

DIVERGENCE GENETIQUE DE QUELQUES POPULATIONS NATURELLES DE *CEPAEA NEMORALIS* ET *CEPAEA HORTENSIS* EN FRANCE

GUILLER A. et MADEC L.

Laboratoire de Zoologie et d'Ecophysiologie (L.A.INRA). Université de Rennes I, Campus de Beaulieu, Avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES Cédex France

RESUME : L'analyse électrophorétique de huit locus enzymatiques dans 23 colonies mixtes ou monospécifiques de *Cepaea nemoralis* et *Cepaea hortensis* fait apparaître d'importantes dissemblances génétiques entre les régions bretonne et pyrénéenne. La concordance entre les groupes de populations formés et les différentes zones latitudinales ou altitudinales analysées pourrait traduire l'influence de facteurs climatiques. Des effets fortuits de fondation semblent également intervenir dans la différenciation de certaines populations ; la très faible variabilité génétique de trois colonies pyrénéennes soumises probablement à de fréquentes extinctions en serait une conséquence. Les divergences relatives aux échantillons mixtes reflètent en revanche l'absence d'interactions entre les espèces jumelles.

Mots clés : génétique, populations naturelles, *Cepaea nemoralis*, *Cepaea hortensis*

GENETIC DIVERGENCE IN NATUREL POPULATIONS OF *CEPAEA NEMORALIS* AND *CEPAEA HORTENSIS* FROM FRANCE

ABSTRACT : *Electrophoretic analysis of eight polymorphic loci in 23 mixed or monospecific populations of Cepaea nemoralis and Cepaea hortensis indicates important genetic dissimilarities between breton and pyrenean areas. The concordance between groups of samples and various latitudinal or altitudinal zones suggests that the influence of climatic factors could be involved. Founder effects also seem to increase the differentiation in some populations ; the lower genetic variability in three pyrenean samples probably submitted to frequent extinctions could illustrate this process. Nevertheless, divergences corresponding to plurispecific samples suppose the absence of interactions between the two species.*

Keywords : genetic, natural populations, *Cepaea nemoralis*, *Cepaea hortensis*

Introduction

Lors de l'étude du polymorphisme enzymatique d'une espèce, il est souvent très difficile de déterminer les parts respectives des effets sélectifs et des événements fortuits dans la variation géographique des fréquences alléliques. Le genre *Cepaea* n'échappe évidemment pas à cette règle comme le montrent les nombreux travaux qui lui ont été consacrés (Caugant et al., 1982 ; Valdez-Forsans, 1986 ; Kassem, 1987).

Dans ce travail préliminaire portant sur les espèces *Cepaea nemoralis* et *Cepaea hortensis*, nous avons d'une part, étudié la différenciation protéinique entre populations mixtes ou monospécifiques originaires de Bretagne et des Pyrénées et d'autre part, tenté de mettre à l'épreuve l'une des solutions susceptibles de résoudre le problème de cette détermination. En effet, *Cepaea nemoralis* et *Cepaea hortensis* étant des espèces jumelles, on peut penser a priori qu'elles présentent assez souvent le même polymorphisme. Il s'agit alors de considérer leurs covariations génétiques au sein d'un même habitat et, à l'échelle de l'aire de répartition, les modifications parallèles affectant leur polymorphisme biochimique.

Matériel et méthodes

Les échantillons, collectés sur des surfaces inférieures à 400 m², sont issus de populations provenant essentiellement de Bretagne et des Pyrénées (Figure 1, Tableau I). La technique utilisée pour l'étude génétique des populations de *Cepaea nemoralis* et *Cepaea hortensis*, respectivement au nombre de 18 et 5, est l'électrophorèse verticale sur gel de polyacrylamide. Huit locus polymorphes sont retenus : deux de leucine-aminopeptidase (LAP-1 et LAP-2), un des estérases (EST-1), un de phosphoglucose-isomérase (PGI-1), un de phosphoglucomutase (PGM-3), un de malate-deshydrogénase (MDH-1), un de glutamate-oxaloacétate-transaminase (GOT-1) et un de superoxydismutase (SOD-1). La dissemblance génétique entre les populations a été appréhendée par le calcul de la distance de Nei (1972) et l'analyse factorielle des correspondances. Cette deuxième méthode, basée également sur les fréquences alléliques, précise la valeur des indices génétiques estimés en indiquant les locus ou allèles responsables des divergences enregistrées.

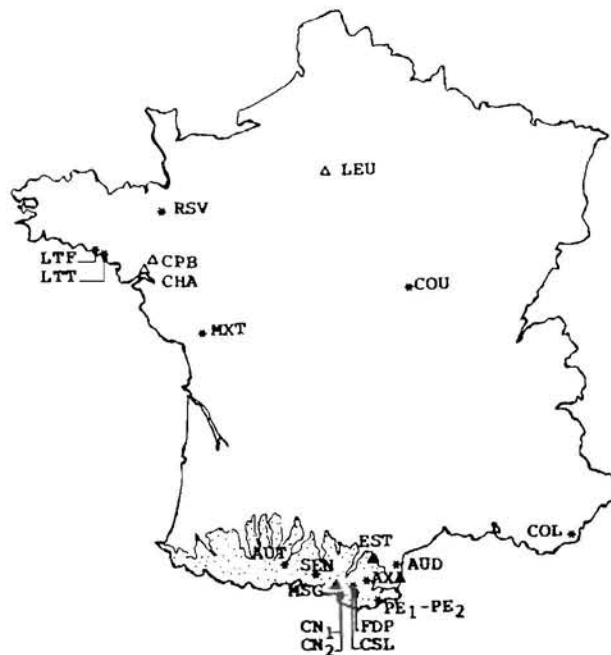


Fig.1- Localisation géographique des 23 populations échantillonnées
(* *Cepaea nemoralis* ; Δ *Cepaea hortensis* ; \blacktriangle populations mixtes).

Tableau I

Caractéristiques des 23 populations échantillonnées (espèce, origine géographique, effectif)

Département	Population	Espèce	Effectif
SEINE-ET-OISE	S ^t Leu-la-Forêt (LEU)	<i>C. hortensis</i>	40
ILLE-ET-VILAINE MORBIHAN	Vezin-le-Coquet (RSV)	<i>C. nemoralis</i>	32
	Lorient-Fort-Bloqué (LTF)	<i>C. nemoralis</i>	30
	Lorient-le Ter (LTT)	<i>C. nemoralis</i>	46
LOIRE-ATLANTIQUE	Campbon (CPB)	<i>C. hortensis</i>	48
	La Chapelle-Launay (CHA)	<i>C. hortensis</i>	52
NIEVRE	Courcelles (COU)	<i>C. nemoralis</i>	29
DEUX-SEVRES	S ^t Maixent (MXT)	<i>C. nemoralis</i>	12
PYRENEES ORIENTALES	Perthus (PE1, PE2)	<i>C. nemoralis</i>	32, 31
	Fondpédrouse (FDP)	<i>C. nemoralis</i>	24
	Col S ^t Louis (CSL)	<i>C. nemoralis</i>	28
AUDE	S ^t Hubert (AUD)	<i>C. nemoralis</i>	15
	Axat (AXA)	<i>C. nemoralis</i>	30
	Estagniels (ESn)	<i>C. nemoralis</i>	14
	Estagniels (ESh)	<i>C. hortensis</i>	12
ARIEGE	Campnègre (CN1, CN2)	<i>C. nemoralis</i>	37, 35
	Montségur (MSn)	<i>C. nemoralis</i>	19
	Montségur (MSh)	<i>C. hortensis</i>	19
	Sentenac (SEN)	<i>C. nemoralis</i>	30
HAUTE-GARONNE	Auterive (AUT)	<i>C. nemoralis</i>	23
VAR	Collobrières (COL)	<i>C. nemoralis</i>	6

Les valeurs des distances génétiques entre les 23 stations-populations prises deux à deux sont calculées à partir de la fréquence des 50 allèles identifiés chez *Cepaea nemoralis* et *Cepaea hortensis* (six électromorphes semblent communes aux deux espèces). Le classement hiérarchique des populations déduit de la matrice d'association des distances est réalisé selon les deux techniques agglomératives à liens simples et liens complets de Legendre et Legendre (1979).

Résultats

Les dendrogrammes illustrent l'existence de quatre groupes de populations dont la formation dépend évidemment de l'espèce mais également de l'origine géographique de l'échantillon (Figs.2 et 3). Ainsi, la première troncature sépare les deux espèces, le groupe le plus distinct représentant *Cepaea hortensis* ; la distance minimale qui le sépare des *Cepaea nemoralis* ($d = 0,55$) est celle des colonies LTT et CHA, plus proches par la fréquence de deux électromorphes communes : LAP-2^{Nul} (absence totale d'activité enzymatique identifiée au locus LAP-2 en CHA et CPB chez *Cepaea hortensis*, uniquement en LTT chez *Cepaea nemoralis*) et PGM-3¹⁰⁰ (majoritaire dans 15 colonies de *Cepaea nemoralis*, seulement en CHA chez *Cepaea hortensis*). Par ailleurs, la divergence interspécifique repose, de manière fragile, sur une valeur moyenne de 0,82. La petite taille des échantillons (35 individus) et le nombre faible de locus enzymatiques analysés empêche évidemment toute interprétation évolutive ou taxinomique des données obtenues, les distances génétiques n'étant alors que de simples descripteurs d'un degré de différenciation entre populations. Toutefois, le nombre

élevé de substitutions (82 sur 100 locus) éloignant ces deux espèces très proches morphologiquement, signifie qu'elles diffèrent largement par leur composition biochimique, résultat peu surprenant si l'on se réfère aux travaux d'Ayala (1975) mentionnant une distance génétique supérieure à 1 entre deux espèces jumelles de drosophiles. Le nombre insuffisant d'informations limite également l'interprétation de la classification des cinq échantillons de *Cepaea hortensis* ; le plus petit indice génétique ($d = 0,04$) associe cependant les deux stations les plus proches sur le terrain (CHA et CPB) et le plus élevé ($d = 0,26$) pourrait traduire l'isolement de la colonie pyrénéenne de Monségur (MSh).

Le degré de dissemblance génétique entre les colonies de *Cepaea nemoralis* fluctue autour d'une valeur moyenne de 0,22. Les divergences intrarégionales ($d < 0,05$) sont en effet plus faibles que celles mesurées entre les stations issues de régions différentes ($d > 0,10$). Les trois autres groupes de populations présents sur les profils d'agglomération témoignent ainsi de ces variations d'ordre géographique. Les colonies appartenant au secteur Nord-Ouest (Bretagne et Deux-Sèvres) se détachent nettement du groupe correspondant au secteur Sud-Est (région pyrénéenne et Var). Au sein de ce dernier groupe, si l'on exclut l'échantillon d'Axat (original par la fréquence élevée de l'allèle SOD-1120), la méthode utilisant les distances minimales associe en premier lieu ($d < 0,06$) les stations de faible altitude situées dans l'Aude et dans l'Ariège (Fig.2). Parmi ces populations, les quatre premières classées forment un sous-groupe dans lequel la distance génétique maximale est de 0,02. Cette organisation disparaît dans la classification résultant du groupement à liens complets, les colonies du Col St-Louis (CSL) et de Monségur (MSn) s'intercalant entre les autres échantillons de ce secteur Sud-Est (Fig.3).

Les populations pyrénéennes PE1, PE2, et FDP, à l'origine du troisième groupe formé, s'éloignent considérablement des autres colonies de *Cepaea nemoralis* ($d > 0,78$). L'absence

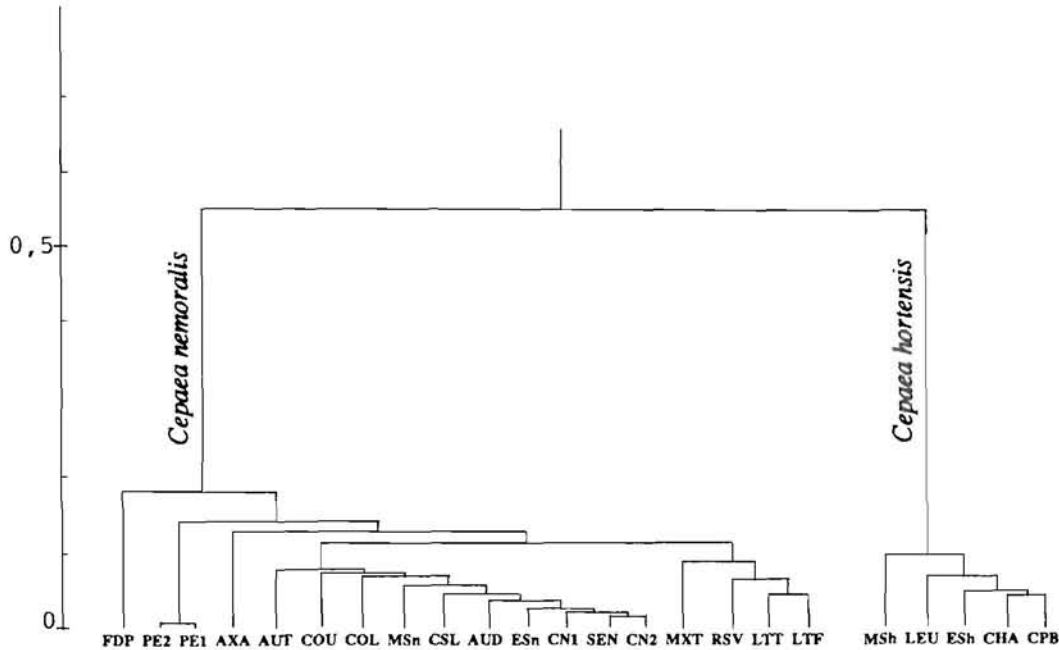


Fig.2- Groupements à liens simples des 23 populations de *Cepaea nemoralis* et *Cepaea hortensis*, d'après leurs distances génétiques (Nei, 1972).

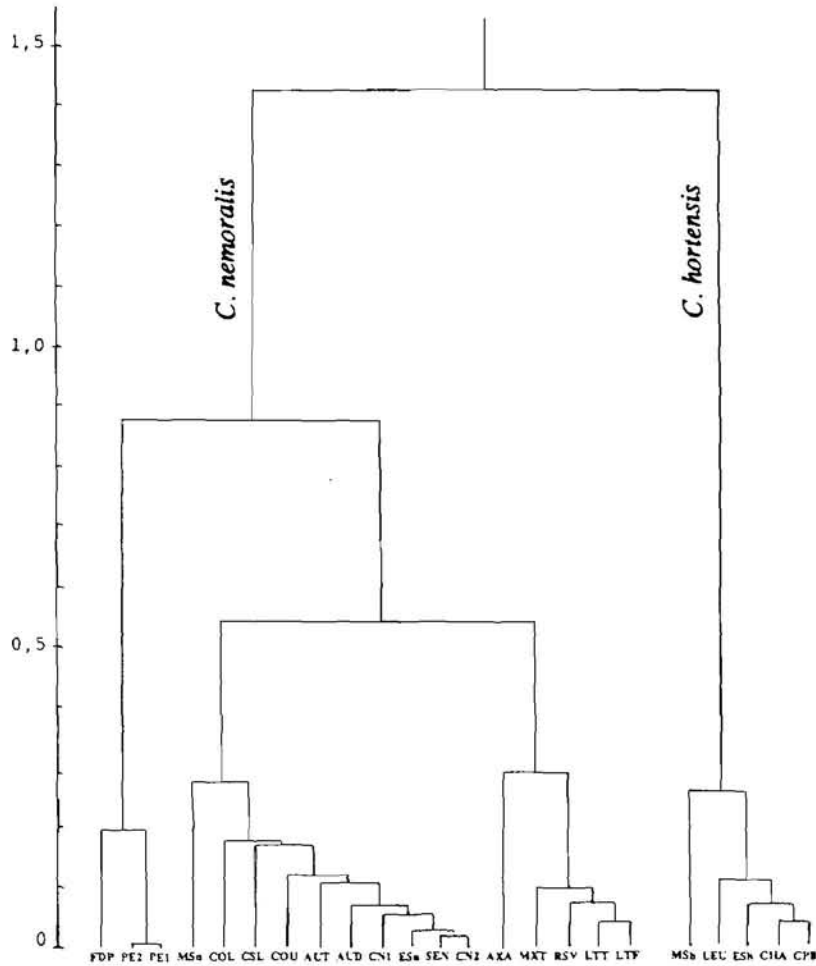


Fig.3- Groupements à liens complets des 23 populations de *Cepaea nemoralis* et *Cepaea hortensis*, d'après leurs distances génétiques (Nei, 1972).

de variabilité génétique (hétérozygotie calculée moyenne : 0,07) caractérisant ces stations de plus haute altitude, explique cette importante différenciation. La plus grande identité biochimique mesurée ($d < 0,005$) se rapporte évidemment aux échantillons PE1 et PE2 collectés l'un et l'autre au Col du Perthus mais à des dates différentes.

La première analyse factorielle des correspondances porte sur les 50 allèles recensés dans les 23 populations de *Cepaea nemoralis* et *Cepaea hortensis*. Cette analyse, dont le plan principal est illustré par la figure 4, nous a conduit à considérer par la suite les deux espèces séparément. En effet, les plus fortes contributions relatives à l'axe 1 (38% de l'inertie totale) reviennent uniquement aux électromorphes les plus fréquentes identifiées chez *Cepaea hortensis*, en l'occurrence MDH-1100, LAP-2100, EST-1100 et PGI-1100. Cet axe oppose donc les deux espèces, ce qui explique le faible écart à l'indépendance de leurs allozymes communes. Par ailleurs, l'axe 2, dont le pouvoir explicatif n'est que de 14%, ne fournit que des indications médiocres sur l'identité des populations ou des groupes étudiés. Notons toutefois l'isolement des colonies du Perthus (PE1 et PE2) et de Fondpédrouse (FDP) induit par l'allèle PGM-3110, quasi-fixé dans ces trois échantillons et qui, de plus, leur semble exclusif.

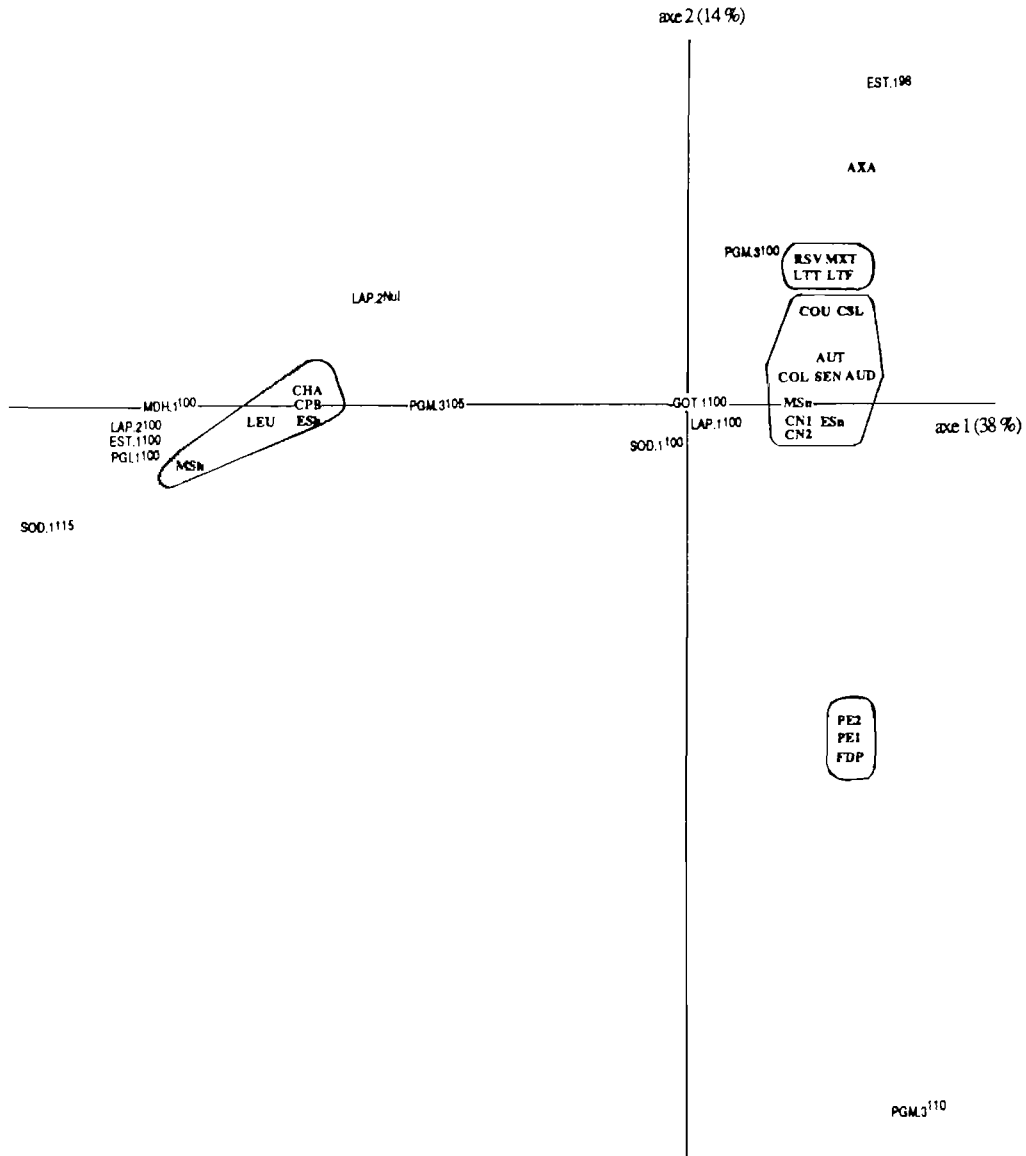


Fig.4- Plan principal (axe 1 horizontal, axe 2 vertical) de l'AFC réalisée entre les 50 allèles et les 23 populations de *Cepaea nemoralis* et *Cepaea hortensis*.

Sur le plan (1, 2) de l'analyse consacrée aux colonies de *Cepaea hortensis*, l'axe 1 est largement défini par l'échantillon de Monségur (MSn) (contribution de 73%) (Fig.5). La fréquence plus élevée ou la présence exclusive de certains allèles, respectivement MDH-196 et LAP-198, SOD-1115 et PGI-1104, expliquent en partie son isolement. L'axe 2 discrimine la population parisienne LEU (59% de l'inertie de cet axe) du fait de l'allèle rare LAP-196 qu'elle seule possède. A l'opposé, l'absence d'électromorphes MDH-196 provoque le regroupement des colonies de La Chapelle (CHA) et de Campbon (CPB). L'identification d'un allèle nul au locus des estérases ainsi qu'une forte participation de PGI-194 à Campbon ($q = 0,594$) contribuent néanmoins à entraîner cet échantillon du côté négatif de l'axe. Cette discrimination des deux populations de Loire-Atlantique est accentuée par l'axe 3 en raison essentiellement des allèles rare (LAP-294) ou majoritaire (EST-1102) recensés à La Chapelle (dont la contribution à l'axe 3 est de 58%). La position d'Estagniels (ESh) est liée en revanche au pourcentage important d'allozymes LAP-294 observé dans cette station. Cet échantillon formerait probablement l'un des axes ultérieurs de l'analyse.

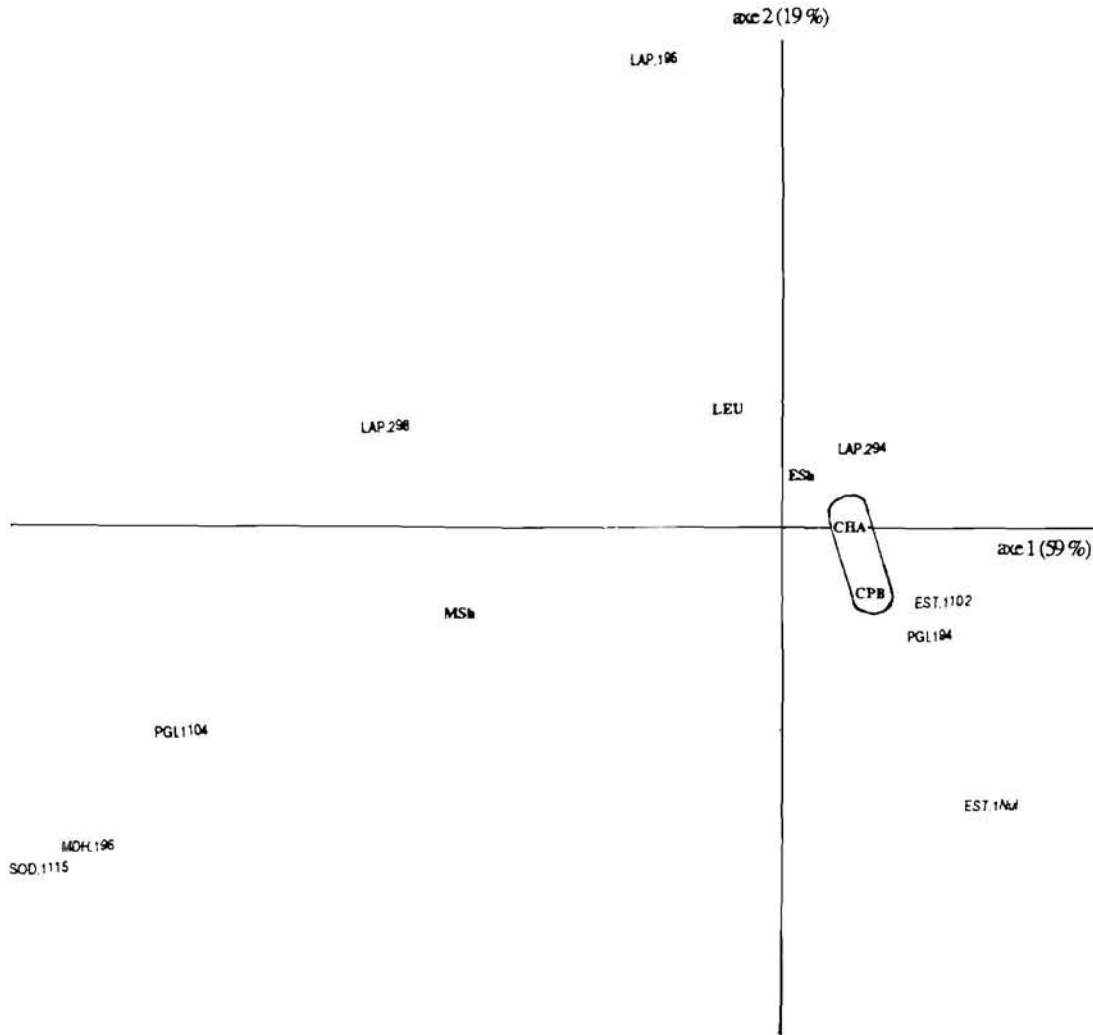


Fig.5- Représentation simultanée des 28 allèles et des 5 populations de *Cepaea hortensis* sur le plan principal (axe 1 horizontal, axe 2 vertical) de l'AFC.

La représentation simultanée des 18 colonies et des 28 allèles sur le plan principal (59% de l'inertie des nuages) de l'analyse des *Cepaea nemoralis* est reportée sur la figure 6. On retrouve ici les trois groupes de populations précédemment formés selon les distances de Nei et l'on voit qu'ils se répartissent essentiellement en fonction des locus PGM-3, EST-1, LAP-2 et PGI-1. L'axe 1 (pouvoir explicatif de 35%) oppose l'ensemble déterminé par les trois stations PE1, PE2 et FDP, défini auparavant selon PGM-3¹¹⁰ et caractérisé à présent par l'allèle LAP-297, au groupe de populations du Nord-Ouest (Bretagne et Deux-Sèvres) dans lesquelles l'électromorphe 100 du locus des estérases se substitue largement à l'électromorphe 98 (à l'exception toutefois d'AXA). Ce changement d'allèle majoritaire justifie partiellement le regroupement du côté négatif des colonies pyrénéennes caractérisées par l'allozyme EST-1¹⁰⁰. L'axe 2, formé par des allèles de moindre importance (contribution à l'inertie totale de 23%), tend cependant à étirer chacun des trois noyaux décrits. Les populations au sein desquelles l'électromorphe PGI-194 est fréquente, en l'occurrence LTT, LTF, AUT et surtout FDP ($q_{PGI-194} = 0,750$) s'éloignent ainsi de celles appartenant à leur groupe d'origine. A l'opposé du plan, l'allozyme rapide 107 du locus LAP-2, abondante notamment à Monségur (MSn) et au Col St-Louis (CSL), entraîne le long de l'axe 2 le groupe formé par les échantillons prélevés dans l'Aude et l'Ariège. L'isolement d'AXA, très net sur

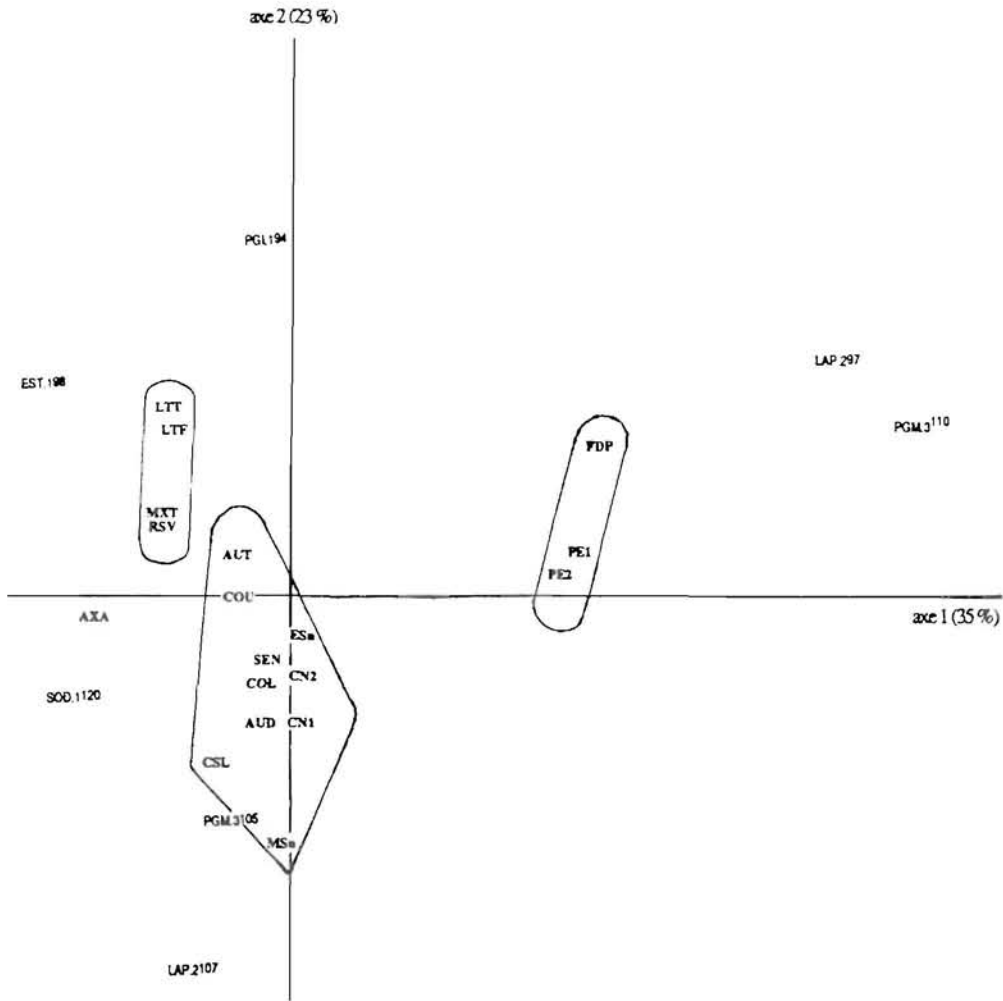


Fig.6- Représentation simultanée des 28 allèles et 18 populations de *Cepaea nemoralis* sur le plan principal (axe 1 horizontal, axe 2 vertical) de l'AFC.

l'axe 3 (52% de l'inertie expliquée par cet axe), reflète le nombre d'apparitions particulièrement élevé de l'allèle SOD-1120 dans cette population ($q = 0,883$). Les autres stations, marquées par l'absence ou la présence plus rare de cette allozyme, s'écartent de ce fait peu de l'indépendance. Parce qu'ils possèdent l'allèle PGM-3105, les échantillons de Campnègre (CN1, CN2) et de Monséur (MSn) bénéficient toutefois d'une meilleure différenciation sur cet axe.

La première analyse factorielle des correspondances est complétée par une classification hiérarchique ascendante réalisée à partir du même tableau de contingence (Fig.7). Le regroupement des 23 populations, selon la moyenne des distances pondérées, rappelle étroitement celui établi à l'aide des distances génétiques maximales. On observe toutefois une meilleure concordance entre les groupes formés et la localisation géographique des échantillons : les *Cepaea nemoralis* de Courcelles (COU) se détachent effectivement de l'ensemble pyrénéen et la colonie parisienne de *Cepaea hortensis* (LEU) se rapproche non plus de celle d'Estagniels (ESh), mais des deux populations de Loire-Atlantique (CHA et CPB). Cette inversion serait imputable à l'effectif réduit (12 individus) de la colonie pyrénéenne (pondération par les marges introduite dans l'A.F.C).

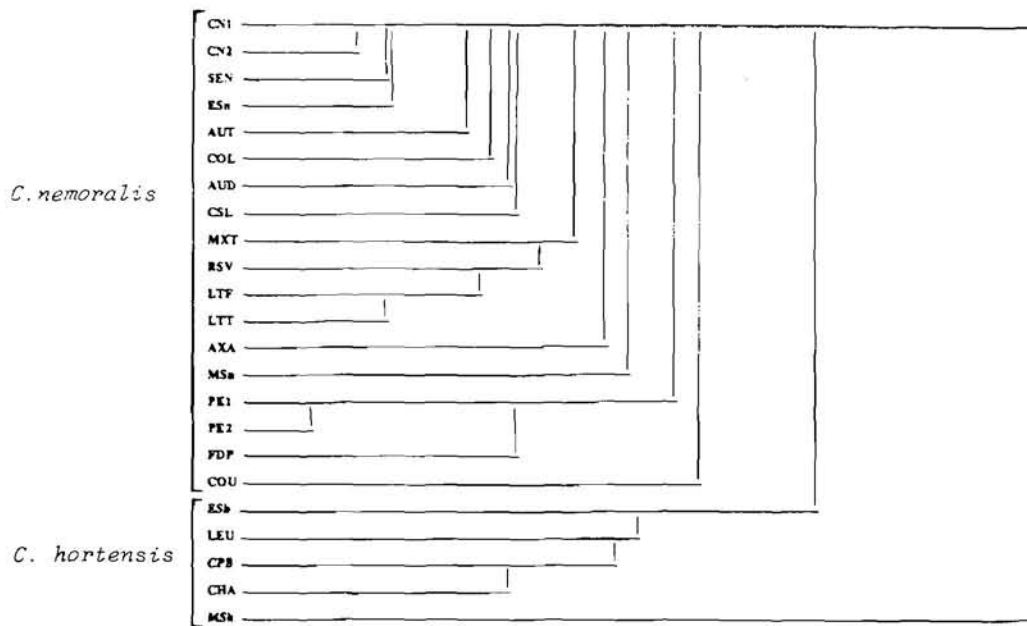


Fig.7- Arbre hiérarchique de la classification ascendante des 23 populations de *Cepaea nemoralis* et *Cepaea hortensis*, d'après la distance de χ^2 (moyenne des distances pondérées).

Discussion-conclusion

Même si le descripteur choisi (distance de Nei) fournit dans ce travail des estimations très précaires sur la différenciation génétique des populations, il apparaît que les valeurs intra- ou interspécifiques obtenues entre les échantillons s'accordent avec les divergences locales et régionales observées chez *Cepaea nemoralis* et *Cepaea hortensis* en régions pyrénéenne et parisienne (Valdez-Forsans, 1986 ; Kassem, 1987 ; Guerrucci et al., 1988). Ces données sont également comparables à celles recueillies chez *Helix aspersa* à l'échelle de son aire de répartition (Madec, 1989).

L'importante diversité protéinique apparue entre la Bretagne et les Pyrénées explique l'augmentation du degré de dissemblance génétique au niveau interrégional. Ainsi, certains changements d'allèle majoritaire (allozymes alternatives EST-198 et EST-1100) déjà constatés, non seulement entre régions (Johnson, 1979 ; Jones et al., 1980), mais également entre secteurs beaucoup plus proches géographiquement (Valdez-Forsans, 1986 ; Kassem, 1987 ; Kassem et al, 1988), de même que l'accroissement progressif de certaines fréquences géniques selon le secteur considéré (électromorphe lente ou rapide suivant l'espèce) sont les causes essentielles de la différenciation géographique des populations. Les variations clinales remarquées par Ochman et al. (1987) illustrent également ce type de différenciation lié, semble-t-il, au rôle prédominant des facteurs climatiques.

La présence d'allozymes propre à certaines colonies entraîne quant à elle des disparités intrarégionales. Ainsi, l'isolement génétique des populations du Perthus et de Fondpédrouse est essentiellement dépendant de l'allozyme PGM-3¹¹⁰. La discrimination de ces populations de plus haute altitude est cependant accentuée par leur très faible variabilité génétique. Des réductions semblables de la diversité génique se traduisent aussi chez d'autres espèces par de plus importantes différenciations entre populations de plaine et populations de montagne ; tel est le cas de l'escargot Petit-gris *Helix aspersa* Müller (étude en cours).

Nos données sont insuffisantes pour tenter de comprendre la position originale qu'occupe l'échantillon d'Axat ; il présente en effet à certains locus des caractères qui le rapprochent tantôt du groupe pyrénéen (SOD-1), tantôt du groupe breton (EST-1). Selon Valdez-Forsans (1986), l'influence de l'altitude justifierait pour sa part le très fort pourcentage d'allèles SOD-1120 rencontré dans cette colonie ; cet auteur observe en effet des fréquences similaires dans toutes les populations analysées de la haute vallée pyrénéenne de la Neste d'Aure.

On peut en revanche interpréter plus facilement les divergences relatives à la colonie mixte de Monségur. Les caractéristiques orographiques de cette station pourraient en effet avoir favorisé l'intervention de certains phénomènes aléatoires tel l'effet de fondation. L'évolution similaire chez les deux espèces de certaines fréquences géniques suggère quant à elle l'action probable de pressions sélectives. Plus précisément, le monomorphisme inhabituel observé au locus des estérases pourrait être le reflet d'une sélection directionnelle. Quant à la diversité allélique surprenante observée au locus des SOD chez *Cepaea hortensis*, elle pourrait comme chez son espèce jumelle, être une conséquence de l'influence de l'altitude. De telles concordances biochimiques n'aboutissent pas cependant à un rapprochement génétique des deux taxons lorsque ceux-ci cohabitent ; en effet, à Monségur comme à Estagniels, les distances interspécifiques ne sont pas inférieures à celles estimées entre populations de localités différentes. Ces observations, appuyées par d'autres résultats (Guerrucci et al., 1988), confirment non seulement l'absence d'échanges géniques entre *Cepaea nemoralis* et *Cepaea hortensis*, mais suggèrent aussi que de telles divergences entre espèces sont le fait d'exigences écologiques différentes leur permettant de cohabiter de façon stable dans des milieux hétérogènes (Lamotte et Générmont, 1983 ; Générmont et Lamotte, 1986). Pour tenter d'expliquer certaines variations du polymorphisme de la coquille dans des populations sympatriques de *Cepaea nemoralis* et *Cepaea hortensis*, Mazon et al. (1989) ont toutefois fait appel, outre à une sélection climatique, à la compétition interspécifique.

Ces résultats préliminaires suggèrent en définitive l'impact de plusieurs types de facteurs sur la différenciation génétique des populations de *Cepaea nemoralis* et *Cepaea hortensis*. La localisation géographique des stations choisies, assez représentative de la diversité des milieux colonisés par les deux espèces, fait ressortir la part non négligeable des facteurs climatiques dans la discrimination protéinique des populations lorsque celles-ci appartiennent à des zones latitudinales ou altitudinales variables. Ce mode de sélection semble cependant se combiner parfois à des processus stochastiques tels des effets de fondation. La colonie mixte de Monségur mais surtout celles du Perthus et de Fondpédrouse illustrent relativement bien ce modèle d'interactions ; les conditions écologiques rigoureuses auxquelles elles sont soumises en raison de l'altitude doivent engendrer de fréquentes extinctions dont une conséquence logique est la diminution de la variabilité génétique.

AYALA F., 1975. Genetic differentiation during the speciation process. *Evol. Biol.*, **8** : 1-78.

CAUGANT D, JONES J.S., SELANDER R.K., 1982. Morphological and molecular polymorphisms in *Cepaea nemoralis* in the Spanish Pyrenees. *Genetica*, **57**, **3** : 177-192.

GENERMONT J., LAMOTTE M., 1986. Place et rôle de l'adaptation dans l'évolution des organismes. *Boll. Zool.*, **53** : 215-237.

GUERRUCCI M.A., KASSEM I., TILLIER S., 1988. Isolement reproducteur entre les espèces *Cepaea nemoralis* (L.) et *Cepaea hortensis* (Müller) (Mollusca : Gastropoda : Helicidae). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **113**, **4** : 389-400.

- JOHNSON M.S., 1979. Inheritance and geographic variation of allozymes in *Cepaea nemoralis*. *Heredity*, **43** : 137-141.
- JONES J.S., SELANDER R.K., SCHNELL G., 1980. Pattern of morphological and molecular polymorphism in the land snail *Cepaea nemoralis*. *Biol. J. Linn. Soc.*, **14** : 359-387.
- KASSEM I., 1987. La variation géographique des polymorphismes phénotypique et enzymatique dans les populations de *Cepaea nemoralis* des Pyrénées françaises. *Pub. Lab. Zool., E.N.S. Ulm, Paris*, **33**, 191 p.
- KASSEM I., 1988. Le polymorphisme enzymatique dans les populations de *Cepaea nemoralis* de la région parisienne. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **113**, **2** : 169-174
- KASSEM I., LAMOTTE M., VALDEZ M., 1988. Variabilité enzymatique dans les populations de *Cepaea nemoralis* de la vallée d'Ossau, Pyrénées. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 306, série III : 405-407.
- LAMOTTE M., GENERMONT J., 1983. Variation intraspécifique ou plurispécificité, deux stratégies de réponse à l'hétérogénéité du milieu. Dans *Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique. Coll. Int. CNRS. Chaline, J., éd.* **330** : 295-301.
- LEGENDRE L., LEGENDRE P., 1979. Ecologie numérique. Tome II : la structure des données écologiques. *Masson éd., Paris*, 149 p.
- MADEC L., 1989. Etude de la différenciation de quelques populations géographiquement séparées de l'espèce *Helix aspersa* Müller : aspects morphologiques, écophysiologiques et biochimiques. *Doct. Univ. Rennes I*, **345**, 380 p.
- MAZON L.I., MARTINEZ DE PANCERBO M.A., VICARIO A., AGUIRRE A.I., ESTOMBA A., LOSTAO C.M., 1989. Selection in sympatric populations of *Cepaea*. *Genet. Sel. Evol.*, **21** : 269-281.
- NEI M., 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Natur.*, **106** : 283-292.
- OCHMAN M., JONES J.S., SELANDER R.K., 1987. Large scale patterns of genetic differentiation at enzyme loci in the landsnails *Cepaea hortensis* and *Cepaea hortensis*. *Heredity*, **58** (1) : 127-139.
- VALDEZ-FORSANS M., 1986. Le polymorphisme enzymatique chez les *Cepaea nemoralis* (Moll. Pulmonés) de deux vallées pyrénéennes. *Pub. Lab. Zool. E.N.S. Ulm, Paris*, **29**, 181 p.