

**LES CAUSES DU DETERMINISME SEXUEL
CHEZ LES ORGANISMES MARINS.**

Pascal COURTOT

Formation Fédérale en Biologie Subaquatique
Mémoire d'Initiateur.

Mai 1999.

AVANT-PROPOS,

Cette étude a été réalisée dans le cadre de la formation d'Initiateur Fédéral de Biologie Subaquatique de la Fédération Française d'Etudes et de Sports Sous-Marins (FFESSM).

Ce travail personnel a été élaboré à partir d'un thème transversal choisi avec les encadrants de la Commission départementale de biologie du Vaucluse. Il a impliqué une recherche spécifique dans des ouvrages et revues (cités en bibliographie) et repose ainsi, par convention, essentiellement sur une compilation. C'est dans ces limites qu'il convient de prendre les informations contenues dans ce mémoire.

INTRODUCTION

Qu'est-ce qui agit sur le déterminisme sexuel des organismes marins ?
Pourquoi un certain nombre d'entre eux changent-ils de sexe au cours de leur existence ?

Trois étonnements ont été à la base de l'intérêt porté à ce sujet.

- 1 L'étonnement du plongeur débutant face à un gros mérrou, surtout lorsqu'il apprend qu'il ne peut être qu'un mâle.

- 2 Jean-Marie Pelt, biologiste "terrestre" (professeur et vulgarisateur) (1), à qui l'on demandait, lors d'un séminaire de responsables politiques et religieux, de définir ce qui est "naturel" du point de vue des moeurs sexuelles, répondra que dans la nature existent toutes les combinaisons possibles : il n'y a pas UNE forme de sexualité plus "naturelle", mais une multiplicité.

Et si certains considèrent quelques comportements de mammifères supérieurs comme "antinaturels", dans le monde végétal et également "parmi les animaux marins, la transsexualité est monnaie courante, notamment chez les poissons, qui sont pourtant très évolués et donc relativement proches de nous", précise par ailleurs un autre professeur de biologie, Steven Weinberg (2). A ce jour, des études détaillées ont révélé que le changement de sexe constitue **la norme** pour beaucoup de poissons.

(1) cf. Jean-Marie PELT, « La plus belle histoire des plantes », Seuil, 1999.

(2) Steven WEINBERG, « Vie Océane (Les jardins du cinquième jour) » Nathan, 1994.

3 - Exemple classique de dimorphisme sexuel, **la bonellie** (*Bonellia viridis*) va nous servir comme détour pédagogique pour amener à la compréhension d'un processus. Celui-ci se révélera contenir une condition de base des mutations sexuelles, qui va ainsi **agir** en amont sur le déterminisme sexuel.

Le plongeur aperçoit, dépassant d'un rocher, un long filament vert se terminant de façon bifide, un peu comme la langue d'un serpent. Par curiosité ou par jeu, il le touche, mais ce ver échiuride méditerranéen n'apprécie pas : il se rétracte immédiatement sous son caillou. Il s'agit en fait de protéger la mince trompe rétractile, dont la longueur peut dépasser 1,5 mètre, d'un animal possédant un corps vert foncé, de la taille et de la forme d'une prune, qui vit caché en général dans une fente de roche.

Avec le bout fourchu de sa trompe, le ver cherche sa nourriture à la surface du sédiment, en palpant le sol, microorganismes ou matières organiques d'origines diverses qui seront enrobés de mucus et transportés à l'aide de cils, remontant la trompe jusqu'à la bouche pour être ingérés.

L'animal qui vient d'être décrit est la femelle. Car les mâles sont des animaux minuscules, petits organismes ciliés de un à deux millimètres de long, qui vivent aux dépens de la femelle à l'intérieur même de ses organes, et que l'on a d'abord pris pour des parasites. Ils ne vont pas jusqu'à lui ronger les entrailles : leur tube digestif a régressé, et à l'endroit où devrait se trouver une bouche, s'ouvre l'orifice génital. Ils ne possèdent ni trompe, ni intestin, se réduisent aux seuls testicules et ne servent qu'à la reproduction.

Chaque femelle a ainsi son "**harem**" interne, qui peut atteindre une vingtaine de mâles nains; on a même trouvé une femelle qui régnait sur quatre-vingts mâles !

Ainsi, c'est toujours la femelle de l'espèce que l'on voit dans l'eau.

Toutefois, c'est la façon surprenante dont les sexes se différencient qui nous intéresse ici. Les oeufs, après fécondation, donnent naissance à des larves libres qui sont sexuellement indéterminées. Ces larves nagent quelques temps, puis descendent vers le fond.

Lorsqu'une larve tombe sur le sol, s'il n'y a "personne", elle va chercher à se réfugier dans une anfractuosité où elle se fixera sur un support quelconque et deviendra une grande bonellie **femelle**, mûre au bout de deux ans.

En revanche, si elle tombe sur le corps d'une femelle adulte (ou à proximité), des processus hormonaux que cette dernière porte, font évoluer cette larve en mâle nanifié. Elle est généralement ramassée par la trompe de la femelle et sera ingérée au même titre qu'une particule alimentaire, deviendra mâle mûr en deux ou trois jours, et passera de l'oesophage à l'utérus de la femelle dans le mois qui suit.

Si on enlève une larve fixée à sa femelle avant son développement complet, on obtient un intersexué.

Ainsi, les individus à l'état larvaire possèdent à la fois des caractères mâles et femelles. Le sexe des larves n'est pas déterminé par des chromosomes, mais dépend du hasard de la rencontre, c'est-à-dire de **l'environnement social** dans lequel elles tombent (présence ou non de femelle).

Des caractères des deux sexes étant présent chez le même individu dès le départ, il s'agit alors d'un processus de choix sexuel (assez proche de celui d'une mutation sexuelle, mais en plus simplifié), puisque l'on passe d'un stade indifférencié (mixte, bisexué), à un stade sexué défini.

Le point important -que l'on retrouvera chez tous les organismes opérant des mutations sexuelles- est que, **avant la maturation sexuelle, les deux sexes sont déjà présents ensemble** chez un individu. Dans le cas de la bonellie, un seul se développera. Dans d'autres cas, ils se développeront et arriveront à maturité l'un après l'autre.

Il n'y a donc pas transformation d'un sexe en un autre, mais développement des caractères de l'un **ou** de l'autre, ou bien de l'un **après** l'autre. Ce sont des hermaphrodites, dès le début de leur vie.

hermaphrodite (n.m. et adj.)

latin *hermaphroditus*, du nom grec d'un personnage mythologique androgyne (grec : *andros* [homme, mâle], *guné* [femme, femelle]), fils/fille d'Hermès (Mercure) et d'Aphrodite (Vénus).

Le mythe d'Hermaphrodite est raconté par Ovide dans le livre IV des « Métamorphoses » :

le fils d'Hermès et d'Aphrodite voit, lorsqu'il a quinze ans, la nymphe Salmacis le convoiter furieusement et finir par s'agréger à lui, formant un hybride de femme et d'homme, image de la bisexualité.

Le transsexualisme est illustré par un autre mythe de l'Antiquité, celui de Tirésias, devin aveugle, où celui-ci rencontrant un couple de serpents enlacés, frappant d'abord la femelle, prend son genre, puis frappant le mâle, est à nouveau métamorphosé.

Enfin, Platon, dans "le Banquet", suppose que les premiers hommes étaient des hermaphrodites.

*En botanique, se dit des espèces végétales où le même sujet porte les fleurs mâles et femelles **ou** dont les fleurs sont hermaphrodites elles-mêmes (c'est-à-dire que la même fleur porte les organes femelles [pistil] et mâles [étamines]). Là aussi, une plante où le pistil et les étamines arrivent simultanément **ou** successivement à maturation est hermaphrodite.*

En zoologie, se dit des espèces animales portant à la fois les gonades mâle et femelle. De nombreux invertébrés sont hermaphrodites : limaces de mer, certaines huîtres, sangsues (mais aussi, escargots, ver de terre). De même, chez les vertébrés, certains poissons possèdent simultanément des organes mâles et femelles.

**PREMIERE PARTIE : LES DIFFERENTES FORMES
D'HERMAPHRODISME**

La biologie est étymologiquement une science, un discours sur la vie.

Or, la vie est confrontée à un problème primordial : celui de la perpétuation des espèces.

Pour ce faire, la multiplication des organismes vivants va reposer fondamentalement sur deux types de processus : la **reproduction asexuée** qui consiste en une simple division s'opérant à partir d'un seul individu de base -l'individu procréateur-, et la **reproduction sexuée** qui implique la rencontre de deux genres de gamètes (gamète mâle et gamète femelle), signifiant une distinction entre deux individus aux sexes différents (remarquons que sexe provient du latin *sexus* : **séparation, distinction**). Les gamètes sont produits exclusivement dans les glandes sexuelles (ou gonades) : ovaires et testicules.

La plupart des espèces animales est gonochorique : les sexes sont séparés. Les glandes génitales élaborant les gamètes sont portées par des sexes différents ; les individus sont déterminés génétiquement; ils naissent mâle **ou** femelle et ne peuvent changer de sexe.

Mais, "le sexe n'est pas déterminé par la présence exclusive de gènes d'une certaine catégorie sexuelle, **mais par une certaine proportion** entre les gènes de l'une et de l'autre catégorie". (1)

Aussi la séparation des sexes n'est pas toujours simple et nette. Il existe des individus **hermaphrodites**, capables de produire **à la fois** des gamètes mâles et des gamètes femelles, **ou bien** qui passent **alternativement** d'un sexe à l'autre.

(1) Jean ROSTAND, *Idées nouvelles de la génétique*, P.U.F., 1941.

(Notons que la psychanalyse, avec Freud, a montré que le psychisme humain était fondamentalement intersexué, c'est-à-dire marqué par l'existence de caractères des deux sexes chez le même individu).

Ainsi, lorsqu'ovaires et testicules sont réunis chez le même individu, il y a hermaphrodisme. Dans ce cas, un individu possède des glandes génitales complexes, bivalentes. Ce sont des ovotestis, composés d'une partie femelle donc ovarienne et d'une partie mâle donc testiculaire.

Or, ces parties mâles et femelles peuvent se développer côte à côte sur le même individu.

Si les deux gonades fonctionnent simultanément, arrivant à maturité en même temps, il y a **hermaphrodisme simultané** (ou synchrone).

Si l'une des gonades arrivent à maturité avant l'autre (l'animal sera d'abord mâle, puis femelle -ou inversement-), il y a **hermaphrodisme successif** (ou séquentiel). (1)

(Certains auteurs emploient le terme de transsexualisme. Sans vouloir entrer dans ce débat, notons que la transsexualité indique le *passage* (du latin trans-) d'un individu d'un sexe à l'autre, alors que l'hermaphrodisme précise que testicules et ovaires sont *réunis* dès le départ chez le même individu et qu'ils vont se développer soit simultanément, soit successivement).

(1) *Cet hermaphrodisme est dit **primaire ontogénique**, car il est mis en place au cours du développement embryonnaire ou peu de temps après l'éclosion. Il existe un autre hermaphrodisme, dit **secondaire**, créateur d'un superorganisme androgyne au sens de Platon. C'est le cas des Céратиidés, poissons des profondeurs :Haplophryne mollis, Caulophryne polynema, Céратиас holboelli ...*

Ces poissons seraient mythologiquement et étymologiquement les seuls vrais hermaphrodites, car ce superorganisme naît de l'union et de la fusion par greffe d'un (ou de plusieurs) mâle(s) et d'une femelle, tout comme le fils d'Hermès et d'Aphrodite fusionna avec Salmacis.

Aussi, chez les espèces où s'opère une inversion sexuelle, il y aura des :

- hermaphrodites **protogynes** (ou protogyniques, ou protérogynes, ou protérogyniques), d'abord femelle, puis mâle; (1)
exemple : mérrou, beaucoup de labridés, les anthias.

- hermaphrodites **protoandres** (ou protandres, ou protoandriques, ou protandriques), d'abord mâle, puis femelle;
exemple : saupes, poissons-clowns.

Et n'oublions pas, même s'il n'y a pas passage d'un sexe à un autre, des hermaphrodites **synchrone**s (ou simultanés), dont les individus sont à la fois femelles **et** mâles;
exemple : les serrans. (2)

L'hermaphrodisme, bien que plus archaïque, reste très répandu, principalement dans le règne végétal, notamment chez les plantes à fleurs terrestres, qui peuvent développer côte à côte les organes mâles et les organes femelles.

Quelques espèces ajoutent à l'hermaphrodisme **l'autogamie**, c'est-à-dire le pouvoir de se féconder eux-mêmes. C'est le cas des serrans, mais aussi celui, visuellement plus étonnant, de certains mollusques opisthobranches, communément appelés "nudibranches" ou limaces, capables de se féconder mutuellement en se mettant tête-bêche.

(1) **proto-**, du grec *prôtos* : "premier, primitif". Désigne un stade antérieur.

(2) Si on fait une coupe dans un ovotestis de serran, les grosses cellules constituent la partie ovarienne, les petites cellules, la partie testiculaire.

Enfin, on parlera d'un hermaphrodisme **juvénile** (ou hermaphrodisme rudimentaire) lorsque les jeunes immatures développent des glandes sexuelles ambivalentes, et où des structures mâles et femelles en évolution seront observables, **mais ne dureront pas**, le passage au stade adulte étant marqué par une différenciation mâle ou femelle (exemple : les dentis). (C'est le processus que l'on peut placer juste après l'hermaphrodisme "larvaire" de la bonellie ...).

Cependant, dans beaucoup de cas, il serait plus exact de parler **d'hermaphrodisme avec transsexualisme potentiel**, car il y a bien juxtaposition, - non pas temporaire mais définitive d'organes mâle et femelle chez le même individu, **mais** la plupart des individus ne changeront pas de sexe : tous naîtront, par exemple femelles, puis seulement un petit nombre d'entre eux se transformeront en mâles, les autres restant femelles (exemple : les Barbiers).

On aura ainsi une partie de la faune sous-marine à la détermination sexuelle extrêmement labile : peu stable et **susceptible** de changement durant la vie de l'individu.

Une précision, toutefois : la transformation mâle/femelle (ou inversement) est irréversible : de mâle, on ne devient femelle qu'une fois, et on le reste.

A présent, développons quelque peu les trois formes d'hermaphrodisme.

§ 1 - Les hermaphrodites protogynes.

10% des familles de poissons sont hermaphrodites,
9% sont des transsexuelles protogyniques.

En Méditerranée, c'est le cas de trois espèces de *mérus*, de deux sortes de *badèches*, des *pagres*, de quatre espèces de *pageots*, de *l'oblade*, de la *mendole*, des *girelles* et du *barbier*.

Le transsexualisme se développe également dans la zone tropicale : il se rencontre principalement chez les Labridés, Sparidés, Serranidés, Scaridés et Anthiidés. (Un exemple de grand labre mâle des mers tropicales est la girelle à tête bleue, "*Thalassoma bifasciatum*").

L'hermaphrodisme protogyne ne concerne pas uniquement les poissons de mer : on le rencontre aussi chez des *poissons d'eau douce*, tels les anguilles symbranches. Ces poissons tropicaux, capables de vivre sur terre pendant un temps assez long (jusqu'à six mois) grâce à leurs branchies fusionnées (= symbranches) hautement vascularisées, commencent leur vie en tant que femelles; cela dure quatre ans; puis, ils changent de sexe pour jouer le rôle de mâles.

§ 2 - Les hermaphrodites protoandres.

1% des poissons seulement est transsexuel protoandrique : les *daurades* (la grise, "Spondylionema cantharus", ou la royale, "Sparus aurata"), les cinq espèces de *sar*, la *bogue*, le *marbré* et la famille des *poissons-clowns* (les vingt-sept espèces); également, l'amphiprion à queue jaune (*Amphiprion clarkii*).

Beaucoup de *poissons abyssaux*, comme certains Stomiiformes peuvent changer de sexe. Les genres « Gonostoma » et "Cyclothone" comprennent des espèces qui commencent leur vie en tant que mâles, puis se transforment en femelles.

D'autres organismes remarquables sont protoandres :

* la *crevette-barbier* de Méditerranée (ou crevette carnivicole rouge, « *Lysmata seticaudata* »); c'est celle qui s'occupe du nettoyage des murènes et congres (et également des blennies, gobies, divers serrans, mérours ...).

* certaines *étoiles de mer*, comme l'aspérine pentagonale (*Asterina gibbosa*), petite étoile commune de nos côtes; lors de la reproduction, il n'est pas rare de voir plusieurs mâles entourer la même femelle.

Et aussi l'étoile d'Hurghada (*Fromia ghardaqana* ou *Fromia ghariagama*), rouge avec des points blancs ou bleu clair, assez petite (jusqu'à sept centimètres), que l'on trouve en Mer Rouge et Océan Indien.

§ 3 - Les hermaphrodites synchrones.

L'hermaphrodisme simultané (où les deux partenaires sont mâles et femelles sexuellement actifs simultanément) est relativement rare.

Les *serrans-écriture* (*Serranus scriba*), comme son cousin le saran ou serran chevrette (*Serranus cabrilla*) sont des hermaphrodites synchrones : êtres bisexués simultanés, vivant en couple monogame, au comportement territorial exacerbé.

Comme les Serranidés du genre "*Hypoplectrus*", ils possèdent un organe sexuel qui peut produire à la fois le sperme et les ovules. Les couples pratiquent la fécondation croisée; les oeufs d'un des partenaires du couple sont fécondés par le sperme de l'autre, et inversement.

Le serran arlequin (*Serranus tigrinus*) illustre également aux Antilles ce type d'hermaphrodisme. Tous les spécimens adultes ont sensiblement la même taille et portent la même livrée. Chaque individu est femelle à 85% et mâle à 15 %.

Enfin, la plupart des **nudibranches** (comme la limace de Méditerranée « *Hypselodoris webbi* ») possède la capacité de s'autoféconder **ou** de s'entreféconder avec le partenaire de rencontre.

**DEUXIEME PARTIE : LES CAUSES
TROIS GROUPES D'HYPOTHESES,
non exclusives les une des autres**

A - L'âge et la taille.

Devrait-on dire l'âge **ou** la taille ? Ces deux facteurs seraient-ils différents ? Il semble que cela soit le même facteur : en vieillissant, l'animal grossit et grandit. Aussi, groupons-nous âge, poids et taille en privilégiant le vieillissement de l'individu.

a) - Chez les **hermaphrodites protogynes**, les femelles (ou une partie d'entre elles) vont changer de sexe en grandissant et devenir mâles.

C'est le cas des **mérous**. Le mérou brun (*Epinephelus marginatus*), lorsqu'il atteint la maturité sexuelle, à l'âge de cinq ans, mesure alors 40 cm. environ, pèse 3 kg. et est d'abord femelle (avant, il était jeune immature).

Il deviendra mâle en vieillissant et grossissant, à un âge variable selon les individus, le plus souvent vers l'âge de **douze ans**. Mais cet âge peut fortement varier : entre 14 et 17 ans, voire certains auteurs élargissant la fourchette à 7 et 18 ans. A 12 ans, il a une taille de 70 à 90 cm. environ, correspondant à près de 10 kg.

Sa longévité serait de 40 à 50 ans; il peut atteindre une taille respectable de 1,5 mètre pour un poids de 35/40 kilos.

Ces espèces sont polygynes. Elles connaissent soit des groupes de plusieurs mâles âgés, dominant de jeunes femelles, comme les mérous, soit un mâle régnant sur quelques femelles (deux à quatre), comme les poissons-rasoirs.

Cet hermaphrodisme successif protogyne est le cas de nombreux **labridés** qui sont d'abord femelles avant de devenir mâles, à partir d'un certain stade de croissance (âge/taille).

Chez le **crénilabre paon** (*Symphodus /Crenilabrus/ tinca*), appelé aussi crénilabre tanche, qui atteint sa maturité sexuelle à 2 ans, l'inversion intervient vers la 3ème année. Sa longévité est de 14/15 ans, pour une taille maximum de 45 cm.

Le **crenilabre cendré** (*Symphodus /Crenilabrus/ cinereus*) atteint sa maturité sexuelle à 1 an et 4cm.. Un an plus tard, pour une taille de 7 cm. environ, il se transforme en mâle. La longévité de ce poisson est de 5 à 6 ans.

La **coquette**, ou petite vieille, labre mélé (*Labrus bimaculatus*) est mature à 2 ans et 16 cm. environ; elle opère sa mutation sexuelle à 4/6 ans. La longévité de cette espèce peut atteindre 17 ans.

Le **crenilabre de Roissal** (*Symphodus roissali*) ou crénilabre à cinq taches (*Crenilabrus quinquemaculatus*) parvient à la maturité sexuelle à l'âge d'1 an, sa taille étant alors d'environ 5/7 cm. Il peut vivre environ 8 ans.

Le **merle** (*Labrus merula*) : les petits sont femelles, l'inversion s'opérant vers 4 ans. C'est le mâle, gros individu d'une cinquantaine de cm., pouvant être bleu sombre, aux nageoires bordées de bleu clair, qui prépare le nid au printemps à 25 mètres de fond.

La **girelle** (*Coris julis*) est femelle jusqu'à 18 cm., puis mâle (jusqu'à 25 cm.). S'enfouissant comme elle dans le sable, le **rason** (*Xyrichtys novacula*) est hermaphrodite. Comme le **pageot commun** (*Pagellus erythrinus*) qui connaît une inversion sexuelle vers 3 ans.

Si l'on quitte la Méditerranée pour les mers chaudes, **l'empereur bossu** (*Monotaxis grandoculis*) ou daurade tropicale, à la grande tête avec de gros yeux, que l'on rencontre de la Mer Rouge au Pacifique, sera notre dernier exemple de changement de sexe femelle à mâle, au cours de son existence, en vieillissant.

b)- La daurade (dorade) et le sar sont les représentants bien connus d'une des plus grandes familles de poissons : les sparidés. Ce sont, à l'inverse des précédents (mérus, etc.) des **hermaphrodites protoandres**, dont les mâles vont se transformer en femelles en prenant de l'âge.

La **daurade royale** (*Sparus aurata*), devient femelle après ses trois premières années d'existence, à environ 30 cm. pour près de 3 kg.

Les jeunes **sars** (les espèces du genre *Diplodus*) sont mâles jusqu'à 4 ans. Ils vivent en bancs, menés par quelques vétérans, que l'on retrouve parfois vivant en vieille ermite dans une cavité obscure.

Vie en bancs également pour les **saupes** (*Sarpa salpa*) qui atteignent leur maturité sexuelle lorsqu'elles mesurent 20 cm. environ, mais qui pourront dépasser 50 cm. de longueur.

Certains **mollusques** changent de sexe aussi avec l'âge (patelles, huîtres, crépidules, coques, peignes).

Parmi les deux espèces principales d'huîtres, **l'huître plate** ou huître commune, espèce presque anéantie vers 1920 à la suite d'une maladie et subsistant en petite quantité dans la région de Marennes, est hermaphrodite protoandre. (L'autre espèce, l'huître creuse est unisexuée).

Autre mollusque gastéropode amené accidentellement au siècle dernier en Europe par des navires d'Amérique du Nord (elle a été introduite avec des huîtres) et devenant gênante dans les élevages d'huîtres par les dégâts qu'elle fait dans les parcs : la **crépidule** (*Crepidula fornicata*) .(1)

Ces animaux vivent fixés sur le rocher, les huîtres, les moules ou les cailloux. Ils sont en groupes et forment des chaînes de plusieurs individus, vivant les uns sur les autres, par ordre de taille décroissante.

 (1) *En latin, fornix signifie "arche, voûte"; Linné choisit ce nom pour rappeler la forme arrondie du coquillage (et non les activités pratiquées dans les chambres voûtées des sous-sols romains ...).*

Ceux qui sont en bas sont les plus vieux, les plus gros, de sexe femelle; ceux qui se trouvent en haut, des jeunes de petites tailles, sont d'abord mâles et deviendront femelles avec l'âge et en grandissant. Pour les individus du milieu de la pile, l'inversion sexuelle n'est pas encore complète : ils sont hermaphrodites, en train de passer du sexe mâle au sexe femelle.

Ce système est très bien organisé. La crépidule vit plutôt dans la vase, mais doit s'accrocher à un support ferme : le coquillage qui fonde une pile, se fixe sur un caillou ou une coquille.

Ce coquillage fondateur dispose d'un mécanisme qui lui permet d'attirer activement les larves planctoniques de crépidule en cours de métamorphose arrivant à la surface de l'eau (cette attraction résulte vraisemblablement de la sécrétion d'une substance chimique particulière, une phéromone).

Le coquillage fondateur d'une pile grandit rapidement et se transforme en femelle tandis que le jeune au-dessus de lui devient automatiquement mâle. Cette union reste stable pendant un certain temps, mais finalement, le mâle **grandit** et se transforme en femelle.

Ce couple de femelles attire ensuite de jeunes crépidules qui deviennent vite des mâles, la base de l'édifice étant toujours assurée grâce à leur taille, par les grosses femelles.

La pile grandit et, quand elle est de dimension respectable, le nombre de coquillages et la proportion de mâles et de femelles se stabilisent, ceci nous introduisant au facteur suivant.

B - L'organisation sociale du groupe.

Chez le mérrou méditerranéen (*Epinephelus marginatus*), l'inversion sexuelle ne dépend pas uniquement de la taille et de l'âge, mais également de la structure du groupe, notamment de la densité de la population.

Il s'agit souvent de **répondre au déséquilibre permanent du sex-ratio** (rapport entre le nombre d'individus mâles et femelles) entraîné par une chasse et une pêche intensives, puisque tous les individus de grande taille, principalement recherchés, sont des mâles.

Ainsi, si chaque espèce transsexuelle est déterminée **génétiquement** dans son mode de reproduction (d'où le rôle de l'âge, la taille, le poids), l'évolution individuelle, le moment de la transformation sexuelle pour un individu particulier, sont conditionnés par les **relations sociales** (1) internes au groupe (et/ou les contraintes du milieu, comme nous le verrons après).

a)- Parmi les **hermaphrodites protogynes**, certains poissons vivent dans un groupe dominé par un seul mâle, entouré de son "**harem**". C'est le cas du **barbier** (*Anthias anthias*), que l'on rencontre en Méditerranée, mais qui a aussi un cousin tropical.

Même s'il règne un apparent désordre dans les bancs parfois très larges de barbiers (ils méritent leur surnom de "moineaux de récifs"), la vie en groupe de ces animaux est soumise à des lois très strictes.

Chaque mâle, que l'on reconnaît à ses nageoires ventrales bleues et jaunes, occupe un territoire qu'il défend et qu'il partage avec son harem (la femelle est de taille et masse sensiblement inférieure à celles du mâle) et quelques poissons juvéniles.

(1) social , du latin *socialis* : "capable de vivre en groupe, en compagnie, en communauté -le groupe étant conçu comme une réalité distincte-" . On peut parler de "société" animale. « Humaine ou animale, une société est une organisation; elle implique (...) généralement une subordination d'éléments les uns aux autres », Bergson.

Au sein du groupe de femelles, une **hiérarchie** très précise s'établit. En dessous du mâle, il y a une femelle **dominante**, la "favorite" ou "reine", qui est la plus forte, car plus âgée et plus grande. Elle est suivie d'une autre femelle soumise au mâle et à la "favorite", mais dominante à son tour toutes les autres. Ainsi, chaque femelle barbier fait partie d'un harem au sein duquel elle doit défendre son rang. Et la dernière femelle de cette hiérarchie doit subir les coups de museau et autres agressions de tous les poissons du groupe.

Si le mâle dominant disparaît (capture, mort ...). c'est la femelle dominante, la favorite, qui le remplacera, changeant alors de sexe et devenant mâle en quelques jours. Elle laisse sa place à la femelle suivante, qui devient ainsi à son tour "reine". Toutes les autres femelles montent d'une marche sur l'échelle hiérarchique.

En fait, toutes les femelles restent femelles sous l'influence **des hormones sécrétées par le stress d'être dominé**. Mais dès que le mâle dominant disparaît, la femelle favorite n'est plus stressée et son équilibre hormonal évolue. En l'espace de quelques jours, sa taille et sa coloration changent, ses ovaires s'atrophient, ses testicules grandissent et deviennent fonctionnels : la femelle s'est transformée en mâle.

L'observation a montré que sur les millions de barbiers qui fréquentent, dans les mers chaudes, les récifs corraliens, seulement 10 à 15 % sont des mâles.

Un groupe de vingt femelles et de deux mâles a été étudié en **laboratoire**. Les deux mâles règnent sur leur harem pendant plusieurs mois, sans qu'aucun changement de comportement ni de morphologie n'indiquât un début de transsexualité, même lorsque les mâles furent isolés des femelles par une vitre. Le stimulus qui génère la mutation sexuelle est purement **visuel**, aucune phéromone, substance sexuelle odoriférante, n'intervient dans ce processus.

Et c'est seulement après avoir enlevé les deux mâles de l'aquarium que l'une des femelles se mit à grossir et prit les couleurs de la livrée habituelle des mâles. Deux semaines plus tard, la transformation sexuelle était achevée.

D'autres poissons ont les mêmes fonctionnements sociaux, comme les **gobies** (le genre *Gobius*), qui eux aussi sont surtout des femelles, les adultes ne changeant qu'occasionnellement de sexe pour devenir des mâles et féconder les centaines d'oeufs pondus par plusieurs femelles, avant de surveiller ceux-ci. On peut également citer le **poisson nettoyeur commun** (*Labroides dimidiatus*), petit labre de l'Indo-Pacifique, et le **labre à tête bleue** (*Thalassoma bifasciatum*) de la mer des Caraïbes.

b)- Parmi les **hermaphrodites protoandriques**, les **poissons-clowns** (*Amphiprion bicinctus*) de la Mer Rouge et de l'Indo-Pacifique, vivent en couple dans une anémone de mer (d'où leur nom également de poissons-anémones).

Chaque couple comporte une **grande femelle dominatrice** et un petit mâle dominé. Il s'agit de couple monogame, où les partenaires sont fidèles jusqu'à la mort et où le rôle de chacun est bien défini : la femelle dépose la ponte, le mâle la garde.

Mais généralement, c'est plutôt toute une famille de poissons-clowns qui règne sur une anémone, trouvant au milieu des tentacules urticants un abri efficace. Autour du couple, on rencontre des juvéniles, jeunes immatures, et des mâles subadultes (ou "sous-adultes"). Ces derniers sont des mâles arrêtés dans leur développement. Chez eux, le processus qui aboutit à la formation des spermatozoïdes, la spermatogenèse, est bloqué.

A l'inverse du barbier, lorsque la femelle dominante disparaît (mort...), le mâle de son couple grossit, grandit et se transforme - quatre semaines (1) sont nécessaires à cette transformation- en puissante femelle: les ovocytes (2) de leurs glandes sexuelles deviennent mûres et les tissus testiculaires disparaissent.

Lorsque la transformation du mâle dominant en femelle est accomplie, le plus agressif des mâles subadultes libère sa potentialité de mâle dominant et forme ainsi un nouveau couple avec la nouvelle femelle dominante.

 (1) *le passage au stade femelle est plus ou moins rapide selon l'espèce : deux mois pour l'Amphiprion akallopisos.*

(2) *ovocyte, n.m. : gamète femelle (= ovule) formée dans les ovaires. L'oeuf est un ovocyte fécondé.*

Ainsi, tant que le groupe social est en équilibre, la femelle dominante bloque toute évolution sexuelle, par sa pression agressive. C'est la modification des rapports sociaux de dominance qui permet la réactivation des mécanismes hormonaux. A la disparition de la femelle, un mâle s'est transformé en femelle et le plus agressif des immatures est devenu un mâle actif.

Cette inversion sexuelle est un phénomène physio-éthologique (1), car ce sont les paramètres organisationnels du groupe, bref le déterminant social qui le conduit.

Le transsexualisme est une réponse adaptative efficace : il permet d'équilibrer le sex-ratio très rapidement, en fonction des nécessités du milieu et de l'évolution du groupe. Chez les poissons-clowns, les jeunes ne sont ainsi pas rejetés de l'anémone et contraint à une migration forcée, toujours dangereuse. Les adultes arrivent à maturité à la demande, en fonction des places disponibles et des besoins du groupe social.

(1) **physio-** : du grec *phusis*, "nature".

éthologie, n.f. : du grec *ethos*, "mœurs, caractères". Science des comportements des espèces animales dans leur milieu naturel (introduisant à la psychologie animale).

c)- Chez certaines espèces, cette maturation à la demande va résulter d'une dynamique complexe de la structure sexuelle d'une population. Il s'agit de **diandrisme**, ce qui signifie étymologiquement que nous allons découvrir des mâles de deux classes différentes qui cohabitent et cela selon un processus de transsexualisme particulier.

Par exemple, chez la **girelle commune** (*Coris julis*), les mâles ont deux origines. Les uns, dits *primaires* (ou parfois, "satellites"), sont des mâles gonochoriques, donc nés mâles définitifs, c'est-à-dire des individus dont le sexe est déterminé dès la mise en place des gonades. Les autres, les *secondaires* (appelés quelquefois, "super-mâles"), résultent d'une inversion sexuelle : ils ont commencé leur vie dans le genre femelle.

Les mâles gonochoriques ressemblent aux femelles, par contre les mâles secondaires sont parfois si différents que l'on a longtemps cru qu'ils n'étaient pas de la même espèce. Ainsi, la girelle, dans sa phase terminale de mâle secondaire, change de couleur et de forme pour devenir ce que l'on a appelé une « girelle royale » qui n'en reste pas moins une girelle commune mâle ...

Les deux types de mâles sont sexuellement actifs et rivalisent auprès des femelles. Chez la girelle commune, ce sont les mâles secondaires très agressifs et dominateurs qui fécondent la majorité des femelles (1). Parfois, un mâle primaire essaie de féconder des ovules. S'étant approché du territoire d'un mâle secondaire, ce mâle profite du fait qu'il a la même morphologie et la même robe que les femelles, pour venir près d'elles sans se faire remarquer et donc chasser par d'autres mâles. Le but de ces déguisés ou camouflés en femelle est de féconder une ponte malgré la présence d'un mâle dominant.

(1) Par contre, curieusement chez la girelle paon (*Thalassoma pavo*), ce sont les mâles gonochoriques qui assurent le plus fort pourcentage de fécondation.

De tels « travestis », sorte d'androgynes somatiques, sont signalés chez les Labridés, Gobiidés et Blennidés. Ils sont opérationnels et même pourvus de testicules plus gros que ceux des mâles dominants. Le bombement abdominal qui en résulte amplifie encore leur camouflage en les faisant ressembler à des femelles prêtes à pondre. Généralement, l'un d'eux va suivre un couple, et au moment de la ponte, lâcher furtivement dans l'eau une grande quantité de laitance (ce que lui permettent ses grands testicules).

Ainsi, pour contrer les efforts du mâle dominant, ces mâles primaires comptent-ils plus sur le volume de laitance que sur l'agressivité. C'est ce qui se passe également lorsque des mâles primaires et secondaires se retrouvent pour la reproduction dans des frais de masse.

Chez certaines girelles, comme la girelle à tête bleue (*Thalassoma bifasciatum*), lorsque le nombre de mâles primaires est élevé, ils peuvent se liguer pour éliminer le mâle secondaire dominant. Si ce dernier meurt, un mâle primaire devient dominant, ou plus étonnant encore, une femelle dominante change de sexe et s'empare du harem.

Ainsi, la présence, l'absence ou le nombre relatif de mâles primaires semblent liés à un ensemble complexe de facteurs comportementaux et démographiques, les transformations sexuelles résultant souvent d'une **modification de la structure de la population** (comme, par exemple, la disparition d'un ou plusieurs individus dominants).

Enfin, il existe des cas inverses où l'on pourrait avancer le terme de "digynisme" : par exemple, chez le marbré (*Lythognathus mormyrus*), tous les mâles sont identiques, alors qu'il existe des femelles primaires et secondaires.

C - Le milieu.

Le milieu aquatique dans lequel les organismes marins évoluent subit des variations qui peuvent influencer sur les hermaphrodismes; on peut en dégager trois types : la température, la salinité, la pollution.

a) – La température.

Revenons au mérou. Son inversion sexuelle, déjà liée à l'âge et à la taille, est fortement conditionnée par la démographie des populations.

Or, on a constaté qu'au-delà d'une ligne qui joindrait Barcelone à Porto-Vecchio puis Rome, les mérous rencontrés ne sont que des adultes de 10 à 20 kg. qui ne se reproduisent pas. En fait, ce sont des immigrants, venant du sud de l'Espagne et des pays du Maghreb, les frayères étant au sud de la Méditerranée et la reproduction ayant lieu en été, dans des eaux plus chaudes. De plus, depuis ces dernières années, et suite au **réchauffement** sensible de la Méditerranée, on signale en Algérie, Tunisie et sud de l'Espagne, des zones où s'accroît la densité de repeuplement.

Ainsi, le cycle de reproduction, comme c'est le cas également pour de nombreuses espèces, est calé de façon à ce que l'éclosion survienne en période d'eau chaude, ce qui donne aux jeunes un maximum de chances de survie, car ils grossiront plus vite qu'en hiver.

On sait qu'à l'approche de leur maturité sexuelle, les poissons, comme bien d'autres animaux, se mettent à la recherche de terrains de frais et de ponte appropriés. On peut relever de nombreux exemples des conditions particulières exigées selon les espèces.

Ainsi, certaines s'en tiennent très exactement la **température** de l'eau et ne frayent qu'à l'intérieur d'un empan (= intervalle, ampleur, envergure) de quelques degrés.

L'exemple de la girelle (*Coris julis*) (ou de la girelle-paon « *Thalassoma pavo*») est intéressant : en hiver, elle migre vers les profondeurs (-120 mètres) pour hiberner et pour ne réapparaître en surface littorale que lorsque la température de l'eau dépasse 16°. La reproduction aura lieu en été. Or, on a constaté que les femelles âgées se transforment en mâles, parfois sous l'influence de la température de l'eau.

Aussi, son transsexualisme n'interviendrait que pour réguler la population (sex-ratio : mâles/femelles) après l'hibernation et avant l'époque de reproduction : les oeufs (pélagiques) et les jeunes ont besoin d'eau chaude, et c'est l'augmentation de la température de l'eau qui déclencherait la mutation sexuelle.

Cette hypothèse est vérifiée chez certains Cichlidés (*Oreochromis sq.*) et Athérinidés (*Menidia sq.*), pour qui la température est déterminante : lorsqu'elle est basse, il apparaît essentiellement des femelles et à température élevée des mâles.

b) - La salinité.

Un autre facteur environnemental peut prendre part au déterminisme du sexe : la salinité de l'eau.

Par exemple, le sexe des civelles d'anguille est déterminé par cette caractéristique de l'eau : les civelles qui pénètrent en eau douce seront femelles ; si elles restent en eau salée, elles seront mâles.

Il semble que cela joue aussi pour la daurade royale (*Sparus aurata*), qui est capable de supporter de larges variations de salinité (on dit cette espèce « euryhalline », du grec *eurus* « large », *halos* « sel »). Ce poisson apprécie les zones d'estuaire et rentre en masse dans les étangs saumâtres au printemps. Or, elle pond de mars à avril.

C'est peut-être également le cas pour le flet (*Pleuronectes flessus*), espèce qui vit en permanence sur un flanc et qui apprécie des eaux à salinité variable : il pénètre dans les estuaires et, parfois même, remonte un fleuve en eau douce. L'existence de l'inversion sexuelle chez le flet figure dans plusieurs ouvrages, même si certains supports médiatiques ont semblé le découvrir en avril 1999, avançant la pollution des eaux comme cause (1).

c) - La pollution.

Le rôle des rejets industriels, voire pharmaceutiques (présence d'oestrogènes dans l'eau), reste à prouver.

Cependant, on sait que sous l'influence de l'étain-tributyle (T B T) contenu dans certaines peintures antifouling et qui interfère avec le système hormonal de certains **gastéropodes**, les femelles de « *Nucella lapillus* », d' « *Ocenebra erinacea* » et de « *Thais haemastoma* » peuvent développer des caractères mâles: c'est le "**pseudo-hermaphrodisme**", car ces individus mixtes, passant de femelle à mâle, deviennent stériles. Tout le long de nos côtes, certaines populations semblent désormais menacées de façon irréversible.

(1) Plusieurs chroniques écrites ou radiophoniques ont rendu compte d'un prélèvement en baie de Seine effectué par des chercheurs du laboratoire d'Ecotoxicologie de l'Université du Havre, où des flets en cours de mutation sexuelle ont été observés.

CONCLUSION

Quelles peuvent être les raisons évolutives qui font que certains individus connaissent deux vies sexuelles en une ?

Si le changement de sexe d'un organisme est un phénomène assez fréquent dans la nature, le mode de transformation le plus courant est la protoandrie (d'abord mâle et ensuite femelle), la protogynie étant moins fréquente. Comment expliquer cette différence ?

Une réponse peut- être trouvée avec l'explication du **modèle de la taille**.

Le succès reproductif des femelles est, de manière générale, contraint par la production d'un nombre limité de gamètes. Celui du mâle est limité par le nombre d'accouplements réalisés. Les mâles peuvent fertiliser un grand nombre d'oeufs. Les mâles (y compris ceux de petites tailles) produisent généralement un surplus de spermatozoïdes qui ne rencontrent jamais d'oeufs à fertiliser. Quant aux petites femelles, elles produisent moins d'oeufs.

Les *spermatozoïdes* sont des entités de petite taille, sans grande valeur, que des petites créatures fabriquent aisément en abondance : le spermatozoïde est une cellule qui ne comporte guère plus qu'un noyau contenant uniquement de l'A.D.N.

Les *ovules*, en revanche, sont des cellules de plus grande taille : elles comportent un cytoplasme (tout le reste de la cellule, à l'exception du noyau) où se trouvent des mitochondries (les centrales énergétiques de la cellule) et éventuellement des chloroplastes (qui assurent la photosynthèse chez les plantes) et tout ce que le zygote (oeuf fécondé) a besoin pour amorcer le processus de croissance embryonnaire. De plus, les ovules contiennent généralement les nutriments (les éléments nutritifs) indispensables aux premiers stades du développement de l'embryon.

Enfin, ce sont le plus souvent les femelles qui prodiguent les premiers soins aux oeufs fécondés, soit en les conservant à l'intérieur de leur corps pendant un certain temps, soit en assurant leur surveillance après la ponte.

Ces conditions concourent à sélectionner la solution suivante : des individus commencent leur vie comme petits mâles fonctionnels, puis deviennent femelles lorsque leur taille est suffisamment importante pour produire plus d'oeufs qu'un petit mâle ne peut en fertiliser. En l'occurrence, **la maximisation reproductive réside dans un couple formé d'une femelle de grande taille et d'un petit mâle.**

On observe toutefois une inversion de cette règle dans d'autres espèces où les prétendants mâles ont développé au cours de l'évolution certaines formes de combat pour conquérir et rester en possession des femelles (harem), puis parfois pour les protéger ainsi que les nids, les vainqueurs de la **compétition** étant les plus gros.

Dans ces circonstances, lorsque l'avantage est accordé aux mâles de grosses tailles, la bonne tactique reproductive est que l'on commence femelle pour finir chef de harem.

S'assurer une supériorité dans la lutte contre des rivaux ou dans le pouvoir de séduction exercé sur les femelles est un type de compétition qui requiert généralement un certain degré d'intelligence : l'individu qui exécute des actions aussi complexes doit posséder un éventail assez vaste de comportements caractérisés par une certaine souplesse. Nous trouverons donc souvent des mâles plus grands que les femelles chez des créatures dites supérieures, au cerveau plus développé.

Cette corrélation entre la complexité du comportement et le développement mental permet sans doute d'expliquer pourquoi, de tous les groupes où le nombre d'hermaphrodites séquentiels est important, seuls **les vertébrés ont plus fréquemment développé la protogynie** que la protoandrie.

Ainsi, l'étude de la plupart des poissons protogynes nous montre que le processus de transformation des femelles en mâles de plus grande taille est conditionnée par des impératifs comportementaux fondés sur la compétition entre mâles. La prédominance de la protogynie chez les poissons est le résultat d'un comportement évolué.

Reste une dernière question : pourquoi la majorité des organismes marins ne change-t-elle pas de sexe ?

N'est-ce pas dans le fait que le coût relatif du changement est élevé chez les transsexuels ? En effet, il implique des composantes comportementales, physiologiques, anatomiques, etc., et forme *un système complexe et fragile*. Pour l'évolution, il n'offre pas une alternative suffisamment puissante au système où chaque individu fait l'économie de ces bouleversements et reste toujours ou un, ou une.

Cependant, l'hermaphrodisme simultané (limace...) pourrait offrir des perspectives intéressantes. Ici, la nature "opte" pour un maximum d'efficacité. Avec une seule dépense d'énergie (et une seule rencontre), deux animaux sont fécondés simultanément, tout en profitant du grand avantage que la reproduction sexuée offre : la création de nouvelles combinaisons génétiques qui conduira à la variété indispensable au jeu de l'évolution.

Ainsi, ce qui peut étonner, puis passionner le biologiste amateur, c'est la diversité qu'il constate dans les solutions observées dans la nature pour répondre imaginativement aux problèmes rencontrés, en particulier, dans ceux concernant la reproduction.

La puissance créatrice de l'évolution développe des solutions diverses et complexes; elle n'est pas synthétique, mais accumulative.

GLOSSAIRE

androgynie : cf. page 7

autogamie : (n.f.) (du grec autos/soi-même, lui-même (opposé à un autre) et gamos/mariage, union).

Mode de reproduction par union des gamètes provenant du même individu, observé chez quelques protozoaires, surtout chez des végétaux (algues, champignons, certaines plantes supérieures dites autogames), plus rare dans le monde animal.

cf. page 11.

diandrie : (n.f.) (du grec dis- indiquant la séparation, la différence, et anēr, andros : homme, mâle, mari).

Espèces où les mâles se séparent en deux groupes différents.

gamète : (n.m.) (du grec gametê/époux, épouse, de gamos/mariage).

Cellule reproductrice sexuée, possédant la moitié des chromosomes des autres cellules de l'organisme et qui, en s'unissant à une cellule reproductrice de sexe opposé, forme l'oeuf, d'où sortira un nouvel être vivant.

gamète mâle animal : spermatozoïde (végétal : pollen),

gamète femelle animal ou végétal : ovule.

gonade : (n.f.) (du grec gonê/semence).

Organe qui produit les gamètes, dit aussi glande sexuelle ou reproductrice, glande génitale.

gonade mâle : testicule,

gonade femelle : ovaire.

Gonochorique : (n.m.) (du grec gonos, gonê/semence, germe, génération et khôrismos/séparation).

Séparation complète des sexes dans des individus distincts.

hermaphrodite : cf. page 7.

Ontogénèse : (n.f.) (du grec ontos/l'être, ce qui est, et genesis/génération, formation).

Développement de l'individu, depuis la fécondation de l'oeuf jusqu'à l'état adulte.

ovocyte : cf. page 23.

Ovotestis : (n.f.) (du latin ovum/oeuf et testis/testicule).

Glande génitale hermaphrodite contenant à la fois des éléments mâles et femelles.

Pélagique : (adj.) (du grec pelagos/haute mer).

Qui vit en pleine eau.

Opposé à benthique (grec benthos/profondeur) : organismes aquatiques vivant fixés au sol ou dans le fond sous-marin (benthos fixe ou sessile) ou bougeant sur le fond (benthos mobile ou vagile).

Voir également les définitions de certains termes au cours du texte ou en notes infra-paginales.

BIBLIOGRAPHIE

BAUCHOT M-L., PRAS A., Guide des poissons marins d'Europe, Delachaux et Niestlé, coll. Les Guides du Naturaliste, 1980.

CAMPBELL A.C., NICHOLLS James, Guide de la faune et de la flore littorale, Delachaux et Niestlé, coll. Les Guides du Naturaliste, 1986.

CARLES Jules, La Fécondation, PUF (QSJ), 1973.

CAULLERY Maurice, L'Embryologie, PUF (QSJ), 1949.

GALLIEN Louis, La Sexualité, PUF (QSJ), 1951.

GOULD Steven Jay, Le sourire du flamant rose, Réflexions sur l'histoire naturelle, Seuil, coll. Points Sciences, 1988.

GÖBTHEL Helmut, Guide de la faune sous-marine, la Méditerranée, Invertébrés et Poissons, Ulmer, 1996.

HARMELIN-VIVIEN Mireille et HARMELIN Jean-Georges, Guide des poissons de la Méditerranée, Delachaux et Niestlé, 1994.

HARMELIN Jean-Georges, VACELET Jean, PETRON Christian, Méditerranée Vivante, Glénat, 1987.

HAYWARD Peter, NELSON-SMITH Tony, SHIELDS Chris, Guide des bords de mer, Delachaux et Niestlé, coll. Les Compagnons du Naturaliste, 1998.

MOJETA Angelo, GHISOTTI Andréo. Flore et faune de la Méditerranée Solar, coll. Guide vert, 1996.

MUUS B.J., DAHLSTRÖM P., Guide des poissons de mer et pêche, Delachaux et Niestlé, coll. Les Guides du Naturaliste, 1988.

PELMA Paul, Rêves de pieds-lourds, UGER, 1991.

PANAFIEU Jean-Baptiste de (textes), Le monde sous-marin, Gallimard Jeunesse, 1996.

PARLE Christine et Lionel, Guide des poissons coralliens des Antilles, éditions PLB, 1996.

PAXTON John R. et alii, Les poissons, Encyclopédie des animaux, Bordas, 1995.

PELT Jean-Marie, La plus belle histoire des plantes, Seuil, 1999.

ROSTAND Jean, Idées nouvelles de la génétique, PUF, 1941.

SIMEONIDIS Dino, Guide de la faune et de la flore sous-marine du bassin méditerranéen, Delachaux et Niestlé, 1995.

WEINBERG Steven, Découvrir la méditerranéen Nathan, 1992/1998.
Découvrir la mer Rouge et l'océan Indien, Nathan, 1996.
Vie océane, les jardins du cinquième jour, Nathan, 1994.

REVUES

Apnée, hors-série n°3, La vie dans les océans, 1992.
hors-série n°5, Poissons et Crustacés, 1994.
hors-série n°6, Votre guide sous-marin, 1995.

La Recherche n°309, mai 1998, « Rencontre avec le quatrième sexe. Les métamorphoses sexuelles des poissons », article de Stéphane DELIGEORGES.

Océanorama, n°28, Décembre 1997, Institut Océanographique Paul Ricard, « Heureux comme un poisson dans l'eau. Une réalité ? » article de Jean-Pierre QUIGNARD, Laboratoire d'Ichtyologie Université Montpellier II.

Plongée Poisson Passion, n°3, octobre-novembre 1997, « Une sexualité de tous les possibles », article de Jean-Pierre SAUNIER.

SOMMAIRE

Avant-propos	2
Introduction	3
Première partie : les différentes formes d'hermaphrodisme	8
§ 1 - Les hermaphrodites protogynes	13
§ 2 - Les hermaphrodites protoandres	14
§ 3 - Les hermaphrodites synchrones	15
Deuxième partie : les causes - Trois groupes d'hypothèses (non exclusives les unes des autres)	16
A - L'âge et la taille	17
B - L'organisation sociale du groupe	21
C - Le milieu	27
a) la température	
b) la salinité	28
c) la pollution	29
Conclusion	30
Glossaire	34
Bibliographie	35