

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

XVI. ARGUMENTS POUR CONSIDÉRER COMME CONTINUE LA STRUCTURE DES POPULATIONS ARMORICAINES

par

J.J. Cléret

Département de Biologie Appliquée, Université de Bretagne Occidentale,
I.U.T. de Quimper, B.P. 319, 29191 Quimper-Cedex

et

R. Lejuez

Laboratoire de Biologie Animale, Faculté des Sciences, Université du Maine,
72017 Le Mans-Cedex et Station Biologique de Roscoff

Résumé

En vue d'une synthèse des observations sur le polychromatisme de *Sphaeroma serratum* dans 420 stations réparties sur 1 200 km de côtes armoricaines, nous cherchons, par une approche statistique, si la structure des populations étudiées peut être considérée comme continue ou discrète.

Les distances génétiques entre prélèvements voisins présentent une distribution dépourvue de discontinuité et parfaitement ajustable à une distribution Log - Normale.

A distance géographique égale, les écarts entre échantillons ne sont pas différents, qu'il y ait contact physique entre les populations (aires entièrement favorables aux Sphéromes) ou absence de contact (prélèvements séparés par des zones défavorables).

Dans les zones où les Sphéromes sont omniprésents, la distance génétique est fonction de la distance géographique. A courte distance, de l'ordre du kilomètre, c'est la fonction exponentielle qui présente le meilleur ajustement. A distance moyenne, de l'ordre de 10 km, c'est la fonction puissance.

L'ensemble des tests concorde pour confirmer l'hypothèse que la structure des populations de *S. serratum* peut être considérée comme continue à l'échelle de nos observations.

En 1951, Bocquet, Lévi et Teissier présentaient la première étude génétique du polychromatisme de *Sphaeroma serratum*. Le premier objectif, rappelé par Teissier (1969) et Bocquet (1972), devient alors, grâce à l'analyse des diverses populations, de dresser une carte de distribution des principaux gènes pour les Sphéromes des côtes françaises de la Manche et de l'Atlantique. Trente ans plus tard, les prospections méthodiques s'achèvent et nous permettent d'effectuer un bilan qui répond à cette première préoccupation. Simultanément, nous pouvons envisager une étude globale d'interprétation des situations diverses rencontrées.

Dans ce travail préliminaire, nous recherchons quelle est la géométrie de base de répartition des populations. *S. serratum* est une espèce réputée sédentaire, facilement accessible sur la ligne de rivage et disposée pratiquement selon une seule dimension le long des côtes. Ces trois caractères en ont fait un matériel de choix pour simplifier l'étude des relations naturelles entre unités démographiques voisines. Malgré quelques éléments de réflexion apportés par Bocquet, Hoestlandt et Lejuez (1973), nous ne pouvons encore préciser les dimensions d'une zone de sédentarité naturelle d'une micro-population ou d'une population. Existe-t-il, sur la ligne d'habitat, de véritables unités démographiques discrètes ou bien, au moins dans le cas où le substrat est favorable, avons-nous une sorte de continuum génétique non segmenté en populations homogènes ?

Dans quelques stations très précisément localisées et repérées, les fréquences géniques se sont révélées stables à plusieurs années d'intervalle (Bocquet et Teissier, 1960; Goudeau, 1966). Pourtant, nous observons des écarts hautement significatifs entre certains échantillons prélevés le même jour à des distances très faibles, inférieures à 0,5 km. Il semble donc exister une correspondance très stricte entre la structure génétique d'une population, de certaines au moins, et son milieu. Nous nous proposons d'étudier et d'analyser cette correspondance entre le polychromatisme et les facteurs écologiques. Il est évident que la démarche sera différente selon que nos prélèvements devront être considérés comme ponctuels sur une ligne aux variations continues ou bien comme représentatifs de segments contigus dont il nous faudra estimer la longueur.

A - LIMITES DE LA ZONE ÉTUDIÉE

L'espacement des stations de prélèvement a été déterminé, a priori, par des considérations pratiques de récolte. Pouvons-nous l'ajuster, a posteriori, en recherchant d'éventuels segments homogènes de population dont la longueur serait supérieure à la distance courante entre prélèvements ? Dans un premier temps, nous limiterons notre étude aux populations armoricaines pour lesquelles les relevés sont les plus serrés et l'échantillonnage le plus régulier. 380 prélèvements ont été faits entre Saint-Vaast-La-Hougue et l'embouchure de la Loire (Lejuez, 1959; 1961; 1981; Bocquet, Lejuez et Teissier, 1964; Bocquet et Lejuez, 1974) auxquels s'ajoutent 40 prélèvements dans les îles de Batz (Lejuez, 1979), de Jersey et de Guernesey (Bocquet, Lejuez et Teissier, 1969). L'ensemble des données porte donc sur 420 stations où ont été prélevés et triés 590 834 Sphéromes.

B - TECHNIQUES DE MESURE

Notre mesure de l'hétérogénéité entre prélèvements passe par la comparaison des fréquences. Dans un premier temps, l'écart entre deux prélèvements est mesuré par la comparaison des fréquences des 6 phénotypes à l'aide du calcul de χ^2 d'un banal test d'homogénéité. Chaque comparaison donne une valeur de χ^2 attachée à 2, 3, 4

ou 5 degrés de liberté selon le nombre de phénotypes présents. Les contraintes d'échantillonnage ont conduit à des prélèvements d'effectif global variable (Bocquet et Lejuez, 1974). La valeur de X^2 est donc fonction de l'effectif total de chaque prélèvement. Les deux éléments, nombre de degrés de liberté et effectifs ont été corrigés pour unifier notre système de mesure de la distance génétique globale apparente entre deux prélèvements :

* si la somme des représentants d'un phénotype donné dans les deux prélèvements est inférieure à 5, cette catégorie n'intervient pas dans le calcul, mais nous rétablissons un nombre de degrés de liberté uniformément égal à 5 en ajoutant 1 à la somme de χ^2 . L'approximation repose sur le fait que l'absence réelle (ou apparente par contrainte d'approximation à la loi Binomiale) d'un phénotype est prise comme une ressemblance et donc un écart partiel non significatif ramené systématiquement à 1, moyenne théorique de chaque variable aléatoire de la loi de Pearson;

* la valeur de X^2 se ramène au calcul des quantités élémentaires

$$X^2_i = NN' \frac{(p_i - p'_i)^2}{Np_i + N'p'_i} \quad \text{soit } \chi^2 = \sum_1^k NN' \frac{(p_i - p'_i)^2}{Np_i + N'p'_i}$$

k = nombre de catégories,

N et N' sont les effectifs totaux de chaque prélèvement,

p_i et p'_i sont les fréquences du phénotype i dans les deux stations;

χ^2 est donc affecté par le produit NN' et le dénominateur de chaque terme a pour « dimension » celle de l'effectif d'une station. Après quelques simulations, nous avons choisi $1/\sqrt{NN'}$ comme terme de correction. Il a pour avantage d'être cohérent dans les transformations logarithmiques qui se sont empiriquement imposées par la suite. De plus, il corrige en baisse les valeurs obtenues dans les comparaisons entre deux prélèvements d'effectifs inégaux. Afin de retrouver un caractère concret compatible avec les tables usuelles, nous avons arbitrairement choisi de multiplier les valeurs obtenues par 1 400, effectif représentant le prélèvement moyen utilisé (en réalité, celui-ci vaut 1 406,75 pour l'ensemble étudié).

Nous nommerons par la suite « mesure X^2 » la valeur

$$X^2 = \frac{1\,400}{\sqrt{NN'}} \sum \frac{NN' (p_i - p'_i)^2}{Np_i + N'p'_i}$$

Le « X^2 brut » est le résultat du calcul initial éventuellement affecté de la correction ramenant le nombre de degrés de liberté à 5.

C - APPROCHE STATISTIQUE

A l'échelle de nos observations, l'objectif est de choisir entre l'hypothèse (H1) d'une variation continue des fréquences phénotypiques et l'hypothèse (H2) d'une variation discrète par changement d'unité démographique à l'occasion ou en dehors des discontinuités

géographiques de la côte prospectée. Dans le premier cas, l'ensemble des facteurs intrinsèques ou extrinsèques déterminant les fréquences génétiques peut varier continûment; dans le second cas, les facteurs intrinsèques d'homogénéité à l'intérieur d'une même unité démographique peuvent entraîner des variations brusques entre les unités démographiques différentes.

FREQ. (ABS)

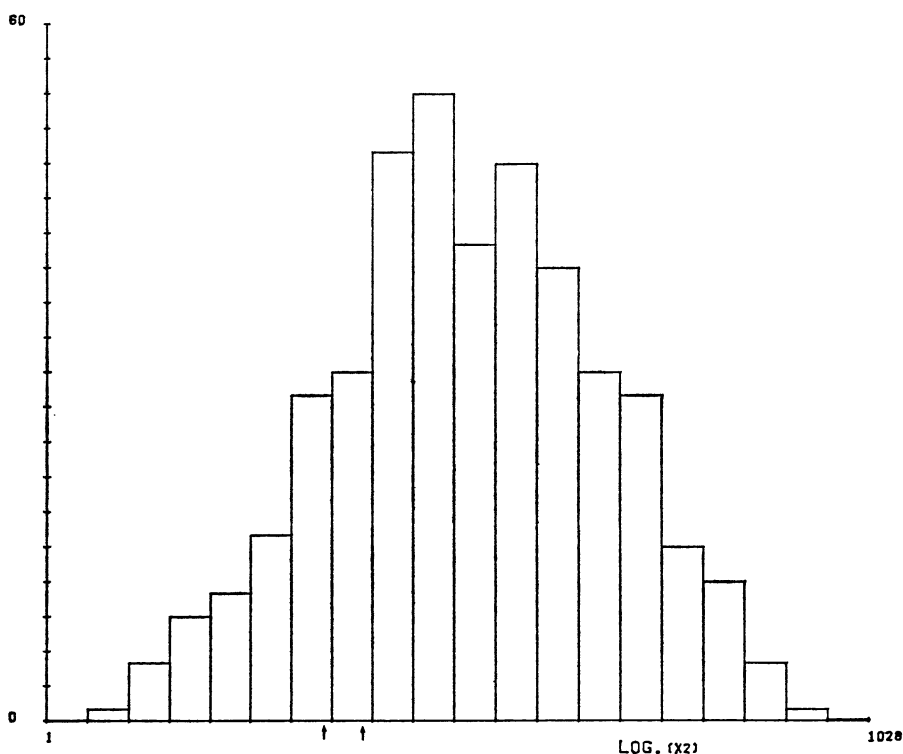


FIG. 1
Histogramme des 423 « X² brut ».

L'échelle de la variable est logarithmique; les flèches marquent les seuils de χ^2 correspondant à une probabilité de 0,05 ou 0,01 pour 5 degrés de liberté.

Nous avons retenu trois voies indépendantes permettant de choisir entre ces deux hypothèses :

1) étude de la distribution des mesures X^2 ; dans l'hypothèse H1, on attend une distribution unimodale alors que dans l'hypothèse H2, une partie des mesures X^2 devrait se concentrer aux basses valeurs puisque ne relevant que des fluctuations non significatives d'échantillonnage dans une même population;

2) comparaison, à distance géographique égale et dans la même région, entre, d'une part, les mesures X^2 à l'intérieur des aires où les Sphérômes sont omniprésents et, d'autre part, les mesures X^2 entre prélèvements séparés par des zones défavorables (côtes sableuses, estuaires, etc.); dans l'hypothèse H1 et sans nouvelle hypothèse, nous

n'avons pas de raison d'attendre des différences significatives; au contraire, dans l'hypothèse H2, les mesures dans les aires défavorables doivent toujours concerner des populations différentes alors que certaines des mesures en zone favorable doivent appartenir à deux prélèvements dans la même population et donc prendre une valeur non significative;

FREQ. (ABS)

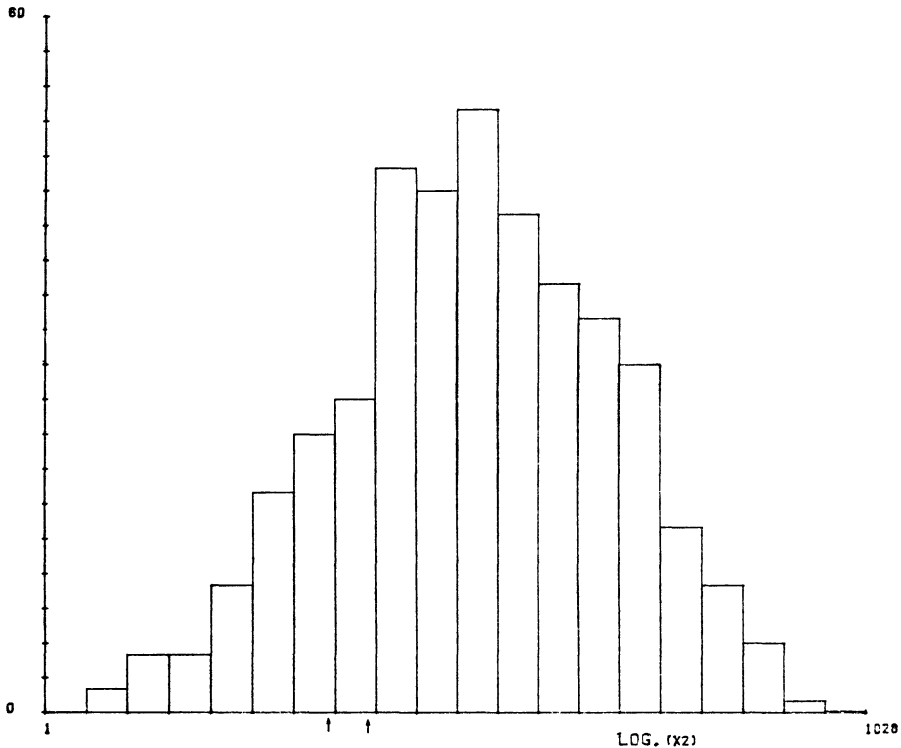


FIG. 2

Histogramme des 415 « mesure X^2 ».

L'échelle de la variable est logarithmique; les flèches marquent les seuils de χ^2 correspondant à une probabilité de 0,05 ou 0,01 pour 5 degrés de liberté.

3) étude de la liaison entre les distances géographiques et les distances génétiques estimées par les mesures X^2 ; les auteurs déjà cités ont souvent admis, par simple observation réitérée, l'existence de gradients de fréquence des divers phénotypes le long des côtes bretonnes; en admettant cette situation, nous devons la traduire par le fait que la distance génétique est fonction croissante de la distance géographique; dans l'hypothèse H1, la fonction n'est pas déterminée a priori, mais il n'y a aucune contrainte nouvelle; dans l'hypothèse H2, l'appartenance des deux prélèvements à la même population doit être d'autant plus fréquente que la distance entre prélèvements est courte; deux conséquences sont alors possibles et non contradictoires :

— l'ajustement d'une fonction peut devenir non significatif surtout aux distances voisines de la dimension moyenne des unités démographiques;

— si l'ajustement est bon, il doit correspondre à une fonction convexe de la distance géographique résultant des basses valeurs de la mesure X^2 aux courtes distances géographiques.

I - Distribution des « mesures X^2 »

Toutes les valeurs rassemblées portent sur des comparaisons entre deux stations immédiatement voisines. Les deux prélèvements sont connus sans intermédiaire et séparés par 0,5 km au moins et 20 km au plus, quel que soit le « terrain ». Chaque station participe en général à 2 valeurs et, au plus, à 3 valeurs dans quelques rares configurations particulières de la côte.

L'histogramme de la figure 1 rassemble ainsi 423 valeurs de « X^2 brut ». Cette distribution est conforme à la loi Log-Normale (écart non significatif puisque $\chi^2 = 10,86$ pour 14 ddl).

L'histogramme de la figure 2 rassemble les 415 « mesures X^2 » transformées des valeurs brutes précédentes en limitant les comparaisons à 2 par station. La distribution ne s'écarte pas significativement de la loi Log-Normale ($\chi^2 = 8,96$ pour 13 ddl).

Il n'apparaît pas que la distribution des « mesures X^2 » puisse résulter de la réunion de deux lots différents quels qu'ils soient. Ce résultat est un indice favorable à l'hypothèse H1 d'une variation globalement continue des fréquences génotypiques.

II - Comparaison entre les aires continues et les aires à hiatus

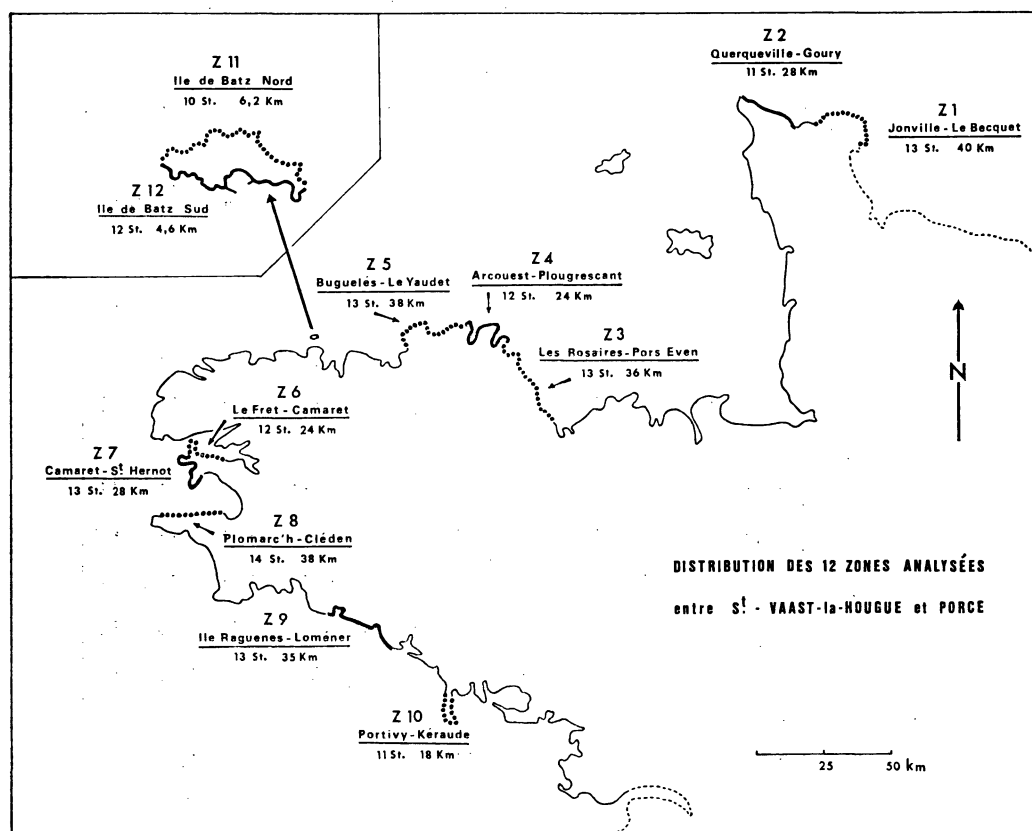
Nous disposons de 85 « mesures X^2 » obtenues par des comparaisons entre stations contiguës séparées par des substrats défavorables aux Sphéromes. Pour neutraliser l'influence possible de la distance géographique qui fait l'objet du prochain paragraphe, nous avons construit, à partir des zones favorables, un échantillon de 85 « mesures X^2 » appariées aux précédentes : pour chaque mesure du deuxième lot, nous prenons, en zone favorable, 2 stations séparées par une distance égale à celle qui existe entre les 2 stations d'une mesure de zone défavorable. Cet appariement ne pouvait être fixe compte tenu de l'hétérogénéité des substrats, mais les contraintes de proximité et d'égalité des distances améliorent la sécurité de l'échantillonnage.

Les 2 échantillons ne s'écartent pas significativement de la distribution Log-Normale ($\chi^2 = 2,51$ et 7 ddl en terrain favorable ; $\chi^2 = 9,76$ et 8 ddl en terrain défavorable). En conséquence, les tests t et F ont été effectués sur les moyennes et les écarts-types des logarithmes des « mesures X^2 » ($1,59 \pm 0,43$ en terrain défavorable et $1,69 \pm 0,49$ en terrain favorable). Les écarts entre les deux échantillons ne sont significatifs pour aucun des tests.

En conclusion, les segments de population homogène en terrain favorable, s'ils existent, ou bien sont plus courts que l'ensemble des distances entre prélèvements, ou bien sont suffisamment peu fréquents pour que la différence reste non significative. On remarque toutefois que cette dernière hypothèse est peu probable, puisque la « mesure X^2 » a une moyenne géométrique (38,9 en terrain défavorable et 49,0 en terrain favorable) à variation non significative mais de tendance inverse.

III - Liaison entre « mesure X^2 » et distance géographique

Pour repérer des discontinuités éventuelles là où elles ne sont pas apparentes par la configuration de la côte et pour étudier, en priorité, l'influence des courtes distances, le travail est limité à certaines des côtes prospectées. Ce sont les zones où le substrat est réputé entièrement favorable aux Sphéromes et comportant 10 à 15 stations régulièrement espacées. Les stations bordantes sont exclues en limite de terrain défavorable.



CARTE 1

Carte de la zone étudiée et position des zones ayant fait l'objet d'une analyse plus détaillée. (cf. tableau 1).

Douze zones, dont les caractéristiques figurent dans le tableau 1 sont possibles et s'échelonnent, comme l'indique la carte jointe, sur l'ensemble de la région. Toutefois, les zones I, V et IX sont écartées de l'étude principale en raison de l'irrégularité de la répartition des prélèvements. En effet, sur l'ensemble des douze zones, le test de Bartlett, appliqué aux coefficients de variation des distances entre prélèvements voisins, est hautement significatif d'hétérogénéité ($\chi^2 = 33,0$ pour 11 ddl). Au contraire, les neuf lots conservés peuvent être considérés comme homogènes pour les coefficients de variation ($\chi^2 = 3,89$ pour 8 ddl).

Les distances géographiques sont arrondies au km pour les zones où la distance moyenne entre prélèvements dépasse 2 km et à l'hm pour les autres. Chaque prélèvement a été effectué sur une aire dont la plus grande dimension était, en moyenne, de l'ordre du 1/100^e de la distance au prochain prélèvement et, en tout cas, toujours inférieure au 1/20^e. A l'échelle de nos observations, nos prélèvements peuvent être considérés comme ponctuels.

Pour chaque zone, nous avons calculé toutes les « mesures X^2 » entre toutes les stations prises 2 à 2. Considérant la distance entre stations comme une variable contrôlée, nous avons, pour chaque zone

TABLEAU 1

Caractéristiques de densité et d'échantillonnage des prélèvements des zones retenues pour l'étude détaillée.

Zone	N°	Réf. biblio.	Nombre de stations	Etendue (km)	Nombre de Sphéromes par station	distances (km) entre stations contiguës		
						m	e-type	cv%
Jonville - Le Becquet (COTENTIN N-E)	I	(1,2)	13	40	1034 \pm 408	3,33	3,34	100
Querqueville - Goury (COTENTIN N-O)	II	(2)	11	28	1678 \pm 406	2,80	1,23	44
Les Rosaires - Pors-Even (BAIE DE SAINT-BRIEUC)	III	(3)	13	36	1455 \pm 512	3,75	1,22	33
L'Arcouest-Plougrescant (COTES DU NORD)	IV	(3)	12	24	1341 \pm 157	3,00	1,00	33
Bugueles - Le Yaudet (COTES DU NORD)	V	(3)	13	38	1657 \pm 198	3,75	1,86	50
Le Fret - Camaret (CROZON Nord)	VI	(4)	12	24	1463 \pm 404	2,45	1,04	42
Camaret - Saint Hernot (CROZON Ouest)	VII	(4)	13	28	1401 \pm 333	2,83	0,94	33
Ile Raguenès - Lome-ner (FINISTÈRE et MORBIHAN)	IX	(5)	13	35	1232 \pm 324	2,92	1,51	51
Plomarc'h - Cleden (BAIE DE DOUARNE-NEZ)	VIII	(4)	14	38	1069 \pm 466	2,92	1,38	47
Presqu'île de QUIBERON	X	(5)	11	18,3	1394 \pm 411	1,83	0,62	34
Ile de BATZ Nord	XI	(6)	10	6,2	1560 \pm 207	0,69	0,22	31
Ile de BATZ Sud	XII		12	4,6	1218 \pm 474	0,42	0,15	35

TABLEAU 2
Etude des régressions.

Les différentes zones ont été classées dans l'ordre des distances croissantes entre les stations contiguës, c'est-à-dire par densité décroissante des prélèvements.

Zones	dist. moy.	degrés de liberté		Régression exponentielle		Régression puissance		modèle retenu	Point moyen (*)		Coefficient (**) régression			
		interne	résiduel	F reg/int	F res/int	F reg/int	F res/int		x	y				
} XII XI X VI II VII VIII IV III	0,42	60	4	113	×××	2,35 non s.	86,3	×××	5,39	×××	Exp.	1,87	34,8	0,581
	0,69	39	4	103	×××	< 1 non s.	84,9	×××	< 1 non s.		Exp.	2,60	28,8	0,452
	1,83	49	4	35,1	×××	4,54 ××	57,9	×××	1,15 non s.		Puis.	5,62	200	0,961
	2,45	60	4	62,6	×××	1,98 non s.	72,8	×××	< 1 non s.		Puis.	7,85	287	1,26
	2,80	48	5	71,5	×××	2,28 non s.	81,5	×××	1,45 non s.		Puis.	8,85	56,8	0,747
	2,83	72	4	7,32	××	< 1 non s.	10,7	××	< 1 non s.		Puis.	8,58	89,1	0,540
	2,92	84	5	33,8	×××	6,16 ×××	71,1	×××	1,24 non s.		Puis.	10,70	176	0,928
	3,00	60	4	7,69	××	1,71 non s.	12,0	×××	< 1 non s.		Puis.	8,50	105	0,583
	3,75	71	5	32,5	×××	< 1 non s.	31,3	×××	< 1 non s.		Puis.	12,06	123	0,683
Tot. Batz XII + XI	—	109	—	140	×××	—	125	×××	—		Exp.	2,17	32,1	0,460
Tot. X à III	—	487	—	105	×××	—	155	×××	—		Puis.	8,94	133	0,728

(*) Suivant le modèle retenu, le point moyen est :

pour x, la moyenne arithmétique (modèle exponentiel) ou la moyenne géométrique (modèle puissance) de la distance géographique ;
pour y, la moyenne géométrique de la mesure X^2 dans les deux modèles.

(**) Le coefficient de régression est le coefficient de régression linéaire du logarithme de la mesure X^2 par rapport à la distance géographique ou son logarithme suivant le modèle retenu.

×× : très significatif; ××× : hautement significatif.

prise séparément, étudié plusieurs modèles d'ajustement du logarithme népérien de la « mesure X^2 » en fonction de la distance géographique entre les prélèvements. La transformation logarithmique est justifiée par les résultats du paragraphe 1.

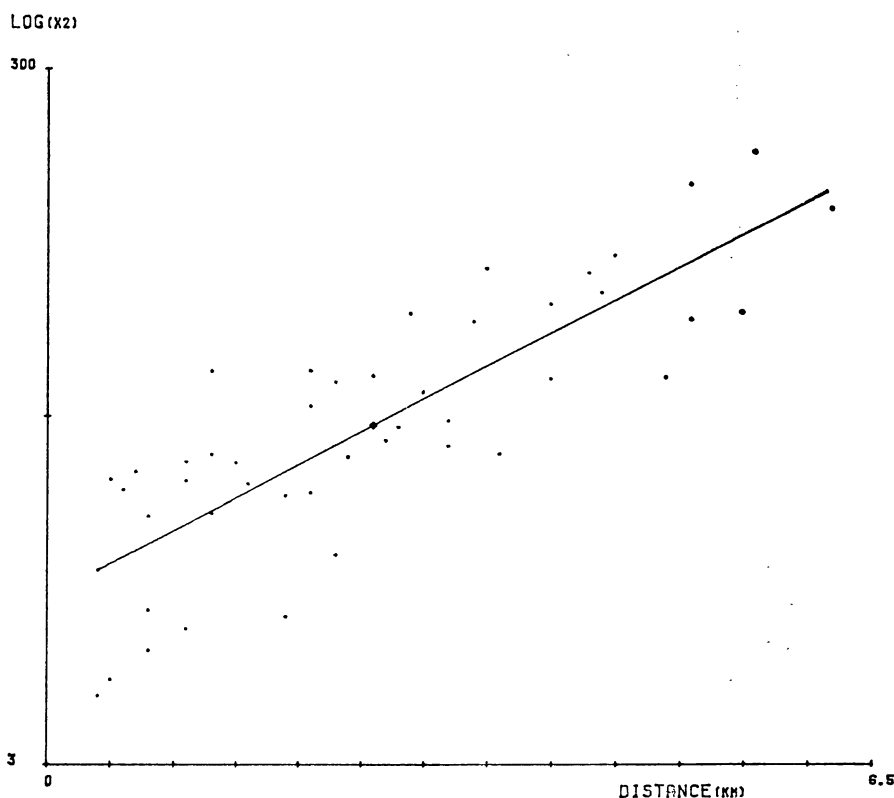


FIG. 3
Zone XI (Ile de Batz - Nord).

Régression des « mesures X^2 » en fonction des distances géographiques. L'échelle des ordonnées est logarithmique. Les paramètres de la droite de régression figurent au tableau n° 2.

Les modèles puissance et exponentiel donnent toujours une régression significative au moins au seuil 1 p. 100 quelle que soit la zone (tableau 2). Cependant, dans trois cas, la variance résiduelle d'erreur par rapport à la régression est significativement plus forte (au seuil de probabilité 1 p. 100) que la variance interne estimée par un regroupement en 6 ou 7 classes de distances (tableau 2). Cela nous oblige à choisir entre les deux modèles :

— manifestement, pour les relevés denses à distance courte entre les prélèvements (2 zones de l'île de Batz), le modèle exponentiel est plus significatif et les deux coefficients de régression ne sont pas significativement différents (Fig. 3 et 4).

— pour les 7 autres régressions, nous choisirons le modèle puis-

sance (régression $\text{Log. } y / \text{Log. } x$), car la variance résiduelle du modèle exponentiel est significativement trop grande pour les zones VIII et X (Baie de Douarnenez et Quiberon) et le modèle puissance est meilleur, ou semblable, seulement pour la zone III (Baie de St-Brieuc).

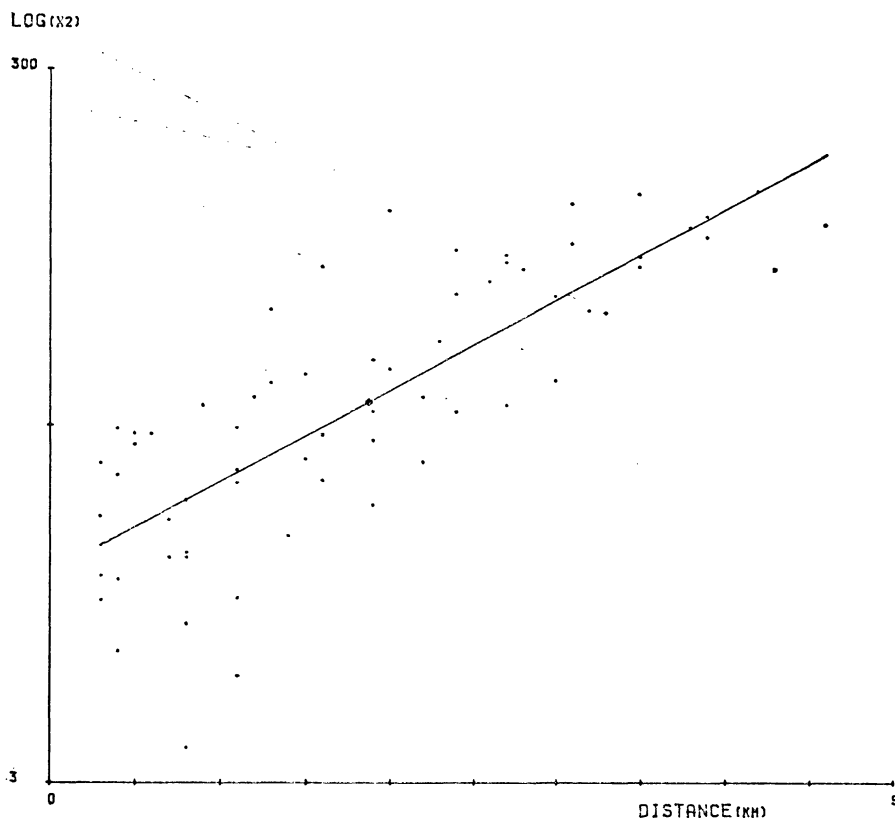


FIG. 4
Zone XII (Ile de Batz - Sud).

Régression des « mesures X^2 » en fonction des distances géographiques. L'échelle des ordonnées est logarithmique. Les paramètres de la droite de régression figurent au tableau n° 2.

Il n'y a pas de contradiction entre les deux modèles, puisque l'un correspond aux distances comprises entre 0,5 km et 6,5 km et l'autre aux distances comprises entre 1 km et 36 km. L'examen plus détaillé de la zone de Quiberon, intermédiaire pour la densité des stations entre l'île de Batz et les autres zones, montre que le modèle exponentiel est applicable et meilleur que le modèle puissance jusqu'à 6,5 km (Fig. 5). L'ajustement à 4 modèles a été comparé en traitant successivement les données se rapportant à des distances inférieures aux seuils successifs de 6,5 km - 7,5 km - 10,5 km - 13,5 km et 18,5 km; le modèle exponentiel est le meilleur aux courtes distances et il est remplacé, aux distances supérieures, par le modèle puissance. La régression n'est plus significative sur les données correspondant à des distances exclusivement supérieures à 6,5 km (Fig. 5). La fonction

puissance pourrait ainsi résulter de la composition d'une fonction exponentielle aux courtes distances avec un plafonnement des « mesures X^2 » aux fortes distances.

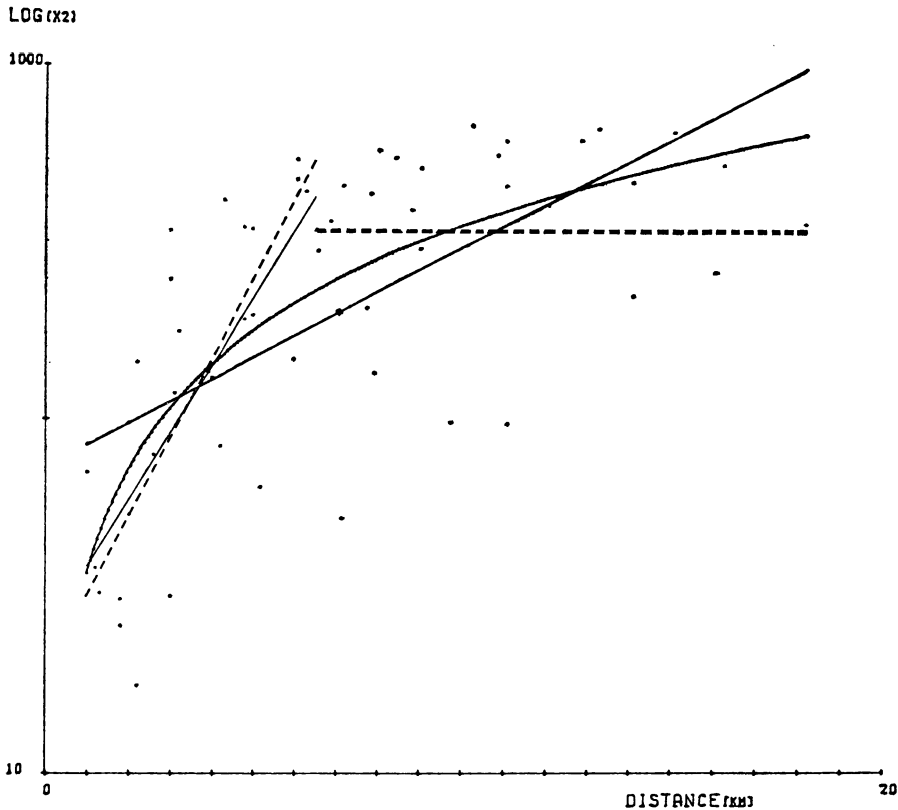


FIG. 5
Zone X (Quiberon).

Régression et analyse des « mesures X^2 » en fonction des distances géographiques. L'échelle des ordonnées est logarithmique.

- trait fin : modèle exponentiel pour $X < 6,5$ km;
- tireté fin : modèle exponentiel des zones XI et XII pour comparaison;
- trait fort : modèle exponentiel pour $X < 18,5$ km (ensemble de la zone X);
- courbe large : modèle puissance (les paramètres figurent au tableau 2);
- tireté fort : ligne moyenne (absence de régression) pour $X > 6,5$ km.

La comparaison des 7 régressions du modèle puissance montre leur unité certaine (Fig. 6). L'analyse de variance montre que la variance du coefficient de régression n'est pas significativement plus forte que la variance d'erreur sur les régressions ($F = 1,31$ pour 6 et 178 ddl) (tableau 2). L'ensemble des 7 régressions admet un modèle général hautement significatif par réunion des données des 7 zones (Fig. 6). Cependant, si les coefficients de régression sont homogènes, il y a un décalage significatif dans le niveau général des « mesures X^2 » de chaque zone. L'analyse de variance des « mesures X^2 » corrigées pour la régression et ramenées au point moyen pour la distance

moyenne générale est extrêmement significative ($F = 33,52$ pour 6 et 475 ddl). Il apparaît donc parmi les 7 zones, 4 groupes significativement différents :

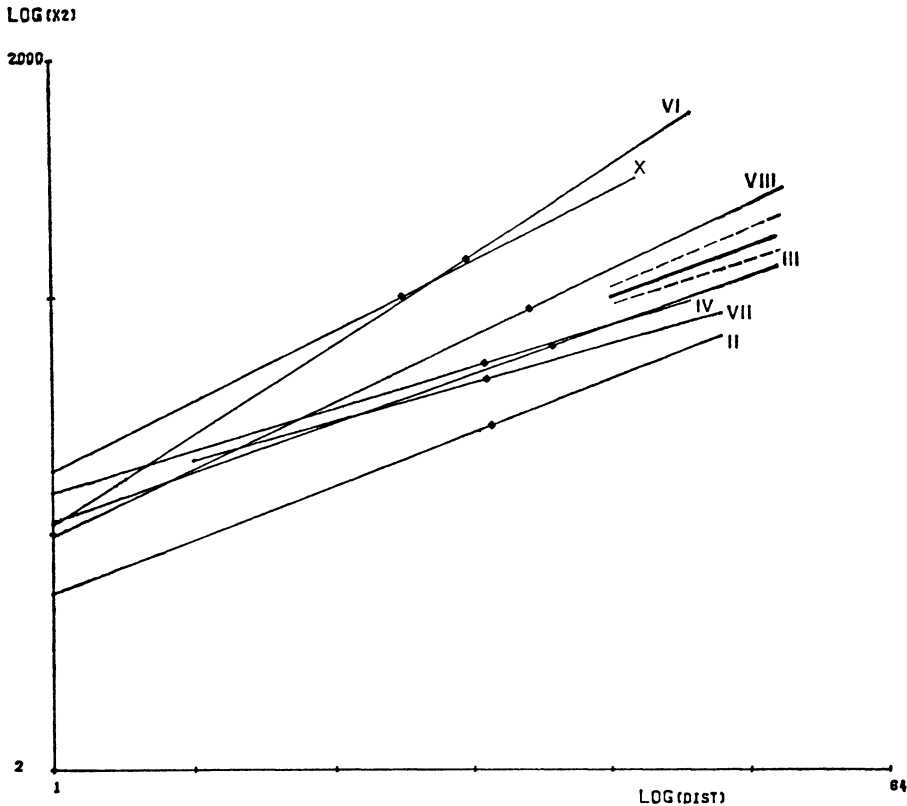


FIG. 6

Régressions du modèle puissance pour les 7 zones à distances moyennes.

Les deux échelles sont logarithmiques et les paramètres des régressions figurent au tableau 2. La régression du même modèle ajustée à l'ensemble des « mesures X^2 » des 7 zones est un trait plus épais avec l'intervalle de confiance du coefficient de régression figuré par les deux limites en tireté (figuration partielle pour plus de clarté).

- les zones VI et X (Crozon-Nord et Quiberon) à niveau général élevé;
- les zones III, IV et VII à niveau moyen;
- la zone VIII intermédiaire entre les deux groupes précédents;
- la zone II (Cotentin) à faible niveau de « mesure X^2 ».

Il serait logique d'assimiler ce niveau général de « mesure X^2 » à une sorte de potentiel régional de variabilité caractéristique de chaque zone, mais l'interprétation demanderait des confirmations indépendantes. Dans cette hypothèse, il est normal de trouver un fort potentiel de variabilité dans les deux presqu'îles où les variations écologiques sont extrêmes et un potentiel de variabilité beaucoup plus faible dans la zone proche de la limite Nord de plusieurs phénotypes.

L'ensemble de cette analyse conduit donc au constat de l'influence de la distance géographique sur la « mesure X^2 » représentant la distance génétique. Les fonctions mises en jeu dans les modèles correspondent à des lois continues sans qu'on puisse dépister, à l'échelle de nos observations, une homogénéité partielle des « mesures X^2 » aux faibles distances. Au contraire, la loi puissance correspondrait plutôt à une homogénéité des « mesures X^2 » à grande distance. Les éléments de population homogène, s'ils existent, doivent être recherchés vers les courtes distances, vraisemblablement inférieures à 500 m.

CONCLUSIONS

Les trois voies statistiques convergent pour exclure l'hypothèse d'une discontinuité dans la répartition des éléments démographiques. S'il existe des entités élémentaires isolées, on doit admettre que leur dimension spatiale est inférieure à 0,5 km.

Contrairement à notre attente, il serait illusoire de regrouper certaines stations voisines apparemment semblables. Le réseau de récolte n'a donc pas été trop serré mais, au contraire, de nouveaux prélèvements seront nécessaires pour confirmer les modèles établis ici. La loi régissant les écarts constatés entre les stations peu éloignées dans l'île de Batz mériterait d'être testée en d'autres points par un échantillonnage plus serré. Il devient nécessaire de préciser les structures des populations à très courte distance par des relevés encore plus rapprochés au moins dans quelques zones tests.

Sur la base de ce constat, nous pouvons dès maintenant entreprendre l'étude de la distribution des différents gènes du polychromatisme. Nous savons que les nombreux relevés disponibles ne sont pas redondants et nous les utiliserons à analyser les correspondances existant entre les facteurs du milieu et les fréquences géniques. Ces correspondances, subjectivement entrevues par tous les auteurs cités, doivent être maintenant précisées et quantifiées.

Enfin, nous pourrions revenir sur un certain nombre de questions déjà examinées antérieurement. Pour la panmixie, vérifiée ponctuellement (Bocquet, Lejuez et Teissier, 1965; 1966), il faudra sans doute étendre l'analyse aux relations de migrations éventuelles entre micro-populations voisines. Le problème de la stabilité locale du polychromatisme (Bocquet et Teissier, 1960; Goudeau, 1966) doit être revu de façon très détaillée; il est probable que, dans certaines zones, une déviation très minime dans le repérage des stations influence énormément les résultats.

D'une manière générale, cette étude renforce la conclusion que la liaison entre la structure génétique des populations de *Sphaeroma serratum* et le milieu est très ponctuelle, donc forte et précise.

Summary

In order to realize a synthesis of the observations on *Sphaeroma serratum* polychromatism in 420 stations spreading on 1200km of Armorican coasts, a statistical approach is carried out to find whether the structure of the studied populations can be considered as continuous or discontinuous.

Genetical distances between neighbouring samples show a distribution deprived of discontinuity and quite adjustable to a Log-Normal distribution.

For an equal geographical distance, the variations between the specimens are not different, whether there is a physical contact between the populations (areas quite favourable to *Sphaeroma*) or no contact (samples separated by unfavourable areas).

In the areas where *Sphaeroma* are omnipresent, the genetical distance depends on the geographical one. For a short distance, about 1km, the exponential function offers the best adjustment. For an average distance, about 10km, the power function does it.

According to every tests, the hypothesis is confirmed that the structure of *S. serratum* populations can be considered as continuous on the scale of our observations.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOCQUET, C., 1972. — Titres et travaux scientifiques.
- BOCQUET, C., HOESTLANDT, H. et LEJUEZ, R., 1973. — Essais d'implantation dans des populations de l'Isopode intertidal *Sphaeroma serratum*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 279, pp. 509-511.
- BOCQUET, C., LEJUEZ, R. et TEISSIER, G., 1964. — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). V. Etude des populations entre Barfleur et l'embouchure de la Seine. *Cah. Biol. Mar.*, 5, pp. 1-16.
- BOCQUET, C., LEJUEZ, R. et TEISSIER, G., 1965. — Mise en évidence de la panmixie chez *Sphaeroma serratum*. *Cah. Biol. Mar.*, 6, pp. 195-200.
- BOCQUET, C., LEJUEZ, R. et TEISSIER, G., 1966. — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). VII. Données complémentaires sur la panmixie. *Cah. Biol. Mar.*, 7, pp. 23-30.
- BOCQUET, C., LEJUEZ, R. et TEISSIER, G., 1969. — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). IX. Etude des populations des Iles Anglo-normandes de Jersey et Guernesey. *Cah. Biol. Mar.*, 10, pp. 405-427.
- BOCQUET, C. et LEJUEZ, R., 1974. — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). XI. Etude des populations de la côte Nord de Bretagne (de Brest à St-Brieuc). *Cah. Biol. Mar.*, 15, pp. 169-196. (3).
- 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 TEISSIER, G., 1960. — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). I. Stabilité du polychromatisme local. *Cah. Biol. Mar.*, 1, pp. 103-111.
- GOUDEAU, M., 1966. — Génétique des populations du *Sphaeroma serratum* (F.). VIII. Nouvelles observations sur la stabilité du polychromatisme local. *Cah. Biol. Mar.*, 7, pp. 251-258.
- LEJUEZ, R., 1959. — Distribution des types de coloration de *Sphaeroma serratum* (F.) sur la côte occidentale du Cotentin. *Bull. Soc. Linn. Norm.*, 9 s., 10, pp. 39-57. (1).
- LEJUEZ, R., 1961. — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). IV. Etude des populations de la côte septentrionale du Cotentin. *Cah. Biol. Mar.*, 2, pp. 327-342. (2).
- LEJUEZ, R., 1979. — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). XIV. Etude des populations de l'île de Batz. *Cah. Biol. Mar.*, 20, pp. 431-448. (6).
- LEJUEZ, R., 1981. — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). XV. Etude des populations du littoral breton de la Pointe Saint-Mathieu à la Pointe du Raz. *Cah. Biol. Mar.*, 22, pp. 473-494. (4).
- TEISSIER, G., 1969. — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum*, Isopode littoral. *Pub. Staz. Zool. Napoli*, 37 suppl., pp. 135-145.