

VARIABILITÉ SEXUELLE DES ANIMAUX MARINS.

par

Guido Bacci

Stazione zoologica, Napoli.

En 1887, le grand zoologiste Cuénot, l'un des pères de la Génétique, signala le premier exemple de variabilité sexuelle chez les animaux hermaphrodites, dans une note sur l'Astéroïde *Asterina gibbosa* qui, d'abord, paraissait exclusivement hermaphrodite protérandrique dans les eaux de Roscoff et, ensuite, à part les hermaphrodites, semblait présenter des mâles et des femelles purs dans le Golfe de Naples.

A la fin du siècle dernier, la génétique des populations n'avait pas encore interprété les mécanismes de la variabilité géographique intraspécifique et, pour cette raison, la communication de Cuénot ne suscita pas l'attention qu'elle méritait et fut considérée comme une curiosité zoologique d'une valeur relative.

En 1949, mes recherches sur la variabilité sexuelle du Gastéropode *Patella coerulea* m'ayant convaincu de l'importance et de la généralité du phénomène, je repris l'étude de la variabilité sexuelle du genre *Asterina*. Les recherches de Choquet, de Cognetti (1954), de Delavault et de Neefs ont fourni sur ce sujet une richesse de renseignements et de détails qu'il m'est impossible de résumer ici. Mais l'ampleur de la variabilité sexuelle des *Asterina gibbosa* du Lac Fusaro, dans les environs de Naples, déjà constatée sommairement par Cuénot, a été ensuite analysée statistiquement et cytologiquement par moi-même.

La plupart des individus de cette population sont hermaphrodites protérandriques et présentent une phase sexuelle mâle dans leur première année de maturité sexuelle et une phase femelle au cours des années suivantes, tandis qu'un petit pourcentage d'individus restent, pendant presque tout leur cycle de vie, en phase mâle ou en phase femelle. Il faut remarquer, toutefois, que, chez les individus à dominance phénotypique mâle, apparaissent toujours des ovocytes et que, chez les individus à phénotype de dominance femelle, on observe presque toujours une poussée spermatogénétique après la ponte des œufs. Il n'y a donc ni mâles ni femelles purs, à proprement parler, comme l'affirmait Cuénot, mais on relève néanmoins une grande variabilité sexuelle permettant d'inclure la population du Lac Fusaro dans la catégorie des hermaphrodites non balancés, c'est-à-dire en un état de déséquilibre dont je parlerai tout à l'heure.

La population d'*Asterina gibbosa*, que j'ai étudiée à la Station biologique de Plymouth, fait partie, au contraire, du groupe des hermaphrodites balancés, c'est-à-dire en état d'équilibre, car elle présente des phénotypes sexuels se rapprochant assez du phénotype le plus commun trouvé dans le Lac Fusaro de Naples. Il semblerait, d'après les recherches de Neefs, que la condition sexuelle des populations de Roscoff soit à mi-chemin de celle de Naples et de celle de Plymouth.

L'*Asterina panzerii*, considérée comme un écotype de l'*Asterina gibbosa* et qu'on n'a jusqu'ici trouvée qu'à Baia, aux environs de Naples et sur les bas-fonds de la Meloria, près de Livourne, présente une variabilité sexuelle réduite, tous les individus de la population du Capo Miseno (ou Baia) possédant un phénotype sexuel à nette supériorité de la phase femelle, pratiquement identique à l'un de ceux qui, dans le Lac Fusaro, se rencontrent dans un pourcentage faible d'individus.

Il semble alors qu'à partir d'une variabilité sexuelle très répandue (celle observée dans le Lac Fusaro), la sélection ait favorisé à Plymouth un équilibre des facteurs pour les deux sexes tandis qu'au Cap Miseno, elle ait agi en faveur des facteurs féminisants.

Permettez-moi de vous en citer un autre exemple basé sur des recherches concernant le Polychète hermaphrodite *Ophryotrocha hartmanni*. Huth avait observé que cette espèce présente des gonades mâles dans les deux premiers segments sétigères, tandis que les gonades des segments suivants portent des gonades femelles. Parenti démontra qu'à Roscoff le nombre de segments mâles est de deux et qu'il ne change pas, aussi bien dans les populations de l'aquarium que dans celles des plages sablonneuses. Les recherches ultérieures de Parenti (1962) sur une population du port de Livourne ont, au contraire, démontré que des exemplaires d'*Ophryotrocha hartmanni* présentent trois phénotypes sexuels avec respectivement deux, trois et quatre segments sétigères mâles. Dans ce cas, on remarque aussi une grande variabilité dans l'une des populations (celle de Livourne) à laquelle correspond une réduction de variabilité dans celles de Roscoff.

On pourrait donner d'autres exemples mais je crois utile maintenant de montrer deux modèles extrêmes de variabilité des phénotypes sexuels chez des formes hermaphrodites. Il s'agit de *Patella coerulea*, étudiée sur 40 000 individus environ du Golfe de Naples et de *Calyptrea chinensis*, autre Prosobranche qui vivait sur le fond sablonneux en face de la Station zoologique de Naples (Bacci, 1965). Une combinaison de la méthode statistique et de la méthode cytologique a permis de prouver que tous les individus de la population napolitaine de *Calyptrea chinensis* passent de la phase mâle à la phase femelle, à la fin de la première saison de reproduction. Il n'existe donc pas de variabilité sexuelle considérable mais, pratiquement, un seul phénotype sexuel et *Calyptrea chinensis* constitue un exemple extrême d'hermaphrodite balancé ou en équilibre.

La *Patella coerulea* présente, au contraire, une extrême variabilité sexuelle puisque, dans ses populations, on trouve des femelles pures et des mâles purs. On constate, en effet, un bas pourcentage d'individus soit mâles soit femelles parmi une masse d'hermaphrodites qui

passent de la phase mâle à la phase femelle à différentes tailles, c'est-à-dire, à des âges différents.

On relève des conditions analogues dans des populations atlantiques de *Patella vulgata*, comme je l'ai démontré au cours de mes recherches à Plymouth et à Roscoff (1952).

Chez les hermaphrodites non balancés du type *Patella*, on voit une série continue de phénotypes intermédiaires entre les phénotypes mâles et femelles, c'est-à-dire des phénotypes hermaphrodites présentant des durées relatives plus ou moins longues des deux phases. Mise à part cette variabilité continue, j'ai pu démontrer que les phénotypes intermédiaires sont plus fréquents que les phénotypes extrêmes — mâles et femelles purs — et même plus fréquents que les hermaphrodites ayant une phase mâle ou femelle plus longue. Ces faits permettent d'avancer une théorie polyfactorielle de la détermination du sexe.

Puisqu'il était techniquement impossible de vérifier expérimentalement cette interprétation sur la Patelle, j'ai étudié, grâce à des croisements particuliers, le phénomène de la variabilité sexuelle chez *Ophryotrocha puerilis*, Polychète hermaphrodite protérandrique, considéré comme un exemple classique de la détermination phénotypique du sexe (Hartmann 1955) et qui présente, au contraire, une détermination polyfactorielle typique des sexes. On peut déterminer le nombre d'individus d'une population naturelle d'*Ophryotrocha puerilis* qui commencent à présenter des ovocytes, donc qui sont passés de la phase mâle à la phase femelle, lorsqu'ils ont atteint un certain nombre des segments sétigères. L'inversion sexuelle, chez une population de Naples, a lieu pour une moyenne de 18,2 segments sétigères, tandis que, chez une population atlantique — et, précisément de Roscoff — l'inversion se produit à une taille moyenne plus élevée de 20,4 segments.

Si on accouple, d'une part des individus dont l'inversion a lieu précocement par rapport à la moyenne et, d'autre part, des individus dont l'inversion a lieu tardivement, on obtient une progéniture subissant l'inversion pour un nombre de segments respectivement inférieur et supérieur à celui de la génération parentale. La sélection pour l'inversion précoce (anticipation de la phase femelle) et pour l'inversion retardée (prolongement de la phase mâle) est efficace jusqu'à la cinquième ou la sixième génération. Au cours de ces générations, la progéniture de la lignée sélectionnée pour le prolongement de la phase mâle subit l'inversion à 25-26 segments en moyenne; la lignée sélectionnée pour l'anticipation de la phase femelle la subit à 11-12 segments, en partant d'une génération parentale dont l'inversion a lieu à 18-19 segments.

Dans les dernières générations de sélection apparaissent aussi des mâles et des femelles purs, c'est-à-dire des individus qui atteignent un grand nombre de segments (35-36) et qui meurent sans jamais présenter d'ovocytes, ou bien des individus chez lesquels la phase mâle est abolie et qui présentent des ovocytes dès qu'ils atteignent 8 à 9 segments, éliminant ainsi la phase mâle. Pour cette raison, les lignées sélectionnées pour la phase mâle sont appelées arrhénogènes et celles sélectionnées pour la phase femelle, lignées thélygènes, par analogie

avec les lignées prédéterminées dans le sens mâle ou femelle chez les populations parthénogénétiques. On verra que cette analogie n'est pas purement superficielle.

Les croisements entre individus des lignées thélygènes et arrhéno-gènes ramènent la moyenne aux valeurs de la génération parentale, démontrant ainsi le caractère additif des gènes qui influent sur la durée relative des phases sexuelles ou l'abolition des éléments mâles et femelles. Ce croisement provoque aussi une augmentation du nombre des fils, ce qui prouve que l'absence de mâles et de femelles purs dans les populations naturelles d'*Ophryotrocha puerilis* est due au faible « fitness » des génotypes présentant une nette prépondérance des facteurs de féminité ou de masculinité. Ces génotypes peuvent se développer et atteindre la maturité uniquement dans les conditions optimales de laboratoire mais ils seront éliminés par la sélection naturelle. Le taux d'héritage des tendances sexuelles dans le sens mâle ou femelle est cependant très élevé au laboratoire (Sella 1970).

Il me semble maintenant certain que les exemples de variabilité sexuelle cités précédemment et d'autres encore, peuvent se rapporter à un mécanisme multifactoriel autosomique. Ce mécanisme s'applique vraisemblablement au cas de *Patella*, de *Crepidula* (étudié surtout par Coe) et même, de *Bonellia* (Baltzer). Cette dernière espèce, bien que gonochorique, peut être assimilée, pour la variété de ses réponses aux facteurs ambiants, à un hermaphrodite non balancé. En conclusion, dans ces espèces comme chez d'autres animaux marins, on peut admettre, par analogie avec ce que l'on a constaté pour *Ophryotrocha puerilis*, l'existence de génotypes sexuels multiples et non d'un seul génotype comportant une formule MMFF (M = F) où M indique les gènes masculins et F les gènes féminins, génotype sur lequel les facteurs du milieu ambiant agissent de façon déterminante.

Je n'ai pas le temps aujourd'hui, d'invoquer les éventuels mécanismes évolutifs qui, à partir d'une détermination du sexe de type polyfactoriel présenté par le cas d'*Ophryotrocha*, peuvent amener à d'autres types de détermination sexuelle. Je me souviens seulement qu'en 1957, j'avais envisagé la possibilité, pour les populations constituées exclusivement par des femelles, d'évoluer à partir de populations hermaphrodites à détermination polyfactorielle du type *Ophryotrocha*; la parthénogenèse, répandue chez tous les animaux, assurerait successivement la survivance de ces souches monogéniques.

Les conditions sexuelles des populations de l'Actiniaire *Cereus pedunculatus*, étudiées en diverses localités de l'Atlantique et de la Méditerranée, confirment cette hypothèse. D'anciennes observations, rapportées dans des œuvres de systématique, indiquaient *C. pedunculatus* comme hermaphrodite et, en effet, les observations de Rossi (non encore publiées) confirment que les populations de Roscoff sont toutes constituées par des exemplaires hermaphrodites et vivipares.

Dans la Méditerranée, au contraire, toujours suivant les observations de Rossi, existent deux situations distinctes. Une population peu nombreuse du Golfe de Naples est composée de mâles et de femelles presque sûrement ovipares. Dans le port de Livourne, au contraire, il existe une population d'individus de petites dimensions, tous vivipares et parthénogénétiques, comme l'a démontré l'élevage en

laboratoire au cours de plusieurs générations. Il s'agit du premier exemple certain de reproduction parthénogénétique dans la classe des Actiniaires (Rossi 1971). Une population du Brusuc, près de Toulon, actuellement en cours d'étude, présente presque sûrement les mêmes caractéristiques sexuelles et reproductrices que celle de Livourne.

On a constaté de petites différences morphologiques entre les populations atlantiques et méditerranéennes, également entre les populations de Livourne et celles de Toulon qui vivent dans des eaux polluées d'une part, et les populations du Golfe de Naples. L'étude de la variabilité sexuelle et reproductrice chez *Cereus pedunculatus* démontre non seulement la possibilité d'une apparition de populations soit parthénogénétiques soit à sexe séparé, soit dans le cadre d'une même espèce hermaphrodite mais aussi une certaine corrélation entre les conditions différentes du milieu ambiant et géographique et les conditions de la reproduction et de la sexualité.

La variabilité sexuelle des animaux marins permet donc, d'une part l'étude approfondie de nouveaux mécanismes de détermination sexuelle (comme le mécanisme étudié par Bacci et coll. chez *Ophryotrocha puerilis*, par Battaglia chez *Tisbe reticulata*) et, d'autre part, elle pose le problème des facteurs évolutifs qui favorisent l'affirmation de différents types de reproduction et de sexualité chez des populations différentes d'une même espèce.

Si la détermination polyfactorielle du sexe, démontrée chez *Ophryotrocha*, est vraiment répandue dans plusieurs espèces d'animaux marins, comme l'amènent à penser les exemples que j'ai donnés, elle fournit une multiplicité de génotypes sexuels sur lesquels la sélection peut agir très efficacement dans les conditions ambiantes les plus diverses. Ces génotypes sexuels peuvent également être sujets à une dérive génétique dans le cas de petites populations isolées.

Chez *Cereus pedunculatus*, la viviparité semble liée aux conditions qui prévalent dans la Méditerranée et la parthénogenèse se retrouve dans les milieux pollués et saumâtres. Il est donc permis de supposer que certains phénotypes sexuels ou modes de reproduction ont une faculté d'adaptation spécialement élevée dans des milieux particuliers.

La même variabilité sexuelle qu'on retrouve dans le genre *Ophryotrocha* et, ainsi que nous l'avons vu, à l'intérieur d'une même espèce, peut être mise en relation avec un rayonnement adaptatif des espèces dont certaines ont colonisé même l'endopsammon et se sont adaptées à des milieux extrêmement pollués, comme le démontrent également les recherches de Akesson (1970) sur *Ophryotrocha labronica*.

La fragmentation d'*Asterina*, en populations à extrême variété de conditions sexuelles est, d'autre part, certainement liée à l'absence de phases de développement librement flottantes. Elle favorise la ségrégation et la stabilisation de types de variabilité sexuelle propre aux populations qui, par la nature même du substrat auquel elles sont liées, sont souvent isolées les unes des autres en ce qui concerne la reproduction.

La variabilité sexuelle des animaux marins nous offre donc un vaste domaine d'exploration pour les mécanismes de détermination

sexuelle (et, dans ce domaine, la détermination par les chromosomes sexuels n'est qu'un des nombreux mécanismes possibles) et en ce qui concerne les facteurs écologiques de la variabilité. Sous cet angle, la distinction schématique entre espèce à détermination génétique et espèce à détermination phénotypique, perd toute valeur.

Pour conclure, je citerai une expérience sur *Ophryotrocha puerilis* qui semble avoir une certaine importance pour l'interprétation du phénomène général de bipotentialité génétique des sexes (Bacci 1969). Au cours de la sélection pour la formation des couches thélygènes et arrhénogènes, on remarque une réduction du nombre d'œufs pondus par chaque couple, au fur et à mesure que cette sélection se poursuit. Il faut remarquer que, dans les lignées thélygènes, la phase femelle est avancée et la sélection a porté contre les facteurs masculinisants, tandis que, dans les lignées arrhénogènes, la phase mâle se prolonge et la sélection a donc eu lieu contre les facteurs féminisants. Les couples constitués par des individus sélectionnés respectivement pour les facteurs mâles ou femelles ont toutefois une fertilité réduite puisqu'ils produisent en moyenne deux œufs et demi fécondés par jour ; si, au contraire, on forme des couples d'individus de la même génération, mais appartenant l'un à une souche thélygène et l'autre à une souche arrhénogène, on obtient un nombre double d'œufs fécondés. Cela revient à dire que les couples où les facteurs M (gènes masculins) ou les génotypes m (gène féminin) sont prépondérants chez les deux partenaires, sont moins fertiles que les couples où l'on retrouve, mais chez des partenaires différents, les facteurs M et m en proportions équilibrées.

Il semble que l'on puisse déduire de cette expérience la nécessité d'une condition hétérozygote des facteurs sexuels pour faciliter l'expression de ces mêmes facteurs. Autrement dit, il semblerait que l'activation des facteurs d'un sexe soit liée à la présence des facteurs ou operons du sexe complémentaire dans une sorte d'interaction qui tiendrait compte du phénomène si général de la bipotentialité génétique des sexes. Il s'agit, bien entendu, d'une hypothèse que les méthodes de la Biologie moléculaire devront vérifier dans le domaine de l'activation des gènes.

La richesse d'information génétique que la mer nous propose est bien plus grande que celle que nous fournissent les organismes terrestres mais elle est, malheureusement, bien moins connue, même si elle a pu mener à la solution de problèmes biologiques fondamentaux, comme le prouvent les exposés présentés au cours de cette réunion. Le phénomène si répandu de la variabilité sexuelle des animaux marins propose aux chercheurs des problèmes de génétique formelle, de génétique écologique et de génétique moléculaire. Ils pourront être résolus, non seulement par les efforts d'un nombre toujours croissant de biologistes marins, mais aussi grâce à une collaboration internationale dont la Station biologique de Roscoff nous offre un exemple lumineux.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AKESSON, B., 1970. — Sexual conditions in a population of the Polychaete *Ophryotrocha labronica* from Naples. *Ophelia*, 7, pp. 167-176.
- BACCI, G., 1952. — Osservazioni citologiche sulla inversione sessuale nella *Patella vulgata* di Plymouth. *Boll. Zool.*, 19, pp. 57-63.
- BACCI, G., 1957. — La variabilità sessuale nelle popolazioni eterogoniche. *Rend. Acc. Naz. Lincei*, 23, pp. 165-173.
- BACCI, G., 1965. — Sex determination. *Oxford, Pergamon Press*.
- BACCI, G. et BORTESI, O., 1967. — The Reestablishment of Sex balance in *Ophryotrocha puerilis* through interactions between individuals from arrhenogenous and thelygenous lines. *Experientia*, 23, p. 447.
- COGNETTI, G., 1954. — La proteroginia in una popolazione di *Asterina pancerii* nel Golfo di Napoli. *Boll. Zool.*, 21, pp. 77-80.
- CUÉNOT, L., 1887. — Notes sur les Echinodermes. III. - L'hermaphroditisme protandrique d'*Asterina gibbosa* et ses variations suivant les localités. *Zool. Anz.*, 21, p. 273.
- DELAVALT, R., 1960. — Les cycles génitaux chez *Asterina gibbosa* de Dinard. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 251, pp. 2440-2441.
- HARTMANN, M., 1955. — Die Sexualität (2 Aufl.). *Fischer Verlag, Stuttgart*.
- HUTH, W., 1933. — *Ophryotrocha*. Studien I. Zur Cytologie der Ophryotrochen. *Z. Zellforsch. u. Mikr. Anat.*, 20, pp. 309-381.
- PARENTI, U., 1962a. — Variabilità sessuale di una nuova sottospecie di *Ophryotrocha hartmanni* del Mediterraneo. *Rend. Accad. Naz. Lincei*, 33, pp. 78-83.
- PARENTI, U., 1962b. — Il differenziamento citosessuale in *Ophryotrocha hartmanni*. *Monit. Zool. Ital.*, 69, pp. 106-119.
- ROSSI, L., 1971. — Thelytochous parthenogenesis in *Cereus pedunculatus*. *Experientia*, 27, p. 249.
- SELLA, G., 1970. — Osservazioni sulla selezione per la modificazione delle fasi sessuali in *Ophryotrocha puerilis puerilis*. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 37, pp. 630-640.