

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

VII. — DONNÉES COMPLÉMENTAIRES SUR LA PANMIXIE

par

Charles Bocquet, Robert Lejuez, Georges Teissier

Faculté des Sciences de Paris et de Caen.

Résumé

De nouvelles récoltes de couples de *Sphaeroma serratum* effectuées, en 1965, à Landemer et à Omonville, nous ont permis d'étendre aux phénotypes *ornatum* et *signatum* les résultats précédemment établis quant à la panmixie des phénotypes *albicans*, *discretum* et *lunulatum*; dans les populations naturelles de *Sphaeroma serratum*, les croisements se font donc indépendamment des phénotypes structuraux des futurs conjoints.

Nous avons pu apporter récemment (1965) une preuve directe de la panmixie pour les trois phénotypes (*albicans* A, *discretum* D, *lunulatum* L) les mieux représentés dans toutes les populations de *Sphaeroma serratum* de nos côtes de la Manche, grâce à l'analyse d'une population de couples récoltée à Longues, le 10 juin 1963. Malheureusement, cette population, trop pauvre, comme toutes celles des rivages du Calvados, en *ornatum* O, en *signatum* S et en mutants « rouges » « R », ne pouvait fournir de renseignements valables sur la réalité de la panmixie ou sur l'existence d'une homogamie pour ces trois dernières catégories phénotypiques.

Il était intéressant de vérifier si la présence d'assez nombreux O, S et « R » dans une population naturelle n'entraînait pas la réalisation de croisements préférentiels. Pour compléter ainsi les résultats partiels de 1963, il suffisait en principe de récolter (au moment favorable où la plupart des sphéromes mûrs d'une station entrent simultanément en copulation) un nombre suffisamment important de couples, dans des populations exceptionnelles offrant une représentation élevée des phénotypes généralement rares.

Mais cette dernière condition imposait le choix de populations assez éloignées de nos centres de recherche, donc difficilement contrôlables. D'autre part, la période annuelle favorable à la récolte des couples est très courte et varie notablement non seulement d'une année à l'autre, mais aussi, sur une portion de côte étendue, d'un groupe de stations à un autre ; les conditions climatiques qui ont régné localement durant l'automne, l'hiver et le printemps sont certainement responsables de cette variation, mais il reste fort difficile d'en apprécier l'influence quantitative et de faire des prévisions correctes quant aux dates convenant à des prélèvements efficaces.

Cet ensemble de difficultés explique que nos recherches aient été vouées, en 1964, à un échec total, la période de « copulation généralisée » de *S. serratum* ayant précédé de quelques jours nos investigations de la fin du mois de mai. Le caractère trop aléatoire de succès ultérieurs justifiait alors la publication des résultats, pourtant incomplets, obtenus en 1963.

Nous avons été plus heureux en 1965 et deux relevés valables de couples ont été réussis sur les côtes cotentines, l'un à Omonville-la-Rogue (Station A de Lejuez, 1961), le 20 mai, l'autre à Landemer, le 24 mai.

Ces deux prélèvements confirment nos conclusions antérieures, en ce qui concerne la panmixie des A, D et L ; celui de Landemer permet de les étendre aux O, celui d'Omonville aux O et aux S. Nous avons dû faire systématiquement abstraction, dans ce travail, des mutants « rouges » (*rubrum* + *aurantiacum*), pourtant représentés dans les deux populations à des taux non négligeables (4,27 p. cent pour Landemer ; 3,27 p. cent pour Omonville), en raison des discordances très marquées et actuellement ininterprétables qui existent, pour les *aurantiacum*, entre les fréquences des deux sexes, la fréquence des femelles *aurantiacum* étant 4 à 5 fois plus grande que celle des mâles.

Il nous a semblé inutile de redévelopper dans cette note les explications fournies antérieurement quant à la méthode permettant l'analyse des populations de couples recueillies. Nous signalerons seulement que pour certains calculs relatifs à la population d'Omonville, nous avons suivi les conclusions très récentes de R.C. Lewontin et J. Felsenstein (1965), selon lesquels : « The $2 \times n$ table can be tested by the conventional χ^2 criterion if all the expectations are 1 or greater », sous réserve d'adopter $P > 0,07$ et non $P > 0,05$ comme probabilité limite.

A. Mise en évidence de la panmixie pour les *ornatum*.

Étude de la population de couples de Landemer (24 mai 1965).

Le tri des couples recueillis à Landemer le 24 mai 1965 se trouve résumé dans le tableau I, les couples dont un conjoint était un mutant « rouge » ayant été écartés.

Dans le tableau II figurent les effectifs et les fréquences respectifs d'*albicans*, de *discretum*, de *lunulatum*, d'*ornatum* et de *signatum* pour la population de couples considérée dans son ensemble et pour les femelles et les mâles qui la constituent. On notera que les fréquences phénotypiques, et notamment celles des A, D et L, diffèrent sensiblement dans les deux sexes, sans toutefois que ces divergences puissent être tenues pour significatives.

Il en résulte que les fréquences théoriques des couples peuvent être calculées : a) soit en fonction des fréquences phénotypiques réelles des femelles et des mâles, b) soit en supposant égales les fréquences phénotypiques dans les deux sexes. Les valeurs théoriques ainsi obtenues ont également été portées dans le tableau I et peuvent être aisément comparées aux nombres réels de couples recueillis. Les χ^2 , compte tenu de la condensation des O et des S (indispensable

TABLEAU I

Nombre des couples, pour les différentes catégories de conjoints (population de Landemer, 24 mai 1965).

♀	♂				
	A	D	L	O	S
A	34 26,39 A.A <i>26,60</i>	73 81,75 A.D <i>70,58</i>	16 15,88 A.L <i>16,95</i>	9 8,41 A.O <i>7,72</i>	3 2,57 A.S <i>2,15</i>
	48 60,21 D.A <i>70,58</i>	196 186,51 D.D <i>187,27</i>	36 36,24 D.L <i>44,97</i>	21 19,18 D.O <i>20,49</i>	7 5,86 D.S <i>5,69</i>
	17 17,60 L.A <i>16,95</i>	55 54,50 L.D <i>44,97</i>	12 10,59 L.L <i>10,80</i>	5 5,61 L.O <i>4,92</i>	1 1,71 L.S <i>1,37</i>
O	10 7,04 O.A <i>7,72</i>	22 21,80 O.D <i>20,49</i>	3 4,23 O.L <i>4,92</i>	1 2,24 O.O <i>2,24</i>	0 0,68 O.S <i>0,62</i>
	4 1,76 S.A <i>2,15</i>	4 5,45 S.D <i>5,69</i>	1 1,06 S.L <i>1,37</i>	0 0,56 S.O <i>0,62</i>	0 0,17 S.S <i>0,17</i>

En gras, en haut et à gauche de chaque case, nombre réel fourni par le tri.

En romain, en haut et à droite de chaque case, nombre calculé d'après les fréquences phénotypiques pour les femelles et les mâles de la population de couples.

En italique, en bas et à gauche de chaque case, nombre calculé d'après les fréquences phénotypiques moyennes de la population de couples.

TABLEAU II
Résultats du tri de la population de couples de Landemer (24 mai 1965).

phénotypes	(1) Couples du 24/5/65		(2) Femelles du 24/5/65		(3) Mâles du 24/5/65	
	effectif	fréquence	effectif	fréquence	effectif	fréquence
A	248	$21,45 \mp 1,21$	135	$23,36 \mp 1,76$	113	$19,55 \mp 1,65$
D	658	$56,92 \mp 1,46$	308	$53,29 \mp 2,08$	350	$60,55 \mp 2,03$
L	158	$13,67 \mp 1,01$	90	$15,57 \mp 1,58$	68	$11,77 \mp 1,34$
O	72	$6,23 \mp 0,71$	36	$6,23 \mp 1,00$	36	$6,23 \mp 1,00$
S	20	$1,73 \mp 0,38$	9	$1,56 \mp 0,52$	11	$1,90 \mp 0,57$
	1156		578		578	
χ^2 (2), (3) = 7,90		$\nu = 4$			P = 0,10	

(A, *albicans* ; D, *discretum* ; L, *lunulatum* ; O, *ornatum* ; S, *signatum*.)

en raison des fréquences théoriques trop faibles des couples OS, SO, SS) ont pour valeurs :

- dans le cas a : 12,36, pour $\nu = 9$, d'où $P = 0,19$,
- dans le cas b : 19,19, pour $\nu = 12$, d'où $P = 0,08$,

ce qui permet d'admettre, les *ornatum* étant nettement plus nombreux que les *signatum*, que les croisements des *S. serratum* se font indépendamment des phénotypes *albicans*, *discretum*, *lunulatum* et *ornatum* des futurs conjoints.

TABLEAU III

Relevés de 1959 et de 1961 de Landemer et population synthétique correspondante.

phénotypes	(a) Relevé de mars 1959		(b) Relevé de juin 1956	
	effectif	fréquence	effectif	fréquence
<i>albicans A + discretum D .</i>	1544	78,82 \mp 0,92	1197	75,86 \mp 1,08
<i>lunulatum L</i>	275	14,04 \mp 0,78	258	16,35 \mp 0,93
<i>ornatum O</i>	118	6,02 \mp 0,54	105	6,65 \mp 0,63
<i>signatum S</i>	22	1,12 \mp 0,24	18	1,14 \mp 0,27
	1959		1578	
		(c) Relevé de juillet 1961	(d) Ensemble (a + b + c) de Landemer	
phénotypes	effectif	fréquence	effectif	fréquence
<i>albicans A + discretum D .</i>	990	74,89 \mp 1,19	3731	76,79 \mp 0,61
<i>lunulatum L</i>	230	17,40 \mp 1,04	763	15,70 \mp 0,52
<i>ornatum O</i>	84	6,35 \mp 0,67	307	6,32 \mp 0,35
<i>signatum S</i>	18	1,36 \mp 0,32	58	1,19 \mp 0,16
	1322		4859	
		χ^2	ν	P
(a), (b) [A et D groupés]	4,64	3	0,20	
(a), (c) [A et D groupés]	7,87	3	0,049	
(b), (c) [A et D groupés]	1,43	3	0,70	
(a), (b), (c) [A et D groupés]	9,13	6	0,17	
(a), (b), (c) [A et D, O et S groupés]	8,74	4	0,07	
(d) (1) [A et D groupés]	4,91	3	0,18	

Il est possible de conférer à cette conclusion une valeur plus générale en comparant les chiffres expérimentaux aux nombres théoriques de couples calculés, cette fois, pour la population de Landemer considérée, à partir des trois échantillons prélevés antérieurement en cette station, en mars 1959, juin 1959 et juillet 1961. Ces trois relevés sont compatibles, à la condition de grouper les A et D, dont la détermination est entachée, pour 50/1000 environ des individus, d'une incertitude inéluctable, ou de réunir, en vue des calculs ultérieurs et pour la raison qui a été exposée ci-dessus, les A et D, d'une part et

les O et S, d'autre part (tableau III); il est donc légitime de les rassembler en un échantillon unique dont les fréquences phénotypiques peuvent être considérées comme caractéristiques de la population de Landemer (colonne d du tableau III). Cette population synthétique ne diffère pas de façon significative de la population de couples de 1965, quant aux fréquences des phénotypes structuraux; on en déduit, pour chacune des catégories d'appariement possibles, le nombre théorique que l'on devrait rencontrer, sur 578 couples, dans une hypothèse panmictique.

TABLEAU IV

Nombre de couples pour les différentes catégories de conjoints (A et D, O et S groupés) (population de Landemer).

♀	♂		
	A + D	L	O + S
A + D	351 (A + D) . (A + D) <i>355,03</i> (340,79)	52 (A + D) . L <i>61,92</i> (69,69)	40 (A + D) . (O + S) <i>36,05</i> (33,34)
	72 L . (A + D) <i>61,92</i> (69,69)	12 L . L <i>10,80</i> (14,25)	6 L . (O + S) <i>6,29</i> (6,82)
	40 (O + S) . (A + D) <i>36,05</i> (33,34)	4 (O + S) . L <i>6,29</i> (6,82)	1 (O + S) . (O + S) <i>3,65</i> (3,26)
		X ²	v
(nombres réels), (fréquences théoriques calculées d'après les fréquences phénotypiques femelles et mâles de la population de couples)		3,60	4
(nombres réels), (fréquences théoriques calculées d'après les fréquences phénotypiques moyennes de la population de couples)		7,39	6
(nombres réels), (fréquences théoriques calculées d'après les fréquences phénotypiques moyennes de la population synthétique (a + b + c) de Landemer)		10,72	8
			P
			0,46
			0,29
			0,22

Mêmes indications que pour le tableau I, avec en plus : en italique, en bas et à droite de chaque case, nombre calculé d'après les fréquences phénotypiques de la population synthétique de Landemer.

Le tableau IV, qui dérive du tableau I par condensation des A et D et des O et S, donne, en plus, ces dernières valeurs théoriques. La comparaison des nombres réels de couples récoltés et des chiffres théoriques correspondants prouve qu'il est raisonnable d'admettre que, dans la population de Landemer, les croisements se font indépendamment des phénotypes *albicans*, *discretum*, *lunulatum* et *ornatum*.

B. Mise en évidence de la panmixie pour les *ornatum* et les *signatum*.
Étude de la population de couples d'Omonville (20 mai 1965).

La fréquence suffisamment élevée des *signatum* dans la population d'Omonville-la-Rogue A, où un relevé de 673 couples (compte non tenu de ceux dont un conjoint était un mutant « rouge ») a été réussi le 20 mai 1965, nous autorise à franchir un dernier pas dans la mise en évidence de la panmixie pour les phénotypes structuraux de *S. serratum*.

La composition phénotypique de cette population de couples, ainsi que celles des fractions femelles et mâles de cette population, sont indiquées dans le tableau V ; les deux sous-populations de femelles et de mâles restent, malgré leurs discordances notables, compatibles entre elles.

On peut donc, comme dans les populations précédemment étudiées

TABLEAU V

Résultats du tri de la population de couples d'Omonville-la-Rogue A (20-5-1965).

phénotypes	(1) Couples du 20/5/65		(2) Femelles du 20/5/65		(3) Mâles du 20/5/65	
	effectif	fréquence	effectif	fréquence	effectif	fréquence
A	230	17,09 \mp 1,03	124	18,42 \mp 1,49	106	15,75 \mp 1,40
D	880	65,38 \mp 1,30	416	61,81 \mp 1,87	464	68,95 \mp 1,78
L	88	6,54 \mp 0,67	51	7,58 \mp 1,02	37	5,50 \mp 0,88
O	81	6,02 \mp 0,65	42	6,24 \mp 0,93	39	5,79 \mp 0,90
S	67	4,98 \mp 0,59	40	5,94 \mp 0,91	27	4,01 \mp 0,76
	1346		673		673	
χ^2 (2), (3) = 8,89		$\nu = 4$			P = 0,06	

(A, *albicans* ; D, *discretum* ; L, *lunulatum* ; O, *ornatum* ; S, *signatum*.)

de Longues et de Landemer, confronter les nombres réels de couples des différentes catégories récoltés dans la nature avec les chiffres théoriques calculés : a) d'après les fréquences phénotypiques des femelles et des mâles, b) d'après les fréquences phénotypiques moyennes supposées égales dans les deux sexes (tableau VI).

Les χ^2 montrent, dans ces deux hypothèses, l'accord entre les valeurs expérimentales et les chiffres attendus dans le cas d'une panmixie :

- cas a : $\chi^2 = 15,73$ pour $\nu = 16$, d'où $P = 0,47$,
- cas b : $\chi^2 = 24,60$ pour $\nu = 20$, d'où $P = 0,22$.

Afin de rendre ces résultats plus directement comparables à ceux qui ont été exposés antérieurement, les O et S peuvent être groupés. Les χ^2 deviennent alors :

- cas a : $\chi^2 = 8,12$ pour $\nu = 9$, d'où $P = 0,52$,
- cas b : $\chi^2 = 12,22$, pour $\nu = 12$, d'où $P = 0,18$.

Un relevé avait été effectué à Omonville en avril 1959 ; cependant les échantillons de 1959 et de 1965 sont trop disparates, dans les fréquences des *lunulatum*, des *ornatum* et surtout des *signatum* pour autoriser la généralisation à laquelle nous avions pu procéder pour les populations de Landemer et de Longues. Signalons seulement qu'il ne semble guère possible d'attribuer une véritable signification évolu-

TABLEAU VI

Nombre de couples pour les différentes catégories de conjoints (population d'Omonville-la-Rogue A, 20-5-1965).

Mêmes indications que pour le tableau I.

♀	♂				
	A	D	L	O	S
A	26 19,53 A.A 19,65	76 85,49 A.D 75,19	8 6,82 A.L 7,52	8 7,19 A.O 6,92	6 4,97 A.S 5,72
	60 65,52 D.A 75,19	294 286,81 D.D 287,67	22 22,87 D.L 28,77	25 24,11 D.O 26,50	15 16,69 D.S 21,90
	6 8,03 L.A 7,52	40 35,16 L.D 28,77	3 2,80 L.L 2,88	0 2,96 L.O 2,65	2 2,05 L.S 2,19
O	10 6,62 O.A 6,92	27 28,96 O.D 26,50	0 2,31 O.L 2,65	3 2,43 O.O 2,44	2 1,68 O.S 2,02
	4 6,30 S.A 5,72	27 27,58 S.D 21,90	4 2,20 S.L 2,19	3 2,32 S.O 2,02	2 1,60 S.S 1,67

tive aux modifications apparentes observées à 6 années d'intervalle à Omonville : les sphéromes y habitent les « fissures d'un gneiss assez fissile », ce qui entache les échantillonnages successifs d'une imprécision inévitable.

Quoi qu'il en soit, l'analyse de la population de couples d'Omonville établit la réalité de la panmixie pour les *Sphaeroma serratum*, quelle que puisse être la diversité phénotypique structurale qu'ils présentent dans les populations naturelles de nos côtes.

Summary

New collections of pairs of *Sphaeroma serratum* which have been effectuated in 1965 at Landemer and at Omonville show that the formerly established results on the panmixia of the phenotypes *albicans*, *discretum* and *lunulatum* are also valuable for the phenotypes *ornatum* and *signatum*; in natural populations of *Sphaeroma serratum* the crosses occur independently of the structural phenotype of the joining partners.

Zusammenfassung

Neue Fänge von Pärchen von *Sphaeroma serratum*, die 1965 bei Landemer und bei Omonville ausgeführt wurden, ermöglichen es uns, die vorgängig herausgearbeiteten Resultate betreffend der Panmixie der Phänotypen *albicans*, *discretum* und *lunulatum* auf die Phänotypen *ornatum* und *signatum* auszudehnen ; in den natürlichen Populationen von *Sphaeroma serratum* erfolgen die Kreuzungen unabhängig von den strukturellen Phänotypen der künftigen Geschlechtspartner.

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., LEJUEZ, R. et TEISSIER, G., 1965. — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). VI. - Mise en évidence de la panmixie chez *Sphaeroma serratum*. *Cah. Biol. Mar.*, VI, pp. 195-200.
- 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. 327-341.
- LEWONTIN, R.C., FELSENSTEIN, J., 1965. — The robustness of homogeneity tests in $2 \times N$ Tables. *Biometrics*, 21, pp. 19-33.