

Centenaire de la Station biologique de Roscoff  
Séance du mardi matin 4 juillet 1972

## LE POLYCHROMATISME GÉNÉTIQUE DES INVERTÉBRÉS INTERTIDAUX

par

Charles Bocquet

Université de Paris VI,  
Laboratoire d'Evolution des Etres organisés,

Vingt-huit années s'étaient déjà écoulées depuis que Lacaze-Duthiers avait fondé la Station biologique de Roscoff lorsque les lois de l'hérédité, découvertes par Mendel en 1865, mais restées méconnues, furent retrouvées par les botanistes Correns, de Vries et Von Tschermak. Il est logique que l'extension au règne animal de la Génétique naissante ait d'abord porté sur des organismes terrestres, dont la variabilité était ou allait être rapidement reconnue et dont les conditions d'élevage étaient ou allaient être aisément codifiées : d'une part, les laboratoires terrestres étaient beaucoup plus nombreux que les stations marines mais, surtout, ces dernières n'étaient très généralement fréquentées par les chercheurs, presque tous universitaires à ce moment, que sporadiquement, pour des périodes discrètes n'excédant pas quelques mois, ce qui rendait évidemment impensable l'entretien d'élevages continus.

Il est donc normal, sans qu'on puisse toutefois totalement négliger le rôle freinateur de la surprenante méfiance dont témoignèrent trop de biologistes français d'alors, exception faite de L. Cuénot, vis-à-vis de la science de l'hérédité, que la Génétique des animaux marins soit née au Laboratoire de Plymouth, seul doté à l'époque d'un groupe de permanents. Mrs. E.W. Sexton, étudiant le cycle biologique des Gammaridae, et, notamment, de l'espèce saumâtre *Gammarus chevreuxi*, découvrit, chez cet Amphipode, en 1912, dans une F<sub>2</sub>, les premiers « mutants » à yeux rouges. Vivement encouragée par E.J. Allen, alors Directeur du Laboratoire de Plymouth, Mrs Sexton devait, depuis cette date jusqu'en 1940, seule ou avec divers collaborateurs, dont J. Huxley et E.B. Ford, déceler, toujours à partir d'élevages, de nombreuses mutations récessives affectant notamment la pigmentation des yeux, ne découvrant que 23 ans après le début de ses recherches, et alors qu'elle avait récolté et observé des dizaines de milliers d'individus de phénotype normal, un premier individu à yeux rouges dans une population naturelle. Une note synthétique, publiée en 1936 par E.W. Sexton et A.R. Clark, « A summary of the work on the Amphipod *Gammarus chevreuxi* Sexton carried out at the Plymouth laboratory (1912-1936) », résume ces travaux. Je voudrais ici, non seulement rendre hommage à cette œuvre, mais dire aussi le souvenir ému que je garde d'une visite que j'eus le privilège de rendre à Mrs. Sexton, peu après la Libération ; bien qu'elle fût alors fort âgée et presque aveugle, Mrs. Sexton me reçut avec une délicieuse gentillesse et je lui garde une profonde reconnaissance pour les conseils relatifs aux élevages qu'elle me donna et qui sont à l'origine du succès de la plupart de mes recherches et de celles de mes collaborateurs.

Je dois à G. Teissier la mission qui, juste avant que je prenne mes fonctions d'assistant à la Station biologique de Roscoff, me permit cet entre-

tien fructueux. En fait, le sujet de recherches que G. Teissier m'avait proposé n'était pas de Génétique formelle et touchait un problème que j'ai abordé un peu plus tard seulement et sur un matériel, la super-espèce *Jaera albifrons*, auquel personne ne pouvait alors songer. Teissier, qui lisait tout, même les listes faunistiques, pourtant peu attrayantes pour les non-spécialistes d'un groupe, avait remarqué, d'après les travaux de Monard respectivement consacrés aux Copépodes Harpacticoides marins de Banyuls (1928) et de Roscoff (1935) que l'espèce *Idyaea* (= *Tisbe*) *furcata* Baird était présente dans les deux districts et retenu à son sujet les phrases suivantes : « L'espèce est toujours très variable ; l'antennule, la première paire de pattes et la cinquième patte offrent de nombreuses modifications dans les tailles respectives de leurs articles. Il est fréquent de rencontrer des formes douteuses, intermédiaires entre celles décrites ici. Du reste, nos exemplaires ne concordent jamais complètement avec la description de Sars. » (Monard, 1928.)

Mon travail devait être d'obtenir, par sélection, des souches biométriquement distinctes de l'espèce et d'étudier le déterminisme génétique de cette variabilité. En fait, je m'aperçus très vite que j'arrivais beaucoup trop tard et que la nature avait déjà parachevé ce que G. Teissier souhaitait que j'entreprene : la majeure partie de cette variabilité qui avait attiré l'attention de Monard tenait simplement à ce que l'on avait jusque-là confondu, sous une même dénomination, en un temps où la notion d'espèces jumelles n'avait pas encore fécondé la systématique des Crustacés, tout un groupe d'espèces évidemment très voisines, mais rigoureusement séparées. Toutefois, l'une de ces espèces-sœurs, *Tisbe reticulata*, se caractérisait, notamment chez les femelles de la population de Roscoff, par un polychromatisme naturel extrêmement riche, se jouant sur la coloration ou la non-coloration par diverses caroténo-protéines de certains secteurs (éventuellement limités à une cellule et à sa symétrique) d'un puzzle cellulaire épithélial de structure constante. L'existence d'un polychromatisme naturel, immédiatement repérable, éliminant les aléas des recherches sur d'éventuels cas de cryptopolymorphisme, sa facilité d'élevage (nourriture à base de fragments de grains de blé cuit plus, éventuellement addition d'une culture de *Phaeodactylum*), la brièveté de son cycle, faisaient de *Tisbe reticulata* un matériel favorable à des travaux de génétique formelle, que Battaglia a repris après moi, sur des exemplaires de la lagune de Venise. Mais ces avantages se trouvaient malheureusement compensés par une difficulté majeure, qui anéantissait pratiquement tout espoir de recherches poussées : l'extrême raréfaction des femelles dans les souches maintenues en in-breeding au-delà de trois ou quatre générations. Quant aux espèces jumelles du complexe *furcata*, dont je n'avais qu'ébauché l'étude, elles ont fait et font l'objet des beaux travaux de Battaglia et de ses collaborateurs de Venise et de Padoue ; leur polychromatisme, quand il existe, reste pauvre.

Parallèlement aux précédentes, des recherches ont été entreprises sur des Isopodes littoraux dont le polychromatisme naturel avait été remarqué au hasard des « marées » et dont l'étude paraissait *a priori* particulièrement prometteuse. On sait que la coloration des Isopodes, à la différence de celle, diffuse, de la plupart des Amphipodes, est due à la présence de chromatophores et que le développement de ces Crustacés ne comporte aucun stade pélagique. Beaucoup peuvent être nourris à peu de frais, comme les Gammars de Mrs Sexton, de feuilles d'orme récoltées après les premières gelées, auxquelles on peut ajouter quelques brins d'Entéromorphes (*Jaera*), des fragments de Crustacés (*Sphaeroma*) ou des rondelles de stipes de Laminaires (*Idotea*). Vandel avait déjà établi le déterminisme génétique du polychromatisme de quelques Isopodes terrestres et Remane proposé, toutefois sans preuves véritables, une interprétation semblable pour le polychromatisme des Idotées. Au départ, deux formes, banales sur les côtes bretonnes, *Sphaeroma serratum* et *Jaera albifrons*, ont retenu notre attention ; la première présente, comme toutes les espèces de *Sphaeroma*, l'inconvénient, en fait assez aisément surmontable, d'une interaction entre déterminisme génétique et adaptation chromatique ; la seconde ne possède, au contraire, que des chromogranules parfaitement inertes dans ses cellules pigmentées et s'avère donc particulièrement favorable à une analyse génétique précise.

Un travail collectif, commencé avec Lévi et Teissier, mais auquel ont

largement participé, par la suite, Hoestlandt et Lejuez, nous a permis de caractériser les phénotypes de *S. serratum* présents dans les populations des côtes de la Manche et de l'Atlantique et de préciser la structure génotypique de la plupart d'entre eux ; ce travail se poursuit avec Rezig sur des phénotypes nouveaux des côtes tunisiennes, tandis qu'Argano et ses collaborateurs ont entrepris des recherches parallèles dans la région de Naples. Lejuez a, en outre, étudié la génétique du polychromatisme des espèces *S. monodi*, *S. bocqueti*, *S. hookeri* et *S. rugicauda* et Rezig commencé celle de *S. ephippium*.

Chez les *Jaera albifrons*, Cléret, développant considérablement les résultats de mes premières recherches, a récemment porté à 43 gènes ou allèles le nombre des facteurs actuellement connus, responsables du polychromatisme de la super-espèce, ajoutant aux notions de polychromatisme structural (majeur et additionnel), de nature des pigments et d'intensité de la pigmentation que j'avais proposées, celles de polychromatisme chromogranulaire et de polychromatisme de dégénérescence du système pigmentaire.

Par ailleurs, un très beau travail a été consacré par Mme Legrand-Hamelin à la génétique des formes colorées d'*Idotea balthica* et quelques recherches préliminaires ont porté sur *Dynamene bidentata* et sur *Cymodoce truncata*.

Il convient enfin de rappeler les observations de Gallien et de David sur les anomalies et dégénérescences oculaires de *Talitrus saltor* et de signaler les travaux très récemment effectués sur d'autres Amphipodes par Brun (couleur des œufs chez *Gammarus insibilis* et *Gammarus aequicauda camaraguensis*) et Ginsburger-Vogel (couleur des yeux et du corps chez *Orchestia gammarella*).

C'est en raison de la vieille vocation carcinologique de Roscoff que la plupart des recherches sur la génétique des Invertébrés intertidaux s'est surtout axée sur les Crustacés. Mais divers travaux ont montré qu'un mécanisme héréditaire était également responsable de certains types de coloration présentés par *Littorina saxatilis* (F. Louise, non publié), par des Polychètes Serpulidae, par l'Echinoderme Ophiuride *Amphipholis squamata* (Binaux et Bocquet) et par le Tunicier *Botryllus schlosseri*, dont le polychromatisme, si riche qu'il est rare d'observer deux colonies véritablement identiques, a été remarquablement analysé depuis 1959 par Sabbadin et ses collaborateurs, sur du matériel provenant de la lagune de Venise et des côtes napolitaines.

Il serait inutilement fastidieux de détailler les résultats acquis sur les espèces précitées et il m'a semblé préférable d'exposer rapidement l'intérêt des recherches entreprises sur le polychromatisme génétique des Invertébrés marins, intérêt qui eût été bien maigre si ces recherches n'avaient conduit qu'à étendre les données classiques de la Génétique à de nouveaux exemples, généralement peu favorables à une analyse très fouillée.

#### a) Découverte de nouvelles espèces.

Dans une région donnée, l'observation d'un phénotype quelque peu différent de tous ceux qui ont été reconnus au sein d'une espèce bien connue peut aiguiller vers la découverte d'une espèce nouvelle, jusque-là confondue avec la précédente. Je n'en prendrai pour exemple que le cas de *Sphaeroma monodi*. La détermination des différentes espèces du genre *Sphaeroma* est généralement difficile, même lorsqu'on dispose d'individus adultes ; celle des jeunes demeure presque impossible. Alors que nous connaissions tous les phénotypes colorés sous lesquels se présentent, en Bretagne, les adultes et les jeunes de *Sphaeroma serratum*, Lévi et moi avons été intrigués par des Sphéromes juvéniles, vivant dans le sable au pied du vivier du Laboratoire et présentant un phénotype que nous n'avions jamais observé dans

nos élevages : nous étions ainsi préparés à la découverte, survenue peu après, d'une nouvelle espèce, *Sphaeroma monodi*, dont nous devions trouver de très nombreux adultes à quelques dizaines de mètres seulement du Laboratoire.

#### b) Déterminisme du sexe.

Nos connaissances sur le déterminisme du sexe chez les Crustacés sont encore bien fragmentaires. Rares sont les espèces qui, comme les *Jaera albifrons* des côtes européennes, possèdent des hétérochromosomes cytologiquement décelables. Mais l'existence de gènes totalement ou partiellement liés au sexe chez *Idotea balthica* a permis à Mme Legrand-Hamelin d'établir l'hétérogamétie femelle de cet Isopode et de mettre en évidence des inversions du phénotype sexuel expliquant certains faits de monogénie.

#### c) Degré de parenté des espèces au sein d'un genre.

Une interprétation génétique de la loi des variations homologues de Vavilov conduit à admettre que des mutations parallèles existent dans des unités taxinomiques voisines et sont d'autant plus nombreuses et semblables dans leurs effets phénotypiques que ces unités sont plus voisines les unes des autres, plus proches d'une souche originelle commune.

L'application de la loi de Vavilov au cas des *Jaera albifrons* montre la grande parenté de toutes leurs formes et conduit à opposer l'ensemble de celles-ci aux autres unités systématiques définies à l'intérieur du genre *Jaera*. De la même manière, Lejuez a exploité cet argument pour estimer les distances systématiques séparant plusieurs espèces de *Sphaeroma* dont il avait préalablement analysé le polychromatisme.

Ajoutons à ce sujet que, par l'indépendance de ses principaux gènes structuraux, *Sphaeroma serratum* apparaît comme une espèce relativement peu évoluée du genre *Sphaeroma* ; les gènes responsables du polychromatisme sont, au contraire, étroitement liés et comme condensés en super-gènes chez les autres espèces. La plupart des gènes majeurs du polychromatisme sont également portés par une même paire de chromosomes chez les *Jaera albifrons*.

#### d) Génétique des populations naturelles.

Les espèces favorables à une étude structurale de leurs populations naturelles, en fonction des données théoriques de la génétique des populations, branche essentielle de la Biologie évolutive, sont malheureusement fort peu nombreuses. *Sphaeroma serratum* constitue, pour ce type de recherches, un exemple particulièrement favorable, à l'étude duquel G. Teissier et moi, avec divers collaborateurs, nous sommes attachés depuis une vingtaine d'années. L'espèce est, en effet, strictement inféodée à la zone intertidale, le long de laquelle elle occupe une

bande étroite au niveau des hautes mers de morte-eau : elle présente ainsi une distribution strictement unidimensionnelle qui, *a priori*, permet une analyse plus facile que celle des formes terrestres polychromatiques, à répartition bidimensionnelle ; elle est morcelée en un très grand nombre de populations sédentaires dont l'effectif atteint le plus souvent plusieurs centaines de milliers d'individus. Chacune de ces populations locales se caractérise par une fréquence stable des phénotypes et des gènes dominants ; nous nous sommes proposés de dresser, comme cela a déjà été fait pour les gènes responsables des groupes sanguins humains, une carte de distribution des gènes responsables du polychromatisme pour les Sphéromes des côtes de France et d'interpréter la diversité des fréquences géniques dans des populations, même voisines. La complexité d'un tel problème est très grande, mais nous avons établi, en analysant certains clines, et notamment la disparition de certains gènes lorsqu'on approche de la limite septentrionale d'extension de l'espèce, que la valeur sélective de quelques génotypes était influencée par des facteurs écologiques. Il est probable que cette notion peut être extrapolée à l'ensemble des génotypes, plus ou moins sensibles, non seulement aux facteurs thermiques, mais aussi aux conditions hydrodynamiques régnant dans les différentes stations.

#### e) Gènes à action métamérique des Arthropodes.

Si certains gènes sont responsables de la coloration d'un secteur plus ou moins défini du corps d'un Crustacé, il en est d'autres dont l'action s'exerce strictement au niveau de certains métamères thoraciques, qui apparaissent ainsi comme des territoires seuls sensibles, mais dans la totalité de leur étendue, à des influences géniques demeurant inefficaces au niveau des autres segments, même immédiatement voisins. On observe en quelque sorte une segmentation rigoureuse d'un tissu anatomiquement homogène, l'épithélium du corps, en effecteurs métamériques dotés chacun d'une sensibilité propre.

Chez *Tisbe reticulata*, deux gènes déterminent respectivement la coloration rose ou noisette des trois premiers segments thoraciques libres.

Un gène, que j'ai étudié occasionnellement, provoque, chez un autre Copépode, *Harpacticus flexus* Brady et Robertson, une coloration rouge pourpre des mêmes métamères. Un phénotype d'un troisième Harpacticoïde, *Scutellidium longicauda* Philippi, montre une alternance de métamères thoraciques incolores ou rose violacé. Des faits analogues ont été retrouvés chez les *Jaera albifrons*.

L'existence de ces gènes à action métamérique suggère une interprétation séduisante de certains problèmes soulevés par la curieuse morphologie de nombreux Crustacés parasites. Il suffit de supposer qu'un tel « gène métamérique » agisse, non plus sur la pigmentation des cellules épithéliales d'un métamère ou d'un groupe de métamères, mais sur l'hypertrophie ou l'hyperplasie et le rythme sécrétoire de ces cellules, pour qu'il devienne possible d'interpréter, par comparaison avec des espèces non déformées, les aspects apparemment monstrueux de certains Copépodes parasites, comme *Nicothoe astaci* par exemple.

## f) Polychromatisme et cycle biologique d'espèces marines.

Il est facile de comprendre que, du moins pour la Manche où règne, même à de faibles profondeurs, une relative obscurité, les espèces présentant un polychromatisme soient pratiquement inféodées à la zone de balancement des marées, exception faite, bien entendu, des formes qui trouvent un support naturel dans les algues flottées.

Mais il s'en faut de beaucoup que toutes les espèces intertidales soient, pour autant, polychromatiques ; on s'est d'ailleurs depuis longtemps étonné, à propos de la faune terrestre, et sans trouver d'interprétation à cette constatation, de l'apparente fantaisie qui régit la répartition du polychromatisme et fait que certains groupes ou certaines espèces possèdent de nombreux phénotypes colorés, alors que d'autres groupes ou espèces proches des précédents montrent une totale homogénéité phénotypique.

Les observations que j'ai pu accumuler, et quelques informations qu'ont bien voulu me donner divers spécialistes de groupes que je connais mal, m'ont permis de dresser une liste des espèces polychromatiques de la côte Nord de Bretagne et, par là, d'apercevoir une relation entre la biologie de la reproduction ou la démographie des espèces et le fait qu'elles sont ou non polychromatiques. Presque toutes les espèces dont le polychromatisme, même si cela n'a pas encore été expérimentalement établi, est sûrement d'ordre génétique, qu'il s'agisse de Spongiaires, d'Anthozoaires, de Plathelminthes, d'Annélides Polychètes, de Mollusques Amphineures ou Gastéropodes (comme les Pourpres et les Littorines), de Crustacés (notamment Isopodes et Copépodes), de Tuniciers (comme *Botryllus schlosseri*), d'Echinodermes (comme les Comatules ou les *Amphipholis*) restent, à tout moment de leur cycle de développement, cantonnées dans la zone intertidale, sans s'écarter notablement du lieu où vivaient les générations antérieures ; pour la plupart, elles ne pondent qu'un petit nombre d'œufs, qu'elles soient vivipares ou qu'elles incubent leurs œufs jusqu'à l'éclosion de jeunes, ou de larves dont la vie libre est très brève, ou qu'elles pondent leurs œufs dans des cocons ou des masses gélatineuses d'où sortiront des jeunes déjà benthiques, ou encore qu'elles donnent des larves dont la vie pélagique est, pour le moins, courte. Seuls, l'Oursin polychromatique *Sphaerechinus granularis* et, peut-être, l'Ophiure *Ophiothrix fragilis* pondent, au contraire, de nombreux œufs et ont un développement larvaire comportant une phase pélagique apparemment importante.

Particulièrement significatif est l'exemple des *Littorina* de nos côtes, que j'énumérerai dans leur ordre de zonation. *Littorina neritoides*, à larves pélagiques, ne montre aucun polychromatisme, à la différence de *Littorina saxatilis* vivipare ; l'espèce voisine *Littorina nigrolineata*, vivipare et à larves pélagiques, est monochromatique ; *Littorina obtusata*, dont les œufs sont enrobés dans une masse gélatineuse fixée sur les *Fucus* et d'où sortent des jeunes Littorines, est polychromatique ; *Littorina littorea* enfin, à larves pélagiques, ne présente pas de variation notable de coloration de sa coquille.

Un tel ensemble de données ne peut être le résultat de simples coïncidences, mais il faudra, sans aucun doute, encore de longues

recherches pour comprendre la portée de la corrélation qui vient d'être signalée.

Il va de soi que le polychromatisme, s'il constitue la manifestation la plus immédiatement perceptible et la plus aisément analysable de la variabilité génétique des organismes, n'exprime qu'une partie de leur polymorphisme. On sait déjà qu'il existe, chez certaines espèces de *Jaera albifrons*, un polymorphisme biométrique et un remarquable polymorphisme chromosomique. D'autres travaux en cours nous apporteront bientôt d'importantes données sur le polymorphisme enzymatique de certaines formes.

La confrontation de l'ensemble des informations recueillies nous permettra sans doute, dans un avenir proche, de mieux apprécier la valeur adaptative de ces divers polymorphismes et de mieux comprendre leurs significations évolutives respectives.