

GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS DE *SPHAEROMA SERRATUM* (F.)

III. - Comparaison des populations mères et des populations filles pour les Sphéromes du Cotentin

par

Charles Bocquet, Robert Lejeuz et Georges Teissier
Facultés des Sciences de Caen et de Paris.

Résumé

Il est possible de comparer, chez les Sphéromes, la structure génétique d'une population mère et d'une population fille, en dénombrant les diverses catégories phénotypiques de l'ensemble des jeunes nés, au laboratoire, de femelles fécondées récoltées dans la nature. Malgré certaines difficultés, imputables vraisemblablement à des imperfections de l'échantillonnage lors de la récolte des parents, il a pu être montré, pour trois populations du littoral du Cotentin, que l'élimination au hasard de 95 p. 100 des individus entre le moment de la sortie du marsupium et la période de reproduction, pouvait suffire à maintenir, d'une génération à la suivante, la stabilité génétique de la population des reproducteurs.

INTRODUCTION

La comparaison d'échantillons de populations naturelles de *Sphaeroma serratum*, prélevés à une dizaine d'années d'intervalle dans des stations demeurées inchangées, nous a montré que certaines populations de cet Isopode Flabellifère avaient présenté, durant ce laps de temps, une stabilité étonnante de leur polychromatisme (Bocquet et Teissier, 1960). Il semble probable que cette stabilité établie pour cinq populations particulièrement dissemblables, choisies parmi celles que nous avions initialement analysées (Bocquet, Lévi et Teissier, 1951) se retrouverait pour la majorité des populations bretonnes, qui ont un effectif élevé, de l'ordre de plusieurs dizaines de milliers d'individus et qui permettent, en raison de leur établissement sous galets, des échantillonnages réellement représentatifs. Mais il est impossible d'apprécier le degré de généralité qu'il convient d'attribuer à ce résultat. Nous donnerons précisément, dans cette note, quelques informa-

tions concernant des populations cotentines, suivies pourtant depuis beaucoup moins longtemps que les stations armoricaines et qui, en première analyse tout au moins, paraissent s'écartier notablement de la stabilité précédemment entrevue ; nous nous efforcerons d'ailleurs de discuter de la réalité de cette instabilité apparente.

Il est aisément de concevoir que des facteurs externes, jouant diversement suivant les stations et au cours du temps, peuvent altérer une stabilité que les Sphéromes seuls, s'ils étaient protégés comme les populations expérimentales, maintiendraient sans doute assez rigoureusement. Il est évident par exemple que des fluctuations historiques des lignes de rivage ou, plus fréquemment, de simples altérations appréciables des conditions locales, doivent retentir plus ou moins profondément sur la structure des populations sphéromiennes. Il convient d'autre part de remarquer que la stabilité observée dans certaines populations naturelles suggère que les phénomènes de migrations entre populations voisines sont de très faible amplitude, ce qui revient à dire que chaque population présente un isolement biologique singulièrement poussé ou encore que les Sphéromes, pourtant bon nageurs, mènent normalement une vie très sédentaire. Ce sédentarisme naturel ne devait guère être troublé pour les populations analysées dans notre précédent travail, toutes cinq assez abritées (baie de Morlaix, baie de Roscanvel, anse du Morgat, port de Concarneau), mais on peut penser qu'en d'autres points moins privilégiés, où les Sphéromes cherchent un abri dans des fissures rocheuses, l'existence de courants littoraux puisse entraîner un brassage plus important des populations et diminuer notamment le degré d'isolement des populations voisines, donc la stabilité de chacune des populations locales (1). Nous ne pouvons malheureusement espérer, avant des années, disposer d'informations suffisamment étendues sur cette question, pourtant primordiale, de l'isolement plus ou moins poussé des populations naturelles.

Il est au contraire assez rapide et théoriquement assez facile de recueillir quelques informations complémentaires sur la stabilité ou l'instabilité des populations de Sphéromes, par une étude plus poussée, encore que très élémentaire, de populations isolées de leur « contexte » géographique. Reprenant des essais préliminaires qui n'avaient conduit à aucun résultat valable, nous avons entrepris, en 1959 et 1960, de réaliser la plus simple des « expériences » naturelles qu'on puisse imaginer en génétique des populations, en comparant avec une population parente prélevée dans la nature après accouplement la population fille correspondante.

L'espèce *Sphaeroma serratum* offre, pour de telles observations, un ensemble d'avantages assez exceptionnels. En premier lieu, il n'y a, chaque année qu'une seule période assez courte (de l'ordre d'un mois) de ponte. Pratiquement, toutes les femelles deviennent fécondables et sont fécondées à une même période. D'autre part, il y a incubation des embryons dans un marsupium.

Il en résulte que la récolte des échantillons de populations, effectuée entre la ponte des œufs et l'éclosion des jeunes, fournit un échantillonnage

(1) Il est théoriquement possible qu'une migration continue et régulière puisse être le facteur essentiel de la stabilité génétique des diverses populations locales. Mais pour qu'existe un tel équilibre de flux, il est presque indispensable qu'existe en même temps un cline dans la distribution des allèles en présence, ce qui n'est pas le cas sur le littoral du Cotentin.

normalement représentatif de femelles porteuses d'embryons, préalablement fécondées dans la nature, suivant le mode (panmictique ou homogamique) propre à l'espèce : il suffit alors d'isoler une par une ces femelles, dans des cristallisoirs d'élevage, et d'attendre que l'éclosion des jeunes soit achevée pour en effectuer le tri.

Quelques précautions doivent cependant être prises. La période de fécondation varie légèrement d'une année à l'autre en fonction des conditions climatiques : elle doit donc, chaque année, être déterminée par des prélèvements préalables : la période favorable aux récoltes ne doit en effet être ni trop précoce, des femelles assez nombreuses risquant alors de n'être pas fécondées, ni trop tardive, certaines éclosions pouvant alors avoir déjà eu lieu. Il importe également de trier les jeunes, dont tous les phénotypes sont heureusement bien reconnaissables, dès leur éclosion, une mortalité importante survenant régulièrement et rapidement si les nombreux jeunes d'une portée sont laissés tous ensemble dans le cristallisoir où ils sont nés. Enfin, les éclosions s'échelonnant parfois sur une dizaine de jours, et étant donné l'impossibilité matérielle que représenterait l'examen quotidien de plusieurs centaines de cristallisoirs, nous avons pris l'habitude, dès qu'un nombre assez élevé de jeunes était éclos, de disséquer sommairement la mère afin de dénombrer le reliquat des jeunes, toujours parfaitement identifiables, et d'achever ainsi le tri de la portée correspondante.

Nous nous bornerons ci-dessous à exposer les résultats pratiquement bruts fournis par les expériences effectuées, à dégager quelques faits nouveaux dont l'importance nous avait échappé jusqu'ici et à présenter les hypothèses susceptibles d'expliquer certaines informations inattendues. On verra que l'ensemble des résultats actuellement acquis demeure assez déconcertant, ce qui prouve que l'étape préalable d'analyse des populations naturelles de *Sphaeroma serratum* est encore bien éloignée de son achèvement ; mais ceci ne saurait surprendre les biologistes qui se sont heurtés aux problèmes toujours complexes que soulève l'étude des populations animales, considérées dans les milieux naturels où elles peuvent rester en équilibre temporaire avant de disparaître ou de reprendre leur inéluctable route évolutive.

I. - CARACTÈRES DES POPULATIONS PARENTES ÉTUDIÉES

Nous entendons ici par population parente, un échantillon de population naturelle prélevé durant la période favorable définie ci-dessus (première quinzaine de juin sur les côtes du Cotentin pour 1959 et 1960) et comprenant les femelles reproductrices, quelques femelles immatures ou non fécondées, ainsi que les mâles qui, si l'échantillon est réellement représentatif et si l'on admet qu'il y a panmixie, peuvent représenter valablement les pères présumés des descendances constituant la population fille. Cette population fille n'est en fait que la collection des portées issues de femelles fécondées ; elle représente cependant, bien qu'elle soit née au laboratoire, un lot normalement représentatif de la population naturelle des jeunes de l'année.

En raison du déploiement assez considérable de cristallisoirs que nécessite la mise en élevage individuel des femelles récoltées, nos essais se limitent actuellement à trois populations provenant, sans

doute assez malencontreusement comme nous le verrons, de trois stations du Cotentin, deux situées sur le littoral occidental, Coutainville, à l'ouest de Coutances, et Carolles à une trentaine de kilomètres plus au sud, la troisième, Landemer, étant située sur le littoral septentrional, un peu à l'ouest de Cherbourg.

TABLEAU I
CLASSEMENT PAR PHÉNOTYPES DES ÉCHANTILLONS SUCCESSIFS
PRÉLEVÉS DANS TROIS POPULATIONS COTENTINES
DE *SPHAEROMA SERRATUM*

Station	Carolles		Landemer		Coutainville				
	Récolte du :	V/58	VI/60	III/59	VI/59	I/58	IV/58	Total 58	VI/60
A	785	418	482	443	289	178	467	225	
D	842	476	1.062	754	373	245	618	332	
L	378	291	275	258	152	88	240	191	
O	0	0	118	105	69	34	103	42	
S	76	36	22	18	88	61	149	84	
R	0	0	64	81	3	9	12	11	
	2.081	1.221	2.023	1.659	974	615	1.589	885	

(A : *albicans*. - D : *discretum*. - L : *lunulatum*. - O : *ornatum*. - S : *signatum*.
R : « rouges ».)

On trouvera dans le tableau I le détail des différents relevés effectués jusqu'ici en ces stations. Il est facile d'en déduire la fréquence des différents phénotypes et celle des allèles dominants, qu'il nous a paru inutile de donner dans cette publication. Dans le tableau II figure, pour les populations parentes, la répartition des différents phénotypes classiques entre les Sphéromes des deux sexes.

L'examen de ces tableaux et l'application d'un test usuel d'homogénéité obligent à quelques constatations, que nous discuterons à mesure et qui présentent une importance non négligeable pour l'avenir des recherches sur les Sphéromes.

a. - Non-homogénéité des prises successives dans les populations de Carolles, Coutainville et Landemer

Le tableau III, où ont été groupés les χ^2 traduisant les différentes comparaisons possibles, montre qu'à l'exception des deux relevés faits à Coutainville en 1958, des différences significatives existent entre les échantillons successifs provenant d'une même station. Il convient d'ailleurs de noter que pour Carolles, les prélèvements de 1958 et de 1960 n'ont pas été faits rigoureusement à la même place, mais à quelque 200 m de distance et que les deux échantillons ont été pris, le premier dans des fissures de roche et le second sous des galets. Statistiquement parlant, il est en tout cas tout à fait improbable que

TABLEAU II
CLASSEMENT PAR CATÉGORIES SEXUELLES
ET PHÉNOTYPES DES ÉCHANTILLONS
DE POPULATIONS PARENTES

Population parente	Phénotypes	Nombre de ♀ mise en élevage	Nombre de ♀ immatures	Effectif ♀	Effectif ♂	Effectif total
Carolles	A	228	20	248	170	418
	D	222	23	245	231	476
	L	156	7	163	128	291
	S	14	4	18	18	36
		620	54	674	547	1.221
Landemer	A			311	132	443
	D			433	321	754
	L			167	91	258
	O			64	41	105
	S			7	11	18
	R			45	36	81
				1.027	632	1.659
Coutainville	A	169	7	176	49	225
	D	224	8	232	100	332
	L	139	12	151	40	191
	O	32	3	35	7	42
	S	65	7	72	12	84
	R	9	1	10	1	11
		638	38	676	209	885

TABLEAU III
APPLICATION DU TEST D'HOMOGÉNÉITÉ
AUX DIVERS ÉCHANTILLONS PRÉLEVÉS DANS LES STATIONS
DE CAROLLES, LANDEMER ET COUTAINVILLE

Populations comparées	χ^2	v	P
Carolles 1958 et 1960.....	16,31	3	< 0,001
Landemer III/59 et VI/59.....	22,49	5	< 0,001
Coutainville I/58 et IV/58.....	1,12	4	> 0,80
Coutainville I/58 et 1960.....	13,54	4	> 0,001
Coutainville IV/58 et 1960.....	13,15	5	< 0,02
Coutainville 1958 et 1960.....	21,55	5	< 0,001

les échantillons successifs, pour Coutainville et Landemer, proviennent d'une population demeurée stable.

Plusieurs hypothèses peuvent être émises au sujet de ces irrégularités.

On peut tout d'abord évoquer l'influence de migrations venant modifier le spectre phénotypique des populations initiales. Mais, pour Coutainville par exemple, on comprend mal, dans cette interprétation, le surplus de *lunulatum* qui, dans la population de 1960, est responsable de plus de la moitié du χ^2 , étant donné que les populations voisines (Lejuez, 1959) ne présentent pas des fréquences de *lunulatum* notablement plus élevées que celle de Coutainville. Quant à Landemer, il faudrait supposer une migration importante, très différentielle, et s'étant produite en un temps remarquablement limité, pour expliquer les différences observées.

En second lieu, sans faire appel à des échanges entre populations voisines, on pourrait supposer que certaines populations, par le jeu des pressions de mutation ou de forces sélectives, sont en voie d'évolution rapide. Mais cette deuxième interprétation, en désaccord avec les observations faites sur les populations bretonnes, ne semble pas confirmée par les informations que nous donnerons ci-dessous sur les relations qui existent entre populations parentes et populations filles.

Une troisième hypothèse met en cause la signification même de nos échantillonnages. Il est très curieux de constater que les deux échantillons prélevés à Landemer, à deux mois et demi d'intervalle, s'écartent autant l'un de l'autre que les échantillons de 1958 et 1960 pris à Coutainville. Il semble donc légitime, avant d'opposer l'instabilité des populations cotentines à la stabilité des populations armoricaines, de se demander si les échantillons comparés pour Coutainville et Landemer sont statistiquement représentatifs de chacune des populations dans lesquelles ils ont été prélevés. Or, dans ces deux localités, les Sphéromes s'abritent dans des fissures de schistes fissiles, et ils peuvent être nombreux dans une même fente : ils vivent donc dans des conditions comparables à celles qu'Hoestlandt et Teissier (1952) ont observées dans le Boulonnais et très différentes de celles que nous avons toujours rencontrées en Bretagne (Bocquet, Lévi et Teissier, 1951). Pour peu que le sédentarisme de l'espèce soit assez accusé, il n'est donc pas exclu qu'une récolte ne représente qu'un groupement de familles et ne fournis pas dans tous les cas une représentation correcte de la population, ce que seul un brassage local, suivi d'une répartition au hasard des phénotypes peut assurer. Il y a là un problème qui pourra être résolu en fractionnant à l'avenir les prélèvements faits en une même station et en faisant un test d'homogénéité des sous-échantillons ainsi constitués. Par la même occasion, il sera possible de déceler les différences, d'ailleurs peu probables, qui pourraient exister dans la distribution sur le terrain des mâles et des femelles.

Nous verrons enfin (I. - c) qu'une quatrième interprétation peut être suggérée, dans cette tentative de compréhension des faits observés.

Des réserves que nous avons formulées au sujet des deux premières hypothèses, il ne s'ensuit évidemment pas qu'il soit question

de nier la possibilité d'une instabilité actuelle des populations cotentines : nous tenons seulement à souligner que des conditions écologiques particulières pouvant fausser les conditions d'échantillonnage, cette instabilité ne nous semble nullement établie, malgré les apparences.

Nous devons, en tout cas, reconnaître, *a posteriori*, que pour la simplicité des expériences que nous projetions, l'adoption de populations parentes cotentines, choisies en raison de leur proximité de Caen, a été plutôt maladroite.

b. - Différences du taux de masculinité suivant les populations

Dans tous les relevés antérieurs, nous avons toujours implicitement admis que le taux de masculinité (sex-ratio des auteurs anglo-saxons) restait normal dans les populations naturelles de *Sphaeroma serratum*. Les fréquences phénotypiques par exemple étaient calculées pour l'ensemble de chaque échantillon, en reportant le nombre total d'individus d'un phénotype donné à l'effectif global de l'échantillon. Aucun gène lié au sexe n'ayant été décelé, l'hypothèse était plausible ; d'autre part, le tri des mâles et des femelles sur des prélèvements toujours assez nombreux étant très long et parfois délicat, il était commode de ne pas s'occuper de la répartition des sexes.

Le tri des populations parentes utilisées dans ce travail, avec la nécessité d'un décompte des mâles et des femelles appartenant à chacun des phénotypes majeurs, nous a montré que cette hypothèse n'était pas fondée et, fait plus surprenant encore, qu'elle était inégalement injustifiée.

Le rapport du nombre des mâles au nombre des femelles vaut en effet respectivement 0,81 et 0,31 pour les échantillons de Carolles et de Coutainville, localités qui pourtant ne sont distantes que d'une quarantaine de kilomètres et où les prélèvements ont eu lieu, en juin 1960, à une semaine d'intervalle ; pour Landemer, en juin 1959, le taux de masculinité était de 0,61.

Il est impossible de savoir de façon certaine si le taux de masculinité à la naissance, est ou non normal : d'une part, le sexe n'est pas reconnaissable au moment de l'éclosion ; d'autre part, nous ne disposons pas d'un nombre de techniciens suffisant pour suivre en élevage, à côté des autres travaux des laboratoires, un nombre suffisamment élevé de jeunes jusqu'à la première apparition de caractères sexuels probants. Il est cependant vraisemblable que le taux de masculinité fondamental de l'espèce est voisin de l'unité : la population parente de Carolles, qui était presqu'exclusivement composée en 1960 d'individus d'assez petit taille, qui peut donc être considérée comme une population exceptionnellement jeune dans son ensemble, donne le taux de masculinité de beaucoup le plus proche de 1. Il est donc probable que chez *Sphaeroma serratum*, comme chez d'autres Isopodes, les mâles disparaissent, en moyenne, plus rapidement que leurs sœurs. Des recherches vont être entreprises dans le but de suivre l'évolution au cours de l'année ou des années successives, du taux de masculinité de certaines populations.

Il nous semble essentiel de remarquer que, même dans la population de Coutainville, qui compte trois fois plus de femelles que de mâles, les femelles, à de rares exceptions près, avaient cependant été toutes fécondées au moment de leur récolte.

c. - Comparaison des fractions mâle et femelle des populations

Ces variations du taux de masculinité n'auraient aucune importance dans le problème qui nous occupe si, la disparition précoce d'une partie des mâles se faisant strictement au hasard, elle n'entraînait aucune perturbation dans la répartition des phénotypes entre les fractions mâle et femelle des populations.

Il semble malheureusement ne pas en être toujours ainsi, une hétérogénéité des distributions phénotypiques des mâles et des femelles devenant statistiquement significative dès que le taux de masculinité est suffisamment faible, comme en témoignent les résultats suivants (tableau IV). Une partie importante de cette hétérogénéité résulte de

TABLEAU IV
DEGRÉS D'HOMOGÉNÉITÉ DES RÉPARTITIONS PHÉNOTYPIQUES
DES FRACTIONS FEMELLE ET MALE
DES POPULATIONS PARENTES

Comparaisons $\text{♀} - \text{♂}$ de	χ^2	v	P
Carolles (A et D séparés).....	6,03	3	$> 0,10$
Landemer (A et D séparés).....	24,34	4	$< 0,001$
Landemer (A et D réunis).....	4,93	3	$> 0,10$
Coutainville (A, D et R séparés)	15,44	5	$< 0,01$
Coutainville (A et D réunis, R intégrés dans les phénotypes structuraux ...)	8,69	3	$< 0,05$

la répartition entre les sexes des *albicans* et des *discretum*, ces deux phénotypes constituant la part prédominante de la presque totalité des populations naturelles : le calcul du χ^2 pour la population parente de Landemer en fournit la preuve la plus nette. On remarquera d'ailleurs que le pourcentage des femelles *albicans* est régulièrement trop élevé.

Cette constatation est difficile à interpréter. On peut supposer que les mâles *albicans* sont frappés par une élimination différentielle, mais il peut aussi s'agir d'une différence sexuelle de pénétrance du gène *D* ou d'expressivité de ce gène : nous groupons en effet sous la même étiquette *discretum*, des phénotypes plus ou moins tachetés dont certains ne présentent que des accumulations très réduites de chromatophores ; il n'est pas impossible que des femelles appartenant à cette dernière catégorie, génétiquement *discretum* par conséquent, deviennent indiscernables d'authentiques *albicans* si leur marrage structural s'estompe, chez elles seules et non leurs frères, au cours de la croissance ou au moment de leur maturité sexuelle.

La répartition non proportionnelle des *albicans* et des *discretum*

ne saurait cependant rendre compte de l'hétérogénéité totale observée entre les deux fractions sexuelles des populations, comme le montre l'échantillon de Coutainville. Pour expliquer ce reliquat d'hétérogénéité, la mort préférentielle de certains génotypes peut également être soupçonnée, mais il n'est pas exclu que l'on se heurte plus simplement, conformément à ce que nous avons dit plus haut, à des difficultés particulières d'échantillonnages : remarquons simplement que pour la population parente de Coutainville, près la moitié du χ^2 est imputable aux seuls *signatum*.

Quoiqu'il en soit de ces deux hypothèses, il est légitime de se demander si la discordance des composantes mâle et femelle des populations ne pourrait pas fournir une interprétation au moins partielle des hétérogénéités observées entre les relevés successifs effectués en une même station. Il suffirait, pour qu'il en soit ainsi, que la disparition d'une fraction plus ou moins considérable des mâles d'une population s'effectue à un rythme rapide au cours de quelques mois déterminés de l'année, comme c'est le cas, par exemple, pour le *Cyathura carinata* (Cléret, 1959) : on peut rappeler à cet égard que les deux relevés effectués en janvier et avril 1958 à Coutainville sont cohérents entre eux, alors que les relevés de Landemer (fin mars et début juin) ne le sont plus, même si l'on groupe les *albicans* et les *discretum*. Mais on devrait alors, semble-t-il, observer un parallélisme qui n'existe pas dans la part qui revient à l'influence de telle ou telle catégorie phénotypique : pour Carolles, l'essentiel du χ^2 , dans la comparaison 1958-1960, tient aux *lunulatum*, qui n'interviennent que de façon négligeable dans la comparaison mâle-femelle ; pour Landemer, l'essentiel du χ^2 entre les mâles et les femelles tient aux *signatum*, qui n'interviennent absolument pas dans la comparaison entre les deux relevés de 1959. Pour Coutainville enfin, la majeure partie du χ^2 , dans la comparaison entre les populations de 1958 et de 1960, tient aux *lunulatum*, alors que ce sont les *signatum* qui prennent la part prépondérante dans les discordances significatives entre mâles et femelles de 1960. Il en résulte que cette quatrième hypothèse que nous avons annoncée plus haut (I, a) ne saurait, en fonction des données actuelles, être considérée comme réellement satisfaisante.

Il s'avère en tout cas nécessaire de renoncer à présent, dans toute la mesure du possible, aux tris globaux que nous avons adoptés depuis le début de nos recherches. A titre pragmatique, nous signalons que le procédé le plus sûr, lorsqu'on ne dispose pas immédiatement du temps indispensable ou de l'outillage optique nécessaire pour effectuer les relevés par catégories sexuelles et phénotypiques, nous paraît le suivant : le tri phénotypique est effectué, comme par le passé, sur échantillon global ; chaque catégorie phénotypique est alors fixée à part, dans l'alcool ou le formol, où les couleurs des individus peuvent disparaître sans inconveniant ; la détermination du taux des mâles et des femelles, pour chacune des catégories, est faite ultérieurement (1).

(1) L'espèce *Sphaeroma serratum* présente en outre une intersexualité apparemment géographique (Pigeault, 1957). Il serait intéressant de vérifier si l'intersexualité signalée des côtes bretonnes, et que nous avons observée également sur les côtes cotentines, n'affecte pas de façon préférentielle certaines catégories génotypiques. De toute façon, il ne pourrait s'agir que d'un facteur d'importance mineure, le taux d'intersexualité paraissant en moyenne plus élevé.

II. - CARACTÈRES DES POPULATIONS FILLES

Les caractères des trois populations filles de Carolles, Landemer et Coutainville ressortent de la lecture du tableau V, où ont été consignés les chiffres globaux résultant d'un regroupement par phénotype des décomptes des portées individuelles.

TABLEAU V
CLASSEMENT PAR PHÉNOTYPES DES FEMELLES
AYANT EFFECTIVEMENT DONNÉ DES DESCENDANCES
ET DES JEUNES QUI LEUR CORRESPONDENT

	Carolles		Landemer		Coutainville	
	♀	Jeunes	♀	Jeunes	♀	Jeunes
U	432	16.614	714	35.156	377	18.528
L	148	5.851	164	7.779	134	5.096
O	0	0	57	3.012	30	1.054
S	14	503	5	272	59	2.228
	594	22.968	940	46.219	600	26.906

Les différences entre les chiffres portés dans les colonnes ♀ de ce tableau et ceux du tableau II tiennent à la mortalité inévitable en élevage et au fait que quelques femelles, qui ont donné des portées anormalement basses, ont été exclues, dans le présent décompte.

$$(U = A + D)$$

On remarquera que nous avons été obligés de réunir les jeunes *albicans* et *discretum* : nous avons insisté plus haut sur la nécessité d'opérer très rapidement le tri des descendants afin d'éviter les graves erreurs qu'entraînerait inéluctablement la mort précoce d'une partie non négligeable des portées ; la distinction des jeunes *albicans* et *discretum* est évidemment possible, mais trop délicate, donc trop longue pour pouvoir être achevée dans les délais imposés, sur plusieurs dizaines de milliers d'individus.

Trois remarques complémentaires doivent être faites :

a) Malgré leur taux de masculinité faible, il ressort de l'analyse des portées individuelles que la fréquence des fécondations multiples, ou tout au moins doubles, est loin d'être négligeable, les cas repérables étant évidemment ceux où l'une des fécondations s'avère de loin la plus efficace : on observe alors des descendances composites, qui ne peuvent s'expliquer par un jeu mendélien unique. On n'obtient jamais de tels résultats lorsque, pour certaines expériences de génétique formelle, on croise au laboratoire une femelle prélevée dans la nature avant la période de fécondation et un mâle déterminé ; ceci exclut la possibilité d'une réserve spermatique qui, demeurant active d'une année sur l'autre, viendrait interférer avec les spermatozoïdes provenant d'une nouvelle fécondation.

b) Pour chaque femelle fertile, on peut inférer de la connaissance de sa structure phénotypique et de celle de sa descendance, la nature du mâle qui l'a fécondée ; cette inférence est le plus souvent tout à fait sûre et ne laisse subsister, dans les cas les plus difficiles, qu'une incertitude très limitée. De l'ensemble des résultats individuels, il est facile de déduire, avec une sécurité suffisante, la distribution phéno-

TABLEAU VI
COMPARAISON DES STRUCTURES PHÉNOTYPIQUES DES MÂLES
DE LA POPULATION ♂1, DES MÂLES REPRODUCTEURS ♂2
ET DES FEMELLES REPRODUCTRICES ♀3

	Carolles			Landemer			Coutainville		
	♂ 1	♂ 2	♀ 3	♂ 1	♂ 2	♀ 3	♂ 1	♂ 2	♀ 3
U	401	416	432	453	710	714	149	419	377
L	128	166	148	91	154	164	40	117	134
O	—	—	—	41	68	57	7	20	30
S	18	12	14	11	8	5	12	44	59
	547	594	594	596	940	940	208	600	600
	Z ²	v	P	Z ²	v	P	Z ²	v	P
1-2	4,46	2	> 0,10	3,28	3	> 0,30	0,62	3	> 0,80
2-3	0,31	2	> 0,80	1,99	3	> 0,50	5,80	3	> 0,10

typique des mâles pères de chaque population fille. Le tableau VI indique la concordance entre ces populations de pères probables et les échantillons de mâles récoltés effectivement en même temps que les futures mères. On voit que, dans l'ensemble, les fréquences des génotypes de ces « mâles reproducteurs » sont intermédiaires entre celles des mâles de la population et des femelles reproductrices et que, pour

TABLEAU VII
FERTILITÉ MOYENNE GLOBALE
ET FERTILITÉ PAR CATÉGORIES PHÉNOTYPIQUES
POUR LES POPULATIONS DE CAROLLES, LANDEMER
ET COUTAINVILLE

	Carolles	Landemer	Coutainville
A	37,39	47,90	46,41
D	39,19	50,32	45,01
L	39,92	47,43	43,92
O	—	52,84	40,73
S	37,21	54,40	44,76
Moyenne	38,67	49,17	44,85

les trois localités, la structure génétique de la population des mâles reproducteurs est compatible, à la fois, avec celle de la population totale des mâles et avec celle de la population des femelles reproductrices.

c) Comme le montre le tableau VII, la fertilité moyenne globale est assez variable d'une population à l'autre. C'est pour Carolles que l'indice de fertilité est le plus faible, ce qui ne saurait surprendre, la taille moyenne de la majorité des individus récoltés en juin 1960 en cette station étant nettement plus faible que celle des individus prélevés à Coutainville et Landemer. Mais, à l'intérieur d'une population, et compte tenu des grandes variations qu'entraîne, pour l'effectif des portées individuelles, la variabilité de taille des mères, il n'existe pas de différence significative entre les fertilités des diverses catégories phénotypiques.

III. - COMPARAISON DES POPULATIONS PARENTES ET DES POPULATIONS FILLES

La comparaison des populations filles avec les populations parentes dont elles dérivent peut apporter des informations intéressantes au sujet de la stabilité des populations naturelles. Nous la limiterons ici aux phénotypes de structures.

Il convient, en premier lieu, de remarquer que ce que nous entendons ici par population fille ne peut être considéré comme exactement représentatif de la véritable population des jeunes de l'année, puisque ces jeunes n'ont pas été récoltés individuellement au hasard, mais qu'ils proviennent d'un nombre beaucoup moindre de portées, issues de femelles qui, comme nous l'avons vu, ne constituent peut-être pas un échantillon tout à fait représentatif des reproducteurs. On peut, d'ailleurs, se demander s'il est bien légitime d'appliquer les tests d'homogénéité usuels à la comparaison des jeunes et de leurs parents, réels ou supposés, puisque les structures génétiques des uns et des autres ne sont évidemment pas indépendantes. Mais il fort heureusement possible de poser le problème le plus intéressant pour nous, en des termes qui autorisent une réponse claire.

Chacune des portées des Sphéromes renferme, en moyenne, une quarantaine ou une cinquantaine de jeunes ; c'est dire que, si la population est stationnaire, sur 100 nouveaux-nés, 4 ou 5 seulement arriveront à l'âge de reproduction, le taux de survie variant en outre d'une station à l'autre et d'un sexe à l'autre. S'il y a stabilité génétique, les survivants constitueront une population d'adultes semblable à celle qui existait au moment où les œufs qui ont donné naissance aux jeunes Sphéromes en question ont été fécondés. Bien des mécanismes génétiques pourraient assurer un tel résultat, mais le plus simple de tous est celui dans lequel, la population étant complètement isolée, les allèles en présence sont parfaitement « neutres », mort ou survie étant de purs effets du hasard.

Il est facile d'éprouver cette hypothèse en considérant les fréquences des génotypes observées chez les jeunes comme des don-

nées, et en examinant si le hasard des décès permet ou non de retrouver les fréquences observées dans des échantillons d'adultes de même effectif que ceux qui ont été étudiés.

TABLEAU VIII
COMPARAISON ENTRE POPULATIONS PARENTES
ET POPULATIONS FILLES

		χ^2	v	P
(1) population parente.	Carolles	4,62	2	$> 0,095$
	Landemer	8,44	3	$< 0,05$
	Coutainville	10,88	3	$< 0,02$
(2) mâles de la population parente.	Carolles	4,02	2	$> 0,15$
	Landemer	16,97	3	$< 0,001$
	Coutainville	1,99	3	$> 0,50$
(3) femelles de la population parente.	Carolles	1,21	2	$> 0,50$
	Landemer	2,61	3	$> 0,30$
	Coutainville	18,61	3	$< 0,001$
(4) fraction mâle et fraction femelle de la population parente.	Carolles	5,23	4	$> 0,20$
	Landemer	19,59	6	$< 0,001$
	Coutainville	20,60	6	$< 0,001$
(5) population parente corrigée par le taux de masculinité.	Carolles	5,33	2	$> 0,05$
	Landemer	16,66	3	$< 0,001$
	Coutainville	4,41	3	$> 0,20$
(6) femelles reproductrices.	Carolles	0,16	2	$> 0,90$
	Landemer	0,56	3	$> 0,90$
	Coutainville	10,36	3	$< 0,02$
(7) mâles reproducteurs.	Carolles	1,94	2	$> 0,30$
	Landemer	1,99	3	$> 0,50$
	Coutainville	1,35	3	$> 0,70$
(8) fraction mâle et fraction femelle de la population reproductrice.	Carolles	2,10	4	$> 0,70$
	Landemer	2,55	6	$> 0,80$
	Coutainville	11,71	6	$> 0,15$
(9) population reproductrice.	Carolles	0,58	2	$> 0,75$
	Landemer	0,39	3	$> 0,90$
	Coutainville	3,91	3	$> 0,25$

Les résultats de ces tests de conformité ont été consignés dans le tableau VIII, où l'on trouvera les valeurs du χ^2 correspondant à plusieurs caractéristiques de chacune des trois populations que nous avons étudiées, les individus qualifiés globalement de « rouges » dans

nos dénombrements étant toujours laissés de côté pour plus de simplicité.

On remarquera immédiatement que, appliqué à l'échantillon total constituant la population parente, le test de conformité n'est satisfaisant ni pour les Sphéromes de Landemer, ni pour ceux de Coutainville et qu'il est assez médiocrement significatif pour ceux de Carolles (1). Si l'attention se porte sur les fractions mâle et femelle des populations parentes, on constate qu'en ce qui concerne les mâles (2), la concordance est très bonne pour Coutainville, acceptable pour Carolles, très mauvaise pour Landemer. Pour les femelles (3), la concordance très bonne pour Carolles et pour Landemer, est très mauvaise pour Coutainville. Comme il fallait s'y attendre d'après les résultats précédents, c'est à Carolles seulement, qu'en ce qui concerne la distribution simultanée des mâles et des femelles, la population des adultes pourrait être considérée comme dérivant par un processus purement fortuit de la population des jeunes correspondante (4). Pour les deux autres populations, d'autres mécanismes devront être évoqués, à la condition toutefois que les imperfections des échantillons que nous avons déjà signalées ne suffisent pas à les expliquer.

En ce qui concerne Landemer, où la concordance avec la population femelle est très satisfaisante, il est très frappant que les désaccords observés soient entièrement imputables à un excès très manifeste des *signatum* chez les mâles qui, portant sur un très petit nombre d'individus, pourrait peut-être s'expliquer par un hasard malheureux. Mais pour Coutainville, où les accords et désaccords sont en sens inverse de ceux que montrent les Sphéromes de Landemer, il en va autrement, les quatre catégories phénotypiques intervenant presque également dans les discordances observées entre femelles et jeunes. Il est naturel de supposer que ce fait pourrait être en rapport avec le taux de masculinité particulièrement faible de cette population et avec l'hétérogénéité très marquée des fractions mâle et femelle de la population des parents.

Toutes les femelles étant pratiquement fécondées, tout se passe, si l'on néglige les fécondations doubles ou multiples, comme si chaque mâle de Coutainville fécondait en moyenne 3,23 femelles, les chiffres correspondant pour Landemer et Carolles étant respectivement de 1,63 et 1,23. On peut, pour tenir compte de ce fait, faire correspondre à chaque échantillon réel, un échantillon fictif, comportant les femelles et un nombre égal de mâles. La composition génétique de cet ensemble fictif de mâles pourrait être admise, dans une première approximation, comme semblable à celle de l'échantillon de mâles effectivement récolté, ou, dans une deuxième approximation, comme étant celle de l'ensemble des pères probables, estimé comme il a été dit précédemment.

On peut voir en (5), sur le tableau VIII, que le test de conformité appliqué à la population totale corrigée par le taux de masculinité, s'il devient très satisfaisant pour Coutainville, est beaucoup moins bon pour Carolles et franchement mauvais pour Landemer, résultats qui étaient d'ailleurs facilement prévisibles, d'après ce que nous avons déjà vu.

Appliqué aux femelles reproductrices (6), le test ne donne pas de résultats très différents de ceux qui avaient été obtenus pour l'en-

semble des femelles ; la concordance, excellente pour Carolles et Landemer, restant médiocre pour Coutainville. Chez les mâles reproducteurs, pères probables des jeunes observés, la concordance est, enfin, parfaitement satisfaisante pour les trois populations étudiées (7). Pour la distribution simultanée des mâles et des femelles (8), l'accord est également excellent, et il ne l'est naturellement pas moins pour la population reproductrice totale (9). Il semble donc bien que, dans les trois stations, le seul jeu du hasard soit capable de maintenir d'une génération à la suivante, la stabilité génétique de la population des reproducteurs.

Il ne s'ensuit cependant pas, comme le montrent clairement les faits observés à Coutainville, qu'un mécanisme mendélien banal puisse suffire à expliquer l'ensemble de nos résultats. Il faudra, pour y voir un peu plus clair dans ces problèmes difficiles, pousser plus loin que nous ne l'avons fait ici l'analyse statistique de notre matériel. Il faudra surtout étudier, en d'autres points du littoral mieux choisis, des populations de Sphéromes plus favorables à ce genre de recherches.

(Faculté des Sciences de Caen et Station Biologique de Roscoff.)

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOCQUET, C., LÉVI, C. et TESSIER, G., 1951. — Recherches sur le polychromatisme de *Sphaeroma serratum* (F.). *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 87, pp. 245-297.
- BOCQUET, C. et TESSIER, G., 1960. — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). I. - Stabilité du polychromatisme local. *Cah. Biol. Mar.*, 1, pp. 103-111.
- HOESTLANDT, H. et TESSIER, G., 1952. — Sur le polychromatisme des *Sphaeroma serratum* (F.) du littoral boulonnais. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 234, pp. 667-669.
- LEJUEZ, R., 1959. — Distribution des types de coloration de *Sphaeroma serratum* sur la côte occidentale du Cotentin. *Bull. Soc. Lin. Normandie*, 9^e sér., 10, pp. 39-57.
- LEJUEZ, R., 1960. — Sur le polychromatisme de *Sphaeroma serratum* (F.) le long du littoral septentrional du Cotentin. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 251, pp. 1244-1246.
- PIGEAULT, N., 1957. — Etude de l'hermaphrodisme dans le genre *Sphaeroma* Bosc. *Trav. Inst. Sc. Chérifien*, série Zoologie, 13, pp. 1-60.