



HAL
open science

**LE PSEUDOHERMAPHRODISME CHEZ LES
PROSOBRANCHES ANALYSE MORPHOLOGIQUE
ET HISTOLOGIQUE** The pseudohermaphroditism of
Prosobranchs; a morphological and histological analysis

P Fioroni, J Oehlmann, E Stroben

► **To cite this version:**

P Fioroni, J Oehlmann, E Stroben. LE PSEUDOHERMAPHRODISME CHEZ LES PROSOBRANCHES ANALYSE MORPHOLOGIQUE ET HISTOLOGIQUE The pseudohermaphroditism of Prosobranchs; a morphological and histological analysis. Vie et Milieu / Life & Environment, 1990, pp.45-56. hal-03035496

HAL Id: hal-03035496

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03035496v1>

Submitted on 2 Dec 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

LE PSEUDOHERMAPHRODISME CHEZ LES PROSOBRANCHES ANALYSE MORPHOLOGIQUE ET HISTOLOGIQUE

*The pseudohermaphroditism of Prosobranchs;
a morphological and histological analysis*

P. FIORONI, J. OEHLMANN et E. STROBEN

Lehrstuhl für Spezielle Zoologie der Universität Münster,
Hüfferstr. 1, D-4400 Münster

PSEUDOHERMAPHRODISME
APPAREIL REPRODUCTEUR
PROSOBRANCHIA
NUCELLA LAPILLUS
HINIA RETICULATA
MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE

RÉSUMÉ — Les particularités morphologiques du pseudohermaphrodisme connues actuellement chez 51 espèces de Prosobranches sont décrites d'après les informations trouvées dans la littérature et les recherches personnelles portant sur *Nucella lapillus* et *Hinia (Nassarius) reticulata*. A côté du pseudohermaphrodisme développé chez des femelles (un pénis s'ajoute au système femelle fonctionnel) (fig. 1g+h), un cas de pseudohermaphrodisme chez un animal à gonade mâle a été constaté chez *Nucella lapillus*; ici, le système mâle est accompagné par des parties femelles assez développées. Les arguments plaçant contre l'existence d'une intersexualité et en faveur du pseudohermaphrodisme sont présentés.

PSEUDOHERMAPHRODITISM
REPRODUCTIVE SYSTEM
PROSOBRANCHIA
NUCELLA LAPILLUS
HINIA RETICULATA
MORPHOLOGY — HISTOLOGY

ABSTRACT — The morphological aspects of pseudohermaphroditism which has been recorded in 51 species of prosobranchs, are presented, based on literature reports and namely on detailed own investigations of *Nucella lapillus* and *Hinia (Nassarius) reticulata* (fig. 1). Beside the female determined pseudohermaphroditism (in addition to the fertile female system, a penis is present) (fig. 1g+n), also the rare case of male determined pseudohermaphroditism (fig. 1f) is represented, where the male reproductive organs are completed by extensive female parts. All arguments against the occurrence of intersexuality and in favour of pseudohermaphroditism are summarized.

INTRODUCTION

Grâce à Féral (1974 et suiv.), Jenner (1979) et divers autres auteurs (tab. I), nos connaissances sur le pseudohermaphrodisme se sont enrichies depuis 1970. Ce phénomène se présente le plus fréquemment sous forme de pseudohermaphrodisme de détermination femelle; les femelles fertiles sont pourvues d'un pénis supplémentaire. Ce phénomène ayant été rarement étudié en profondeur ces dernières années et surtout, des analyses morphologiques et histologiques des appareils reproducteurs pseudohermaphrodites manquant le plus souvent, notre groupe de recherche a repris les études consacrées à ce sujet intéressant.

Le présent travail résume seulement les résultats de nos recherches morphologiques et histologiques

qui sont complétés par les informations provenant de la littérature. Les aspects écologiques du pseudohermaphrodisme qui dépend vraisemblablement de l'action de substances toxiques intervenant au niveau de l'environnement (Smith 1981 b+c, Féral 1982, Féral - Le Gall 1982, Kantor 1984, Miller - Pondick 1984, Bryan *et al.* 1986, 1987, Davies *et al.* 1987, Gibbs - Bryan 1986 a+b, Gibbs *et al.* 1987) ne seront pas traités dans le cadre limité de cette contribution, pas plus que les mécanismes endocrinologiques assurant la différenciation des appareils reproducteurs (Streiff 1966, Le Gall - Streiff 1974, 1978, Le Gall 1977, 1981 et Féral 1980 a).

La structure normale des conduits sexuels est représentée par la fig. 1a-e (comp. Fretter 1941 ou Fretter-Graham 1962). Ces connaissances sont nécessaires pour la compréhension des déviations liées

au pseudohermaphrodisme. L'histologie des tractus génitaux normaux est décrite par Oehlmann (1987) et Oehlmann *et al.* (1988) pour *Nucella lapillus*, par Stroben (1987) pour *Hinia (Nassarius) reticulata* et par Magnier (1950), Johansson (1957), O'Conner (1978) et Smith (1980) pour *Hinia (Nassarius) obsoleta*. Dans l'espace limité de cette contribution, nos analyses détaillées chez les 2 espèces mentionnées ainsi que nos premiers résultats chez 9 autres espèces (Fioroni *et al.* (en prép.); tab. I) sont combinés avec les données préliminaires de la littérature; les noms des auteurs présentés dans le tableau I ne sont pas systématiquement cités dans le texte.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Environ 100 individus adultes de chaque espèce (*Nucella lapillus* et *Hinia (Nassarius) reticulata*) ont été récoltés à Roscoff (Bretagne) et anesthésiés dans une solution de chlorure de magnésium (7% dans l'eau distillée); leurs coquilles ont été brisées à l'aide d'un étoupe et enlevées. Les appareils reproducteurs de

15 *Nucella* et 6 *Hinia* ont été coupés en séries complètes (7 µm) (fixation : Bouin; colorants : azan, haemalun-chromotrope, trichrome de Goldner, Giemsa, hématoxyline ferrique-picofuchsine, bleu alcian ainsi que PAS). Photos microscope II Zeiss, vues d'ensemble avec l'appareil Tessovar de Zeiss.

RÉSULTATS

A. Définition du terme « pseudohermaphrodisme »

Le pseudohermaphrodisme est caractérisé par le fait que certaines parties des conduits génitaux appartenant au sexe opposé apparaissent dans le système reproducteur du sexe dominant (qui est déterminé par la gonade). Chez les Prosobranches, le pseudohermaphrodisme développé chez des ♀ (fig. 1g, n, p+q) est beaucoup plus fréquent que celui des individus à gonade ♂ (fig. 1f). Dans le premier cas, la ♀ nommée « imposex » (Smith 1971) ou encore ♀ pseudandrique (Jenner 1979) (= ♀[♂])

Tabl. I. — Répartition du pseudohermaphrodisme parmi les Prosobranches. Seuls les travaux avec des informations morphologiques sont considérés. A l'exception des Mésogastropodes et de *Hinia (Nassarius) incrassata*, toutes les espèces sont également mentionnées chez Jenner (1979). * observations des auteurs. La classification systématique établie est d'après Thiele (1931).

*Distribution of pseudohermaphroditism within Prosobranches. Only references with morphological informations are given. Mesogastropods and Hinia (Nassarius) incrassata, all the species are also mentioned after Jenner (1979). * Authors observations. Systematic classification established after Thiele (1931).*

M E S O G A S T R O P O D A

Architaenioglossa	Viviparidae	<i>Cameloma rufum</i>	Mattox 1938
	Ampullariidae	<i>Ampullaria polita</i>	Bouvier 1888, Franc 1968 Andrews 1965
		<i>Pachylabra (Ampullaria) cinerea</i>	Hägler 1923
Littorinacea	Littorinidae	<i>Littorina littorea</i>	Fretter-Graham 1962 Linke 1933, *
		" <i>neritoides</i>	Fretter-Graham 1962, *
		" <i>obtusata</i>	Linke 1933, *
		" <i>saxatilis</i>	*
		" <i>saxatilis rudis</i>	Linke 1933, *
		" <i>zigzac</i>	Franc 1968, Marcus-Marcus 1963
Rissoacea	Hydrobiidae	<i>Hydrobia ulvae</i>	Krull 1935, Rothschild 1938
	Rissoidae	<i>Rissoina bruguieri</i>	Thiriote 1977
		<i>Rissoa aurisalpium</i>	Thiriote 1977
		" <i>ventricosa</i>	Thiriote 1977
		" <i>violacea</i>	Thiriote 1977
Cerithiacea	Cerithiidae	<i>Bittium varium</i>	Franc 1968
Calyptraeacea	Calyptraeidae	<i>Crepidula fornicata</i>	Le Gall 1977 ¹⁾
Heteropoda	Pterotracheidae	w. <i>Pterotrachea coronata</i>	Thiriote (communication personnelle)
Cypraeaacea	Cypraeidae	<i>Trivia monacha</i>	*

STENOGLOSSA (NEOGASTROPODA)

Muricacea	Muricidae	<i>Murex florifer dilectus</i>	
		" <i>pomum</i>	
		<i>Calotrophon ostrearum</i>	
		<i>Thais haemastoma floridana</i>	
		" <i>lima</i>	
		<i>Nucella (Thais) canaliculata</i>	
		" <i>emarginata</i>	Houston 1971
		" <i>lapillus</i>	Blaber 1970, Bryan et al. 1986, 1987, Féral 1974, 1978, 1980b, Gibbs-Bryan 1986a+b, Gibbs et al. 1987, Oehlmann 1987, Oehlmann et al. 1988, Pondick 1981, Stroben et al. 1988, *
		<i>Urosalpinx cinerea</i>	Hall-Feng 1976
		" <i>cinerea follyensis</i>	Carriker-van Zandt 1972, Griffith-Castagna 1962, Smith 1975
		" <i>perrugata</i>	
		" <i>tampensis</i>	
		<i>Ocenebra erinacea</i>	Féral 1974 et suiv., Féral-Le Gall 1982 et suiv., Poli 1973, Poli et al. 1971, *
		<i>Eupleura caudata</i>	Griffith-Castagna 1962, Smith 1975
		" <i>caudata etterae</i>	
		" <i>sulcidentata</i>	
Buccinacea	Columbellidae	<i>Mitrella lunata</i>	
		<i>Anachis avara</i>	
	Buccinidae	<i>Pisania tinctus</i>	
		<i>Buccinum undatum</i>	Kantor 1984, *
	Galeodidae	<i>Melongena corona</i>	
		<i>Buscycon carica</i>	
		" <i>contrarium</i>	
	Nassidae	<i>Hinia (Nassarius) incrassata</i>	*
		" "	<i>obsoleta</i> Jenner 1979 ff, Smith 1971 et suiv.
			<i>reticulata</i> Féral 1974, 1978, 1980b; Stroben 1987, *
<i>Nassarius trivittatus</i>		Smith 1975	
	" <i>vibex</i>		
	Fascioliariidae	<i>Fasciolaria liliun hunteria</i>	
		<i>Pleuroploca gigantea</i>	
Volutacea	Olividae	<i>Olivella biplicata</i>	
	Marginellidae	<i>Marginella apicina</i>	
Toxoglossa	Conidae	<i>Lora (Propebela) turricula</i>	Smith 1967
		<i>Kurtziella cerina</i>	
		<i>Conus mediterraneus</i>	Kuschakewitsch 1913
	Terebridae	<i>Terebra protexta</i>	

possède un pénis. Dans le second cas, le mâle pseudogyne (Jenner 1979) (= ♂) développe certaines parties du système femelle.

B. Répartition du pseudohermaphrodisme

Le pseudohermaphrodisme de déterminisme féminin se trouve chez quelques Mésogastropodes (dans 11 genres et 17 espèces) et surtout parmi les Néogastropodes (Sténoglosses) chez 23 genres avec 34 espèces (tab. I). Il manque chez les Archéogastropodes qui sont dépourvus de pénis même chez le ♂ normal.

Chez les ♂♂ de *Hinia (Nassarius) obsoleta* le pénis est réduit temporairement en liaison avec leur rythme de reproduction; il forme alors seulement un petit tubercule. Les ♀♀ subissent le même processus (Jenner 1979). Féral (1976) décrit également chez *Ocenebra erinacea* une régression semblable du pénis qui a lieu après la période de fertilité. Sur la côte d'Anglesey, *Littorina littorea* autotomise d'ailleurs le pénis à la fin de l'activité reproductrice; contrairement à ce rejet, le pénis est lentement résorbé chez les individus observés sur les côtes irlandaises et allemandes (Grahame 1969). Nous avons pu confirmer pour cette espèce à Roscoff l'absence de cet organe masculin après la période de reproduction.

C. Aspects morphologiques du pseudohermaphrodisme

Le pseudohermaphrodisme chez des animaux à gonade féminine

Le pénis rudimentaire des ♀♀ des Pilidae, qui est dépourvu de glandes péniales, forme une gouttière ciliée qui sert au transport des oeufs; on l'appelle ovipositeur pour cette raison. La même situation se retrouve chez les Littorinidae (*Littorina littorea*).

Chez les ♀♀ des autres Prosobranches, le pénis, qui est situé, selon la position ♂ typique, derrière le tentacule céphalique droit (= tentacule oculaire), n'a plus cette fonction.

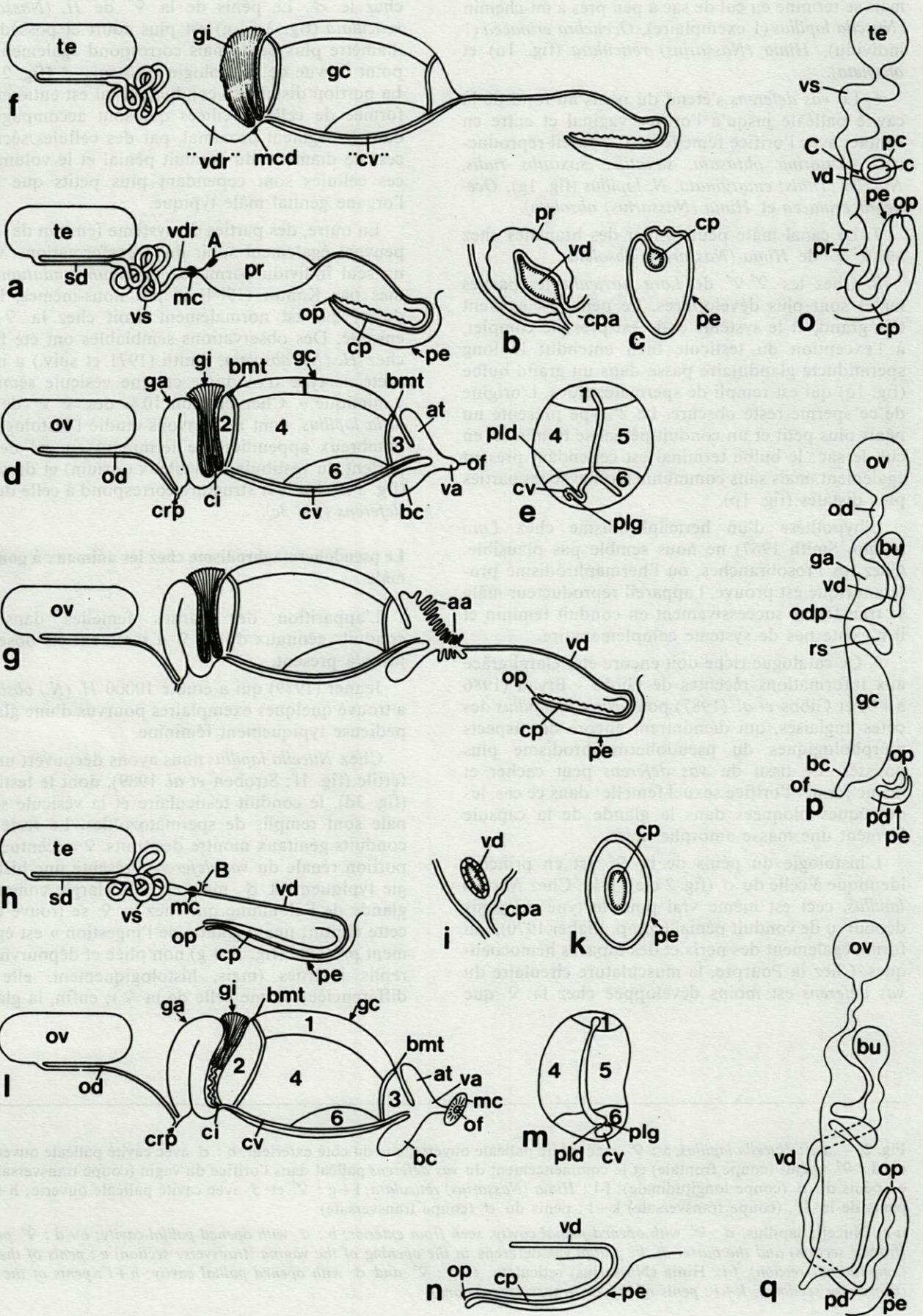
Dans la plupart des cas, il est plus petit que le pénis du ♂. Chez diverses espèces, la variabilité individuelle de taille est assez prononcée. La longueur du pénis varie de 2 à 5 mm chez les ♀♀ de *Nucella lapillus*; quelquefois, elle atteint même 1 cm. Des variations remarquables se trouvent également chez *Littorina obtusata* et *saxatilis* ainsi que chez *Urosalpinx cinerea*. Chez les ♀♀ de *Hinia (Nassarius) reticulata*, *incrassata* et *obsoleta*, la forme du pénis peut varier d'une protubérance jusqu'à un pénis de longueur presque normale. Enfin, des longueurs péniales variables s'observent également chez *Trivia monacha* et *Lora turricula*.

Quant à l'étendue de l'expression des caractères masculins dans l'appareil reproducteur de la ♀, plusieurs degrés peuvent être réalisés au sein d'une même espèce :

1. le pénis manque, mais une partie du *vas deferens* est visible au fond de la cavité palléale (*Nucella lapillus* (observé chez un individu)).
2. même situation, mais le *vas deferens* est plus long et atteint l'orifice du vagin (*Hinia (Nassarius) incrassata*).
3. Le pénis forme un appendice simple sans conduit chez les Rissoidae et également chez certains exemplaires de *Nucella lapillus* et de *Buccinum undatum*.
4. Le pénis possède sur toute sa longueur un conduit pénial qui se termine du côté proximal en cul de sac. *Hydrobia ulvae*, *Nucella lapillus*, *N. (Thais) emarginata*, *Ocenebra erinacea*, *Buccinum undatum* et *Hinia (Nassarius) reticulata*.
5. Le conduit se poursuit dans un spermiducte (= *vas deferens*) qui s'étale au fond de la cavité palléale,

Fig. 1. — Schémas des appareils reproducteurs normaux et pseudohermaphrodites chez diverses espèces de Prosobranches. a-g : *Nucella lapillus*; a-c : système mâle (vue latérale, coupes transversales de la prostate et du pénis); d+e : système femelle (vue latérale, coupe transversale de la glande de la capsule); f+g : systèmes pseudohermaphrodites de détermination mâle ou femelle (vues latérales). g : la variante avec les appendices de l'atrium et du vagin. h-n : *Hinia (Nassarius) reticulata*; h-k : système mâle (vue latérale, coupes transversales du *vas deferens* et du pénis); l+m : système femelle (vue latérale, section transversale de la glande de la capsule); n : système pseudohermaphrodite de détermination femelle. Seul le pénis avec le *vas deferens* est représenté; le reste du système correspond au système femelle. o-q : *Lora turricula*. (d'après Smith 1967); o : système mâle (vue latérale); p+q : les 2 types du système pseudohermaphrodite de détermination femelle (vues latérales; voir texte).

Normal and pseudohermaphroditic genital tracts of different species of prosobranchs (schematically) a-g : *Nucella lapillus*. a-c : male system (lateral view, transverse sections of the prostate and the penis); d+e : female system (lateral view, transverse section of the capsule gland); f+g : pseudohermaphroditic system of male determination and of female determination (lateral views). In g, the variation with the appendices of the atrium and the vagina is represented. h-n : *Hinia (Nassarius) reticulata*; h-k : male system (lateral view, transverse sections of the *vas deferens* and the penis), l+m : female system (lateral view; transverse section of the capsule gland). n : pseudohermaphroditic system of female determination. Only the penis with the *vas deferens* is represented; the rest of the system corresponds with the female system. o-q : *Lora turricula* (after Smith 1967). o : male system (lateral view); p+q : the two types of pseudohermaphroditic systems of female determination (lateral views : compare with the text).



mais se termine en cul de sac à peu près à mi-chemin (*Nucella lapillus* (1 exemplaire), *Ocenebra erinacea* (1 individu), *Hinia (Nassarius) reticulata* (fig. 1n) et *obsoleta*).

6. Le *vas deferens* s'étend du pénis au fond de la cavité palléale jusqu'à l'orifice vaginal et entre en contact avec l'orifice femelle de l'appareil reproducteur (*Littorina obtusata*, *saxatilis*, *saxatilis rudis*, *Nucella (Thais) emarginata*, *N. lapillus* (fig. 1g), *Ocenebra erinacea* et *Hinia (Nassarius) obsoleta*).

7. Le canal mâle peut former des branches chez les ♀♂ de *Hinia (Nassarius) obsoleta*.

8. Chez les ♀♂ de *Lora turricula*, les parties mâles sont plus développées. Le pénis est souvent très grand, et le système mâle est presque complet, à l'exception du testicule bien entendu; le long spermiducte glandulaire passe dans un grand bulbe (fig. 1q) qui est rempli de spermatozoïdes. L'origine de ce sperme reste obscure. Le 2^e type présente un pénis plus petit et un conduit pénial se terminant en cul de sac; le bulbe terminal est cependant présent également, mais sans communication avec les parties plus distales (fig. 1p).

L'hypothèse d'un hermaphrodisme chez *Lora* (comp. Smith 1967) ne nous semble pas plausible. Chez les Prosobranches, où l'hermaphrodisme protérandrique est prouvé, l'appareil reproducteur mâle se transforme successivement en conduit féminin et il n'existe pas de système complémentaire.

9. Ce catalogue riche doit encore être élargi grâce aux informations récentes de Gibbs - Bryan (1986 a + b) et Gibbs *et al.* (1987) pour *Nucella lapillus* des côtes anglaises, qui démontrent encore des aspects morphologiques du pseudohermaphrodisme plus poussés. Le tissu du *vas deferens* peut cacher et même fermer l'orifice sexuel femelle; dans ce cas, les oothèques bloquées dans la glande de la capsule forment une masse amorphe noire.

L'histologie du pénis de la ♀♂ est en principe identique à celle du ♂ (fig. 2 c-e + h-k). Chez *Nucella lapillus*, ceci est même vrai pour le type de pénis dépourvu de conduit pénial (comp. Blaber 1970), qui forme également des nerfs et des espaces hémocoeliques. Chez la Pourpre, la musculature circulaire du *vas deferens* est moins développée chez la ♀ que

chez le ♂. Le pénis de la ♀♂ de *H. (Nassarius) reticulata* (fig. 2 f+g) est plus court et possède un diamètre plus petit, mais correspond également, du point de vue de l'histologie, au pénis ♂ (fig. 2 h-l). La portion distale du conduit pénial est entièrement formée de cellules ciliées qui sont accompagnées, dans le segment proximal, par des cellules sécrétrices. Le diamètre du conduit pénial et le volume de ces cellules sont cependant plus petits que dans l'organe génital mâle typique.

En outre, des parties du système féminin de la ♀♂ peuvent également subir des transformations. Chez un seul individu parmi les *Buccinum undatum* étudiés par Kantor (1984) et par nous-mêmes, l'oviducte, qui est normalement droit chez la ♀, est enroulé. Des observations semblables ont été faites chez *H. (N.) obsoleta*; Smith (1971 et suiv.) a interprété ce type d'oviducte comme vésicule séminale « mimique ». Chez environ 10 % des ♀♂ de *Nucella lapillus*, dont nous avons étudié l'histologie de nombreux appendices se terminant en cul de sac partent du vestibule musculéux (atrium) et du vagin (fig. 3 a + b); leur structure correspond à celle du *vas deferens* (fig. 3c).

Le pseudohermaphrodisme chez les animaux à gonade mâle

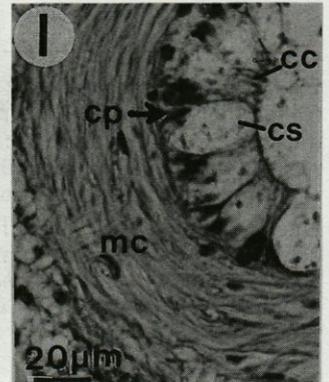
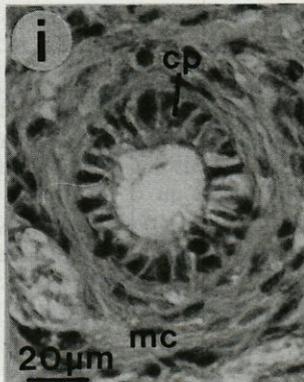
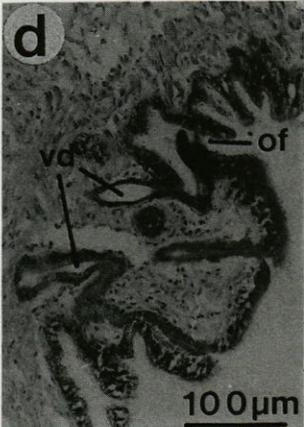
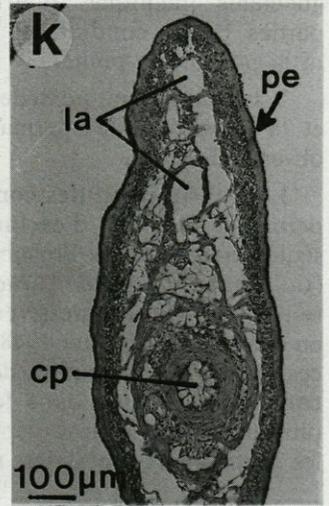
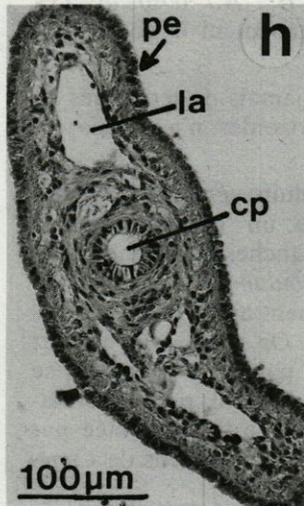
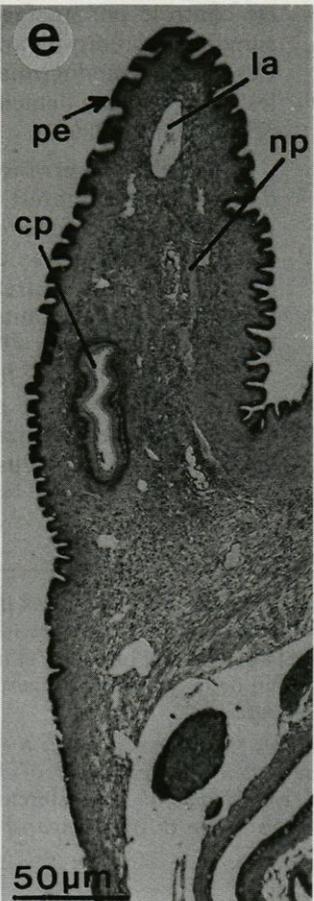
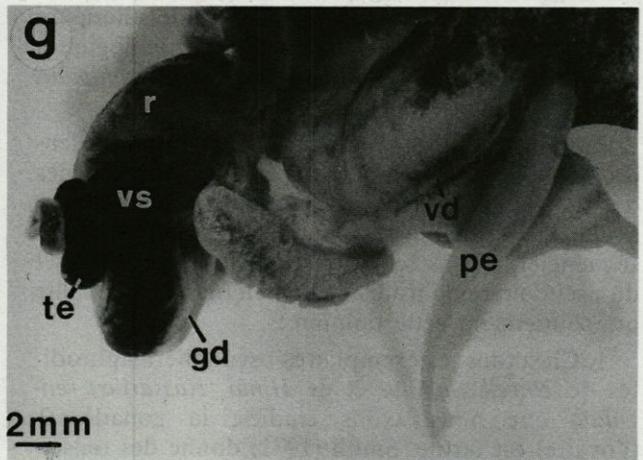
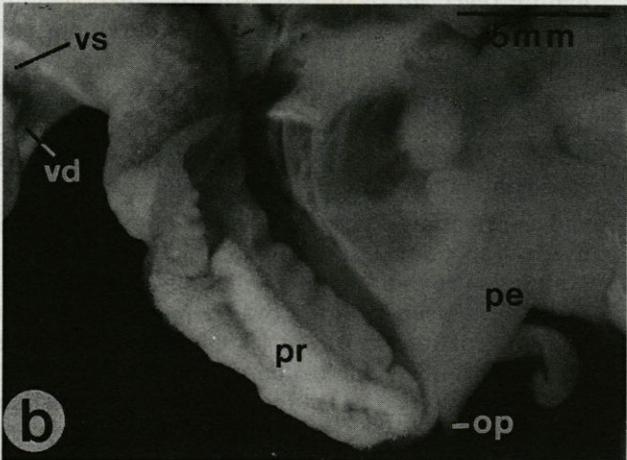
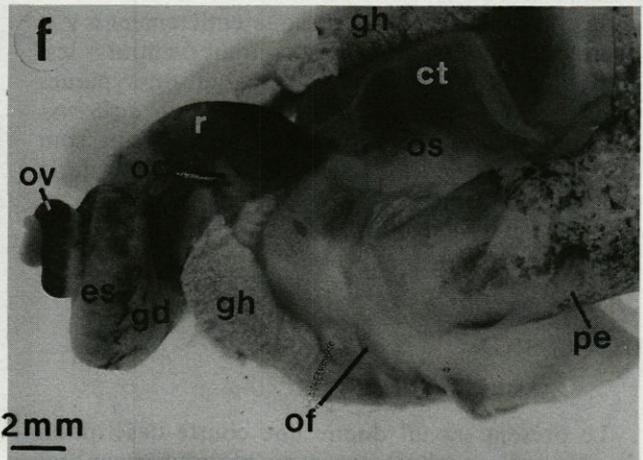
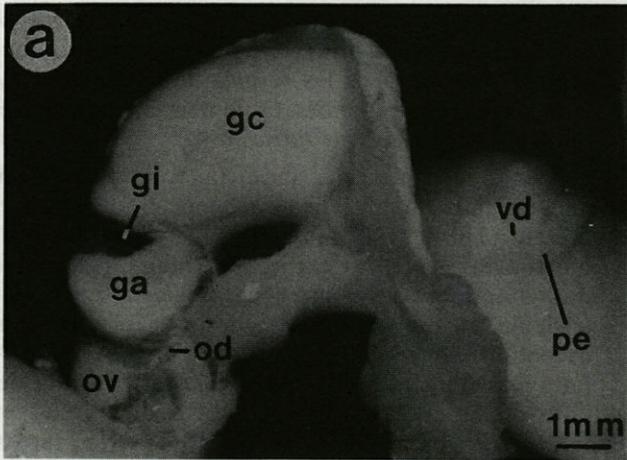
L'apparition des parties femelles dans les conduits génitaux du ♂ ♀ a rarement été observée jusqu'à présent.

Jenner (1979) qui a étudié 10000 *H. (N.) obsoleta*, a trouvé quelques exemplaires pourvus d'une glande pédieuse typiquement féminine.

Chez *Nucella lapillus* nous avons découvert un ♀♂ fertile (fig. 1f; Stroben *et al.* 1989), dont le testicule (fig. 3d), le conduit testiculaire et la vésicule séminale sont remplis de spermatozoïdes. Le reste des conduits génitaux montre des traits ♀ accentués; la portion rénale du *vas deferens* présente une histologie typiquement ♂, mais elle est élargie comme la glande de l'albumine qui chez la ♀ se trouve dans cette région; une « glande de l'ingestion » est également présente (fig. 3e + g) non pliée et dépourvue de replis internes (mais, histologiquement, elle est différenciée comme celle de la ♀); enfin, la glande

Fig. 2. — a-e : *Nucella lapillus*; a : ♀♂ avec cavité palléale ouverte, vue du côté extérieur. b : ♂ avec cavité palléale ouverte; c+d : ♀♂ : pénis (coupe frontale) et le commencement du *vas deferens* palléal dans l'orifice du vagin (coupe transversale); e : pénis du ♂ (coupe longitudinale); f-l : *Hinia (Nassarius) reticulata*; f+g : ♀♂ et ♂ avec cavité palléale ouverte; h+i : pénis de la ♀♂, (coupe transversale) k+l : pénis du ♂ (coupe transversale).

a-e : *Nucella lapillus*. a : ♀♂ with opened pallial cavity, seen from exterior; b : ♂ with opened pallial cavity; c+d : ♀♂ penis (frontal section) and the outset of the pallial vas deferens in the opening of the vagina (transverse section) e : penis of the ♂ (longitudinal section). f-l : *Hinia (Nassarius) reticulata*. f+g : ♀♂ and ♂ with opened pallial cavity; h+i : penis of the ♀♂ (transverse sections); k+l : penis of the ♂ (transverse sections).



de la capsule correspond presque entièrement à son homologue ♀; seul, son « conduit ventral » est pourvu de quelques cellules ciliées, qui sont typiques du canal masculin correspondant (*vas deferens*). L'atrium, la bourse copulatrice et le vagin sont absents; le *vas deferens* conduit de la glande de la capsule directement vers le conduit pénial qui se trouve à l'intérieur d'un pénis normal.

DISCUSSION

Le présent travail donne une courte description des aspects morphologiques du pseudohermaphroditisme chez diverses espèces. Une étude ultérieure sera consacrée aux différences morphologiques détaillées entre des populations de *Nucella lapillus* des côtes anglaises et françaises.

Les faits morphologiques et histologiques présentés dans ce travail montrent que les phénomènes décrits sont liés au pseudohermaphroditisme et non à une intersexualité sous forme d'hermaphroditisme séquentiel. Citons ici les résultats obtenus au sujet du pseudohermaphroditisme de déterminisme femelle qui soutiennent cette opinion :

1. Chez tous les exemplaires pseudohermaphrodites de *Nucella lapillus* et de *Hinia (Nassarius) reticulata* que nous avons étudiés, la gonade ♀ (l'ovaire) est fertile. Smith (1971) donne des renseignements identiques pour *H. (N.) obsoleta*. Les parties ♂ des conduits ne gênent ni la copulation ni la pose de la ponte.

2. La gonade ne possède jamais de territoires ♂ et la formation de spermatozoïdes n'a jamais été observée.

3. La disposition des conduits génitaux de la ♀ permet également d'exclure un hermaphroditisme séquentiel. Chez les Prosobranches protérandriques (*Calyptreaea*, *Crepidula*, *Crucibulum*), les conduits ♂ se transforment progressivement après la période ♂ en conduits ♀ (Fretter 1948). On n'observe pas chez ces derniers la formation de parties ♂ et ♀ qui se complètent comme dans le cas du pseudohermaphroditisme. La seule exception est représentée par les exemplaires protandres méditerranéens de *Crepidula fornicata*, où le tractus génital ♂ externe se maintient pendant toute la phase ♀, alors que celui-ci régresse chez les formes de la Manche (Le Gall 1977). On retiendra également les remarques faites au sujet de *Lora turricula* (p).

La situation n'est pas aussi claire chez les Rissoïdæ, où un hermaphroditisme séquentiel pourrait être présent (Thiriot 1977; Fretter 1948). Chez les ♂♂, on trouve, à côté des exemplaires mûrs, des individus montrant des signes de dégénérescence du testicule et du spermiducte. Tous les ♂♂ sans exceptions sont plus petits que les ♀♀. Les ♀♀ pourvues d'un pénis ont un ovaire qui n'a que des îlots gonadiques et un oviducte palléal plus ou moins développé selon les individus. Chez la ♀ mature (avec un ovaire en phase de vitellogenèse), l'oviducte palléal glandulaire est très développé et le pénis a une simple languette.

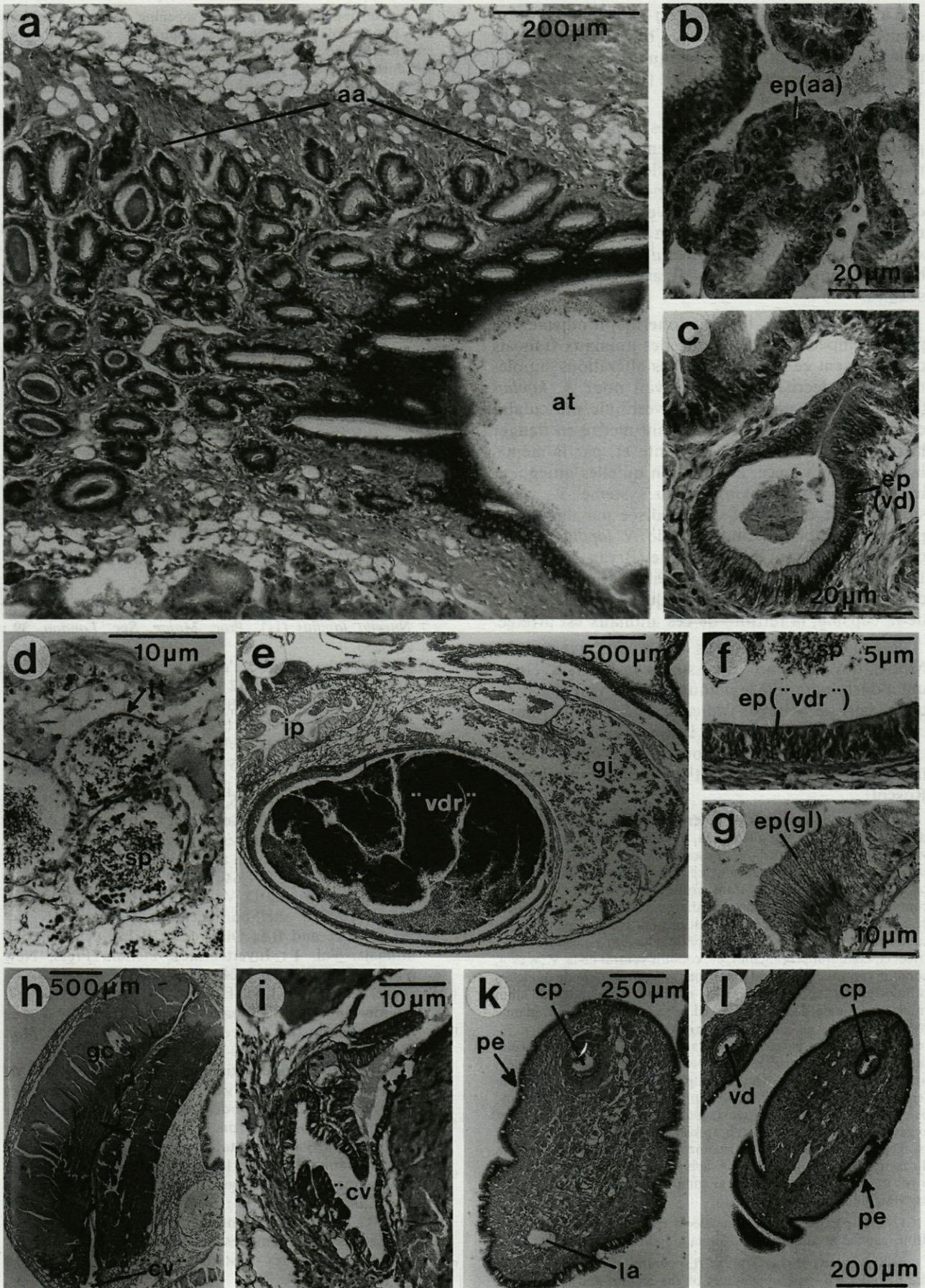
4. Enfin, des études très détaillées sur la répartition des sexes des populations de l'« espèce modèle » *Ocenebra erinacea* démontrent, que cette espèce est gonochorique (Féral 1976).

La formation d'un pénis malgré la présence d'un ovaire fonctionnel, est tout à fait concevable au point de vue hormonal, car la différenciation du pénis ne dépend pas de l'ovaire, mais d'un facteur morphogénétique émis par les ganglions pédieux et libéré par le tentacule oculaire droit (Le Gall 1981). Un facteur de régression localisé dans les ganglions pleuraux déclenche la dédifférenciation du pénis (Streiff 1966). Le facteur morphogénétique du pénis est contrôlé par un facteur superposé émis par les ganglions cérébro-pleuraux (Le Gall - Streiff 1978). Ces facteurs endocriniens démontrés d'abord pour les ♂♂ sont également mis en évidence chez les ♀♀ (Féral 1980 a).

Le degré d'expression morphologique du pseudohermaphroditisme est caractérisé par une variabilité remarquable, même à l'intérieur d'une espèce. Des longueurs péniales très différentes ont été mentionnées. Des différences intraspécifiques dans l'expansion des conduits génitaux ♂♂ existent chez les ♀♀ de *Nucella (T.) emarginata*, *N. lapillus*, *H. (N.) obsoleta* et *Lora turricula*. Chez *Buccinum undatum* et *N. lapillus*, le pseudohermaphroditisme peut altérer certaines parties ♀ des conduits génitaux chez quelques individus.

Fig. 3. — *Nucella lapillus*. a-c : ♀; a : atrium (vestibule musculéux) avec des appendices qui se terminent en cul de sac (coupe transversale); b+c : appendices et *vas deferens* (à titre de comparaison) (coupes transversales). d-k : ♂ (coupes transversales); d : testicule; e : plafond de la cavité palléale avec la glande de l'ingestion et la section agrandie de la partie rénale du *vas deferens*; f : épithélium du *vas deferens*; g : épithélium de la glande de l'ingestion; h : glande de l'ingestion; i : « conduit ventral »; k : pénis; l : pénis du ♂ (à titre de comparaison).

Nucella lapillus. a-c : ♀; a : atrium with blind ending appendices (transverse section); b+c : appendices respectively *vas deferens* (for comparison) (transverse sections). d-h : ♂ (transverse sections); d : testis; e : roof of the pallial cavity with ingesting gland and enlarged section of the renal part of the *vas deferens*; f : epithelium of the *vas deferens*; g : epithelium of the ingesting gland; h : ingesting gland; i : « ventral channel »; k : penis; l : penis of the ♂ (for comparison).



La fréquence d'apparition du pseudohermaphrodisme varie en relation avec le biotope, les saisons et les autres conditions écologiques dans le cadre de la même espèce entre 0 et 100 % (Blaber 1970, Smith 1971 ff., Féral 1974 ff.).

Tous les aspects mentionnés indiquent que le pseudohermaphrodisme représente un système apparemment très variable et labile. Ils confortent la conception d'une influence importante de facteurs de pollution intervenant au niveau de l'environnement sur le degré d'expression de cette variation sexuelle, comme le tributylétain des peintures des bateaux, qui empêche la fixation des animaux sessiles.

Jusqu'à présent, le pseudohermaphrodisme n'a pas pu empêcher la fécondité des animaux français qui subissent ce phénomène. Les altérations supplémentaires, décrites dans ce travail pour *N. lapillus* (formation des appendices du vestibule musculaire et du vagin) pourraient cependant mettre en danger la réussite de la pose de la ponte et, par là-même, la survie de l'espèce, à condition qu'elles atteignent les régions plus proximales du système ♀. Cette situation est cependant déjà réalisée par des exemplaires pseudohermaphrodites de *N. lapillus* au sud des côtes anglaises de la Manche (Bryan *et al.* 1986, 1987; Gibbs et Bryan, 1986 et Gibbs *et al.* 1987). En conséquence des oothèques bloquées dans la glande de la capsule, la fertilité de ces animaux est arrêtée.

REMERCIEMENTS — Nous remercions vivement K. Moths, qui a préparé le dessin de la fig. 1, S. Hodt, qui a dactylographié le manuscrit et S. Von Boletzky, qui a corrigé le texte français. Enfin, nous remercions vivement le Prof. P. Lasserre des excellentes conditions de travail qui nous ont été offertes dans la Station d'Océanologie et de Biologie marine de Roscoff.

Liste des abréviations dans les figures : A, ouverture de la prostate vers la cavité palléale; aa, appendices de l'atrium et du vagin; at, atrium (vestibule musculaire); B, ouverture du *vas deferens* vers la cavité palléale; bc, bourse (poche) copulatrice; bmt, bande musculaire transversale; bu, bulbe; C, tissu conjonctif du conduit gonopéricardial; c, cœur; cc, cellule ciliée; ci, conduit de la glande de l'ingestion; cp, conduit pénial; cpa, cavité palléale; crp, conduit réno-péricardique; cs, cellule sécrétrice; ct, cténidium (branchie); cv, conduit ventral de la ♀; « cv », conduit ventral de la glande de la capsule du ♂ doté de quelques cellules ciliées; ep, épithélium; es, estomac; ga, glande de l'albumine; gc, glande de la capsule; gd, glande digestive; gh, glande hypobranchiale; gi, glande de l'ingestion (glande brune); i, intestin; ip, intestin postérieur; la, lacune sanguine; mc, musculature circulaire (sphincter); mcd, musculature circulaire diminuée; np, nerf du pénis; od, oviducte; odp, oviducte palléal; of, orifice femelle (du vagin); op, orifice du pénis; os, osphradium; ov, ovaire; pc, péricarde; pe, pénis; pld, plg, plis longitudinal droit et gauche du conduit ventral; pr, prostate; sd, spermiducte; r, rein; rs, réceptacle séminal; sp, spermatozoïdes; te, testicule; tt, tubules du testicule; va, vagin; vd, *vas deferens*; vdr, *vas deferens* rénal; « vdr », *vas deferens* rénal élargi comme la glande de l'albumine; vs, vésicule séminale.

1, 2, 3, parties dorsale, caudale et céphalique, 4, 5, 6, lobes droit, gauche et antéroventral de la glande de la capsule.

Abbreviations of the figures : A, opening of the prostate into the pallial cavity; aa, appendices of the atrium and the vagina;

at, atrium (muscular vestibule); B, opening of the *vas deferens* into the pallial cavity; bc, bursa copulatrix; bmt, transversal muscle strip; bu, bulbe; C, connective tissue of the gonopercardial duct; c, heart; cc, ciliated cell; ci, duct of the ingesting gland; cp, duct of the penis; cpa, pallial cavity; crp, renopercardial duct; cs, secretion cell; ct, gill (ctenidium); cv, ventral channel of the ♀; « cv », ventral channel of the capsule gland of the ♂, dotted with several ciliated cells; ep, epithelium; es, stomach; ga, albumen gland; gc, capsule gland; gd, digestive gland; gl, hypobranchial gland; gi, ingesting gland; i, intestine; ip, endgut; la, blood lacune (sinus); mc, circular musculature (sphincter); mcd, reduced circular musculature; np, nerv of the penis; od, oviduct; odp, pallial oviduct; of, female opening (of the vagina); op, opening of the penis; os, osphradium; ov, ovary; pc, pericard; pe, penis; pld, plg, right, left longitudinal fold of the ventral channel; pr, prostate; sd, spermiduct; r, kidney; rs, receptaculum seminis; sp, spermatozooids; te, testis; tt, tubules of the testis, va, vagina; vd, *vas deferens*, vdr, renal *vas deferens*, « vdr » enlarged renal *vas deferens* (like the albumine gland), vs, seminal vesicle.

1, 2, 3, dorsal, caudal, cephalic portion and 4, 5, 6 right, left and anteroventral lobe of the capsule gland.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREWS E.B., 1965. The functional anatomy and histology of the reproductive system of some Piled Gastropod Molluscs. *Proc. Malac. Soc. London*, **36** : 121-140.
- BLABER S.J.M., 1970. The occurrence of a penis-like outgrowth behind the right tentacle in spent females of *Nucella lapillus* (L.). *Proc. Malac. Soc. London*, **39** : 231-233.
- BOUVIER E.L., 1888. Sur l'anatomie de l'ampullaire. *Bull. Soc. philomath. Paris*, **12** (7) : 5-70.
- BRYAN G.W., P.E. GIBBS, G.R. BURT and L.G. STONE, 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** (3) : 525-544.
- BRYAN G.W., P.E. GIBBS, L.G. HUMMERSTAHL and G.R. BURT, 1986. The decline of the gastropod *Nucella lapillus* around south-west England : evidence for the effect of tributyltin from antifouling paints. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **66** (3) : 611-640.
- CARRIKER M.R. and 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 and 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** (7) : 400-404.
- FERAL C., 1974. Etude statistique et endocrinologique de la présence du tractus génital mâle externe chez les femelles de 3 Gastéropodes prosobranches gonochoriques. *Thèse Doct. Biol. an.*, Univ. Caen,
- FERAL C., 1976. Etude statistique de la présence d'un tractus génital mâle externe chez les femelles d'un Mollusque gastéropode gonochorique : *Ocenebra erinacea*. *Cah. Biol. Mar.*, **17** : 61-76.
- FERAL C., 1978. Variations dans l'évolution du tractus génital mâle des femelles de Gastéropodes prosobranches gonochoriques de stations Atlantiques. *Haliotis*, **9** (2) : 90.

- FERAL C., 1980a. Apparition de 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* (Ser. III) **290** : 1003-1006.
- FERAL C., 1980b. Variations dans l'évolution du tractus génital mâle externe des femelles de trois Gastéropodes prosobranches gonochoriques de stations atlantiques. *Cah. Biol. mar.*, **21** (4) : 479-491.
- FERAL C. et S. LE GALL, 1982a. 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* (Ser. III), **295** (10) : 627-630.
- FERAL C. & S. LE GALL, 1982 b. 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. Biol. Vrije Univ., Abstracts (final edition) 28.
- FRANC A., 1968. Sous-classe des Prosobranches (Prosobranchia Milne Edwards 1848 = Streptoneura). In : *Traité de Zoologie V* (III) Grassé P.-P. éd., Masson, Paris, 40-324.
- FRETTER V., 1941. The genital ducts of some British Stenoglossan Prosobranchs. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **25** (1) : 173-211.
- FRETTER V., 1948. The structure and life history of some minute Prosobranchs of rock pools. *Skeneopsis planorbis* (Fabricius), *Omalogyra atomus* (Philippi), *Rissoella diaphana* (Alder) and *Rissoella opalina* (Jeffreys). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **17** : 597-632.
- FRETTER V. and A. GRAHAM, 1962. British Prosobranch Molluscs. Their functional anatomy and ecology. *London (Ray Society)*.
- GIBBS P.E. and 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** (4) : 767-771.
- GIBBS P.E. and C.W. BRYAN, 1987. TBT paints and the demise of the dog-whelk, *Nucella lapillus* (Gastropoda). Proc. Oceans 87 conference Halifax Nova Scotia. Vol. 4 International organotin Symposium, IEEE, Piscataway, New Jersey 1987 : 1482-1487.
- GIBBS P.E., G.W. BRYAN, P.L. PASCOE and 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** (3) : 507-523.
- GRAHAME J., 1969. Shedding of the penis in *Littorina littorea*. *Nature*, **221** : 976.
- GRIFFITH G.W. and M. CASTAGNA, 1962. Sexual dimorphism in oyster drills of Chinoteague Bay, Maryland-Virginia. *Chesapeake Science*, **3** : 215-217.
- HÄGLER K., 1923. Anatomie von *Pachylabra (Ampullaria) cinerea* Reeve. *Acta Zool.*, **4** : 314-410.
- HALL J.G. and S.Y. FENG, 1976. Genital variation among Connecticut populations of the oyster drill, *Urosalpinx cinerea* Say (Prosobranchia : Muricidae). *Veliger*, **18** (3) : 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.
- JOHANSSON J., 1957. Notes on the littorinacean and stenoglossan genital organs, and a comparison with the Rissoacea. *Zool. Bidrag (Uppsala)*, **32** : 81-91.
- KANTOR Yu. I., 1984. Pseudohermaphroditism in *Buccinum undatum* (Gastropoda, Prosobranchia). *Zoolog. Zh.*, **63** (8) : 1256-1258.
- KRULL H., 1935. Anatomische Untersuchungen an einheimischen Prosobranchiern und Beiträge zur Phylogenie der Gastropoden. *Zool. Jb. Anat.*, **60** : 399-464.
- KUSCHAKEWITSCH S., 1913. Weitere Beobachtungen über den Dimorphismus der männlichen Geschlechtsmerkmale bei den Prosobranchia. *Protok. Obshch. estest. spytat. Kiev*, **314** : 87-230.
- LE GALL S., 1977. Analyse expérimentale d'un asynchronisme entre l'état du tractus génital externe et le cycle de la gonade chez *Crepidula fornicata* Phil. Mollusque hermaphrodite protandre. *C.R. Acad. Sci., Paris, Sér. D* : 2143-2146.
- 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. Endocr.*, **43** : 51-62.
- LE GALL S. et 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. et W. STREIFF, 1978. Contrôle de l'activité morphogénétique du pénis par les ganglions nerveux chez *Crepidula fornicata* Phil., Mollusque hermaphrodite protandre. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **103** : 345-349.
- LINKE O., 1933. Morphologie und Physiologie des Genitalapparates der Nordseelittorinen. *Wiss. Meeresunt. Abt. Helgoland*, **19** : 1-60.
- MAGNER A., 1950. The histology of the reproductive system of *Nassarius obsoleta* (Say). M.S. Thesis, Duke University.
- MARCUS E. and E. MARCUS, 1963. Mesogastropoden von der Küste Sao Paulos. *Akad. Wiss. Literatur*, 5-105.
- MATTOX N.T., 1938. Morphology of *Campeloma rufum*, a parthenogenic snail. *J. Morphology*, **62** : 243-261.
- MILLER E.R. and 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** (5) : 612-620.
- O'CONNOR S.G., 1978. The functional anatomy of the female reproductive system of *Nassarius obsoleta* Say. Ph. D. Thesis, State Univ. of New York at Albany.
- OEHLMANN J., 1987. Die Adultmorphologie des Prosobranchiers *Nucella lapillus* (Neogastropoda, Muricidae). Staatsarbeit zur Staatsprüfung für das Lehramt für die Sekundarstufe II. Münster.
- OEHLMANN J., E. STROBEN and P. FIORONI, 1988. Zur Anatomie und Histologie des Fortpflanzungssystems von *Nucella lapillus* (L. 1758) (Prosobranchia, Stenoglossa). *Zool. Anz.*, **221** : 101-114.
- POLI G., 1973. Cycle reproducteur de Mollusques, Lamelibranches et Gastéropodes du Bassin d'Arcachon. Thèse doct. Océanogr., Paris VI,

- POLI G., B. SALVAT & W. STREIFF, 1971. Aspect particulier de la sexualité chez *Ocenebra erinacea* (Mollusque, Gastéropode, Prosobranchie). Note préliminaire. *Haliotis*, 1 : 29-30.
- PONDICK J.S., 1981. A penis-like structure in female *Nucella lapillus* from New-England USA. 4 th Annual Meeting Amer. Malac. Union Inc. Fort Lauderdale July 15-25, 1981, *Bull. Am. Malacol. Union Inc.*, 50 : 39-40.
- ROTHSCHILD M., 1938. Further observations on the effect of trematode parasites on *Peringia ulvae* (Pennant) 1777. *Novitates Zool.*, 41 : 84-102.
- SMITH B.S., 1971. Sexuality in the American mud snail, *Nassarius obsoletus* Say. *Proc. malac. Soc. London*, 39 : 377-378.
- SMITH B.S., 1975. *Nassarius obsoletus* (Say) : Sexuality and ecology. Ph. D. Thesis, Univ. of Reading, England
- SMITH B.S., 1980. The estuarine mud snail, *Nassarius obsoletus* : Abnormalities in the reproductive system. *J. Molluscan Stud.*, 46 (3) : 247-256.
- SMITH B.S., 1981a. Male characteristics in female *Nassarius obsoletus*. Variations to locality, season and year. *Veliger*, 23 (3) : 212-216.
- SMITH B.S., 1981 b. Reproductive anomalies in Stenoglossan snails related to pollution from marinas. *J. Applied Toxicology*, 1 : 15-21.
- SMITH B.S., 1987. Tributyltin compounds induce male characteristics on female mud snails *Nassarius obsoletus* = *Ilyanassa obsoleta*. *J. Appl. Toxic.*, 1 : 141-144.
- SMITH E.H., 1967. The reproductive system of the British Turridae (Gastropoda : Toxoglossa). *Veliger*, 10 : 176-187.
- STREIFF W., 1966. Etude endocrinologique du déterminisme du cycle sexuel chez un Mollusque hermaphrodite protandre *Calyptrea sinensis* L. I : Mise en évidence par culture in vitro de facteurs hormonaux conditionnant l'évolution du tractus génital mâle. *Ann. Endocrinol. Fr.*, 27 (3) Suppl. : 385-400.
- STROBEN E., 1987. Zur Anatomie und Histologie des Vorderkiemers *Hinia (Nassarius) reticulatus* (Prosobranchia, Neogastropoda (Stenoglossa)). Staatsarbeit zur Staatsprüfung für das Lehramt für die Sekundarstufe II, Münster.
- STROBEN E., OEHLMANN J. und P. FIORONI, 1989. Der Pseudohermaphroditismus bei *Nucella lapillus* (Prosobranchia, Stenoglossa), eine morphologische und histologische Analyse. *Zool. Beitr. N.F.*, 32 : 1-16.
- THIELE J., 1931. Handbuch der systematischen Weichtierkunde. G. Fischer, Jena, 1. Band.
- THIRIOT-QUIEVREUX C., 1977. Particularité de l'appareil génital de quelques espèces de Rissoïdidae (Mollusca, Mesogastropoda). *C.R. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 258 D : 779-781.

Reçu le 18 Mai 1988; received May 18, 1988

Accepté le 22 Août 1988; accepted August 22, 1988