

Variabilité génétique et morphométrique de cinq populations de la palourde *Ruditapes decussatus* (mollusque, bivalve)

Électrophorèse enzymatique
Ruditapes decussatus
Déficit en hétérozygotes
Morphométrie
Analyses multivariées
Protein electrophoresis
Ruditapes decussatus
Heterozygote deficiency
Morphometry
Multidimensional analysis

Philippe JARNE ^a, Patrick BERREBI ^a, Olivier GUELORGET ^b

^aLaboratoire de Génétique de l'Institut des Sciences de l'Évolution, Unité Associée n° 327 du Centre National de la Recherche Scientifique, Université Montpellier II, place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex, France.

^bLaboratoire d'Hydrobiologie, Unité Associée n° 694 du CNRS, Université Montpellier II, place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex, France.

Reçu le 14/8/87, révisé le 25/3/88, accepté le 6/4/88.

RÉSUMÉ

La structure de cinq populations périméditerranéennes (Ismailia, Bizerte, Faro, Ebre et Thau) de la palourde européenne *Ruditapes decussatus*, a été étudiée d'un double point de vue morphométrique et génétique. L'étude morphométrique est basée sur six mesures caractéristiques de la coquille. Les individus de Faro se différencient quelque peu des autres. L'analyse génétique a été menée par électrophorèse enzymatique à partir de onze locus. Le polymorphisme révélé est important, puisque huit locus sont polymorphes. De plus, l'indice de diversité génétique (Nei, 1971) est compris entre 0,229 et 0,282. On relève dans cinq cas un déficit en hétérozygotes ($0,37 < F_{is} < 0,66$) qui ne semble lié, ni à un locus, ni à un échantillon particulier. Enfin, le polymorphisme sur l'ensemble de l'aire étudiée est à peine plus important que le polymorphisme à l'intérieur de chaque échantillon. Nous avançons l'hypothèse d'un flux génique homogénéisateur pour expliquer ce résultat. Enfin, nous avons testé l'hypothèse d'une corrélation négative entre le nombre de locus hétérozygotes et l'asymétrie morphologique pour deux caractères bilatéraux.

Oceanol. Acta, 1988, 11, 4, 401-407.

ABSTRACT

Genetic and morphometric variability of five populations of the clam *Ruditapes decussatus* (mollusca, bivalvia)

The genetic and morphometric structures of five peri-Mediterranean populations (Ismailia, Bizerte, Faro, Ebre and Thau) of the clam *Ruditapes decussatus* were examined. The morphometric study, based on six characteristic shell measurements, showed that Faro individuals were slightly different from those of other populations. Among the eleven loci studied by starch gel electrophoresis, eight were found to be polymorphic. Moreover, the range of genetic diversity is 0.229-0.282. Heterozygote deficiencies were observed at five loci ($0.37 < F_{is} < 0.66$), but did not seem to be related to a particular locus or to a particular sample. The degree of genetic polymorphism observed within each sample was similar to that found over the whole study area. We advance the hypothesis of a homogenizing gene flow as an explanation of this result. The hypothesis of a negative correlation between the number of heterozygous loci and the morphological asymmetry for two bilateral characters was tested.

Oceanol. Acta, 1988, 11, 4, 401-407.

INTRODUCTION

La palourde européenne *Ruditapes decussatus* n'a fait l'objet que d'un nombre limité d'études de génétique des populations sur la base de l'électrophorèse enzymatique (Wilkins, Mathers, 1974; Worms, Pasteur, 1982; Moraga, Lucas, 1983; Monti *et al.*, 1986). Comme chez d'autres bivalves (pour revue, Blanc, Bonhomme, 1986), le polymorphisme s'est révélé élevé. De même, les études morphométriques sont peu nombreuses (Gérard, 1978; Maître-Allain, 1983). Nous avons tenté de compléter ces informations en étudiant les structures génétique et morphologique de cette espèce sur la partie périméditerranéenne de son aire de répartition.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'échantillonnage a été effectué en trois stations méditerranéennes (delta de l'Ebre en Espagne, étang de Thau en France et lagune de Bizerte en Tunisie), dans le lac Tamsah (Ismailia, Égypte) et en Atlantique (Faro, dans le sud du Portugal).

A la dissection, les muscles adducteurs et l'hépatopancréas ont été prélevés, broyés séparément, puis stockés à -70°C .

L'analyse génétique a été menée par électrophorèse horizontale sur gel d'amidon selon les techniques décrites par Pasteur *et al.* (1987) au niveau de dix des locus identifiés par Worms et Pasteur (1982) : *Est-M*, *Aat-2*, *Glo*, *Sod*, *Lap-2*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Me-2*, *Pgi* et *Pgm-2*. Un onzième locus, *Idh*, codant pour une isocitrate déshydrogénase, a été étudié.

L'adéquation à la structure de Hardy-Weinberg a été testée par un test de χ^2 , locus par locus dans chaque échantillon, en regroupant des allèles, quand les effectifs attendus étaient inférieurs à cinq. Ces allèles ont été regroupés, soit parce qu'ils codaient pour des allozymes électrophorétiquement proches, soit parce qu'ils donnaient une information similaire en analyse factorielle des correspondances. L'échantillon Bizerte a été divisé en deux classes d'âge sur des critères conchyologiques (individus de un an = Bizerte 1 et de deux ans = Bizerte 2). Les conditions d'application du χ^2 n'étant pas toujours réunies, quatorze tests seulement ont été effectués. Dans tous les cas, l'indice de fixation *Fis* (Wright, 1965) a été calculé. Les fréquences alléliques et les indices de diversité génétique (Nei, 1971) ont été calculés pour l'ensemble des données. La différenciation génétique entre échantillons a été évaluée par la distance génétique absolue (Grégorius, 1984), ainsi que par une analyse factorielle des correspondances (AFC; Benzécri, 1973; Volle, 1981). Cette dernière analyse a été effectuée à l'aide du logiciel Biomeco (équipe de Biométrie du CEPE, BP 5051, 34033 Montpellier Cedex, France). Les distances génétiques ont été comparées selon la méthode proposée par Katz (1986).

La coquille de chaque individu a été mesurée pour 6 paramètres (fig. 1). Ce sont, la largeur totale sans tenir compte de la charnière (LA), la longueur maximale (TL), l'angle alpha (AA), l'angle intervalves (AI), les épaisseurs des valves gauche (VG) et droite (VD).

L'épaisseur totale (ET) est la somme de VG et VD. Ces paramètres ont été utilisés dans une analyse en composantes principales (ACP; Volle, 1981), soit tels quels (AI et AA), soit sous forme de rapports isométriques ($R1 = LA/TL$, $R2 = ET/TL$ et $RS = VD/VG$).

Deux des paramètres morphométriques étudiés évaluant la symétrie des coquilles (AI et RS), nous avons tenté de tester l'hypothèse développée par Leary *et al.* (1983). Ces auteurs suggèrent qu'une corrélation négative existe entre le nombre de locus hétérozygotes et le nombre de caractères morphologiques asymétriques chez un individu. Leurs résultats semblent étayer cette hypothèse. Notre approche a alors été double, en tenant compte du fait que nous ne disposons que de deux variables de symétrie morphologique.

D'une part, l'hypothèse à tester implique que l'écart à la moyenne pour les variables morphologiques augmente lorsque le niveau d'hétérozygotie individuel diminue. Nous avons pratiqué une AFC à partir des données alléliques et morphologiques, en considérant comme variables, le nombre de locus hétérozygotes chez chaque individu (HT), et les paramètres RS et AI. HT, RS et AI ont été recodées, après avoir été divisées en classes d'effectifs égaux, autant que faire se peut (tab. 1). Les classes correspondant à une asymétrie marquée devraient être liées aux classes de faible hétérozygotie.

D'autre part, si l'hypothèse est justifiée, la valeur de la variance morphologique devrait être plus forte dans les

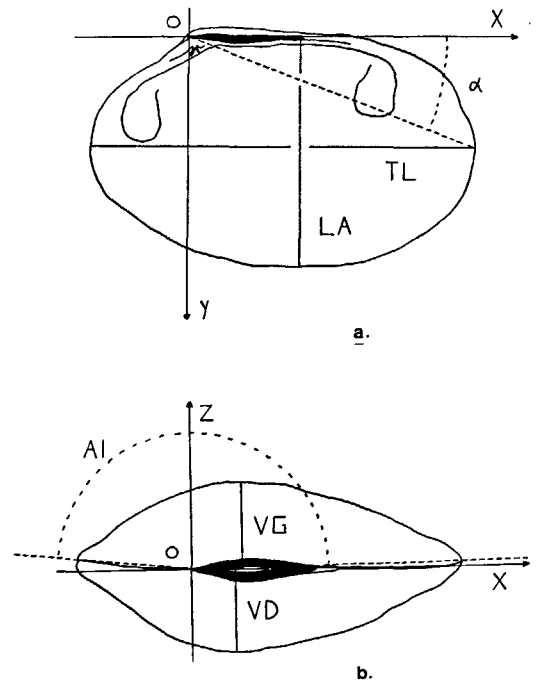


Figure 1

• Visualisation des variables de l'analyse morphométrique dans le repère orthonormé (OXYZ). La signification des abréviations est donnée dans le texte.

a : valve droite, face intérieure visible;

b : valves jointes, vues de dessus.

La partie dure de la charnière est indiquée en sombre. Pour AA et AI, le sens de la mesure est donné par la flèche.

Variables of the morphometric analysis as shown in the reference space (OXYZ). The meaning of the abbreviations is given in the text.

a: view of the interior face of the right valve;

b: view of the jointed valves from above.

The hard part of the hinge is indicated in black. Arrows give the direction of measurement for AA and AI.

Tableau 1

Limites de classe pour les variables HT, AI et RS lors de l'analyse factorielle des correspondances des données génétiques et morphométriques. La signification de HT, AI et RS est donnée dans le chapitre « Matériel et Méthodes ».

Class limits for HT, AI and RS variables in the correspondence analysis of the genetic and morphometric data. HT, AI and RS are defined in the "Matériel et Méthodes" chapter.

Classe	1	2	3	4	5
AI	< 3,15	< 3,17	< 3,19	< 3,20	≥ 3,20
RS	< 0,96	< 0,99	< 1,01	< 1,03	≥ 1,03
HT	< 2	< 3	< 4	≥ 4	

Tableau 2

Fréquences alléliques et indices de diversité génétique (Nei, 1971) sur l'ensemble des locus et des échantillons. *Mdh-2*, *Sod* et *Got-2* sont monomorphes pour tous les échantillons. n = nombre d'individus par échantillon; ALL = allèles; Es4 = Est-4MU.

Allelic frequencies and Nei's (1971) genetic diversity indices at the studied loci in the different populations. *Mdh-2*, *Sod* and *Got-2* loci are monomorphic. n = number of individuals per sample; ALL = alleles; Es4 = Est-4MU.

Locus	all	Ismailia	Faro	Bizerte	Ebre	Thau
Es4	n	21	27	103	32	14
	60	0.071	0.111	0.078	0.141	0.214
	80	0.548	0.481	0.544	0.594	0.572
	100	0.381	0.408	0.380	0.265	0.214
Glo	n	26	27	99	33	14
	70	0.000	0.000	0.000	0.015	0.000
	100	0.712	0.981	0.990	0.955	1.000
	135	0.288	0.019	0.010	0.030	0.000
Idh	n	28	27	113	33	14
	80	0.000	0.000	0.000	0.015	0.000
	100	1.000	0.981	0.978	0.970	0.893
	120	0.000	0.019	0.022	0.015	0.107
Lap2	n	28	37	106	33	14
	60	0.000	0.014	0.019	0.030	0.000
	80	0.571	0.094	0.373	0.561	0.464
	100	0.429	0.892	0.566	0.349	0.357
	120	0.000	0.000	0.042	0.061	0.143
Mdh1	n	28	27	109	33	14
	75	0.000	0.019	0.000	0.000	0.000
	85	0.018	0.000	0.050	0.136	0.214
	100	0.839	0.962	0.950	0.864	0.786
	120	0.143	0.019	0.000	0.000	0.000
Me2	n	28	27	101	32	14
	80	0.107	0.204	0.267	0.203	0.143
	100	0.893	0.796	0.733	0.797	0.857
Pgi	n	28	27	93	33	14
	60	0.000	0.000	0.005	0.015	0.000
	80	0.000	0.000	0.016	0.076	0.071
	100	0.464	0.351	0.430	0.273	0.464
	110	0.036	0.019	0.043	0.091	0.107
	120	0.179	0.093	0.022	0.061	0.000
	125	0.214	0.315	0.355	0.364	0.287
	135	0.089	0.074	0.070	0.090	0.000
Pgm1	n	28	27	108	33	14
	100	0.607	0.519	0.667	0.621	0.679
	120	0.393	0.481	0.333	0.379	0.321
Indice de diversité (He)		0.281	0.229	0.251	0.277	0.282

classes d'hétérozygotie faible. Les variances de RS et AI ont été calculées pour chacune des quatre classes d'hétérozygotie. Elles ont ensuite été comparées par un test de Hartley d'égalité de plusieurs variances (décrit dans Dagnélie, 1973).

RÉSULTATS

Polymorphisme électrophorétique

Parmi les locus étudiés, trois (*Aat-2*, *Sod* et *Mdh-2*) se sont révélés monomorphes dans tous les échantillons.

Les fréquences alléliques observées pour les autres locus sont données dans le tableau 2. Les locus *Glo*, *Idh* et *Mdh-1* sont, dans de nombreux cas, soit monomorphes, soit très faiblement polymorphes. Les autres locus présentent un fort polymorphisme, mais aucun allèle n'est l'exclusivité d'une population, sauf *Lap-2*¹⁴⁰ pour Thau. L'indice de diversité génétique (He) est comparable dans l'ensemble des échantillons (0,229 < He < 0,282).

La distribution des génotypes est significativement différente, au seuil de 5%, de la structure de Hardy-Weinberg aux locus *Lap-2* pour Ismaïlia, *Pgm-1* pour

Tableau 3

Valeurs de Fis dans les cas de déviation par rapport à la structure de Hardy-Weinberg. Fis > 0 indique un déficit en hétérozygotes.

Fis values at loci for which genotype frequencies differ from Hardy-Weinberg structure. Fis > 0 indicates a heterozygote deficiency.

Station	Ismailia	Faro	Bizerte 1	Bizerte 2	Ebre
Locus	<i>Lap-2</i>	<i>Me-2</i>	<i>Me-2</i>	<i>Pgm-1</i>	<i>Pgm-1</i>
Fis	0.42	0.66	0.49	0.37	0.42

Ebre et Bizerte 2. Les valeurs de Fis sont fortes (tab. 3), ce qui traduit un déficit important en hétérozygotes. Dans tous les autres cas, pour lesquels le test de Chi2 n'est pas applicable, les valeurs de Fis sont proches de

0, sauf pour le locus *Me-2* à Faro et à Bizerte 1 (tab. 3). A partir des fréquences alléliques observées, nous avons donc simulé 100 distributions génotypiques à ce locus pour chacun de ces deux cas. Les fréquences alléliques ont été réestimées, et les indices *Fis* calculés. Pour les cent échantillons simulés pour Faro, les valeurs de *Fis* s'évaluent entre -0,50 et +0,60. Pour Bizerte 1, elles vont de -0,39 à +0,64. Dans le premier cas, aucune valeur calculée à partir des simulations n'est supérieure à la valeur observée dans l'échantillon naturel; dans le second, seule la valeur calculée 0,64 est supérieure à la valeur observée. Il semblerait qu'il y ait donc un déficit réel en hétérozygotes dans ces deux cas aussi.

La différenciation entre échantillons, estimée dans un premier temps à partir de paramètres de distance (tab. 4), est faible. Aucune des distances absolues (*Do*) n'est significativement différente de zéro au seuil de 5%. Les échantillons Bizerte, Thau et Ebre sont, en première approximation, légèrement moins différents entre eux qu'ils ne le sont de Faro ou Ismaïlia, ces deux échantillons extra-méditerranéens étant d'ailleurs pratiquement les plus différents.

Tableau 4

Matrice des distances génétiques absolues inter-échantillons. Les distances sont en caractères gras. Les variances ($\times 10^3$) sont indiquées en dessous de chaque valeur de distance.

Absolute genetic distances between samples (bold type) and their variances ($\times 10^3$).

	Ismaïlia	Faro	Bizerte	Ebre
Faro	0.130 1.97			
Bizerte	0.098 0.96	0.079 0.95		
Ebre	0.096 1.03	0.104 2.42	0.069 0.52	
Thau	0.119 1.04	0.133 2.49	0.087 0.68	0.071 0.46

Dans un deuxième temps, une AFC a été menée sur l'ensemble des individus, l'échantillon Bizerte étant réduit à trente individus par tirage aléatoire, de façon à ce que son effectif soit comparable à celui de autres échantillons. Les trois premiers axes factoriels expliquent 26,2% de l'inertie globale, soit, respectivement, 9,2%, 8,9% et 8,1%. Pour un axe donné, si les trente-trois variables contribuaient de façon équivalente, chacune aurait une contribution moyenne de $1/33 = 0,03$. Or, quatre variables (*Lap-2¹⁰⁰*, *Mdh-1⁸⁵*, *Pgm-1¹⁰⁰* et *Pgm-1¹²⁰*) ont une contribution supérieure à 0,11, et permettent donc d'expliquer une partie importante (60%) de l'inertie de l'axe 1. Cet axe permet de différencier légèrement Faro dans la partie positive et Thau dans la partie négative, avec un fort recouvrement des enveloppes des échantillons (fig. 2). L'axe 2 est expliqué à près de 50% par *Glo¹³⁵* et *Pgi¹¹⁰* (deux allèles peu fréquents) qui introduisent une opposition assez nette entre Ismaïlia (où *Glo¹³⁵* est le plus fréquent) dans la partie négative de l'axe, et Faro et Thau dans la partie positive. Enfin, l'axe 3 est expliqué à 55% par *Me-2¹⁰⁰* et *Pgi¹²⁰*; ce dernier allèle, drainant les individus qui le portent vers la partie négative, permet de distinguer Faro de Thau. En effet, l'allèle *Pgi¹²⁰* est totalement absent de Thau et *Me-2⁸⁰* y est moins fréquent qu'à Faro.

Ainsi, l'analyse globale du premier espace factoriel de dimension 3 dégage une structuration d'ampleur limitée, se faisant selon des variables de fréquence faibles. En particulier, il est tout de même possible de distinguer Ismaïlia, d'une part, et Faro, d'autre part, des trois autres échantillons (fig. 2), ce qui va dans le même sens que l'analyse des distances génétiques.

Étude morphométrique

L'étude morphométrique des coquilles a été réalisée sur les variables R1, R2, RS, AI et AA (voir « Matériel et Méthodes »).

Les variables R1 (largeur sur longueur) et R2 (épaisseur sur longueur) permettent de comparer le profil des coquilles, quelle que soit leur longueur. De plus, après ACP (analyse non publiée), R1 et R2 semblent indépendants de l'âge dans l'échantillon Bizerte. Dans les autres échantillons, une seule classe d'âge est représentée. On évite donc, dans l'analyse, des perturbations liées à l'allométrie de croissance. La comparaison de R1 et R2 sur l'ensemble des échantillons montre que les coquilles de Bizerte sont moins épaisses, et celles de Faro plus larges, que la moyenne.

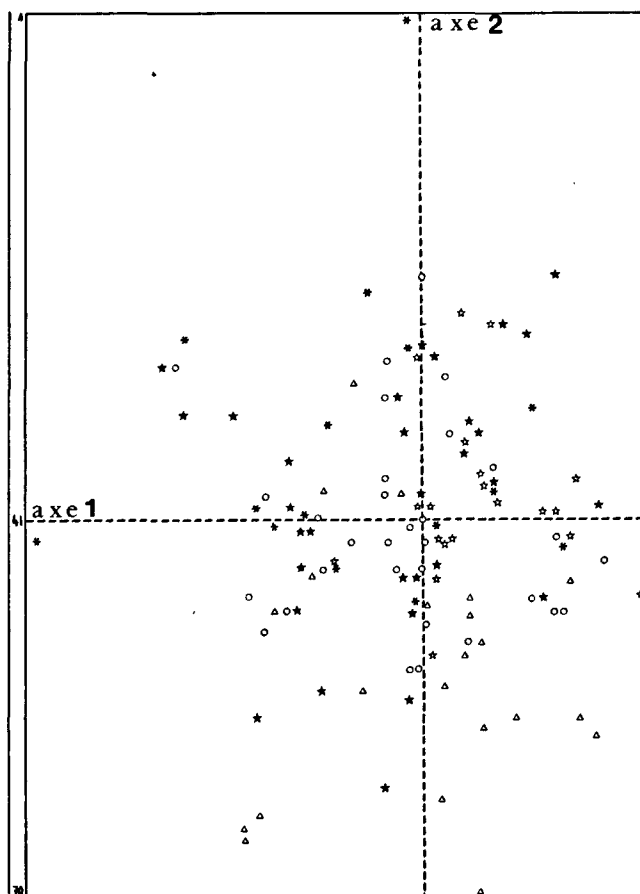


Figure 2

Analyse factorielle des correspondances des données génétiques. Répartition des individus sur le premier plan factoriel. Variables actives : individus et allèles. Bizerte ($n = 30$) ○; Ebre ($n = 31$) ★; Ismaïlia ($n = 22$) △; Faro ($n = 20$) ☆; Thau ($n = 14$) *. $n =$ nombre d'individus.

*Correspondence analysis of the genetic data. Distribution of the individuals on the first factorial plane. Variables: individuals and alleles. Bizerte ($n = 30$) ○; Ebre ($n = 31$) ★; Ismaïlia ($n = 22$) △; Faro ($n = 20$) ☆; Thau ($n = 14$) *. $n =$ number of individuals.*

RS mesure l'asymétrie de l'épaisseur des deux valves et, sa valeur moyenne étant de 1 dans l'ensemble des échantillons, on peut conclure qu'il y a autant d'asymétries droites que gauches.

La valeur de AA (angle alpha) est généralement faible pour les coquilles de petite taille (Faro, Ismaïlia et une partie de Bizerte); elle est fortement corrélée à R1 et R2 (coefficients de corrélation de Pearson : $r(R1, AA) = 0,633$; $t = 11,1$ et $r(R2, AA) = 0,382$; $t = 5,6$; coefficients significatifs au seuil de 0,001).

Enfin, AI (angle intervalve) est supérieur à 3,14 rd dans 90% des cas, ce qui indique qu'une légère asymétrie constitue la règle.

Les caractéristiques morphométriques des cinq échantillons ont été étudiées en pratiquant une ACP. Les deux premiers axes expliquent 70% de l'inertie (43 et 27% respectivement). L'allongement principal du nuage se fait sur AA et sur R2. L'axe 1, expliqué par AA et R2, révèle une nette partition entre Faro d'un côté, et Bizerte/Thau/Ebre de l'autre (fig. 3). L'axe 2, qui est expliqué essentiellement par RS et R2, met en évidence le même genre d'opposition. En projection sur la partie négative de l'axe 2, on trouve les individus à valve droite épaisse.

Cette analyse semble donc montrer une répartition des coquilles en deux groupes architecturaux avec de nombreux intermédiaires : des coquilles larges, épaisses, à fort angle alpha (AA) et des coquilles plus effilées. Les coquilles du premier groupe sont plus abondantes dans Thau, Ebre et Bizerte; celles du deuxième groupe dans Faro. Enfin, la population d'Ismaïlia semble intermédiaire.

Relation génotypes/morphométrie

La première approche consiste à analyser la projection dans l'espace des variables HT, AI et RS lors d'une AFC, puis à mettre en évidence une éventuelle relation entre classes correspondant à une asymétrie marquée et classes de faible hétérozygotie. Ni la représentation des variables actives dans le premier espace factoriel de dimension 3 (35% de l'inertie globale du nuage des points), ni l'analyse des tableaux de contribution des variables (données non publiées), n'autorisent à conclure qu'il existe une telle relation sur l'ensemble des échantillons analysés. La distribution des classes d'hétérozygotie ne peut être reliée directement, ni au niveau d'hétérozygotie, ni à l'appartenance à un échantillon particulier.

La deuxième partie de l'étude de l'asymétrie porte sur la comparaison des variances morphologiques entre les quatre classes d'hétérozygotie. Les distributions des deux variables dans chaque classe ont tout d'abord été testées pour leur normalité par un Chi2 d'ajustement. Au seuil de 8%, on peut retenir cette hypothèse sauf pour AI1 pour laquelle $P = 0,81$. Le test de Hartley peut tout de même être utilisé dans des conditions satisfaisantes. Les valeurs des variances sont données dans le tableau 5. Tant pour AI que pour RS, on ne peut rejeter l'hypothèse d'égalité des variances. La variance intra-classe n'est donc pas plus élevée lorsque le niveau d'hétérozygotie diminue.

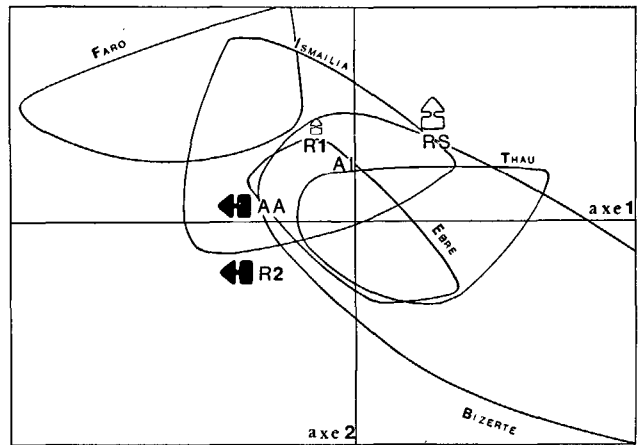


Figure 3

Analyse en composantes principales des données morphométriques. Répartition des variables actives : AA, AI, RS, R1 et R2, d'une part, les individus, d'autre part, sur le premier plan factoriel. Parmi les variables AA, AI, RS, R1 et R2, les flèches noires indiquent celles dont la contribution est la plus importante sur l'axe 1, les flèches blanches sur l'axe 2 (la taille de la flèche est proportionnelle à la contribution). Les limites de chaque échantillon sont représentées par un trait continu. Bizerte $n = 30$; Ebre $n = 33$; Ismaïlia $n = 28$; Faro $n = 27$; Thau $n = 14$. $n =$ nombre d'individus.

Results of the first factorial plane of principal component analysis with morphometric data. The morphometric variables (AA, AI, RS, R1 and R2) are localized on the plane defined by axes 1 and 2; arrows indicate the contributions to axis 1 (full arrows) and to axis 2 (empty arrows). The size of arrows is proportional to the degree of contribution. The individuals of each sample are grouped by a continuous line. Bizerte $n = 30$; Ebre $n = 33$; Ismaïlia $n = 28$; Faro $n = 27$; Thau $n = 14$. $n =$ number of individuals.

DISCUSSION

Notre étude a révélé une variabilité génétique élevée au sein des populations de palourdes européennes des zones étudiées. Cette haute variabilité ne tient pas tant au polymorphisme important de certains locus, bien qu'on dénombre jusqu'à huit allèles au locus *Pgi*, qu'au grand nombre de locus polymorphes. Ce résultat est cohérent avec les études précédentes réalisées sur cette espèce (Worms, Pasteur, 1982; Moraga, Lucas, 1983) et, d'une manière plus générale, sur les mollusques bivalves marins (Koehn, 1978; Berger, 1983; Blanc *et al.*, 1985).

Dans tous les cas où on a relevé un écart par rapport à la structure de Hardy-Weinberg, un déficit d'hétérozygotes a pu être mis en évidence. Il l'a aussi été dans deux cas pour lesquels le test de Chi2 n'était pas utilisable. Toutefois, ce déficit ne semble lié, ni à un locus, ni à un échantillon particulier, pas plus d'ailleurs qu'à une classe d'âge donnée dans l'échantillon Bizerte.

Tableau 5

Valeurs de l'écart-type des variables AI et RS dans chacune des classes d'hétérozygotie (HT1 à HT4). Les limites de l'intervalle de confiance au seuil de 5% sont données entre crochets.

AI and RS standard-deviation values in each of the heterozygosity classes. Confidence interval limits at the 5% level are given in brackets.

	AI	RS
HT1	0,030 [0,024; 0,036]	0,039 [0,034; 0,049]
HT2	0,035 [0,029; 0,045]	0,048 [0,041; 0,058]
HT3	0,038 [0,034; 0,050]	0,046 [0,039; 0,061]
HT4	0,029 [0,022; 0,034]	0,045 [0,034; 0,053]

Le déficit en hétérozygotes paraît être une caractéristique fréquente chez les bivalves (Zouros, Foltz, 1984). Parmi les hypothèses explicatives classiques (Blanc, Bonhomme, 1986), nos données ne nous permettent d'en retenir aucune avec certitude. Aussi nous semble-t-il inutile de les discuter en détail.

Bien que les populations soient géographiquement fort distantes, les distances génétiques sont faibles. Toutefois, l'analyse factorielle des correspondances permet d'appréhender le peu de différenciation. Des allèles de fréquence faible y ont un rôle prédominant. Ebre, Thau et Bizerte forment un groupe assez homogène. Les populations géographiquement excentrées par rapport à l'aire d'étude (Faro et Ismaïlia) sont tout de même quelque peu différentes de ce groupe, tout en étant elles-mêmes génétiquement nettement séparées. La distinction peu marquée entre les échantillons, indique que le polymorphisme inter-populationnel est quantitativement peu supérieur à celui qui existe au sein des populations. Deux hypothèses peuvent être avancées. La première est l'existence d'une sélection qui agirait de façon identique sur l'ensemble de l'aire étudiée et qui homogénéiserait les distributions alléliques. La deuxième invoque l'existence d'un flux génique important qui maintiendrait l'uniformité entre les populations. Les palourdes étudiées vivent dans des milieux paraliques, tels que définis par Guelorget et Perthuisot (1983). Même si le renouvellement des eaux d'un milieu paralique n'est pas instantané, il est suffisamment court (par exemple environ un mois pour la lagune de Bizerte) pour permettre à des larves, qui mènent une vie planctonique de 20 à 40 jours (Maître-Allain, 1983), d'échapper à leur lagune d'origine. Elles pourraient ensuite s'en éloigner dans certaines conditions de courant. De plus, les palourdes émettent de grandes quantités de gamètes. Les traits biologiques précédemment cités paraissent suffisants pour que soit alimenté un flux génique continu entre les populations. Cette seconde hypothèse, postulant une homogénéisation génétique de proche en proche, et qui s'appuie fortement sur la biologie de l'espèce, semble plus réaliste.

Pas plus que l'analyse génétique, la biométrie, en ne fournissant d'ailleurs qu'une image schématique et

incomplète de l'architecture d'une coquille, ne met en évidence de structuration nette des populations étudiées. On reconnaît toutefois les coquilles de Faro, distinctes des autres par leurs faibles épaisseur et largeur et leur petit angle alpha. L'explication de ces différences morphologiques peut tenir simplement aux circonstances de croissance des échantillons étudiés. Gérard (1978) a, en effet, montré que la nature du substrat avait une influence considérable sur l'effilement de la coquille.

Par ailleurs, nous n'avons pas mis en évidence par AFC de lien entre niveau individuel d'hétérozygotie et symétrie de la coquille. De plus, la variance morphologique n'est pas plus élevée au sein des classes de faible hétérozygotie que des classes de forte hétérozygotie. Nous ne retrouvons donc pas, ni au niveau individuel, ni à l'intérieur des classes d'hétérozygotie, la corrélation mise en évidence par Leary *et al.* (1983) chez la truite arc-en-ciel ou par Livshits et Kobylanski (1985) chez l'homme. Chakraborty (1981) a montré, par une approche analytique, que la corrélation entre hétérozygotie génomique et hétérozygotie mesurée par électrophorèse, au niveau individuel, diminue lorsque l'hétérozygotie populationnelle augmente. Sa valeur dépend, d'ailleurs, du nombre de locus étudiés. Ainsi, la faible représentativité des données électrophorétiques pour ce qui concerne le nombre individuel de locus hétérozygotes pourrait expliquer notre résultat.

Remerciements

Ces travaux ont été réalisés dans le cadre de l'ATP « Milieu maritime. Lagunes et marais maritimes » du CNRS (Responsable scientifique : Prof. M. Amanieu). Les auteurs remercient N. Pasteur pour son aide constante. Ils remercient aussi P. Borsa, B. Delay et un arbitre anonyme pour leurs commentaires sur une première version de cet article, ainsi que E. Mathieu et C. Gautier pour leur aide active dans l'analyse des données. L'étude biométrique a été entièrement réalisée à l'Université de Dijon avec l'aide de D. D. Rousseau; qu'il en soit remercié.

RÉFÉRENCES

- Berger E. M., 1983. Population genetics of marine gastropods and bivalves, *The Mollusca*, **6**, 563-596.
- Benzecri J.-P., 1973. *L'analyse des données. II*, Dunod, Paris, 619 p.
- Blanc F., Bonhomme F., 1986. Polymorphisme génétique des populations naturelles de mollusques d'intérêt aquicole, *Symp. on Selection, Hybridization and Genetic Engineering in Aquaculture of Fish and Shellfish for Consumption and Stocking*, EIFAC/FAO, Bordeaux, France, 27-30 May 1986.
- Blanc F., Durand P., Shih-Milhaud M., 1985. Variabilité génétique des populations de nacre noire perlière, *Pinctada margaritifera* (Mollusque, Bivalve) de Polynésie, *Proc. 5th International Coral Reef Congress, Tahiti*, vol. 4, 113-118.
- Chakraborty R., 1981. The distribution of the number of heterozygous loci in an individual in natural populations, *Genetics*, **98**, 461-466.
- Dagnelie P., 1973. *Théorie et méthodes statistiques*, Vol. 2, Presses Agronomiques de Gembloux, 451 p.
- Gérard A., 1978. Recherches sur la variabilité de diverses populations de *Ruditapes decussatus* et *R. philippinarum* (Veneridae, Bivalvia), *Thèse 3^e cycle*, Univ. Bretagne Occidentale, Brest, France, 149 p.
- Gregorius H., 1984. An unique genetic distance, *Biometrical J.*, **26**, 13-18.
- Guelorget O., Perthuisot J.-P., 1983. Le domaine paraliq : expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement, *Trav. Lab. Geol. ENS*, **16**, 136 p.
- Katz M., 1986. Étude des propriétés de certains indices de distance génétique et de leurs estimateurs, *Thèse 3^e cycle*, Univ. Paris VII, 172 p.
- Koehn R. K., 1978. *Physiology and biochemistry of enzyme variation: the interface of ecology and population genetics. Ecological genetics: the interface*, edited by P. Brussard, Springer Verlag, N.Y., 51-72.
- Leary R. F., Allendorf F. W., Knudsen K. L., 1983. Developmental stability and enzyme heterozygosity in rainbow trout, *Nature*, **301**, 71-72.
- Livshits G., Kobylianski E., 1985. Lerner's concept of developmental homeostasis and the problem of heterozygosity level in natural populations, *Heredity*, **55**, 341-353.
- Maître-Allain T., 1983. Suivi d'un essai de repeuplement de palourdes dans l'étang de Thau (Hérault) : croissance, mortalité, reproduction, *Thèse 3^e cycle*, Univ. Paris VI, 136 p.
- Monti D., Salvidio S., Pasteur N., Amanieu M., 1986. Modification alternative rapide des malate-déshydrogénases dans une population de palourdes de l'étang de Thau (*Ruditapes decussatus*, Bivalvia : Veneridae), *C. R. Acad. Sci. Paris, sér. III*, **302**, 14.
- Moraga D., Lucas A., 1983. Polymorphisme enzymatique de trois populations de palourdes (*Ruditapes decussatus* L.) de Bretagne. Bases Biologiques de l'Aquaculture, Montpellier, *Actes Colloq. IFREMER*, **1**, 139-150.
- Nei M., 1971. Interspecific gene differences and evolutionary time estimated from electrophoretic data on protein identity, *Am. Natur.*, **105**, 385-398.
- Pasteur N., Pasteur G., Bonhomme F., Catalan J., Britton-Davidian J., 1987. *Manuel technique de génétique par électrophorèse des protéines*, Lavoisier Éd., Paris, 217 p.
- Volle M., 1981. Analyse des données, *Economica*, 2^e éd., 317 p.
- Wilkins N., Mathers M. F., 1974. Phenotypes of phosphoglucose isomerase in some marine bivalves, *Comp. Biochem. Physiol.*, **48**, 599-611.
- Worms J., Pasteur N., 1982. Polymorphisme biochimique de la palourde, *Venerupis decussata*, de l'étang de Prévost (France), *Oceanol. Acta*, **5**, 4, 395-397.
- Wright S., 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating, *Evolution*, **19**, 395-420.
- Zouros E., Foltz D. W., 1984. Possible explanations of heterozygote deficiencies in Bivalve Molluscs, *Malacologia*, **25**, 2, 583-591.