

59507

VARIATIONS DANS L'ÉVOLUTION DU TRACTUS GÉNITAL MÂLE EXTERNE DES FEMELLES DE TROIS GASTÉROPODES PROSOBRANCHES GONOCHORIQUES DE STATIONS ATLANTIQUES.

par

Colette Féral

Equipe de recherche associée au C.N.R.S., n° 491,
Laboratoire d'Endocrinologie et d'Embryologie expérimentales,
U.E.R. Sciences de la Vie, Université, 14032 Caen Cedex.

Résumé

L'étude de populations de *Thais lapillus*, *Nassarius reticulatus* et *Ocenebra erinacea* entre 1972 et 1978 fait apparaître des variations du pourcentage de femelles à pénis en fonction :

- des stations : l'absence ou la présence de ces femelles varie selon les lieux de récolte ;
- du temps : on note, en 1978, une apparition de femelles à pénis dans certaines stations où elles étaient absentes en 1972 et une augmentation de leur fréquence dans celles où le phénomène avait été primitivement observé.

Introduction

La présence d'un tractus génital mâle externe chez les femelles de Gastéropodes gonochoriques a été signalée en 1962 par Griffith et Castagna chez *Urosalpinx cinerea* (L) de la côte Est des Etats-Unis puis, plus récemment, par Blaber (1970) chez *Thais lapillus* (L) de la région de Plymouth (Grande-Bretagne), par Smith (1971) chez *Nassarius obsoletus* (Say) de la côte Est des Etats-Unis et par Poli (1973) chez *Ocenebra erinacea* (L) du Bassin d'Arcachon. Les observations relatives à la présence de femelles à tractus génital mâle externe recueillies par les auteurs entre 1969 et 1971 sont fragmentaires. On peut alors se demander si la présence de femelles à pénis dans des populations gonochoriques est un phénomène permanent ou localisé à une période de l'année, s'il se manifeste chez tous les individus et dans tous les lieux de récolte.

Afin d'apprecier l'importance du phénomène, j'ai suivi pendant les années 1972-1973 des populations de *Thais lapillus*, *Nassarius reticulatus* et *Ocenebra erinacea* dans deux stations principales : Granville (côte de la Manche) et Arcachon (côte Atlantique) et observé

des femelles à pénis pour les espèces *Nassarius* et *Ocenebra* de la station d'Arcachon (Féral, 1976).

De 1975 à 1978, j'ai étendu la prospection à d'autres stations des côtes de la Manche et de l'Atlantique (Fig. 1), en particulier pour

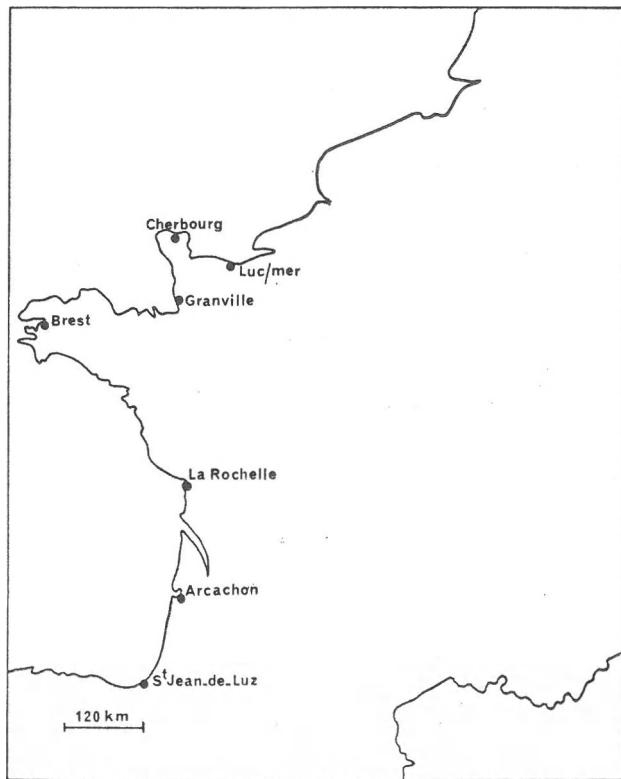


FIG. 1

Recherche de « femelles à pénis » chez *Thais lapillus*, *Nassarius reticulatus* et *Ocenebra erinacea* : stations prospectées.

Ocenebra. Ces observations ont fait apparaître des variations de la distribution et de la fréquence des femelles à pénis pour les trois espèces en cause, en fonction des stations et par rapport aux années antérieures.

1. ÉVOLUTION DU TRACTUS GÉNITAL MÂLE EXTERNE CHEZ LES FEMELLES D'*OCENEBRA ERINACEA* (L.)

Station d'Arcachon

Lieu de récolte des animaux : dans le Bassin d'Arcachon, *Ocenebra* a été prélevé en bordure d'un chenal (Estay du Gahignon), situé près de l'Ile-aux-Oiseaux et accessible lors des marées de coefficient

cient 90 (Fig. 2). Les prélèvements mensuels effectués aussi bien en 1973/1974 que depuis 1975 l'ont été dans cette station et renferment chacun une centaine d'individus.

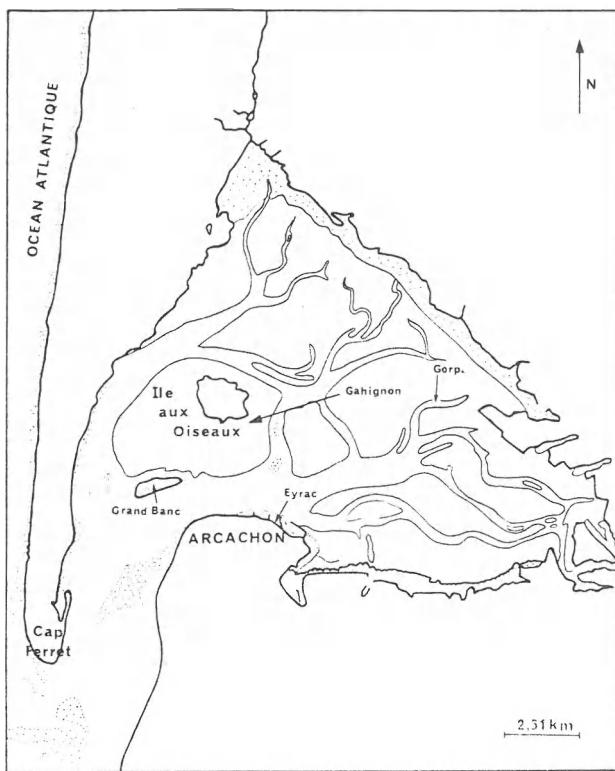


FIG. 2

Stations de prélèvement de *Nassarius reticulatus* et d'*Ocinebra erinacea* dans le Bassin d'Arcachon.

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

Les premières observations concernant ce phénomène dans le Bassin d'Arcachon ont été faites par Poli (1973) qui, au cours de l'année 1970, a prospecté quelques stations dans le Bassin et obtenu les résultats suivants :

Station prospectée	Nombre de ♀ à pénis/ nombre de ♀
Payotte	1/ 9
Belissaire	11/32
Grand-Banc	5/31
Ile-aux-Oiseaux	2/27

Dans le Bassin d'Arcachon en 1970 une partie seulement de la population femelle présente un tractus génital mâle externe.

En 1973/1974, les femelles à tractus génital mâle externe s'observent dans les récoltes faites près de l'Ile-aux-Oiseaux tout au long de l'année (Féral, 1976). Le pourcentage de femelles à pénis par rapport au nombre de femelles récoltées est élevé : 56 à 95 p. 100 (tableau 1). La moyenne mensuelle calculée sur un an de récoltes est de 86,7 p. 100. Le pourcentage le plus faible est enregistré en avril, c'est-à-dire, au moment de la ponte.

De novembre 1975 à février 1979, pour la même station située près de l'Ile-aux-Oiseaux, les variations des années précédentes ne se retrouvent plus : dans tous les prélèvements mensuels, la totalité des femelles présente un pénis (tableau 1). Le pourcentage moyen mensuel de femelles à pénis par rapport au nombre de femelles est donc de 100 p. 100 (taux calculé sur trois ans de récoltes).

En octobre 1978, des récoltes d'*Ocenebra* faites en deux autres stations du Bassin (Grand Banc et Gorp) montrent que toutes les femelles présentent un pénis.

Évolution de la taille du pénis femelle

En 1973/1974, les femelles à tractus génital mâle externe récoltées dans le Bassin d'Arcachon peuvent présenter, soit un pénis développé dont la taille est comprise entre 2 et 5 mm, soit un pénis réduit à une ébauche de 0,5 à 2 mm.

En 1973/1974, le pourcentage de femelles dont le pénis a plus de 2 mm est faible avec un minimum enregistré pendant la période de ponte (avril à juillet). L'étude des fréquences mensuelles de femelles à pénis et de la taille moyenne de ces pénis semble montrer une relation entre le cycle du pénis femelle et le cycle sexuel.

Poli (1973) fait également cette observation en 1970 puisqu'il note : « Au début de l'année à Eyrac le nombre de femelles ayant une excroissance décroît de mois en mois et dans le même temps l'excroissance diminue de longueur. »

Depuis novembre 1975, pour la même station, une telle variation cyclique ne se retrouve pas : la quasi-totalité des femelles présente un pénis de grande taille dont la longueur moyenne semble croître avec le temps (longueur moyenne des pénis femelles, 1976 : $2,12 \pm 0,7$ mm, 1978 : $2,87 \pm 0,10$ mm).

Le pénis des femelles atteint pratiquement la taille d'un pénis de mâle.

Relation entre la taille de l'animal et la présence du pénis chez les femelles

L'étude de la répartition des femelles à pénis réduit, à pénis développé et sans pénis, selon la taille des animaux, montre qu'en 1973/1974 les femelles à pénis réduit sont réparties dans toutes les classes de taille, les femelles à pénis développé dans les classes intermédiaires, alors que les femelles sans pénis sont localisées dans les grandes tailles.

Pendant la période 1975/1979, une telle répartition ne se retrouve pas puisque toutes les femelles ont un pénis de grande taille atteignant celle d'un pénis mâle quelle que soit la longueur de l'animal.

TABLEAU 1

Variations mensuelles du pourcentage de mâles, de femelles et de femelles à pénis chez *Ocenebra erinacea*, Arcachon, 1973, 1979.

Mois	Effectif	Pourcentage de ♂	Pourcentage de ♀	Pourcentage de ♀ à pénis/♀
février 1973	106	65	35	94,5
mars	104	51,9	48,1	94
avril	173	47,9	52,1	56,6
mai	85	49,4	50,6	95,3
juin	152	47,3	52,7	86,2
juillet	161	54	46	77
septembre	56	50	50	96,4
octobre	109	43,1	56,9	93,5
novembre	156	54,4	45,6	77,4
décembre	130	70	30	92,3
janvier 1974	99	53	47	91,3
novembre 1975	50	44,9	55,1	100
décembre	90	55,5	44,5	100
janvier 1976	158	59,5	40,5	100
février	102	56,8	43,2	100
mars	83	43,3	56,7	100
avril	96	48,9	51,1	100
mai	147	38,7	61,3	100
juin	80	56,2	43,8	100
juillet	116	62	38	100
août	107	43,9	56,1	100
septembre	138	41,3	58,7	100
octobre	85	38,8	61,2	100
décembre	84	46,4	53,6	100
janvier 1977	101	61,4	38,6	100
février	111	45,9	54,1	100
mars	48	52,1	47,9	100
avril	149	48,3	51,7	100
mai	103	50,5	49,5	100
juillet	98	56,1	43,8	100
septembre	85	62,3	37,7	100
octobre	128	52,3	47,7	100
novembre	101	49	51	100
décembre	97	56,7	43,3	100
janvier 1978	86	60,4	39,6	100
février	78	64,1	35,9	100
mars	61	60,6	39,4	100
juin	79	50,6	49,4	100
septembre	104	36,5	63,5	100
novembre	91	43,9	56,1	100
février 1979	90	55,5	44,5	100

Conclusion

Dans le Bassin d'Arcachon, entre 1970 et 1979, pour une même station, on observe :

— une augmentation du pourcentage de femelles à tractus génital mâle externe. La moyenne mensuelle de femelle à pénis par rapport

au nombre de femelles est passée de 86,7 p. 100 en 1973/1974 à 100 p. 100 en 1976/1978 ;

— la taille du pénis femelle a sensiblement augmenté. En 1973, ce pénis est une excroissance de 0,5 à 2 mm alors qu'en 1979 il atteint la taille d'un pénis mâle.

Le phénomène semble s'être étendu à tout le Bassin et paraît maintenant stabilisé.

Station de Granville

Lieu de récolte des animaux : les prélèvements mensuels d'une centaine d'*Ocenebra* sont effectués sur le platier rocheux dans l'étage infralittoral aux stations 1 et 2 (Fig. 3).

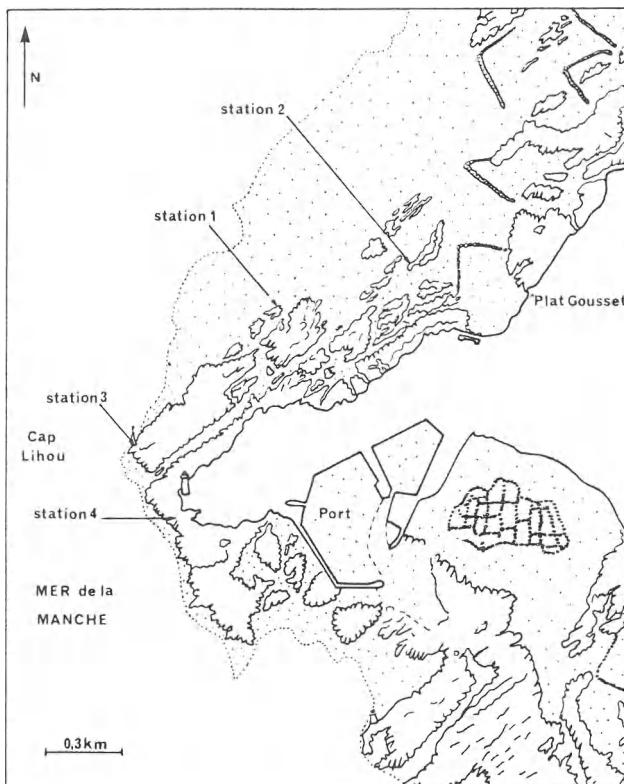


FIG. 3

Stations de prélèvement de *Thais lapillus*, *Nassarius reticulatus* et *Ocenebra erinacea* sur le platier rocheux de Granville.

Observations de 1972/1973

Aucune femelle à tractus génital mâle externe n'a été observée dans les prélèvements mensuels effectués aux stations 1 et 2 entre février 1972 et janvier 1973 et représentant 1 460 animaux (tableau 2).

TABLEAU 2

Variations mensuelles du pourcentage de mâles, de femelles et de femelles à pénis chez *Ocenebra erinacea*, Granville, 1972, 1978.

Mois		Effectif	Pourcentage de ♂	Pourcentage de ♀	Pourcentage de ♀ à pénis/♀
février 1972 mars avril mai juin juillet août septembre octobre novembre décembre janvier 1973	Stations 1 et 2	272	55,5	44,5	0
		122	52,4	47,6	0
		102	46,1	53,9	0
		97	43,3	56,7	0
		109	44,9	55,1	0
		115	46,9	53,1	0
		110	45,4	54,6	0
		109	49,5	50,5	0
		106	50	50	0
		108	56,5	43,5	0
		102	56,9	43,1	0
		108	54	46	0
juillet 1977 novembre 1977 juin 1978 novembre 1978	Station 1	32	46,9	53,1	5,9
		109	43,1	56,9	3,2
		77	37,6	62,4	6,2
		39	53,8	46,2	0
juillet 1977 novembre 1978 janvier 1979 mars 1979	Station 2	17	47,1	52,9	0
		51	43,1	56,9	10,3
		115	47,8	52,2	8,3
		45	35,5	64,5	0

Une observation similaire avait été faite en 1970 sur un prélèvement de 568 animaux provenant de la station 2 : il renfermait 291 mâles et 277 femelles mais aucune femelle à pénis (Poli, 1973).

Observations récentes : apparition de femelles à pénis

Des prélèvements effectués entre 1977 et 1979 montrent que les femelles à pénis sont maintenant présentes aux stations 1 et 2 (tableau 2). Elles représentent 3 à 10 p. 100 de la population femelle. Quelques prélèvements effectués aux stations 3 et 4 confirment la présence de femelles à pénis à Granville.

Autres stations prospectées

Côte Ouest du Cotentin (Fig. 4)

Les prélèvements effectués à Coutainville et Saint-Germain-sur-Ay en 1973/1974 ne renferment aucune femelle à pénis. Les récoltes récentes (1977/1978) confirment ce résultat.

L'observation d'un lot d'*Ocenebra* provenant de l'Île Chausey en 1977 ne met en évidence aucune femelle à tractus génital mâle externe.

Côte Nord du Cotentin (Fig. 4)

Des prélèvements ont été effectués en 1973 et 1974 au lieu-dit « La Saline » à l'intérieur de la rade de Cherbourg : les femelles

à pénis sont présentes dans tous les prélèvements avec un pourcentage variant entre 8,5 et 32 p. 100 des femelles récoltées (tableau 3).

En juin 1976, des récoltes d'*Ocenebra* ont été faites à l'intérieur et à l'extérieur de la rade :

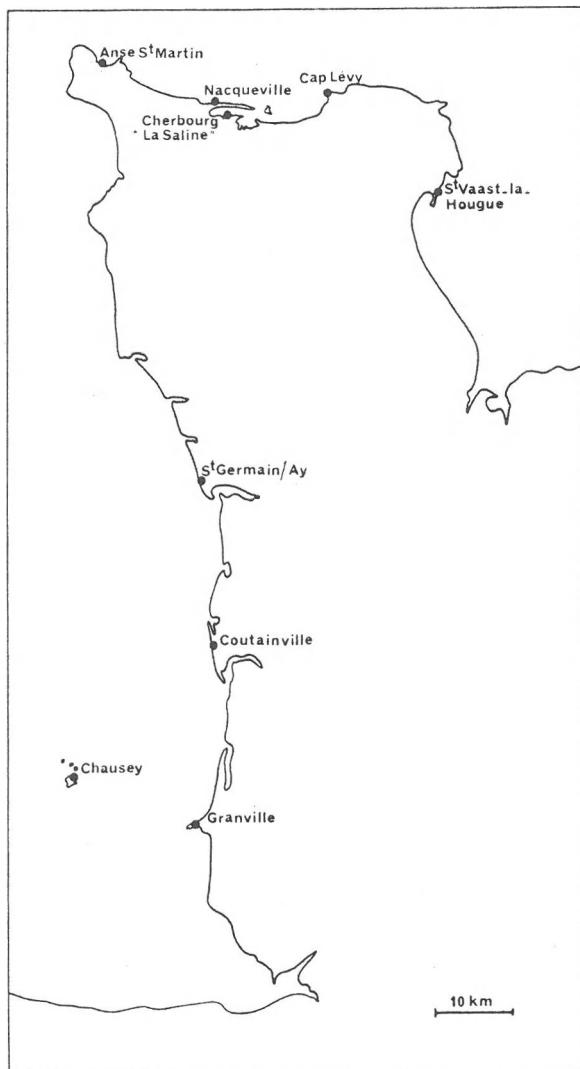


FIG. 4

Stations de la presqu'île du Cotentin où est récolté *Ocenebra erinacea*.

— la présence de femelles à pénis est confirmée à la station « La Saline » (59 p. 100 des femelles récoltées) ;

— à la pointe de Nacqueville, proche de la rade, le pourcentage de femelles à pénis est de 38,8 p. 100 ;

— dans les deux stations éloignées de la rade : Cap Lévy à l'Est, Anse Saint-Martin à l'Ouest, aucune femelle à pénis n'a été récoltée.

TABLEAU 3

Répartition des sexes chez *Ocenebra erinacea*, stations du Nord Cotentin, 1973, 1978.

Station	Mois	Effectif	Pourcentage de ♂	Pourcentage de ♀	Pourcentage de ♀ à pénis/♀
La Saline (Cherbourg)	novembre 1973	92	48,9	51,1	8,5
	décembre	54	55,6	44,5	4,1
	janvier 1974	101	49,5	50,5	15,6
	février	48	54,1	45,9	31,8
	mars	98	46,9	53,1	15,3
	avril	65	50,7	49,3	25
	juin 1976	115	53	47	59,2
Nacqueville	juin 1976	70	47,8	52,2	38,8
Cap Lévy	juin 1976	27	37	63	0
Anse St-Martin	juin 1976	109	44	56	0

Côtes de l'Océan Atlantique (Fig. 1)

Un prélèvement de 123 *Ocenebra* effectué à la pointe du Bindy (rade de Brest) en 1977 a montré que 98 p. 100 des femelles récoltées présentaient un pénis.

Plusieurs récoltes faites à Fouras (près de La Rochelle) de 1975 à 1978 ont mis en évidence la présence dans cette station de 12 à 62 p. 100 de femelles à pénis selon les mois de récolte (tableau 4).

Toutes les femelles d'un lot d'*Ocenebra* récolté à Saint-Jean-de-Luz en mars 1978 présentaient un pénis plus ou moins développé.

TABLEAU 4

Répartition des sexes chez *Ocenebra erinacea*, Fouras, 1975, 1978.

Mois	Effectif	Pourcentage de ♂	Pourcentage de ♀	Pourcentage de ♀ à pénis/♀
octobre 1975	167	50,9	49,1	19,5
janvier 1976	135	50,3	49,7	11,9
septembre 1976	34	47	53	44,4
mars 1977	81	49,4	50,6	34,1
octobre 1977	54	51,8	48,2	61,5
juin 1978	99	51,2	48,8	32,1
décembre 1978	103	50,5	49,5	62,7

Conclusion

Les prélèvements d'*Ocenebra* effectués de 1970 à 1979 sur les côtes de la Manche et de l'Atlantique montrent que la présence ou l'absence de femelles à pénis ne dépend pas de la latitude mais est liée à la station prospectée. Les récoltes récentes (1975 à 1979) mettent en évidence une grande extension géographique du phénomène aussi bien sur les côtes de la Manche que sur la côte atlantique.

II. ÉVOLUTION DU TRACTUS GÉNITAL MÂLE EXTERNE CHEZ LES FEMELLES DE *THAIS LAPILLUS*

Apparition de femelles à pénis dans certaines stations

Station de Granville

Thais lapillus est très abondant sur le platier rocheux de Granville aux étages médio- et infra-littoraux. Les prélèvements mensuels d'une centaine d'individus ont été effectués en 1972/1973 et en 1978 à la station n° 1 (Fig. 3).

De mars 1972 à février 1973 l'examen d'échantillons mensuels n'a révélé la présence d'aucune femelle à pénis (1 340 animaux examinés).

Un prélèvement effectué en 1978 dans la même station n° 1 montre que 47 p. 100 de la population femelle présentent un pénis.

Station de Luc-sur-Mer

Thais lapillus est récolté sur le platier au niveau d'une zone rocheuse appelée « Le Quihot ».

En 1972, les Pourpres femelles récoltées à Luc-sur-Mer ne présentaient pas de tractus génital mâle externe. En 1977 et 1978 quelques prélèvements montrent que, dans cette station, 93 à 100 p. 100 de la population femelle présentent un pénis selon les mois de récoltes.

Autres stations prospectées

Sur la côte du Calvados, à Port-en-Bessin, des prélèvements effectués en 1972 ne révèlent la présence d'aucune femelle à pénis.

En 1977, à Saint-Vaast-la-Hougue (côte Est du Cotentin), les femelles d'un prélèvement de *Thais* présentaient toutes un pénis plus ou moins développé.

Conclusion

Pour l'espèce *Thais lapillus*, on note également une extension du phénomène « femelle à pénis » entre 1972 et 1978 : les prélèvements de 1978 permettent d'observer ces femelles dans des stations où elles étaient absentes en 1972.

III. ÉVOLUTION DU TRACTUS GÉNITAL MÂLE EXTERNE CHEZ LES FEMELLES DE *NASSARIUS RETICULATUS*

Station d'Arcachon

Zone de prélèvement des animaux : *Nassarius* a été récolté à la côte au niveau d'un épi en ciment à l'Est de la jetée d'Eyrac (Fig. 2).

Les prélèvements de Nasses effectués dans cette station en 1973 montrent que 55 à 90 p. 100 des femelles, selon les récoltes, présentent un pénis.

Station de Granville

Nassarius est récolté dans le sable vaseux sur le platier de Granville au niveau de la station n° 2 (Fig. 3).

Les prélèvements mensuels de Nasses effectués de février 1972 à novembre 1973 et représentant un total de 1 400 animaux examinés n'ont révélé la présence d'aucune femelle à tractus génital mâle externe.

Un prélèvement de 75 Nasses effectué en 1978 dans la même station n° 2 montre qu'aucune variation n'est intervenue depuis 1973.

DISCUSSION

1. La recherche de femelles à tractus génital mâle externe dans les populations de *Thais lapillus*, *Nassarius reticulatus* et *Ocenebra erinacea* en différentes stations des côtes de la Manche et de l'Atlantique a permis de montrer que :

- l'absence ou la présence de ces femelles est liée à la station prospectée ;
- il existe une grande variabilité dans le taux de femelles à pénis selon les stations.

2. En 1978, on observe une apparition de femelles à pénis dans certaines stations où elles étaient absentes en 1972 (Granville, Luc-sur-Mer) et une augmentation de leur fréquence et de la longueur moyenne des « pénis femelles » dans celles où le phénomène avait été observé en 1972 (Arcachon).

3. Plusieurs auteurs se sont intéressés à la biologie de *Thais lapillus*, *Nassarius reticulatus* ou *Ocenebra erinacea* : Pelseneer (1926), Kostitzine (1934), Moore (1938), Fretter et Graham (1962). Aucun d'eux ne signale la présence de femelles à tractus génital mâle externe dans les récoltes. Étant donné l'extension géographique actuelle du phénomène, il paraît peu probable qu'il ait pu passer inaperçu.

Le phénomène « femelles à pénis » chez des Gastéropodes gonochoriques est, par contre, signalé dans des travaux récents : en 1962 par Griffith et Castagna chez *Urosalpinx cinerea* (L) des côtes américaines ; en 1970 par Blaber chez *Thais lapillus* de la région de Plymouth ; en 1973 par Poli chez *Ocenebra erinacea* d'Arcachon et, en 1970, par Smith chez l'espèce américaine *Nassarius obsoletus*. Le même phénomène est signalé chez *Thais emarginata* par Houston (1971). Cette anomalie est également mentionnée ou étudiée chez

Urosalpinx cinerea par Carriker et Van Zandt (1972), Hall et Feng (1976), Cole (1978, communication personnelle).

Cette analyse bibliographique et l'examen des résultats actuels conduisent à penser que le phénomène « femelle à pénis » est d'apparition relativement récente (observations de 1969/1970 sur les côtes européennes). Il semble que, depuis 1972, la présence d'un pénis chez les femelles de plusieurs espèces de Mollusques prosobranches gonochoriques soit un phénomène qui, d'une part, se généralise, apparaissant dans un nombre de stations de plus en plus important, touchant un plus grand nombre d'espèces et qui, d'autre part, s'intensifie par le plus grand développement et la plus grande stabilité du tractus génital mâle externe chez les femelles. Depuis plus de six ans, on observe une véritable explosion du phénomène « femelle à pénis » dans les stations françaises. Il reste à déterminer quelles en sont les causes, les études actuellement en cours au laboratoire permettront de préciser s'il s'agit de facteurs externes ou internes.

Summary

Variations in evolution of the external male genital system in females of gonochoristic prosobranchia gastropods throughout atlantic area.

Studies carried out from 1972 to 1978 on populations of *Thais lapillus*, *Nassarius reticulatus* and *Ocenebra erinacea* show variations in the distribution of females with an external male genital system.

1. Abnormal females could be present or not related to the sampling-stations;
2. in some stations, this phenomenon was not observed in 1973 while females with a penis-like structure were present in the same stations in 1978. The rate of abnormal females show also a great variability from 1972 to 1978.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BLABER, S.J., 1970. — The occurrence of a penis-like outgrowth behind the right tentacle in spent females of *Nucella lapillus* (L.) *Proc. Malac. Soc. London*, 39, pp. 231-233.
- CARRIKER, M.R. et VAN ZANDT, D., 1972. — Predator behavior of a shell-boring muricid Gastropod. Chapt. 5 in Behavior of marine animals: Current perspectives in research, vol. 1, Invertebrates. H.E. Winn and B.L. Olla ed. Plenum Press, N.Y., pp. 157-244.
- COLE, T.J., 1978. — Inheritance and local variability of the "vestigial penis" character of the marine gastropod *Urosalpinx cinerea* (sous presse).
- FEARE, C.J., 1970. — The reproductive cycle of the dog whelk (*Nucella lapillus*). *Proc. Malac. Soc. London*, 39, 2-3, pp. 125-137.
- FÉRAL, C., 1976. — Etude statistique de la présence d'un tractus génital mâle externe chez les femelles d'un mollusque gastéropode gonochorique : *Ocenebra erinacea* (L.). *Cah. Biol. Mar.*, 17, pp. 61-76.
- FRETTER, V. et GRAHAM, A., 1962. — British prosobranch Molluses, their functional anatomy and ecology. London, Ray Society, 755 pp., 316 fig.
- GRIFFITH, G.W. et CASTAGNA, M., 1962. — Sexual dimorphism in oyster drills of chincoteague Bay, Maryland Virginia. *Chesapeake Sci.*, 3, 3, pp. 215-217.
- HALL, J.G. et FENG, S.Y., 1976. — Genital variation among Connecticut populations of the oyster drill, *Urosalpinx cinerea* Say (Prosobranchia : Muricidae) *Veliger*, 18, 3, pp. 318-321.
- HOUSTON, R.S., 1971. — Reproductive biology of *Thais emarginata* (Deshayes 1839) and *Thais canaliculata* (Duclos 1832), *Veliger*, 13, 4, pp. 348-357.

- KOSTITZINE, J., 1934. — Le cycle génital femelle de la Pourpre. *C.R. Soc. Biol.*, 115, p. 264.
- MOORE, H.B., 1938. — The biology of *Purpura lapillus*. Part. II. Growth - Part III. Life history and relation to environmental factors. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 23, pp. 57-74.
- PELSENEER, P., 1926. — La proportion relative des sexes chez les animaux particulièrement chez les Mollusques. *Mém. Acad. R. Belg., Sci.*, 8, 11, 258 pp.
- POLI, G., 1973. — Cycle reproducteur de Mollusques Lamellibranches et Gastéropodes, du Bassin d'Arcachon. Thèse 3^e cycle, Paris VI, 241 pp., 95 fig., 13 tabl.
- SMITH, B., 1971. — Sexuality in the American mud Snail *Nassarius obsoletus* Say. *Proc. Malac. Soc. London*, 39, pp. 377-378.