résultat de l'intensité différente des contaminations de l'environnement. Un travail complémentaire comparera en détail ces différences morphologiques des populations pseudohermaphrodites françaises et anglaises.

La fertilité des ♂♂ déjà mentionnée dans nos travaux antérieurs, est confirmée très nettement pour les individus des côtes françaises. Chez *Hinia (Nassarius) incrassata*, nous avons trouvé 2, chez *incrassata* 25 et chez *Nucella lapillus* 2 ♂♂ avec des capsules mûres et intactes dans la glande capsulaire (Tabl. III).

Ces capsules (presque toujours une seule par animal) sont absolument normales. Contrairement à nos résultats, Gibbs & Bryan (1986) et Gibbs *et al.* (1987) décrivent des capsules abortives ou malformées chez *Nucella lapillus*. Elles sont quelquefois très nombreuses (jusqu'à 100 voire plus dans une ♂), bloquées à cause de la fermeture mentionnée de l'orifice femelle. Il n'est pas rare, qu'elles entraînent à la rupture de la glande de la capsule.

Comme il a déjà été dit (Fioroni *et al.*, 1988), le pseudohermaphroditisme est un système extrêmement labile, fait qui est démontré d'abord par la variabilité intraspécifique considérable quant à l'expression morphologique (longueur variable des pénis), plus par les pourcentages variables de leur fréquence. Cette variabilité est liée à la dépendance de facteurs hormonaux complexes (Streiff 1966, Streiff & Le Breton 1970, Streiff *et al.* 1970, Le Gall 1981, Le Gall & Streiff 1974, 1978, Féral 1980 et des influences très variables des facteurs externe).

Nos analyses confirment les conclusions écologiques déjà mentionnées plusieurs fois, qui supposent une influence importante des facteurs nuisibles sur le degré d'expression du pseudohermaphrodisme, comme p. ex. le tributylétain (Smith 1981 et suiv., Féral 1980, Féral & Le Gall 1982 a et b, Kantor 1984, Bryan *et al.* 1986, 1987, Gibbs & Bryan 1986, Gibbs *et al.* 1987). Parmi les métaux lourds, surtout le cuivre et le zinc semblent jouer un rôle important (Miller & Pondick 1984). Comme déjà indiqué, les pourcentages les plus élevés ainsi que les expressions les plus complexes se trouvent chez les Prosobranches en zone portuaire et dans les "biotopes clos", où ces facteurs nocifs sont le plus concentrés. Nous pouvons donc appuyer les hypothèses émises par Féral (1979), Smith (1981 et suiv.), Miller & Pondick (1984), Bryan *et al.* (1986, 1987), Gibbs & Bryan (1986), Gibbs *et al.* (1987) et Davies *et al.* (1987).

Le pourcentage du pseudohermaphrodisme de *Buccinum undatum* est très faible avec seulement 9,5 % à Roscoff. On pourrait donc penser que des espèces de grande taille adulte sont peut-être - au moins dans notre climat - plus résistantes. Afin d'élucider cet aspect, des prélèvements et des analyses histologiques chez diverses espèces du genre *Murex* de Banyuls-sur-Mer sont en cours.

Quant au pseudohermaphrodisme, nos recherches confirment l'opinion déjà exprimée par Féral en 1980, à savoir qu'il s'agirait depuis 1974 d'une "véritable explosion du phénomène". Heureusement, la fertilité des ♂♂ est jusqu'à présent restée entière sur les côtes françaises. Cependant, des analyses histologiques ont démontré qu'environ 10 % des ♂♂ de *Nucella lapillus* possèdent des appendices se terminant en cul-de-sac, qui ont la structure histologique du vas deferens et qui partent du vestibule musculéux (atrium) et du vagin (Fioroni *et al.* 1988). Une expansion vers d'autres parties de l'appareil reproducteur féminin pourrait tôt ou tard influencer de manière négative son fonctionnement et conduire à la stérilité.

Cette situation est malheureusement déjà commune sur les côtes du sud-ouest de l'Angleterre (Bryan *et al.*, 1986, 1987, Gibbs & Bryan 1986, Gibbs *et al.*, 1987). Nous avons déjà mentionné que l'union du vas deferens avec l'ouverture du vagin conduit à la fermeture de l'appareil génital féminin, donc à la stérilité. La présence des appendices du vagin et de l'atrium représente peut-être l'état préliminaire. La même supposition est probablement juste pour le seul cas de *Nucella* observé jusqu'à présent à Roscoff par nous, où le vas deferens démontre une sorte de tumeur qui cependant n'a pas atteint l'orifice du vagin. Les futurs prélèvements à Roscoff diront si cette opinion est juste et si alors la stérilité est effectivement observée. Les grandes masses de pontes déposées à des endroits connus depuis longtemps prouvent actuellement le contraire !

Ces recherches futures devront tenir compte des exemplaires de petite taille pour résoudre la question de savoir à quel moment du développement le pseudohermaphrodisme se manifeste chez les diverses espèces. Chez *Hinia (Nassarius) obsoleta*, il a lieu trois semaines après la métamorphose (Jenner 1979). Nous avons constaté chez *Nucella lapillus*, que les ♂♂ avec une longueur de coquille variant de 14,5 à 22,5 mm possèdent un testicule immature, alors qu'une petite ébauche de pénis est présente, alors que des ♂♂ de même

taille (longueur de la coquille entre 16,5 - 23,5 mm) avec un ovaire immature forment déjà un petit appendice mâle.

Enfin, les problèmes du pseudohermaphroditisme de détermination mâle peuvent être résolus seulement après de vastes analyses à l'aide de coupes sériées. Chez cette forme rare, qui n'est pas traitée dans la présente étude, les mâles ($\sigma^7\sigma^8$) possèdent des conduits génitaux avec des parties femelles (glande de la capsule chez *Nucella lapillus*) ou une glande pédieuse femelle dans le cas de *Hinia (Nassarius) obsoleta* (Fioroni *et al.*, 1990, Jenner 1979).

Ce travail résume seulement le degré du pseudohermaphroditisme en 1988. Celui-ci progresse et nos recherches continueront ; une nouvelle analyse sera faite de la situation dans trois ou quatre ans.

Zusammenfassung : Das Auftreten des Pseudohermaphroditismus wird anhand von 589 Exemplaren bei 5 Prosobranchier-Arten in der Bucht von Morlaix (v.a. Roscoff) und der französischen Kanalküste (Port-en-Bessin, Coutainville, Granville) untersucht. Bei *Hinia (Nassarius) incrassata* konnte der Pseudohermaphroditismus erstmals nachgewiesen, bei *Nucella lapillus*, *Ocenebra erinacea*, *Buccinum undatum* und *Hinia (Nassarius) reticulata* für Roscoff bestätigt werden (Tab. II + III).

Es werden insgesamt 6 prinzipielle morphologische Ausprägungen festgestellt und ihre bei den einzelnen Arten divergierende Realisation (Tab. III und Abb. I) beschrieben ; das Auftreten von penislosen pseudohermaphroditen $\sigma^7\sigma^8$, die nur unterschiedlich lange Vas deferens-Abschnitte aufweisen, kann erstmals vorgestellt werden. Das in der Literatur bereits bekannte verstärkte Auftreten von Pseudohermaphroditismus in Hafenregionen (sowohl im Hinblick auf die prozentuelle Häufigkeit als auch die Intensität der Ausprägung) kann erneut bestätigt werden (Tab. II + III). Desgleichen wird die weitere Ausbreitung des Phänomens demonstriert, indem an Orten, wo zwischen 1972 und 1978 (Granville, Coutainville) der Pseudohermaphroditismus noch fehlte bzw. in geringeren Prozentsätzen auftrat (Tab. I), dieser 1988 erstmals nachgewiesen bzw. in höheren Anteilen als bisher demonstriert werden kann.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Mme G. Niester, Mme Chr. Mehlis, M. K. Moths, Mlle S. Hodt, M. S. Boletzky et Mlle Chr. Stening pour leur aide respective. Enfin, nous remercions vivement Monsieur le Professeur P. Lasserre des excellentes conditions de travail qui nous ont été offertes à la Station d'Océanologie et de Biologie marine de Roscoff.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BLABER, S.J.M., 1970. The occurrence of a penis-like outgrowth behind the right tentacle in spent females of *Nucella lapillus* (L.). *Proc. Malacol. Soc. Lond.* 39 : 231-233.
- BRYAN, G.W., GIBBS, P.E., BURT, G.R. & L.G. HUMMERSTONE, 1987. The effects of tributyltin (TBT) accumulation on adult dogwhelks, *Nucella lapillus* : long-term field and laboratory experiments. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 67 : 525-544.
- BRYAN, G.W., GIBBS, P.E., HUMMERSTONE, L.G. & G.R. BURT, 1986. The decline of the gastropod *Nucella lapillus* around southwest-England : evidence for the effect of tributyltin from antifouling paints. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 66 : 611-640.

- CARRIKER, M.R. & D. VAN ZANDT, 1972. Predatory behavior of a shell-boring muricid gastropod. In : Winn, H.E. and B.L. Olla (ed.) : *Behavior of marine animals. Vol. 1 : Invertebrates*. Plenum Press. New York - London, 157-244.
- DAVIES, I.M., S.K. BAILEY, & D.C. MOORE, 1987. Tributyltin in Scottish Sea Lochs, as indicated by degree of imposex in the dogwhelk *Nucella lapillus* (L.). *Mar. Pollut. Bull.* 18 : 400-404.
- FÉRAL, C., 1974. Étude statistique et endocrinologique de la présence du tractus génital mâle externe chez les femelles de trois Gastéropodes prosobranches gonochoriques. Thèse de Doctorat de Biologie animale Caen 177 p.
- FÉRAL, C., 1976. Étude statistique de la présence d'un tractus genital mâle externe chez les femelles d'un Mollusque gastéropode gonochorique : *Ocenebra erinacea*. *Cah. Biol. Mar.* 17: 61-76.
- FÉRAL, C., 1976 a. Analyse expérimentale de la morphogenèse et du cycle du pénis chez les femelles d'*Ocenebra erinacea*, espèce gonochorique. *Haliotis* 6 : 267-271.
- FÉRAL, C., 1976 b (1978). Répartition géographique des femelles à tractus génital mâle externe chez *Ocenebra erinacea* (L.), espèce gonochorique. *Haliotis* 7 : 29-30.
- FÉRAL, C., 1978. Variations dans l'évolution du tractus génital mâle des femelles de Gastéropodes prosobranches gonochoriques de stations atlantiques. *Haliotis* 9 : 90.
- FÉRAL, C., 1979. Étude des facteurs régissant l'apparition d'un pénis chez les femelles d'*Ocenebra erinacea* (L.) (Mollusque gastéropode gonochorique) de la Station d'Arcachon. *C. R. Acad. Sci. Paris (Sér. D)* 289 : 331-334.
- FÉRAL, 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.
- FÉRAL, C., 1980 a. Influence de la qualité de l'eau de mer sur la différenciation d'un tractus génital mâle externe chez les femelles d'un Mollusque gastéropode gonochorique, *Ocenebra erinacea* (L.). *C. R. Acad. Sci. Paris (Sér. D)* 291 : 775-778.
- FÉRAL, C., 1980 b. Apparition des femelles à tractus génital mâle externe chez *Ocenebra erinacea* (L.), Mollusque gastéropode gonochorique, de la station de Granville : recherche des facteurs contrôlant l'apparition de cette anomalie. *C. R. Acad. Sci. Paris (Sér. D)* 290 : 1003-1006.
- FÉRAL, C. & S. LE GALL, 1982. Induction expérimentale par un polluant marin (le tributylétain) de l'activité neuroendocrine contrôlant la morphogenèse du pénis chez les femelles d'*Ocenebra erinacea* (Mollusque prosobranchie gonochorique). *C.R. Acad. Sci. Paris (Sér. III)* 295 : 627-630.
- FÉRAL, C. & S. LE GALL, 1982 a. The influence of a pollutant factor (tributyltin) on the neuroendocrine mechanism responsible for the occurrence of penis in females of *Ocenebra erinacea* L. (gonochoristic gastropod). In : *International Minisymposium on Molluscan (Neuro) Endocrinology Amsterdam, August 16-20. Dept. of Biol. Vrije Univ., Abstracts (final edition)* 28.
- FIORONI, P., OEHLMANN, J. & E. STROBEN, (1990). Le pseudohermaphrodisme chez les Prosobranches ; analyse morphologique et histologique. *Vie Milieu* 40 : 45-56.
- GIBBS, P.E. & G.W. BRYAN, 1986. Reproductive failure in populations of the dog-whelk, *Nucella lapillus*, caused by imposex induced by tributyltin from antifouling paints. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 66 : 767-777.
- GIBBS, P.E., BRYAN, G.W., PASCOE, P.L. & 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.
- HALL, J.G. & S.Y. FENG, 1976. Genital variation among Connecticut populations of the oyster drill, *Urosalpinx cinerea* Say (Prosobranchia : Muricidae). *Veliger* 18 : 318-321.
- HOUSTON, R.S., 1971. Reproductive biology of *Thais emarginata* (Deshayes, 1839) and *Thais canaliculata* (Duclos, 1832). *Veliger* 13 : 348-357.
- JENNER, M.G., 1979. Pseudohermaphroditism in *Ilyanassa obsoleta* (Mollusca : Neogastropoda). *Science* 205 : 1407-1409.
- KANTOR, Y.I., 1984. Pseudohermaphroditism in *Buccinum undatum* (Gastropoda, Prosobranchia). *Zoologicheskii Zhurnal* 63 : 1256-1258.
- LE GALL, S., 1981. Etude expérimentale du facteur morphogénétique contrôlant la différenciation du tractus génital mâle externe chez *Crepidula fornicata* L. (Mollusque hermaphrodite protandre). *Gen. Comp. Endocrinol.* 43 : 51-62.
- LE GALL, S. & W. STREIFF, 1974. Présence du facteur morphogénétique du pénis au niveau des ganglions pédieux chez les Mollusques prosobranches hermaphrodites (*Crepidula*, *Calyptrea*) et gonochoriques (*Littorina*, *Buccinum*). *C. R. Acad. Sci. Paris (Sér. D)* 279 : 183-186.
- LE GALL, S. & W. STREIFF, 1978. Contrôle de l'activité morphogénétique du pénis par les ganglions nerveux chez *Crepidula fornicata* (Phil.), Mollusque hermaphrodite protandre. *Bull. Soc. Zool. France* 103 : 345-349.
- MILLER, R.E. & J.S. PONDICK, 1984. Heavy metal levels in *Nucella lapillus* (Gastropoda, Prosobranchia) from sites with normal and penis-bearing females from New England, USA. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 33 : 612-620.

- OEHLMANN, J., 1987. Die Adultmorphologie des Prosobranchiers *Nucella lapillus* (Neogastropoda, Muricidae). *Staatsexamensarbeit zur Staatsprüfung für das Lehramt für die Sekundarstufe II. Münster*.
- POLL, G., 1973. Cycle reproducteur de Mollusques, Lamellibranches et Gastéropodes du Bassin d'Arcachon. Thèse de Doctorat en Océanographie : Paris VI, 241 p.
- POLL, G., SALVAT, B. & W. STREIFF, 1971. Aspects particuliers de la sexualité chez *Ocenebra erinacea* (Mollusque, Gastéropode, Prosobranchie). *Note préliminaire. Haliotis* 1 : 29-30.
- SMITH, B.S., 1971. Sexuality in the American mud snail, *Nassarius obsoletus* Say. *Proc. Malacol. Soc. Lond.* 39 : 377-378.
- SMITH, B.S., 1975. *Nassarius obsoletus* (Say) : sexuality and ecology. *Ph. D. Thesis. University of Reading, England*.
- SMITH, B.S., 1980. The estuarine mud snail, *Nassarius obsoletus* : Abnormalities in the reproductive system. *J. Moll. Stud.* 46 : 247-256.
- SMITH, B.S., 1981. Male characteristics in the female *Nassarius obsoletus*. Variations related to locality, season and year. *Veliger* 23 : 212-216.
- SMITH, B.S., 1981 a. Reproductive anomalies in stenoglossan snails related to pollution from marinas. *J. Appl. Toxicol.* 1 : 15-21.
- SMITH, B.S., 1981 b. Male characteristics on female mud snails caused by antifouling bottom paints. *J. Appl. Toxicol.* 1 : 22-25.
- SMITH, B.S., 1981 c. Tributyltin compounds induce male characteristics on female mud snails *Nassarius obsoletus* = *Ilyanassa obsoleta*. *J. Appl. Toxicol.* 1 : 141-144.
- STREIFF, W., 1966. Étude endocrinologique du déterminisme du cycle sexuel chez un Mollusque hermaphrodite protandre *Calyptrea chinensis* L. I. Mise en évidence par culture in vitro de facteurs hormonaux conditionnant l'évolution du tractus génital mâle. *Ann. Endocrinol. (Suppl.)* 27 (3) : 385-400.
- STREIFF, W. & J. LE BRETON, 1970. Étude endocrinologique des facteurs régissant la morphogenèse et la régression du pénis chez un mollusque Prosobranchie gonochorique *L. littorea*. *C. R. Acad. Sci. Paris* 270 : 547-549.
- STREIFF, W., LE BRETON, J. & N. SILBERZAHN, 1970. Non spécificité des facteurs hormonaux responsables de la morphogenèse et du cycle du tractus génital mâle chez les mollusques Prosobranches. *Ann. Endocrinol.* 31 : 548-556.
- STROBEN, E., OEHLMANN, J. & P. FIORONI, 1989. Der Pseudohermaphroditismus bei *Nucella lapillus* (Prosobranchia, Stenoglossa), eine morphologische und histologische Analyse. *Zool. Beitr. N. F.* 32 : 1-16.
- THIRIOT-QUIEVREUX, C., 1977. Particularité de l'appareil génital de quelques espèces de Rissoidae (Mollusca, Mesogastropoda). *C. R. Acad. Sci. Paris. (sér. D)* 285 : 779-781.