

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

VI. — MISE EN ÉVIDENCE DE LA PANMIXIE CHEZ *SPHAEROMA SERRATUM*

par

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

Résumé

Des circonstances favorables ont permis d'établir que, dans une population de *Sphaeroma serratum* des côtes normandes, les croisements se faisaient indépendamment des phénotypes *albicans*, *discretum* ou *lunulatum* des futurs conjoints. Cette constatation autorise à calculer les fréquences de *D* et *L* par la loi de Hardy que nous savions déjà pouvoir être utilisée, sans crainte d'erreur notable, pour l'estimation des fréquences de gènes rares, tels que *O* et *S*.

Il est bien connu que la structure phénotypique d'une population ne dépend pas seulement des fréquences géniques et des valeurs sélectives des génotypes en présence, mais aussi des règles, variables d'une espèce à l'autre, qui président aux appariements. On admet en général, s'il n'y a pas de preuves formelles du contraire, que les croisements se font au hasard des rencontres, hypothèse très raisonnable que nous avons adoptée dès le début de nos recherches sur la génétique des populations de *Sphaeroma serratum*.

Malheureusement, si l'on peut écarter sans grande hésitation l'idée que les croisements consanguins soient favorisés par rapport aux autres chez les Sphéromes, il est moins facile d'exclure complètement la possibilité d'existence de comportements conduisant à des croisements plus ou moins préférentiels ou à une homogamie plus ou moins forte. C'est pour cette raison que nous avons tenu à préciser à deux reprises (1951, 1960), que le mode de calcul utilisé pour déterminer les fréquences géniques à partir des fréquences phénotypiques donnait des résultats pratiquement indépendants du mode de croisement et des valeurs sélectives des différents mutants, pour les gènes dont l'allèle dominant est rare, ce qui est le cas de tous ceux que nous avons étudiés jusqu'à présent, *D* excepté. Pour ce dernier gène dont la fréquence atteint ou dépasse 0,50 dans beaucoup de populations, un écart marqué à la panmixie, ou des différences notables dans les valeurs sélectives des *albicans dd* et des *discretum* homozy-

gotes *DD* et hétérozygotes *Dd*, affecteraient de façon très sensible la précision de nos estimations.

Il a déjà été montré que l'on pouvait, en principe, vérifier le bien-fondé de nos hypothèses en comparant les fréquences des dominants doubles ou triples, calculées en admettant que les croisements sont panmictiques, avec les fréquences observées. Mais cette méthode de contrôle, très satisfaisante en théorie, l'est très peu en pratique, ces dominants multiples étant presque toujours beaucoup trop rares et leur détermination restant souvent trop aléatoire pour que l'on puisse en tirer normalement parti dans l'étude génétique d'une population.

On pourrait aussi essayer de déterminer la nature génétique du mâle inconnu ayant fécondé une femelle déterminée, d'après la structure phénotypique des jeunes auxquels elle a donné naissance. Si ce procédé génétique de recherche de la paternité se montrait suffisamment sûr, il suffirait d'isoler un nombre assez grand de femelles gravides récoltées dans une même population et d'étudier leur descendance, pour obtenir les informations requises sur la fréquence des divers types d'appariements.

Malheureusement, cette technique séduisante ne permet pas d'obtenir des résultats entièrement convaincants, les phénomènes de dominance et d'épistasie caractéristiques des gènes étudiés pouvant laisser un doute sur le phénotype des pères présumés de certaines portées et l'existence de fécondations multiples, de fréquence non négligeable, venant encore compliquer le problème. La méthode ne s'applique d'ailleurs pas au gène *D*, la distinction entre *albicans* et *discretum* étant chez les *Sphéromes* nouveau-nés, beaucoup trop délicate pour pouvoir être faite avec exactitude dans des expériences portant simultanément sur un grand nombre de portées.

Les procédés indirects d'étude des règles qui président aux croisements chez les *Sphéromes* ayant échoué, il ne restait d'autre solution que la plus simple : attendre que le hasard nous fasse rencontrer une population où les appariements soient simultanément assez nombreux pour qu'un décompte significatif des conjoints puisse être fait.

Cet événement favorable s'est produit au cours des prospections régulières effectuées en 1963 en divers points des côtes du Calvados.

TABLEAU I

	A	D	L	O	♀
A	7 A.A	40 D.A	5 L.A	1 O.A	53
D	54 A.D	312 D.D	33 L.D	2 O.D	401
L	7 A.L	32 D.L	6 L.L	0 O.L	45
O	1 A.O	0 D.O	0 L.O	0 O.O	1
♂	69	384	44	3	500

Le 10 juin, à Longues, de très nombreux *Sphéromes* étant trouvés *in copula*, 500 couples récoltés en deux marées successives étaient isolés et les phénotypes des conjoints déterminés soigneusement au laboratoire. Les résultats de ces décomptes sont consignés dans un tableau d'association (Tableau I) qui doit être comparé à un tableau

construit dans l'hypothèse de l'homogamie pour les mêmes mâles et les mêmes femelles. Cette hypothèse se confondant avec celle de l'indépendance des classements des couples d'après le phénotype du mâle ou d'après le phénotype de la femelle, si les fréquences des mutants A, D, L et O sont respectivement p_1, q_1, r_1, s_1 , chez les mâles et p_2, q_2, r_2, s_2 chez les femelles, les probabilités de formation au hasard des 16 catégories de couples possibles seront données par le développement de $(p_1 A + q_1 D + r_1 L + s_1 O)(p_2 A + q_2 D + r_2 L + s_2 O)$ dont le résultat est donné par le tableau II. S'il y a panmixie, chaque catégorie de couples devant présenter un effectif proportionnel au produit des fréquences des phénotypes mâle et femelle correspondants, chacune des lignes du tableau d'association donnera la composition phénotypique d'un échantillon représentatif de la population

TABLEAU II

	A	D	L	O	f ₁
A	$p_1 p_2$ A.A	$q_1 p_2$ D.A	$r_1 p_2$ L.A	$s_1 p_2$ O.A	p_2
D	$p_1 q_2$ A.D	$q_1 q_2$ D.D	$r_1 q_2$ L.D	$s_1 q_2$ O.D	q_2
L	$p_1 r_2$ A.L	$q_1 r_2$ D.L	$r_1 r_2$ L.L	$s_1 r_2$ O.L	r_2
O	$p_1 s_2$ A.O	$q_1 s_2$ D.O	$r_1 s_2$ L.O	$s_1 s_2$ O.O	s_2
f ₁	p_1	q_1	r_1	s_1	1

des mâles et chaque colonne celle d'un échantillon représentatif de la population femelle. Un test statistique de la panmixie, test d'indépendance de la classification des couples d'après le phénotype du mâle ou d'après celui de la femelle, sera donc en même temps un double test d'homogénéité portant sur la structure phénotypique des groupes d'individus de l'un ou l'autre sexe correspondant aux différentes catégories dans lesquelles peuvent être rangés leurs conjoints.

Il est malheureusement indispensable, avant tout calcul, de procéder à une réduction du tableau d'association, plusieurs cases de celui-ci étant vides. Sur les sept catégories d'union pouvant comporter au moins un *ornatum*, quatre manquent dans notre échantillon, les trois autres n'étant représentées que par un ou deux couples. La comparaison des fréquences observées et des fréquences théoriques n'ayant dans ce cas manifestement aucun sens, nous devons, comme on le fait dans toutes les circonstances analogues, réunir les individus d'un même sexe des deux catégories les plus rares, c'est-à-dire les O et les L, ce qui aura pour effet de réduire les données à un tableau à trois lignes et trois colonnes.

L'application du test classique d'indépendance à ce tableau d'association montre que la valeur 1,91 du χ^2 observé correspond, pour quatre degrés de liberté, à une probabilité de 0,75. Nous pouvons en conclure qu'il n'y a pas de raison de croire que les Sphéromes constituant notre échantillon se soient croisés autrement qu'au hasard.

Une réponse ayant été ainsi donnée à la question posée, il reste utile d'examiner quelques points secondaires.

Nous pouvons remarquer que les mâles et les femelles de notre échantillon diffèrent sensiblement par la fréquence des A et, à un moindre degré, par celle des D, fait qui nous rappelle ce qui a déjà été observé dans d'autres populations normandes. Mais nous pouvons vérifier pour celle qui nous occupe, que ces différences ne sont pas significatives (Tableau III). Nous retrouvons, avec plus de précision, le résultat auquel nous étions arrivés, en comparant les fréquences des génotypes des pères présumés, estimées par le procédé indirect dont il a été précédemment question, aux fréquences correspondantes observées chez les femelles.

TABLEAU III

	(1) Femelles du 10/6/63		(2) Mâles du 10/6/63	
	effectif	fréquence	effectif	fréquence
<i>albicans</i> A	69	13,80 $\pm$ 1,54	53	10,60 $\pm$ 1,38
<i>discretum</i> D	384	76,80 $\pm$ 1,89	401	80,20 $\pm$ 1,94
<i>lunulatum</i> L	44	8,80 $\pm$ 1,27	45	9,00 $\pm$ 1,28
<i>ornatum</i> O	3	0,60 $\pm$ 0,34	1	0,20 $\pm$ 0,20
	500		500	

	(3) Relevé du 30/5/63		(4) Couples du 10/6/63	
	effectif	fréquence	effectif	fréquence
<i>albicans</i> A	188	13,94 $\pm$ 0,94	122	12,20 $\pm$ 1,03
<i>discretum</i> D	1049	77,76 $\pm$ 1,13	785	78,50 $\pm$ 1,30
<i>lunulatum</i> L	108	8,00 $\pm$ 0,74	89	8,90 $\pm$ 0,90
<i>ornatum</i> O	4	0,30 $\pm$ 0,15	4	0,40 $\pm$ 0,20
	1349		1000	

χ^2 ν P	(1), (2)	(3), (4)	(3), (1), (2)	(3), (1)	(3), (2)
	2,48 2 0,29	2,01 2 0,37	4,33 4 0,36	0,56 2 0,73	3,73 2 0,15

Nous pouvons aussi comparer l'échantillon de la population de Longues comportant un nombre égal d'individus reproducteurs des deux sexes que nous venons d'étudier, à un autre lot de Sphéromes récolté au même endroit, onze jours plus tôt, sans distinction de sexe. On voit que ces deux échantillons sont parfaitement compatibles, ce qui nous autorise à les considérer, l'un et l'autre, comme représentatifs de la population dans laquelle ils ont été prélevés. Nous noterons cependant que le lot de 1349 Sphéromes récoltés en mai a une structure phénotypique plus semblable à celle des 500 femelles de juin, qu'à celle des 500 mâles correspondants, fait qui permet de supposer qu'à Longues, comme en d'autres points des côtes normandes, le taux de masculinité des Sphéromes est largement inférieur à l'unité.

Il résulte de tout cela que nos dénombrements sont compatibles avec l'hypothèse que les fréquences des différents phénotypes sont les mêmes dans les deux sexes et qu'il est possible de les estimer, soit à partir des résultats du dénombrement de mai, soit à partir de ceux du dénombrement de juin. Nous devons maintenant nous demander si les fréquences des différents types d'appariements consignées dans notre tableau d'association auraient pu être observées dans un échantillon de 500 couples prélevés au hasard dans une population panmictique, où les fréquences des différents phénotypes seraient les mêmes dans les deux sexes et égales, soit à celles que présentent les Sphéromes récoltés par couples en juin, soit à celles qui peuvent être calculées à partir du dénombrement de mai.

TABLEAU IV

♀ . ♂	Observé	I	II	III
A.A	7	7,31	7,44	9,71
A.D	40	40,70	47,89	54,18
A.L	5	4,66	5,43	5,58
A.O	1	0,32	0,24	0,21
D.A	54	55,34	47,89	54,18
D.D	312	307,97	308,11	302,34
D.L	33	35,29	34,93	31,13
D.O	2	2,41	1,57	1,15
L.A	7	6,21	5,43	5,58
L.D	32	34,56	34,93	31,13
L.L	6	3,96	3,96	3,20
L.O	0	0,27	0,18	0,12
O.A	1	0,14	0,24	0,21
O.D	0	0,77	1,57	1,15
O.L	0	0,09	0,18	0,12
O.O	0	0,00	0,01	0,00
	χ^2	1,91	4,40	7,74
	ν	4	6	8
	P	0,75	0,62	0,46

Les probabilités de formation des différents types de couples ont été calculées dans ces deux hypothèses et consignées dans le Tableau IV en même temps que celles déjà obtenues à partir des fréquences phénotypiques déterminées séparément pour les deux sexes. Les χ^2 obtenus après condensation du tableau par réunion des L et des O, donnent, compte tenu des différences dans les nombres de degrés de liberté, des probabilités 0,62 et 0,46 pour les fréquences calculées respectivement sur les 1.000 Sphéromes de juin et sur les 1.349 Sphéromes de mai, la probabilité étant de 0,75, comme nous le savons déjà, lorsque les fréquences sont calculées séparément pour les mâles et les femelles des 500 couples.

Nous généralisons par là la conclusion à laquelle nous étions déjà arrivés et pouvons admettre légitimement que, dans la population de

Longues, les croisements se font indépendamment des phénotypes *albicans*, *discretum* et *lunulatum*. Nous ne pouvons rien dire sur les *ornatum*, que seules des recherches portant sur des populations assez exceptionnelles nous permettraient d'étudier valablement.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOCQUET, CH., LÉVI, C. et TEISSIER, G., 1951. — Recherches sur le polychromatisme de *Sphaeroma serratum* (F.). *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 87, pp. 245-297.
- BOCQUET, CH., LEJUEZ, R. et TEISSIER, G., 1960. — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). — III. - Comparaison des populations mères et des populations filles pour les Sphéromes du Cotentin. *Cah. Biol. Mar.* I., pp. 279-293.
- TEISSIER, G., 1960. — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). - II. Calcul des fréquences géniques. *Cah. Biol. Mar.* 1., pp. 221-230.