

POLYMORPHISME ENZYMATIQUE DE TROIS POPULATIONS DE PALOURDES
(*RUDITAPES DECUSSATUS* L.) DE BRETAGNE

Dario MORAGA et Albert LUCAS
Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences
29283 BREST Cedex - FRANCE -

R E S U M E

Les trois populations étudiées étaient localisées sur les côtes de Bretagne Occidentale : au nord (Diben), à l'ouest (Tinduff), au sud (Ile Tudy). De 25 à 57 analyses ont été effectuées sur chacun des 19 systèmes enzymatiques étudiés, où 27 locus ont été reconnus, dont 6 non interprétables, 10 monomorphiques et 11 polymorphiques. Parmi ces derniers, 4 locus ont montré une résolution trop confuse pour que leur analyse soit retenue. C'est donc 7 locus polymorphes (EST_3 , HK_2 , LAP_2 , MDH_1 , MDH_2 , GPI , PGM_2) qui ont été utilisés pour comparer les 3 populations concernées. Une seule différence qualitative portant sur un allèle rare et de très faibles différences quantitatives de distribution des allèles entre les 3 populations, n'ont pas permis de les distinguer. La variabilité génétique des 3 populations est relativement élevée.

A B S T R A C T *ENZYMATIC POLYMORPHISM OF THREE POPULATION OF PALOURDES
(RUDITAPES DECUSSATUS) IN BRITTANY.*

The three populations studied were situated on the west coast of Brittany : to the North (Diben), to the West (Tinduff) to the South (Ile Tudy). 25 to 57 analysis were carried out on each of the 19 enzymatic systems where 27 loci had been recognized. Six of which were not interpreted, 10 were monomorphic , 11 polymorphic . Among these latter, the analysis of 4 of the loci were not used as the determination was too confused. Therefore, the comparison of the 3 populations was carried out on 7 polymorphic loci (EST_3 , HK_2 , LAP_2 , MDH_1 , MDH_2 , GPI , PGM_2). Only a rare allele showed one qualitative difference ; this coupled with slight quantitative differences in the distribution of the alleles did not permit to distinguish the three various populations. The genetic variability of the 3 populations was rather high.

M O T S - C L E S : Polymorphisme enzymatique, heterozygotie, Mollusque, Bivalve.

K E Y W O R D S : Enzymatic polymorphism, heterozygosity, Mollusca, Bivalvia

INTRODUCTION

Chez les Mollusques Bivalves où les caractères morphologiques non influencés par les facteurs du milieu, sont rares, l'électrophorèse enzymatique est un moyen de choix pour évaluer la variabilité génétique des populations. Cette technique a été inaugurée chez les Bivalves par Johnson et al. (1978) qui ont étudié un système enzymatique sur une population naturelle d'*Ostrea lurida*. Les premières études portant sur un nombre significatif d'enzymes ne datent que de 1975 (Buroker et al., 1975) et surtout 1979 (Buroker et al., 1979 a et b) et concernent des populations de *Crassostrea*. Dans la famille des Veneridae, les principales études électrophorétiques ont porté sur l'espèce *Ruditapes decussatus* à laquelle 3 publications ont été consacrées : Wilkins et Mathers (1974), Wilkins (1975), Worms et Pasteur (1982). Le but du présent travail était de comparer la variabilité génétique de 3 populations de *R. decussatus* de Bretagne Occidentale, en étudiant un certain nombre de systèmes enzymatiques par la méthode électrophorétique sur gel de polyacrylamide ou d'amidon. En effet, ces populations présentaient sur la base de caractéristiques biométriques, certaines différences au niveau statistique (Gérard 1978, Moraga en prép.). Il était donc intéressant de voir si, parallèlement, des différences de distributions d'électromorphes pouvaient être constatées entre les 3 populations.

TABLEAU 1 : Les systèmes enzymatiques analysés. (ci-contre)

★ MA : Muscle adducteur	° Tampon A = électrode : 0,135 M tris/0,045 M d'acide citrique PH7. Pour gel, dilution 10 fois
GD : Glande digestive	Tampon B = électrode : 0,023 tris/0,005 M d'acide citrique PH8. Pour gel, dilution 1 fois
Δ P : Polyacrylamide	Tampon C = 22 mM tris/135 mM Glycine PH8, 6.
A : Amidon	Tampon D = électrode : 0,085 M tris/0,081 M acide borique PH8,5. Pour gel, dilution 1 fois
1 AYALA et al. 1973	Tampon E = électrode : 0,09 tris/0,05 M acide borique 0,002 M EDTA PH8,6. Gel dilué 10 fois.
2 BISOL 1976	
3 BREWER 1970	
4 LEWIS et HARRIS 1967	Tampon F = électrode : 0,62 M tris/0,14 M d'acide citrique, H ₂ O PH8. Pour gel, dilution 29 fois.
5 SCHAAL et ANDERSON 1974	
6 SELANDER et al. 1971	
7 SHAW et PRASAD 1970	

ENZYME	DESIGNATION	LOCUS OBSERVES	TISSU* TAMPON°	SYSTEME TAMPON°	NATURE DU GEL	COLO- RATION	RESO- LUTION	N. ALLELES
ALCOOL DESHYDROGENASE	E.C.1.1.1.1.	-	MA.GD	A,F	P,A	6	néant	-
AMINOPEPTIDASE	E.C.3.4.11.1.	AP ₁ AP ₂	MA	A A	P P	4	bonne bonne	1 1
ASPARTATE AMINOTRANSFERASE	E.C.2.6.1.1.	AAT ₂	MA	A,F	P,A	6	bonne	1
ESTERASES	E.C.3.1.1.	EST ₁ EST ₂ EST ₃ EST ₄	MA MA MA MA	E E E E	P P P P	7	bonne bonne bonne bonne	1 1 2 1
GLUCOSE 6 PHOSPHATE DESHYDROGENASE	E.C.1.1.1.49	-	MA.GD	A,F	P,A	6	mauvaise	-
GLUCOSE PHOSPHATE ISOMERASE	E.C.5.3.1.9.	GPI	MA	A F	P A	2	bonne bonne	5 3
GLUTAMATE DESHYDROGENASE	E.C.1.4.1.2.	-	MA	B,F	P,A	6	mauvaise	-
HEXOKINASE	E.C.2.7.1.1.	HK ₂	MA	A,B	P	7	faible	3
ISOCITRATE DESHYDROGENASE	E.C.1.1.1.42	IDH	MA	B	P	7	faible	n
LACTATE DESHYDROGENASE	E.C.1.1.1.27	-	MA.GD	A,B,C	P	1	néant	-
LEUCINE AMINOPEPTIDASE	E.C.3.4.1.1.	LAP ₁ LAP ₂	MA.GD MA.GD	D,E D,E	P P	7	bonne bonne	1 3
MALATE DESHYDROGENASE	E.C.1.1.1.37	MDH ₁ MDH ₂ MDH ₁ MDH ₂	MA MA.GD MA.GD	F F B B	A A P P	6	bonne bonne faible mauvaise	2 3 1 -
MALIQUE ENZYME	E.C.1.1.1.40	ME ₁ ME ₂	MA	B,F B	P,A P	6	diffuse bonne	n 1
OCTOPINE DESHYDROGENASE	E.C.1.5.1.11	ODH	MA.GD	E	P	5	faible	n
PHOSPHOGLUCOMUTASE	E.C.2.7.5.1.	PGM ₁ PGM ₂	MA	B B	P P	1-3	bonne bonne	1 3
6 PHOSPHOGLUCONATE DESHYDROGENASE	E.C.1.1.1.44	6 PGD ₁	MA.GD	B	P	7	faible	n
SORBITOL DESHYDROGENASE	E.C.1.1.1.14	-	MA.GD	A,B,F	P	7	diffuse	-
SUPEROXYDE DISMUTASE	E.C.1.15.1.1.	SOD ₁	MA	A,B	P	1	bonne	1
XANTHINE DESHYDROGENASE	E.C.1.2.1.37	-	MA	A,B	P	7	diffuse	-

MATERIEL ET METHODES

- Matériel vivant

Les palourdes (*Ruditapes decussatus*) utilisées dans l'analyse électrophorétique appartenaient à trois populations différentes de Bretagne Occidentale :

- Diben (Baie de Morlaix) côte Nord
- Tinduff (Rade de Brest) côte Ouest
- Ile Tudy (Anse de Pouldon) côte Sud.

- Analyse électrophorétique

Au laboratoire, les animaux ont été maintenus dans des bacs d'eau de mer, puis disséqués pour séparer les muscles adducteurs et la glande digestive, qui ont été soit conservés à -25°C soit lyophilisés. Les échantillons de tissus ont été broyés dans un tampon tris HCl 0,01 M PH8, à raison de 1 à 3 (poids/volume). Le broyat était ensuite centrifugé à 30 000 g pendant 10 minutes à 2°C.

Les électrophorèses ont été réalisées à 4°C, sur gel d'amidon ou sur gel de polyacrylamide, soit sur un appareil LKB : 2217 multiphor système horizontal, soit sur un appareil LKB - 2001, système vertical à capacité de 20 à 40 échantillons.

Le tableau 1 précise pour chaque système enzymatique la nature du gel, les tampons employés et les méthodes de coloration.

- Interprétation des données

A partir des phénotypes observés, les fréquences de chaque allèle sont calculées. On en déduit les fréquences phénotypiques attendues selon la loi de Hardy Weinberg. Le test X^2 est utilisé pour voir si les fréquences phénotypiques attendues et observées diffèrent significativement ou non ($P < 0,05$).

Pour chaque locus, la fréquence des hétérozygotes observés (H_o) est calculée à partir des phénotypes observés. La fréquence attendue (H_e) est déduite de la fréquence allélique. Connaissant H_o et H_e on peut obtenir l'indice de déviation (Selander, 1970).

$$D = \frac{\Sigma H_o - \Sigma H_e}{\Sigma H_e}$$

dont les valeurs négatives indiquent une déficience d'hétérozygotes dans la population.

Le nombre effectif d'allèle (N_e) a été calculé selon Ayala (1982). Les définitions de NEI (1972) ont été adoptées pour le calcul d'identité génétique (I) et celui de la distance génétique (D). Le taux de polymorphisme (P) est le pourcentage de locus polymorphes parmi les locus étudiés (et dont l'analyse a été possible).

RESULTATS

Comme le montre le tableau 1, sur les 19 systèmes enzymatiques, 6 n'ont pu être interprétés. Sur les 13 systèmes restants, on a reconnu 21 locus parmi lesquels : 4 locus polymorphes (Idh, Mel, Odh, 6 Pgd) dont il n'a pas été possible de dénombrer les allèles ; 10 locus monomorphes (Aat2, Apl, Ap2, Est1, 2; 4, Lap1, Me2, Pgm1, Sod1) et 7 locus polymorphes analysables (Est3, Gpi, Hk2, Lap2, Mdh1, Mdh2, Pgm2). Les données concernant ces 7 locus figurent dans les tableaux 2 à 8.

ORIGINE	DIBEN		TINDUFF		ILE TUDY	
GENOTYPES	Observés	Attendus	Observés	Attendus	Observés	Attendus
AA	20	18,05	23	20,48	18	15,82
BB	8	6,05	9	6,48	14	11,82
AB	17	20,90	18	23,04	23	27,35
FREQUENCE DES HETEROZYGOTES	0,378	0,464	0,360	0,461	0,418	0,497
NOMBRE TOTAL	45		50		55	
FREQUENCE ALLELIQUE	A 0,633 B 0,367		0,64 0,36		0,536 0,464	
DEGRE DE LIBERTE	1		1		1	
χ^2	1,57		2,39		1,39	
PROBABILITE	0,21		0,12		0,23	
Ne	1,89		1,89		2	
D	- 0,187		- 0,219		- 0,159	

Tableau 2. Résultats des électrophorèses pour l'estérase Est₃.

ORIGINE	DIBEN		TINDUFF		ILE TUDY	
GENOTYPES	Observés	Attendus	Observés	Attendus	Observés	Attendus
AA	0	1,24	0	0,41	0	0,83
BB	8	7,25	6	6,08	4	6,08
CC	1	2,49	5	5,63	3	4,41
AB	5	6,00	3	3,15	6	4,50
AC	7	3,52	4	3,03	4	3,83
BC	8	8,50	12	11,70	13	10,35
FREQUENCE DES HETEROZYGOTES	0,690	0,621	0,633	0,596	0,767	0,623
NOMBRE TOTAL	29		30		30	
FREQUENCE ALLELIQUE	A 0,207 B 0,50 C 0,293		0,117 0,450 0,433		0,167 0,450 0,383	
DEGRE DE LIBERTE	1		2		2	
χ^2	4,04		0,32		2,64	
PROBABILITE	0,044		0,852		0,267	
Ne	2,6		2,5		2,7	
D	+ 0,11		+ 0,062		+ 0,231	

Tableau 3. Résultats des électrophorèses pour la glucose phosphate isomérase Gpi.

ORIGINE	DIBEN		TINDUFF		ILE TUDY	
GENOTYPES	Observés	Attendus	Observés	Attendus	Observés	Attendus
AA	6	2,70	5	2,88	5	2,62
BB	10	9,76	7	7,71	15	17,47
CC	2	1,73	6	4,02	3	2,62
AB	7	10,27	10	9,43	14	13,53
AC	1	4,32	2	6,81	0	5,24
BC	11	8,22	12	11,14	18	13,53
FREQUENCE DES HETEROZYGOTES	0,514	0,617	0,571	0,652	0,582	0,587
NOMBRE TOTAL	37		42		55	
FREQUENCE ALLELIQUE	A 0,270		0,261		0,218	
	B 0,514		0,429		0,564	
	C 0,216		0,310		0,218	
DEGRE DE LIBERTE	1		2		2	
χ^2	5,08		1,89		4,13	
PROBABILITE	0,027		0,388		0,126	
Ne	2,6		2,9		2,4	
D	- 0,167		- 0,123		- 0,009	

Tableau 4. Résultats des électrophorèses pour l'hexokinase HK₂.

ORIGINE	DIBEN		TINDUFF		ILE TUDY	
GENOTYPES	Observés	Attendus	Observés	Attendus	Observés	Attendus
AA	16	14,69	36	34,74	26	22,27
BB	6	4,69	4	2,74	11	7,27
CC	-	-	-	-	-	-
AB	14	16,61	17	19,52	18	25,45
AC	-	-	-	-	-	-
BC	-	-	-	-	-	-
FREQUENCE DES HETEROZYGOTES	0,389	0,461	0,298	0,342	0,327	0,463
NOMBRE TOTAL	36		57		55	
FREQUENCE ALLELIQUE	A 0,639		0,781		0,636	
	B 0,361		0,219		0,364	
	C -		-		-	
DEGRE DE LIBERTE	1		1		1	
χ^2	0,89		0,95		4,72	
PROBABILITE	0,34		0,32		0,02	
Ne	1,9		1,5		1,9	
D	- 0,157		- 0,129		- 0,293	

Tableau 5. Résultats des électrophorèses pour la Leucine aminopeptidase Lap₂.

ORIGINE	DIBEN		TINDUFF		ILE TUDY	
GENOTYPES	Observés	Attendus	Observés	Attendus	Observés	Attendus
AA	0	0,39	0	0,28	0	0,35
BB	17	17,39	17	17,28	20	20,35
CC	-	-	-	-	-	-
AB	6	5,22	5	4,43	6	5,31
AC	-	-	-	-	-	-
BC	-	-	-	-	-	-
FREQUENCE DES HETEROZYGOTES	0,261	0,227	0,227	0,201	0,231	0,204
NOMBRE TOTAL	23		22		26	
FREQUENCE ALLELIQUE	A 0,130 B 0,870 C -		0,114 0,886 -		0,115 0,885 -	
DEGRE DE LIBERTE	1		1		1	
X ²	0,52		0,36		0,44	
PROBABILITE	0,471		0,548		0,507	
Ne	1,3		1,3		1,3	
D	+ 0,150		+ 0,128		+ 0,130	

Tableau 6. Résultats des électrophorèses pour la malate deshydrogenase Mdh₁.

ORIGINE	DIBEN		TINDUFF		ILE TUDY	
PHENOTYPES	Observés	Attendus	Observés	Attendus	Observés	Attendus
AA	0	0,70	0	0,38	0	0,01
BB	15	15,70	18	18,38	20	20,10
CC	-	-	-	-	0	0,04
AB	8	6,61	6	5,25	1	0,93
AC	-	-	-	-	0	0,04
BC	-	-	-	-	2	1,87
FREQUENCE DES HETEROZYGOTES	0,348	0,287	0,250	0,219	0,130	0,124
NOMBRE TOTAL	23		24		23	
FREQUENCE ALLELIQUE	A 0,174 B 0,826 C -		0,125 0,875 -		0,022 0,935 0,043	
DEGRE DE LIBERTE	1		1		1	
X ²	1,02		0,49		0,11	
PROBABILITE	0,313		0,484		0,740	
Ne	1,4		1,3		1,1	
D	+ 0,211		+ 0,143		+ 0,053	

Tableau 7. Résultats des électrophorèses pour la malate deshydrogenase Mdh₂.

ORIGINE	DIBEN		TINDUFF		ILE TUDY	
GENOTYPES	Observés	Attendus	Observés	Attendus	Observés	Attendus
AA	14	12,96	21	21,19	16	14,77
BB	3	1,44	2	1,73	7	5,03
CC	0	0,04	0	0,03	0	0,03
AB	6	8,64	12	12,11	14	17,23
AC	2	1,44	2	1,51	2	1,23
BC	0	0,48	0	0,43	0	0,72
FREQUENCE DES HETEROZYGOTES	0,320	0,422	0,378	0,380	0,410	0,492
NOMBRE TOTAL	25		37		39	
FREQUENCE ALLELIQUE	A	0,720	0,757		0,615	
	B	0,240	0,216		0,359	
	C	0,040	0,027		0,026	
DEGRE DE LIBERTE	1		1		1	
X ²	2,50		0,66		2,71	
PROBABILITE	0,113		0,416		0,099	
Ne	1,7		1,6		2	
D	- 0,242		- 0,004		- 0,166	

Tableau 8. Résultats des électrophorèses pour la phosphoglucomutase Pgm2

Les distances génétiques entre les 3 populations figurent dans le tableau 9. Sur la base des locus étudiés, on constate une très forte identité génétique, qui ne permet pas de distinguer les 3 populations.

I \ D	D		
	DIBEN	TINDUFF	ILE TUDY
DIBEN	-	0.004	0.007
TINDUFF	0.995	-	0.009
ILE TUDY	0.993	0.991	-

Tableau 9 - Identité génétique et distance de NEI de trois populations de *Ruditapes decussatus*.

Une seule différence qualitative a été notée : la présence d'un 3ème allèle de la Mdh2 dans la population de l'Ile Tudy à une fréquence de 0,04.

DISCUSSION

La variabilité génétique des trois populations est relativement élevée (Tableau 10). En effet, même en se limitant aux 17 locus dont les allèles ont pu être dénombrés et en écartant de ce fait 4 locus polymorphes (Tableau 1), les valeurs obtenues pour les différents paramètres exprimant la variabilité, bien que sous-estimées, sont légèrement supérieures aux valeurs moyennes rencontrées chez les Invertébrés selon Nevo (1978).

Les résultats obtenus en Bretagne Occidentale peuvent aussi être confrontés à ceux obtenus sur d'autres populations de la même espèce, en prenant garde de comparer entre eux des nombres calculés de la même façon et sur les mêmes locus. Le travail de Wilkins (1975) reprend les données de Wilkins et Mathers (1974) et en ajoute de nouvelles : ce sera donc la seule référence retenue pour les populations d'Irlande. La publication de Worms et Pasteur (1982) porte sur une population de l'étang du Prévost, en Méditerranée Occidentale.

	DIBEN	TINDUFF	ILE TUDY	ENSEMBLE
Taux de Polymorphisme	41 %	41 %	41 %	41 %
Taux de Hétérozygotie (Ho)	0,170	0,165	0,168	0,167
Nombre moyen d'allèles par locus	1,76	1,76	1,82	1,78
Nombre effectif d'allèles (Ne)	1,38	1,35	1,38	1,37

Tableau 10. Variabilité génétique de trois populations de Palourdes en ne prenant en compte que les 17 locus où les allèles ont été dénombrés.

Le tableau 11 établit une comparaison portant sur le total d'allèles observés et sur le nombre moyen d'allèles par locus. On constate que lorsque ces comparaisons sont faites sur les 5 locus étudiés dans les trois publications, ce nombre moyen est de 3,8 (Etang du Prévost) 3,2 (Irlande) 2,6 (Bretagne Occidentale). Le polymorphisme de la population méditerranéenne est donc plus élevé

que celles de l'Atlantique. En outre, sur ces 5 locus, Pgm1 et Lap1 sont polymorphes dans la population de Méditerranée et monomorphes dans celles d'Irlande et de Bretagne Occidentale. Ces résultats partiels suggèrent une différence entre populations de Méditerranée et d'Atlantique : ce n'est là qu'une hypothèse qui demanderait à être vérifiée.

Les résultats obtenus sur les populations de l'étang du Prévost (où 23 systèmes enzymatiques ont été étudiés) et ceux de Bretagne occidentale (où 19 systèmes enzymatiques ont été étudiés) permettent une comparaison plus approfondie. D'une part sur 10 locus communs, le nombre moyen d'allèles par locus qui est respectivement 3,0 et 2,1 confirme la variabilité plus forte de la population méditerranéenne (Tableau 11). D'autre part, dans les deux publications, les systèmes enzymatiques suivants n'ont donné aucun résultat exploitable : Glucose 6 phosphate deshydrogenase, Lactate deshydrogenase, Sorbitol deshydrogenase. Ces résultats négatifs peuvent avoir des bases physiologiques. Ainsi, d'après Regnouf et Van Thoai (1970) la lactate deshydrogenase n'existe généralement pas lorsqu'il y a de l'octopine deshydrase, ce qui est le cas chez l'espèce considérée.

SYSTEMES ENZYMATIQUES	LOCUS	NOMBRE D'ALLELES		
		W et P	M et L	Wi
Glucose phosphate isomérase	Gp1	7	5	6
Leucine amino-peptidase	Lap1	4	1	1
	Lap2	4	3	4
Phosphoglucomutase	Pgm1	2	1	1
	Pgm2	2	3	4
Nombre moyen d'allèles :		3,8	2,6	3,2
Aspartate aminotransferase (1)	Aat2	1	1	
Malate deshydrogénase	Mdh1	4	2	
	Mdh2	3	3	
Malique enzyme	Me2	2	1	
Super oxyde dismutase (2)	Sod1	1	1	
Nombre moyen d'allèles :		3,0	2,1	

Tableau 11 : Distribution des allèles de diverses populations de *Ruditapes decussatus* selon W et P (Worms et Pasteur, 1982), M et L (présent travail), Wi (Wilkins, 1975). (1) dénommé Glutamate oxaloacetate transaminase dans la publication W et P, (2) dénommé Indophenol oxidase dans la publication W et P.

CONCLUSION

L'étude du polymorphisme génétique de 3 populations de Palourde de Bretagne Occidentale par l'analyse électrophorétique de 19 systèmes enzymatiques, n'a pas permis d'établir de distinction entre les 3 populations qui, à une exception près, ont les mêmes allèles dans des proportions voisines.

Cette analyse a montré que, malgré une évidente sous-estimation, la variabilité génétique de ces 3 populations se situe légèrement au dessus des valeurs données par Nevo (1978) concernant des Invertébrés. Cependant, la valeur obtenue est plus faible que celle qui est donnée par Wilkins (1975) et surtout que celle d'une population méditerranéenne (Worms et Pasteur, 1982).

-
- Ayala, F.J., 1982 - Genetic variation in natural population : problem of electrophoretically cryptic alleles. Proc. Nat. Sci. U.S.A. 79 : 550-554.
- Ayala, F.J., D. Hedgecock, G.S. Zumwalt, and J.W. Valentine, 1973 - Genetic variation in *Tridacna maxima*, an ecological analog of some unsuccessful evolutionary lineages. Evolution 27 : 177-191.
- Bisol, P.M., 1976 - Polimorfismi enzimotici ed affinità tassonomiche in Tisbe (*Copepoda, Harpacticoida*). Atti. Accad. naz. Lince, Rund Cl. Sci. Fish. mat. nat., 60 : 864-870.
- Brewer, G.J., 1970 - Introduction to isozyme. Academic Press, N. YORK : 186 p.
- Buroker, N.E., W.K. Hershberger, K.K. Chew, 1975 - Genetic variation in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. J. Fish. Res. Bd Can. 32, 2471-2477.
- Buroker, N.E., W.K. Hershberger and K.K. Chew, 1979a - Population genetics of the family Ostreidae. 1. Intraspecific studies of *Crassostrea gigas* and *Saccostrea commercialis*. Mar. Biol., 54 : 157-169.
- Buroker N.E., W.K. Hershberger and K.K. Chew, 1979b - Population genetics of the family Ostreidae II. Interspecific studies of the genera *Crassostrea* and *Saccostrea*.
- Gerard, A., 1978 - Recherches sur la variabilité de diverses populations de *Ruditapes decussatus* et *Ruditapes philippinarum* (Veneridae, Bivalvia). Thèse 3e cycle, Univ. Brest : 149 p.
- Johnson A.G., F.M. Utter and K. Niggol, 1978 - Electrophoretic variants of aspartate aminotransferase and adductor muscle proteins in the native oyster (*Ostrea lurida*). Anom. Blood gps biochem. Genet. 3 : 109-113.
- Lewis, W.H.P., et Harris, H., 1967 - Human red cell peptidases Nature 215, 351.
- Nei, M., 1972 - Genetic distance between populations. An. Nat. 106 : 283-292.
- Nevo, E., 1978 - Genetic variation in natural populations : patterns and theory. Theor. Pop. Biol. 13 : 121-177.

- Regnouf, F. et N. Van Thoai, 1970 - Octopine and lactate deshydrogenases in mollusc muscles. Comp. Biochem. Physiol. 32 : 411-416.
- Schaal B.A. et Anderson W.W., 1974 - An outline of techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from the american oyster *Crassostrea virginica*. Ga. Mar. Sci. Center, Techn. Rep. Ser. 74 : 3-19.
- Selander, R.K., 1970 - Behaviour and genetic variation in natural populations. American Zoologist, 10, 53-66.
- Selander, R.K., Smith, M.H., Yang S.Y., Johnson W.E., Gentry J.B., 1971 - Biochemical polymorphism in the genus peromyscus. I. Variation of the old field mouse (*Peromyscus polionotus*), studies in Genetux, Univ. texas Publ. n° 7103, 49-90.
- Shaw C.R. and Prasad R., 1970 - Starch-gel electrophoresis of enzyme. A compilation of recipes. Biochem. genetics, 4 : 297-320.
- Wilkins N.P., 1975 - Genic variability in marine Bivalvia : implications and applications in molluscan mariculture - 10 th Europ. Symp. Mar. Biol., 1 : 549-563.
- Wilkins, N.P. and N.F. Mathers, 1974 - Phenotypes of phosphoglucose isomerase in some Bivalve Molluscs. Comp. Biochem. Physiol. 48(B) : 599-611.
- Worms J. et N. Pasteur, 1982 - Polymorphisme biochimique de la palourde *Venerupis decussata*, de l'étang du Prévost (France). Oceanol. acta 5 : 395-397.