

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

V. — Étude des populations entre Barfleur et l'embouchure de la Seine.

par

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

Résumé

Les recherches sur la génétique des populations de *S. serratum* ont été poursuivies sur la côte orientale du Cotentin et sur la côte du Calvados. 17 échantillons représentatifs, groupant 15.087 Sphéromes, ont été recueillis. Les populations analysées peuvent être réparties en deux groupes, largement séparés par l'estuaire de la Vire ; le premier appartient manifestement au même ensemble que les populations les plus orientales de la côte nord du Cotentin. Le fait le plus remarquable est la brusque diminution de fréquence des *ornatum*, entre Montfarville et Maltot, sous l'influence très probable de facteurs climatiques liés au Gulf Stream ; le gène *ornatum*, encore présent à de faibles fréquences sur les côtes du Calvados, disparaît, à partir de Bénerville, de toutes les populations plus septentrionales établies sur les côtes continentales d'Europe.

INTRODUCTION

Entreprises en 1957, les recherches génétiques sur les populations normandes de l'Isopode Flabellifère *Sphaeroma serratum* (F.) sont maintenant achevées ; après l'analyse des populations distribuées le long des rivages occidentaux du Cotentin (Lejuez, 1958, 1959) et du littoral septentrional de cette presqu'île (Lejuez, 1960, 1961), nous présentons ci-dessous une étude des *S. serratum* habitant la côte orientale du Cotentin, au sud de Barfleur et la côte basse qui, d'Osmanville à l'embouchure de la Seine, forme la frontière maritime du Calvados.

Etant donné :

- 1) que d'après les données de Hoestlandt et Teissier (1952), confirmées par des observations plus récentes, il n'existe, au nord de l'estuaire de la Seine et jusqu'au Boulonnais, que de rares niches favorables à l'établissement de petites ou très petites populations de *S. serratum* ;
- 2) que la stabilité du polychromatisme local, établie pour les populations bretonnes (Bocquet et Teissier, 1960), semble, sans gros

risque d'erreur, pouvoir être extrapolée aux populations d'autres régions et, par là, nous autoriser à considérer comme simultanément valables des relevés répartis sur un laps de temps d'une dizaine d'années,

on peut considérer que nous connaissons maintenant, d'après le tri de 102.647 Sphéromes provenant de 74 stations, la structure génétique de la plupart des populations actuelles et, en tout cas, de tous les groupes de populations de l'espèce, depuis la Baie du Mont Saint-Michel jusqu'au Cap Blanc Nez, limite nord de sa répartition continentale.

On sait, depuis 1952 (Hoestlandt et Teissier), que toutes les populations du Boulonnais se caractérisent par un polychromatisme réduit, trois seulement des cinq phénotypes structuraux initialement reconnus en Bretagne (Bocquet, Lévi, Teissier, 1951), à l'exclusion de tout *ornatum* et de tout *signatum*, y étant représentés. Les cinq phénotypes fondamentaux existent au contraire dans toutes les populations armoricaines et, à de rares exceptions près (absence d'*ornatum* à Champeaux, Carolles, Edenville, Saint-Pair-sur-Mer, stations les plus méridionales de la côte ouest du Cotentin), dans celles des côtes occidentales et septentrionales du Cotentin. Il en résulte que l'étude des *S. serratum*, Isopodes strictement inféodés à la zone intercotidale, donc à distribution unidimensionnelle, offre, dans la région comprise entre Barfleur et le Pays de Caux, l'intérêt tout à fait exceptionnel de nous permettre de suivre pas à pas, sans autre hiatus que ceux qui résultent des exigences écologiques de l'espèce, la disparition de deux des quatre gènes dominants (*ornatum* et *signatum*) responsables de son polychromatisme structural.

Nous comptons revenir ultérieurement sur l'élimination de ces gènes *ornatum* et *signatum* et nous nous bornerons à exposer ci-dessous, sous une forme traditionnelle, les derniers résultats relatifs aux Sphéromes de Normandie. Nous attendrons en effet que soit achevée, sur la population extrêmement nombreuse de Commes (station 11), choisie en raison de sa proximité de Caen et de son effectif particulièrement élevé, une analyse des variations saisonnières locales du taux de masculinité, avant d'aborder l'étude des différences que peuvent éventuellement présenter des populations distinctes en ce qui concerne les nombres respectifs de femelles et de mâles qui les composent.

I. DISTRIBUTION DES *S. SERRATUM* DANS LA RÉGION PROSPECTÉE.

Entre Barfleur et l'embouchure de la Seine, pour une longueur de côtes d'environ 100 km, 17 stations, dont on trouvera les caractéristiques essentielles en appendice, ont été prospectées, alors que 31 relevés avaient été effectués entre la Baie du Mont Saint-Michel et le Cap de la Hague (longueur de côtes : environ 150 km) et que 21 populations avaient été analysées entre La Hague et Barfleur (longueur de côtes : environ 70 km).

Ce nombre de stations relativement peu élevé tient au dévelop-

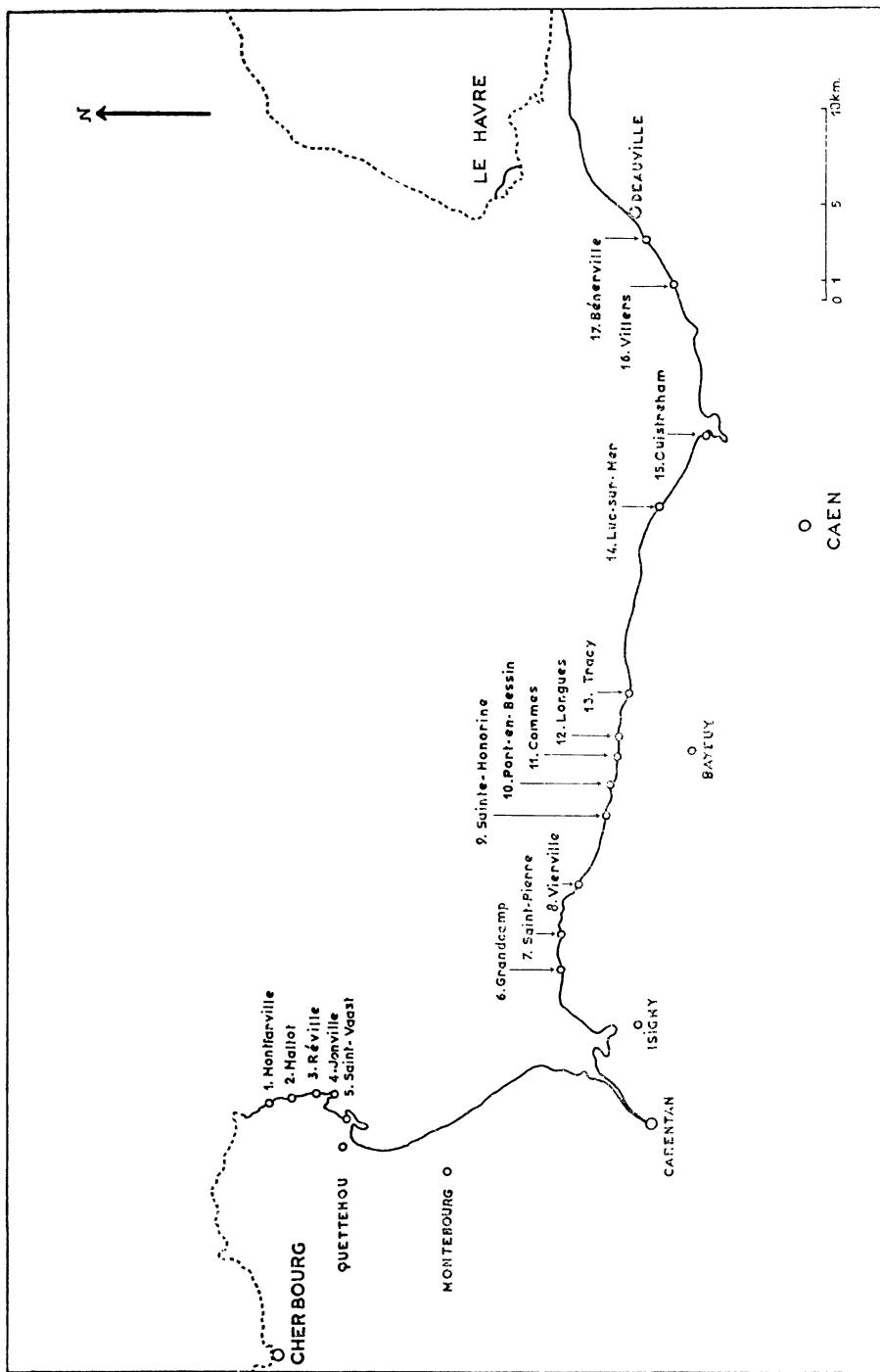


FIGURE 1

Carte du littoral oriental du Cotentin et des côtes du Calvados, indiquant l'emplacement des 17 stations de *Sphaeroma serratum*, prospectées au cours des années 1961 et 1962.

pement, sur cette portion de nos côtes, de faciès sableux ou vaseux défavorables à l'installation de populations sphéromiennes. La carte régionale (fig. 1) montre la proximité des cinq premières stations, entre Montfarville et Saint-Vaast-la-Hougue, puis une vaste discontinuité axée sur l'estuaire de la Vire ; on retrouve ensuite, entre Grandcamp et Tracy, une zone très peuplée de Sphéromes où, sur une quinzaine de kilomètres, s'échelonnent, suivant une distribution sub-continue, des populations très nombreuses, dont 8 échantillons ont été analysés ; enfin, à l'est de Tracy, les *S. serratum* ne forment plus que de petites populations, largement séparées les unes des autres et dont certaines, comme c'est le cas à Ouistreham notamment, sont sûrement d'origine très récente.

L'effectif des échantillons prélevés appelle une autre remarque. Alors que, pour la plupart des populations de *S. serratum* étudiées jusqu'à présent, les relevés comptaient de 800 à 2.000 Sphéromes, on observe dans le tableau I que, pour les stations 2, 4, 5, 10, le nombre des Sphéromes récoltés est seulement compris entre 400 et 600 et qu'il tombe au-dessous de 400 pour les 4 stations les plus orientales (le chiffre de 511 donné pour Villers-sur-Mer résultant en fait de l'addition de deux prélèvements homogènes, effectués à plusieurs années d'intervalle, et comptant respectivement 352 et 159 individus).

Le nombre de Sphéromes recueillis lors d'un relevé n'autorise évidemment pas une évaluation précise de l'effectif d'une population locale ; mais les prélèvements ayant été, à quelques exceptions près (1), volontairement limités à l'échantillon qu'un chercheur entraîné peut recueillir en une marée, il est possible d'apprécier grossièrement, à partir de la récolte ramenée au Laboratoire et secondairement triée, si la population correspondante est dense ou si son effectif est, au contraire, faible ou très faible. Cette sorte de standardisation des résultats permet d'affirmer que les populations de *S. serratum* de Luc-sur-Mer ou des Vaches Noires (Villers) sont réellement de petites populations et que, dans les stations de Ouistreham et de Bénerville, ne sont installées que de très petites populations, probablement limitées à quelques centaines d'individus.

II. ANALYSE DES 17 POPULATIONS RECUEILLIES.

Les prospections effectuées sur le littoral oriental du Cotentin et sur la côte du Calvados n'ont pas révélé l'existence de phénotype nouveau. Les phénotypes de structure sont identiques à ceux qui ont été décrits dans le travail initial relatif aux *S. serratum* des côtes armoricaines (Bocquet, Lévi, Teissier, 1951) ; les curieuses variantes *d'ornatum* observées sur la côte septentrionale du Cotentin font ici défaut. Pour les phénotypes de couleur, on notera seulement la disparition des *luteum*, découverts sur la côte occidentale du Cotentin (Bocquet et Lejuez, 1958) et présents également sur la côte septentrionale de la presqu'île (Lejuez, 1961).

(1) Les chiffres parfois très supérieurs qui figurent dans nos publications résultent du regroupement de plusieurs relevés, évidemment homogènes, effectués au même point, au cours de marées successives.

Les échantillons de populations recueillis ont été classés en *albicans* A, *discretum* D, *lunulatum* L, *ornatum* O, *signatum* S et en « rouges » (*rubrum* + *aurantiacum*).

Six tableaux résument les principales données relatives aux 17 populations analysées.

Dans le tableau I figurent la liste des stations prospectées, l'effectif des échantillons recueillis dans les diverses stations, les fréquences des *albicans* + *discretum* d'une part, et de l'ensemble des autres mutants d'autre part.

Le tableau II donne les fréquences phénotypiques des cinq types structuraux et des mutants « rouges », accompagnées de leur écart-type.

TABLEAU I

Effectif des échantillons et fréquences des *albicans* et des *discretum* réunis (A + D) et de l'ensemble des autres mutants.

	Stations	Effectif	Pourcentage A + D	Pourcentage autres mutants
1	Montfarville	1 179	82,36	17,64
2	Malot	595	85,04	14,96
3	Réville	1 176	76,78	23,22
4	Jonville	439	84,96	15,04
5	Saint-Vaast-la-Hougue	580	81,20	18,80
6	Grandcamp	1 607	83,13	16,87
7	Saint-Pierre-du-Mont	1 463	81,34	18,66
8	Vierville	900	82,11	17,89
9	Sainte-Honorine-des-Pertes	1 100	85,09	14,91
10	Port-en-Bessin	508	81,18	10,82
11	Commes	1 683	91,03	8,97
12	Longues-sur-Mer	1 464	90,77	9,23
13	Tracy	1 457	90,94	9,06
14	Luc-sur-Mer	351	93,45	6,55
15	Ouistreham	44	90,91	9,09
16	Villers-sur-Mer	511	94,91	5,09
17	Bénerville	30	96,66	3,34
		15 087		

Le tableau III fournit les fréquences de l'allèle dominant pour chaque couple de gènes conditionnant le polychromatisme structural et pour l'ensemble des mutants colorés.

Dans les tableaux IV et V, les fréquences des différents phénotypes et celles des allèles dominants ont été classées par la valeur croissantes pour les 17 populations étudiées.

Le dernier tableau donne la médiane M et la moyenne m pour chaque phénotype, et pour chaque allèle dominant, la médiane M', la moyenne m', le premier et le troisième quartiles Q₁ et Q₃, le semi-interquartile Q, le second et le troisième interquartiles M' - Q₁ et Q₃ - M'. La médiane M', située au rang i, est confondue avec le deuxième quartile ; Q₁ et Q₃ sont situés respectivement aux rangs e et m.

Différentes courbes, construites sur le modèle de celles qui illustrent les notes relatives à la distribution de *S. serratum* sur les côtes occidentale et septentrionale du Cotentin (Lejuez, 1959 et 1961), four-

TABLEAU II
Fréquences des différents phénotypes et leur écart-type.

	Pourcentage	<i>albicans</i>	<i>discretum</i>	<i>lumulatum</i>	<i>ornatum</i>	<i>signatum</i>	“rouges”
1	Montfarville	28,33 ± 1,31	54,03 ± 1,45	9,08 ± 0,83	5,60 ± 0,66	0,42 ± 0,18	2,54 ± 0,45
2	Maltot	32,44 ± 1,92	52,60 ± 2,04	10,92 ± 1,28	1,85 ± 0,55	0,17 ± 0,16	2,02 ± 0,57
3	Réville	22,70 ± 1,22	54,08 ± 1,45	18,96 ± 1,14	2,04 ± 0,41	0,09 ± 0,08	2,13 ± 0,42
4	Jonville	29,38 ± 2,17	55,58 ± 2,37	12,53 ± 1,58	0,68 ± 0,39	0,46 ± 0,32	1,37 ± 0,55
5	Saint-Vaast-la-Hougue	23,10 ± 1,75	58,10 ± 2,04	16,21 ± 1,53	1,03 ± 0,42	0,35 ± 0,24	1,21 ± 0,45
6	Grandcamp	7,90 ± 0,67	75,23 ± 1,07	14,19 ± 0,87	1,49 ± 0,30	0,19 ± 0,10	1,00 ± 0,24
7	Saint-Pierre-du-Mont	7,72 ± 0,69	73,62 ± 1,15	16,06 ± 0,96	1,44 ± 0,31	0,48 ± 0,18	0,68 ± 0,21
8	Vierville	6,44 ± 0,81	75,67 ± 1,43	14,67 ± 1,17	2,00 ± 0,46	0,33 ± 0,19	0,89 ± 0,31
9	Sainte-Honorine-des-Pertes ..	10,64 ± 0,92	74,45 ± 1,31	13,91 ± 1,04	1,00 ± 0,30	—	—
10	Port-en-Bessin	9,06 ± 1,27	80,12 ± 1,77	10,43 ± 1,35	0,39 ± 0,27	—	—
11	Commes	13,49 ± 0,83	77,54 ± 0,99	8,43 ± 0,67	0,24 ± 0,11	0,24 ± 0,11	0,06 ± 0,05
12	Longues-sur-Mer	17,21 ± 0,98	73,56 ± 1,15	8,74 ± 0,73	0,21 ± 0,11	0,07 ± 0,06	0,21 ± 0,11
13	Tracy	12,15 ± 0,85	78,79 ± 1,07	8,72 ± 0,73	0,20 ± 0,11	0,07 ± 0,06	0,07 ± 0,06
14	Luc-sur-Mer	9,40 ± 1,55	84,05 ± 1,95	6,55 ± 1,32	—	—	—
15	Ouistreham	20,45 ± 6,08	70,46 ± 6,87	9,09 ± 4,33	—	—	—
16	Villers-sur-Mer	24,07 ± 1,89	70,84 ± 2,01	4,89 ± 0,95	0,20 ± 0,19	—	—
17	Bénerville	23,33 ± 7,72	73,33 ± 8,07	3,34 ± 3,27	—	—	—

TABLEAU III
Fréquences des allèles dominants et leur écart-type.

	Pourcentage	D	t	o	s	"R"
1	Montfarville	41,35 ± 1,29	5,09 ± 0,47	2,92 ± 0,35	0,21 ± 0,09	1,28 ± 0,23
2	Maltot	38,24 ± 1,74	5,86 ± 0,70	0,94 ± 0,28	0,08 ± 0,08	1,01 ± 0,29
3	Réville	45,62 ± 1,39	10,44 ± 0,66	1,04 ± 0,21	0,04 ± 0,04	1,06 ± 0,21
4	Jonville	41,19 ± 2,09	6,64 ± 0,86	0,34 ± 0,20	0,23 ± 0,16	0,68 ± 0,27
5	Saint-Vaast-la-Hougue	46,66 ± 1,94	8,69 ± 0,85	0,52 ± 0,21	0,17 ± 0,12	0,60 ± 0,22
6	Grandcamp	69,16 ± 1,30	7,57 ± 0,48	0,75 ± 0,15	0,09 ± 0,05	0,49 ± 0,12
7	Saint-Pierre-du-Mont	69,18 ± 1,37	8,61 ± 0,53	0,72 ± 0,15	0,24 ± 0,09	0,34 ± 0,10
8	Vierville	71,98 ± 1,76	7,88 ± 0,65	1,01 ± 0,23	0,16 ± 0,09	0,44 ± 0,15
9	Sainte-Honorine-des-Pertes	64,64 ± 1,52	7,29 ± 0,56	0,50 ± 0,15	—	—
10	Port-en-Bessin	68,13 ± 2,39	5,38 ± 0,71	0,19 ± 0,13	—	—
11	Commes	61,50 ± 1,17	4,33 ± 0,35	0,11 ± 0,05	0,11 ± 0,05	0,02 ± 0,02
12	Longues-sur-Mer	56,45 ± 1,23	4,49 ± 0,38	0,10 ± 0,05	0,03 ± 0,03	0,10 ± 0,05
13	Tracy	63,45 ± 1,27	4,47 ± 0,38	0,10 ± 0,05	0,03 ± 0,03	0,03 ± 0,03
14	Luc-sur-Mer	68,28 ± 2,61	3,33 ± 0,68	—	—	—
15	Ouistreham	52,56 ± 6,95	4,65 ± 2,27	—	—	—
16	Villers-sur-Mer	49,61 ± 1,96	2,48 ± 0,49	0,09 ± 0,09	—	—
17	Bénerville	50,86 ± 7,89	1,68 ± 1,66	—	—	—

TABLEAU IV

Fréquences des phénotypes, ordonnées par valeurs croissantes, pour dix-sept populations de *Sphaeroma serratum* de la côte orientale du Cotentin et de la côte du Calvados.

	<i>albicans</i>	<i>discretum</i>	<i>lunulatum</i>	<i>ornatum</i>	<i>signatum</i>	"rouges"
a	6,44	52,60	3,34	0	0	0
b	7,72	54,03	4,89	0	0	0
c	7,90	54,08	6,55	0	0	0
d	9,06	55,58	8,43	0,20	0	0
e	9,40	58,10	8,72	0,20	0	0
f	10,64	70,46	8,74	0,21	0	0
g	12,15	70,84	9,08	0,24	0,07	0,06
h	13,49	73,33	9,09	0,39	0,07	0,07
i	17,21	73,56	10,43	0,68	0,09	0,21
j	20,45	73,62	10,92	1,00	0,17	0,68
k	22,70	74,45	12,53	1,03	0,19	0,89
l	23,10	75,23	13,91	1,44	0,24	1,00
m	23,33	75,67	14,19	1,49	0,33	1,21
n	24,07	77,54	14,67	1,85	0,35	1,37
o	28,33	78,79	16,06	2,00	0,42	2,02
p	22,38	80,12	16,21	2,04	0,46	2,13
q	32,44	84,05	18,96	5,60	0,48	2,54

TABLEAU V

Fréquences des allèles dominants, ordonnées par valeurs croissantes, pour dix-sept populations de *Sphaeroma serratum* de la côte orientale du Cotentin et de la côte du Calvados (gène *D* : gène *discretum* ; gène *L* : gène *lunulatum* ; gène *O* : gène *ornatum* ; gène *S* : gène *signatum* ; gène « *R* » : ensemble des gènes « rouges »).

	Gène <i>D</i>	Gène <i>L</i>	Gène <i>O</i>	Gène <i>S</i>	Gène "R"
a	38,24	1,68	0	0	0
b	41,19	2,48	0	0	0
c	41,35	3,33	0	0	0
d	45,62	4,33	0,09	0	0
e	46,66	4,47	0,10	0	0
f	49,64	4,49	0,10	0	0
g	50,86	4,65	0,11	0,03	0,02
h	52,56	5,09	0,19	0,03	0,03
i	56,45	5,38	0,34	0,04	0,10
j	61,50	5,86	0,50	0,08	0,34
k	63,45	6,64	0,52	0,09	0,44
l	64,64	7,29	0,72	0,11	0,49
m	68,13	7,57	0,75	0,16	0,60
n	68,28	7,88	0,94	0,17	0,68
o	69,16	8,61	1,01	0,21	1,01
p	69,18	8,69	1,04	0,23	1,06
q	71,98	10,44	2,92	0,24	1,28

FIGURE 2

Représentation graphique de la variation des six principaux mutants : Xa : phénotypes *albicans* et *discretum* ; Xb : phénotype *lunulatum* ; Xc : phénotype *ornatum* ; Xd : phénotype *signatum* ; Xe : mutants « rouges ».

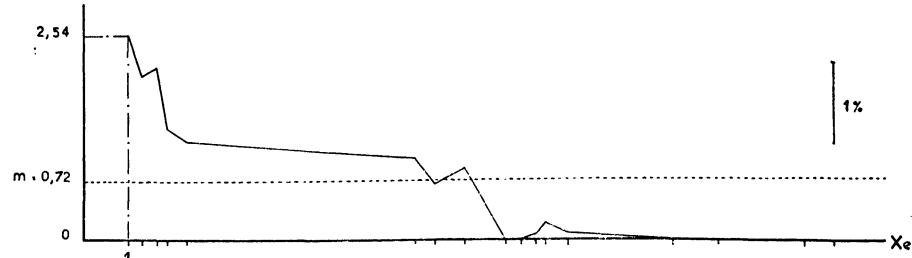
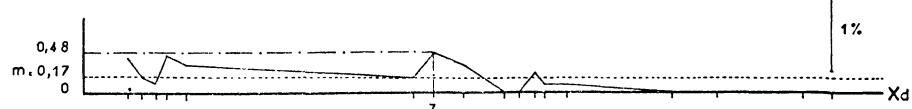
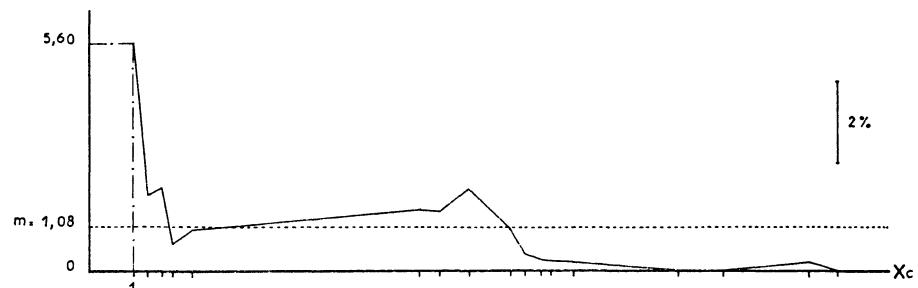
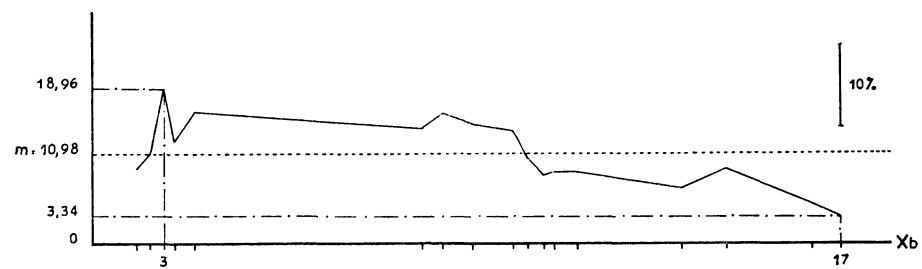
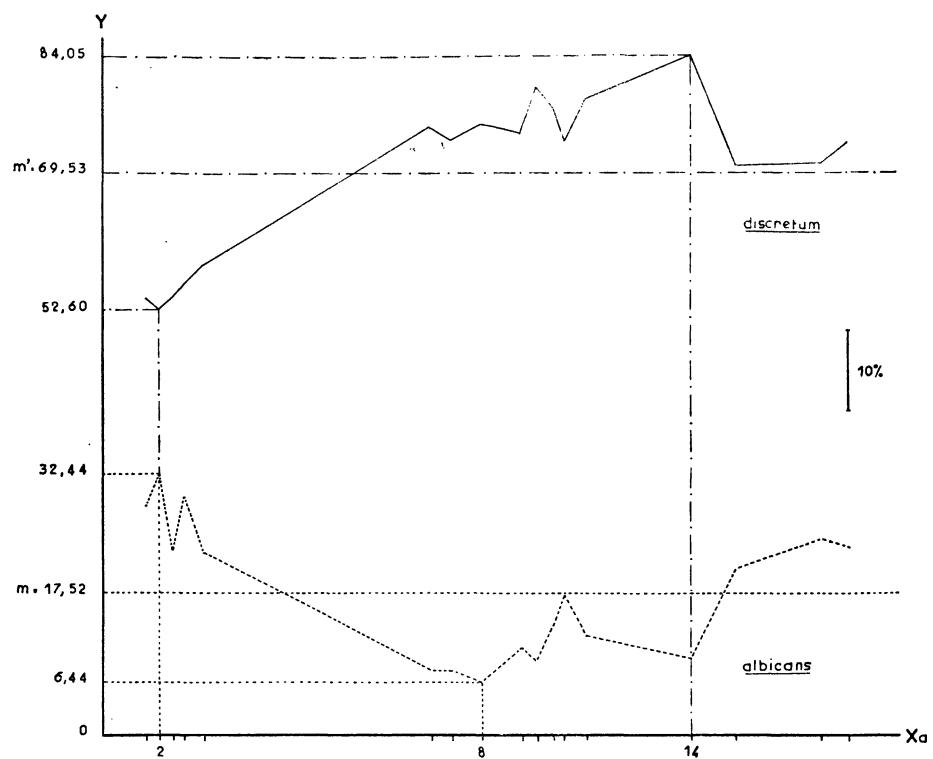


FIG. 2 (légende ci-contre)

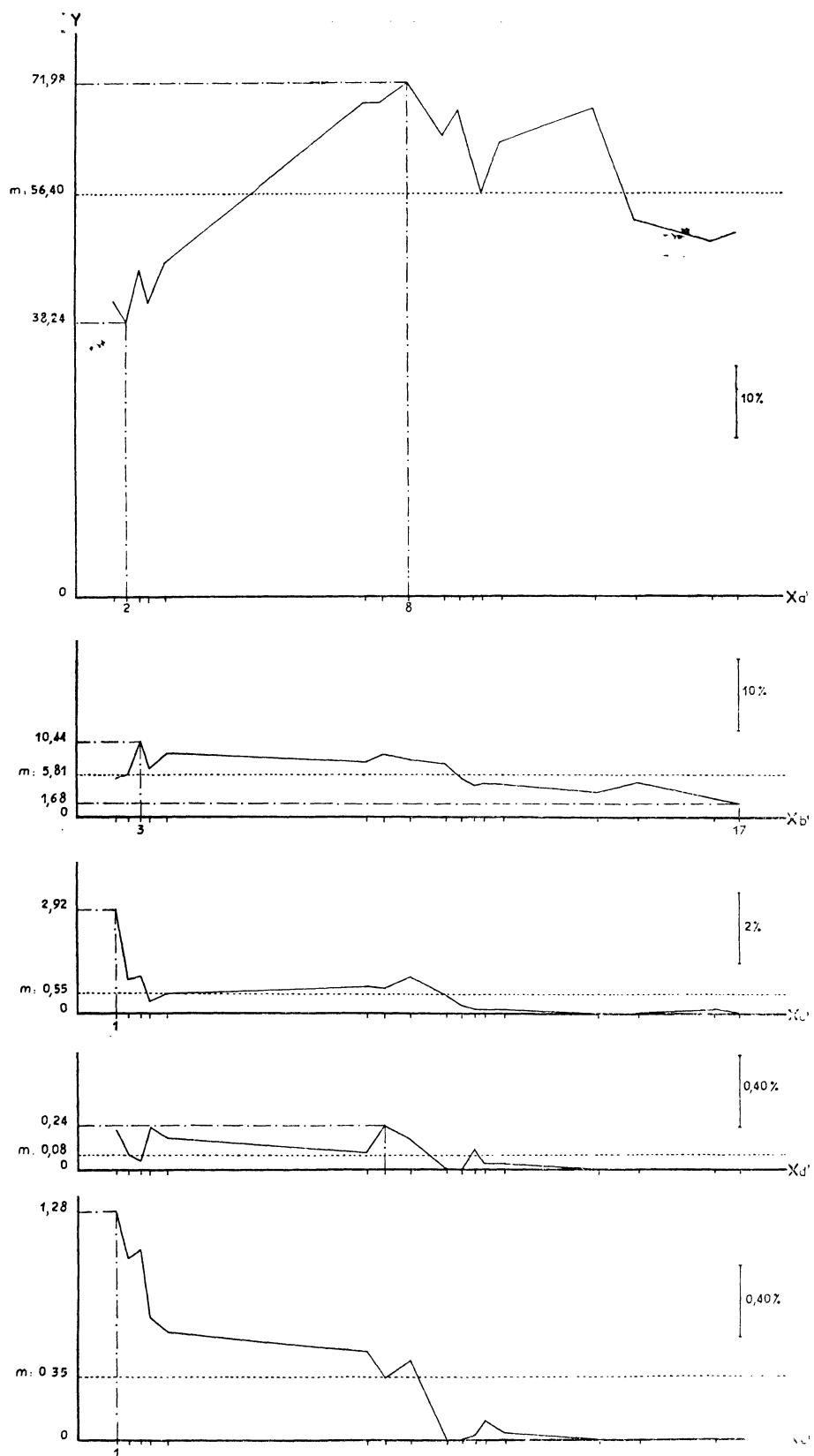


FIG. 3 (légende ci-contre)

nissent une représentation graphique des variations de chaque phénotype (fig. 2) ou de chaque gène (fig. 3). Les pourcentages de certains mutants étant très faibles, nous avons employé, afin de rendre la lecture des différents graphiques plus facile, des échelles différentes pour la construction des courbes représentant les variations des différents phénotypes ou des allèles dominants.

TABLEAU VI

	<i>albicans</i>	<i>discretum</i>	<i>lunulatum</i>	<i>ornatum</i>	<i>signatum</i>	“rouges”
M	17,21	73,56	10,43	0,68	0,09	0,21
m	17,52	69,53	10,98	1,08	0,17	0,72

a) Médiane M et moyenne m des principaux phénotypes.

	Gène D	Gène L	Gène O	Gène S	Gènes “R”
Q ₁	46,66	4,47	0,10	0	0
M'	56,45	5,38	0,34	0,04	0,10
Q ₃	68,13	7,57	0,75	0,16	0,60
Q	10,73	1,55	0,32	0,08	0,30
m'	56,40	5,81	0,55	0,08	0,35
M' — Q ₁	9,79	0,91	0,24	0,04	0,10
Q ₃ — M'	11,68	2,19	0,41	0,12	0,50

b) Médiane M', moyenne m', Q₁, Q₃, Q, second et troisième interquartiles des différents gènes.

III. ÉTUDE DES DIFFÉRENTS MUTANTS.

a) Les mutants *albicans* et *discretum*.

Comme on l'a toujours constaté pour les populations de *S. serratum*, l'ensemble des *albicans* + *discretum* forme, pour la portion de côte analysée, la majorité des individus. L'examen du tableau I montre que leurs fréquences réunies varient de 76,78 p. 100 à 96,66 p. 100. Les chiffres varient nécessairement en sens inverse pour l'ensemble des autres mutants, avec, comme valeurs extrêmes, 3,34 p. 100 et 23,22 p. 100. Le graphique Xa de la figure 2 montre qu'une fois de plus, les fréquences propres des *albicans* et des *discretum* varient assez régulièrement en sens inverse l'une de l'autre, et qu'il est possible de distinguer, en fonction de l'abondance relative de ces deux phénotypes, deux lots de populations, situés de part et d'autre de la Baie des Veys.

Le premier groupe, comprenant les stations 1 (Montfarville) à 5 (Saint-Vaast-la-Hougue), correspond à des avancées rocheuses du granite du Val de Saire. La station 2 (Maltot) offre le pourcentage maximum d'*albicans* (32,44 p. 100) et le taux le plus faible de *dis-*

FIGURE 3

Représentation graphique de la variation des allèles dominants : Xa' : gène *discretum D* ; Xb' : gène *lunulatum L* ; Xc' : gène *ornatum O* ; Xd' : gène *signatum S* ; Xe' : gènes «rouges» R.

cretum (52,60 p. 100). Bien que, pour les 17 populations étudiées, les fréquences des *discretum* soient partout supérieures à celles des *albicans*, ces cinq premières stations se caractérisent par des valeurs inférieures à la moyenne pour *discretum* ($m' = 69,53$ p. 100) et supérieures à la moyenne pour *albicans* ($m = 17,52$ p. 100). Dans ce premier groupe, les *discretum* sont deux fois plus nombreux que les *albicans*, puisque les moyennes partielles sont respectivement de 27,19 p. 100 pour A et de 54,88 p. 100 pour D.

Le second groupe de populations, séparé du premier par un ensemble de plages sableuses et par l'estuaire de la Vire, englobe les stations 6 (Grandcamp) à 17 (Bénerville). Les roches granitiques sont remplacées par des séries calcaires. La station 8 (Vierville) présente le pourcentage minimum pour *albicans* (6,44 p. 100) et la station 14 (Luc-sur-Mer) le taux le plus élevé de *discretum* (84,05 p. 100). Pour ce deuxième lot de populations, les fréquences des *discretum* sont partout supérieures à la moyenne, tandis que les fréquences des *albicans* sont, pour la plupart, inférieures à la moyenne correspondante. Les moyennes partielles étant de 13,48 p. 100 pour A et de 75,64 p. 100 pour D, les *discretum* sont près de 6 fois plus nombreux que les *albicans* dans ce deuxième groupe.

Les fréquences du gène *discretum D* varient de 38,24 p. 100 à 71,98 p. 100 avec une valeur médiane de 56,45 p. 100, égale à la valeur moyenne 56,40 p. 100. Le troisième interquartile : 11,68 est supérieur de 1,89 au deuxième : 9,79. Sur les 17 populations, 11 dépassent, pour le gène *D*, la fréquence de 50 p. 100, aucune n'est inférieure à 35 p. 100, alors que sur la côte septentrionale du Cotentin, aucune n'atteignait 50 p. 100 et que 12 sur 21 étaient inférieures à 35 p. 100.

b) Le mutant *lunulatum*.

L'examen du graphique Xb (fig. 2) met en évidence, pour le mutant *lunulatum*, une variation assez nettement décroissante d'ouest en est. La station 3 (Réville) présente le pourcentage le plus élevé (18,96 p. 100) et la station 17 (Bénerville), la fréquence la plus faible (3,34 p. 100) ; la moyenne est de 10,98 p. 100.

Les valeurs extrêmes correspondantes sont, pour le gène *lunulatum*, de 1,68 p. 100 et de 10,44 p. 100, avec une fréquence moyenne de 5,81 p. 100, très légèrement supérieure à la médiane 5,38 p. 100. Ce léger écart est en relation avec la dissymétrie de la distribution qui varie un peu plus vite dans le sens des fréquences croissantes que dans le sens des fréquences décroissantes pour le centre du tableau V. Il en résulte que le second interquartile : 0,91 est plus de deux fois plus petit que le troisième : 2,19 ; le semi-interquartile est de 1,55.

Par rapport au littoral septentrional du Cotentin, les *lunulatum* sont plus nombreux sur cette portion de côte : 9 populations sur 17 dépassent, en effet, la fréquence de 10 p. 100, alors que, pour les 21 stations de la côte nord, 6 seulement dépassaient cette valeur.

c) Le mutant *ornatum*.

Comme pour l'ensemble des populations étudiées auparavant, les *ornatum* sont peu représentés, et leurs fréquences varient de

0 p. 100 (dans trois des quatre populations les plus orientales) à 5,60 p. 100 (station 1 : Montfarville) avec une valeur moyenne de 1,08 p. 100. Le mutant *ornatum* est en nette régression par rapport à la côte septentrionale du Cotentin où 4 populations seulement sur 21 présentaient une fréquence inférieure à 2 p. 100, alors que, entre Barfleur et l'embouchure de la Seine, 3 populations seulement sur 17 dépassent cette valeur de 2 p. 100. On notera que la fréquence des *ornatum*, à Montfarville, ne diffère pas des fréquences observées, pour le même phénotype, à Cosqueville, Gatteville et Barfleur ; un hiatus très net s'établit, au contraire, entre Montfarville et Maltot, stations pourtant proches l'une de l'autre.

Les valeurs extrêmes correspondantes pour le gène *ornatum* *O* sont de 0 p. 100 et de 2,92 p. 100, avec une valeur moyenne de 0,55 p. 100. La distribution du gène *O* présente une dissymétrie semblable à celle présentée par *L*, la moyenne étant supérieure à la médiane : 0,34 p. 100, et le second interquartile : 0,24 près de deux fois plus petit que le troisième : 0,41 ; le semi-interquartile est de 0,32.

d) Le mutant *signatum*.

La fréquence des *signatum*, absents dans six populations et partout plus rares que les autres mutants, est très faible ; elle varie de 0 p. 100 à 0,48 p. 100 à la station 7 (Saint-Pierre-du-Mont) avec une moyenne de 0,17 p. 100. La fréquence des *signatum* est en nette régression par rapport à la côte nord du Cotentin où seulement 2 des 21 populations analysées présentaient une fréquence inférieure à 0,50 p. 100, fréquence qui n'est atteinte nulle part sur la portion de côte analysée dans ce travail.

Les fréquences extrêmes du gène *signatum* *S* sont 0 p. 100 et 0,24 p. 100. La distribution présente une dissymétrie semblable à celles des *L* et des *O*, la moyenne : 0,08 p. 100 étant le double de la médiane 0,04 p. 100, et le second interquartile : 0,04 p. 100 trois fois plus petit que le troisième : 0,12 p. 100 ; le semi-interquartile est de 0,08.

e) Les mutants « rouges ».

Les mutants « rouges », peu représentés, appartiennent aux deux types *rubrum* et *aurantiacum*. Les fréquences phénotypiques extrêmes sont de 0 p. 100 et de 2,54 p. 100 à la station 1 (Montfarville), avec une valeur moyenne de 0,72 p. 100.

Les fréquences extrêmes des gènes *rubrum* et *aurantiacum* sont 0 p. 100 et 1,28 p. 100, avec une moyenne de 0,35 p. 100. La distribution présente une dissymétrie semblable à celle des *lunulatum*, des *ornatum* et des *signatum*, la moyenne étant très supérieure à la médiane : 0,10 p. 100 et le second interquartile : 0,10 cinq fois plus petit que le troisième : 0,50 ; le semi-interquartile est de 0,30.

IV. CONCLUSION.

En résumé, la figure 2 montre clairement des variations décroissantes d'ouest en est, pour les mutants *lunulatum*, *ornatum*, *signatum* et pour l'ensemble des « rouges ». La subdivision des 17 populations étudiées en deux groupes, caractérisés par les fréquences relatives des *albicans* et des *discretum*, vaut également si l'on considère les phénotypes *lunulatum*, *ornatum*, *signatum* et « rouges » : les moyennes partielles respectives pour les deux groupes considérés sont très significatives : 13,54 p. 100 et 9,91 p. 100 pour L, 2,24 p. 100 et 0,59 p. 100 pour O, 0,29 p. 100 et 0,11 p. 100 pour S, 1,85 p. 100 et 0,24 p. 100 pour les « rouges ».

Par les qualités de son polychromatisme, le premier lot de populations se rapproche beaucoup des deux populations les plus orientales de la côte septentrionale du Cotentin (Gatteville et Barfleur) : il semble donc naturel de considérer l'ensemble des populations occupant la pointe granitique de Barfleur, de Gatteville à Saint-Vaast-la-Hougue, comme une grande collectivité, que l'estuaire de la Vire sépare nettement d'un autre groupe habitant la côte calcaire du Calvados. Il faut cependant rappeler la brusque diminution de fréquence des *ornatum*, qui apparaît entre Barfleur-Montfarville, où se manifeste encore l'influence du Gulf-Stream, et Maltot-Réville, où règnent sans doute déjà les conditions climatiques assez notablement différentes de la Baie de Seine. A partir de Bénerville, le gène *ornatum* semble avoir totalement disparu de toutes les populations plus septentrionales de *S. serratum* installées sur les côtes continentales d'Europe.

APPENDICE

Deux grandes catégories de roches (granite et calcaire), correspondant aux deux groupes de populations définis par la fréquence relative des *albicans* et des *discretum*, permettent l'établissement de populations plus ou moins denses de *S. serratum*. On donnera ci-dessous, pour chaque relevé, l'emplacement exact de la station, la nature et la texture de la roche, l'habitat des *S. serratum* par rapport à cette roche.

Station N° 1. — MONTFARVILLE. — « Les Hougues ». Faciès granitique : granite du Val de Saire. Les Sphéromes, assez nombreux dans les fissures de la roche, sont également présents sous les blocs et les galets.

Station N° 2. — MALTOT. — « Pointe du Hommet ». Faciès également granitique. Les Sphéromes sont essentiellement localisés dans les fentes et les fissures de la roche.

Station N° 3. — RÉVILLE. — « Pointe de Fouly ». Les Sphéromes se trouvent dans les fissures ou sous les blocs et galets de granite.

Station N° 4. — JONVILLE. — A la pointe de Saire, dans les Roches de Saire. Les Sphéromes trouvent un abri dans les quelques fissures de la roche granitique.

Station N° 5. — SAINT-VAAST-LA-HOUQUE. — A l'extérieur et au pied de la digue ouest du port, au niveau des parcs à huîtres. Sphéromes présents

dans les fissures des rochers granitiques, un peu plus nombreux sous les blocs reposant sur un sable grossier.

Station N° 6. — GRANDCAMP-LES-BAINS. — « Port du Hâble », à l'extrémité est de la digue. Une population très dense de Sphéromes s'abrite dans les fentes d'un calcaire grossier, à 50 mètres environ de la falaise.

Station N° 7. — SAINT-PIERRE-DU-MONT. — A deux kilomètres environ et à droite de la pointe du Hoc. Les Sphéromes sont localisés essentiellement dans les fentes de la roche calcaire.

Station N° 8. — VIERVILLE. — A gauche de la plage, au pied de la falaise. Les Sphéromes sont assez nombreux sous les blocs et galets de calcaire.

Station N° 9. — SAINTE-HONORINE-DES-PERTES. — A gauche de la plage, au nord de la première pointe. Les Sphéromes sont localisés très haut, au pied de la falaise, dans les fissures de calcaire. Il s'agit d'une population « mixte » où cohabitent *S. serratum* et *S. monodi*.

Station N° 10. — PORT-EN-BESSIN. — A gauche du port, à 300 mètres environ de l'extrémité de la digue. Les Sphéromes sont confinés dans les fissures de la roche calcaire. Il s'agit d'une population « mixte », étant donné la présence de quelques *S. monodi*.

Station N° 11. — COMMES. — « Le Bouffay ». Immédiatement à proximité et à droite de la plage. Une population très importante de *S. serratum* se localise essentiellement dans les fentes et les fissures d'un calcaire dur, gris-bleuâtre.

Station N° 12. — LONGUES-SUR-MER. — « Le Chaos ». Les Sphéromes sont localisés dans les fentes ou sous les blocs et les galets de calcaire.

Station N° 13. — TRACY. — Première pointe rocheuse à gauche du port artificiel d'Arromanches. Faciès calcaire. Les Sphéromes forment une population assez dense dans les fissures de la roche. Nous avons récolté ensemble *S. serratum* et quelques *S. monodi*.

Station N° 14. — LUC-SUR-MER. — « La Roque Mignon ». Faciès de calcaire grossier où les Sphéromes sont surtout confinés dans les quelques fentes et fissures de la roche.

Station N° 15. — OUISTREHAM. — Sous la jetée, au pied des piliers. Très petite population de Sphéromes, établie sous des blocs de nature diverse.

Station N° 16. — VILLERS-SUR-MER. — « Les Vaches Noires ». Les Sphéromes trouvent essentiellement un abri sous les blocs et galets de calcaire.

Station N° 17. — BÉNERVILLE. — A droite de la plage, petite pointe rocheuse calcaire. Très petite population, dont les quelques individus vivent en mélange avec *S. monodi*.

Des photographies fournissant des repères précis des stations prospectées sont conservées au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Caen.

Abstract

Researches on the genetics of the populations of *S. serratum* have been pursued on the Eastern coast of Cotentin and on the coast of Calvados. 17 representative specimens, including 15 087 individuals, have been gathered. The studied populations can be divided into two groups, widely separated by the estuary of the river Vire; the first one belongs obviously to the same whole as the most Eastern populations of the Northern coast of Cotentin. The most noticeable fact is the sudden diminution of the frequency of *ornatum*, between Montfaryville and Maltot, under the very probable influence of climatic factors linked to the Gulf Stream; the *ornatum* gene still present, but with low frequencies, on the coasts of Calvados, disappears after Benerville, from all the more Eastern populations settled on the continental coasts of Europa.

Zusammenfassung

Die populationsgenetischen Untersuchungen von *S. serratum* sind weitergeführt worden an den Küsten des Cotentin und des Calvados. Es sind 17 repräsentative Proben eingesammelt worden, die insgesamt 15087 *Sphaeroma* umfassen. Die analysierten Populationen können in zwei Gruppen eingeteilt werden, die weitgehend getrennt sind durch die Mündung der Vire; die erste gehört offensichtlich zur gleichen Gesamtheit, wie die östlichsten Populationen der Nordküste des Cotentin. Die bemerkenswerteste Tatsache ist die plötzliche Abnahme der Frequenz der *ornatum*, zwischen Montfarville und Maltot, sehr wahrscheinlich unter dem Einfluss von durch den Golfstrom bedingten klimatischen Faktoren; das Gen *ornatum*, das an den Küsten des Calvados noch in kleinen Frequenzen auftritt, fehlt von Bénerville an in allen nördlicheren Populationen, die sich an den kontinentalen Küsten Europas befinden.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOCQUET, C., LÉVI, C. et TEISSIER, G., 1951. — Recherches sur le polychromatisme de *Sphaeroma serratum* (F.). *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 87, pp. 245-297.
- BOCQUET, C. et LEJUEZ, R., 1958. — Sur un gène nouveau, *luteum*, de l'Isopode *Sphaeroma serratum* (Fabricius). *C.R. Acad. Sc., Paris*, 247, pp. 720-723.
- BOCQUET, C. et TEISSIER, G., 1960. — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). I. Stabilité du polychromatisme local. *Cah. Biol. Mar.*, I, pp. 103-111.
- HOESTLANDT, H. et TEISSIER, G., 1952. — Sur le polychromatisme des *Sphaeroma serratum* du littoral Boulonnais. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 234, pp. 667-669.
- LEJUEZ, R., 1958. — Sur le polychromatisme de *Sphaeroma serratum* (F.) le long du littoral occidental du Cotentin. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 247, pp. 659-661.
- LEJUEZ, R., 1959. — Distribution des types de coloration de *Sphaeroma serratum* sur la côte occidentale du Cotentin. *Bull. Soc. Lin. Normandie*, 9^e série, 10^e volume, 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.
- LEJUEZ, R., 1961. — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). IV. Etude des populations de la côte septentrionale du Cotentin. *Cah. Biol. Mar.*, II, pp. 327-342.