

Article de Recherche

Génétique et systématique évolutives du complexe d'espèces *Sphaeroma hookeri* Leach, *Sphaeroma levii* Argano et *Sphaeroma rugicauda* Leach (Crustacés, Isopodes Flabellifères). 2. Variabilité génétique, distances génétiques et allèles diagnostiques

M. Laulier

Université du Maine, Faculté des Sciences, Laboratoire de Biologie animale, 72017 Le Mans cedex, France

(reçu le 14 décembre 1987, accepté le 29 juillet 1988)

Résumé — Des représentants des espèces *Sphaeroma levii*, *S. rugicauda* et des sous-espèces *S. hookeri hookeri* et *S.h. mediterranea* récoltés dans 15 peuplements naturels ont été étudiés par électrophorèse. Les 11 locus analysés ont permis d'établir le degré de variabilité de chacune des unités taxinomiques, de mettre en évidence l'existence d'allèles diagnostiques et d'évaluer les distances génétiques. Les résultats démontrent la faible variabilité génétique à l'intérieur du genre *Sphaeroma*. Le dendrogramme, établi à partir des distances génétiques, recoupe parfaitement les subdivisions taxinomiques. La recherche des allèles alternatifs démontre l'existence d'hybrides naturels dans les peuplements mixtes de *S. hookeri* et *S. rugicauda*.

crustacés – isopodes – *Sphaeroma* – variabilité génétique – distances génétiques

Summary — Evolutionary genetics and systematics of the complex of species *Sphaeroma hookeri* Leach, *Sphaeroma levii* Argano and *Sphaeroma rugicauda* Leach (Crustacea, Isopoda Flabellifera). 2. Genetic variability, genetic distances and diagnostic alleles. *Sphaeroma levii*, *S. rugicauda*, *S. hookeri hookeri* and *S. h. mediterranea* collected from 15 natural populations have been studied by electrophoresis. Analysis of 11 loci allowed estimates of genetic variability for each taxonomic unit, genetic distances and evidenced diagnostic alleles. The results demonstrate low genetic variability within the genus *Sphaeroma*. The dendrogram based on genetic distances agrees perfectly with the usual taxonomic subdivisions. The occurrence of diagnostic alleles allowed identification of hybrids between *S. hookeri* and *S. rugicauda* in the locations where they coexist.

crustacea – isopoda – *Sphaeroma* – genetic variability – genetic distances

Introduction

A partir de l'analyse de 11 locus dont le déterminisme génétique a été démontré (Laulier, 1988), nous avons entrepris l'étude de représentants du genre *Sphaeroma* : *Sphaeroma levii* (S.l.), *Sphaeroma rugicauda* (S.r.), *Sphaeroma hookeri hookeri* (S.h.h.) et S.h.

mediterranea (S.h.m.). A l'intérieur de ce complexe d'espèces, l'hybridation expérimentale a été démontrée (Lejuez, 1959, 1960, 1966) et il est classiquement admis que les différentes unités taxinomiques ont atteint des niveaux de divergence évolutive différents.

L'étude de peuplements naturels a permis : d'estimer la variabilité génétique, de confronter nos résultats aux prédictions de quelques modèles théoriques, d'apprécier pour les populations d'effectifs statistiquement analysables la conformité à l'équilibre de Hardy-Weinberg, de calculer les distances génétiques et de tracer un dendrogramme rendant compte des relations évolutives présumées au niveau des 4 taxons étudiés. Ces données et les particularités biologiques de chacune des espèces permettent de proposer un modèle rendant compte de la répartition géographique des différentes espèces.

L'existence d'allèles diagnostiques a permis de détecter dans les peuplements naturels des hybrides interspécifiques décrits jusqu'ici sur la base de critères morphologiques (Lejuez, 1966; Betz, 1978).

Matériels et Méthodes

Enzymes étudiées

Six activités enzymatiques soit 11 locus (Laulier, 1984, 1988) ont été étudiées: la Fumase (*Fu*), la Malate déshydrogénase (*Mdh*₁ et *Mdh*₂), la Phosphatase alcaline (*Alph*₁ et *Alph*₂), l'estérase (*Est*₁, *Est*₂ et *Est*₃), la Glucose phosphate isomérase (*Gpi*) et l'Amylase (*Amy*₁ et *Amy*₂).

Origine et structure des populations étudiées (Fig. 1, Tableau I)

L'appartenance aux différentes unités taxinomiques est établie à partir des critères morphologiques (Lejuez, 1966).

La taille des peuplements est très variable. Une estimation globale de leur importance, au moment de la période de reproduction a été réalisée en fonction de l'étendue présumée du peuplement et du temps de récolte d'échantillons de même taille. Cette évaluation a permis de les classer dans un ordre croissant. Deux populations numériquement réduites ont été étudiées à partir d'une souche constituée d'une cinquantaine d'individus élevés au Laboratoire dans des conditions standard (Lejuez, 1966). Il existe deux catégories de peuplements : peuplements monospécifiques et hétérospécifiques. Les principales caractéristiques de ces peuplements sont indiquées dans le Tableau I.

Analyse des données

La corrélation de rang de Spearman a été employée pour tester l'hypothèse d'une liaison entre la variabilité génétique estimée par l'hétérozygotie théorique et la taille présumée de la population.

La distance génétique calculée à partir des fréquences alléliques (Nei, 1972) a été choisie en raison de sa signification évolutive (de Vienne et Damerval, 1985).

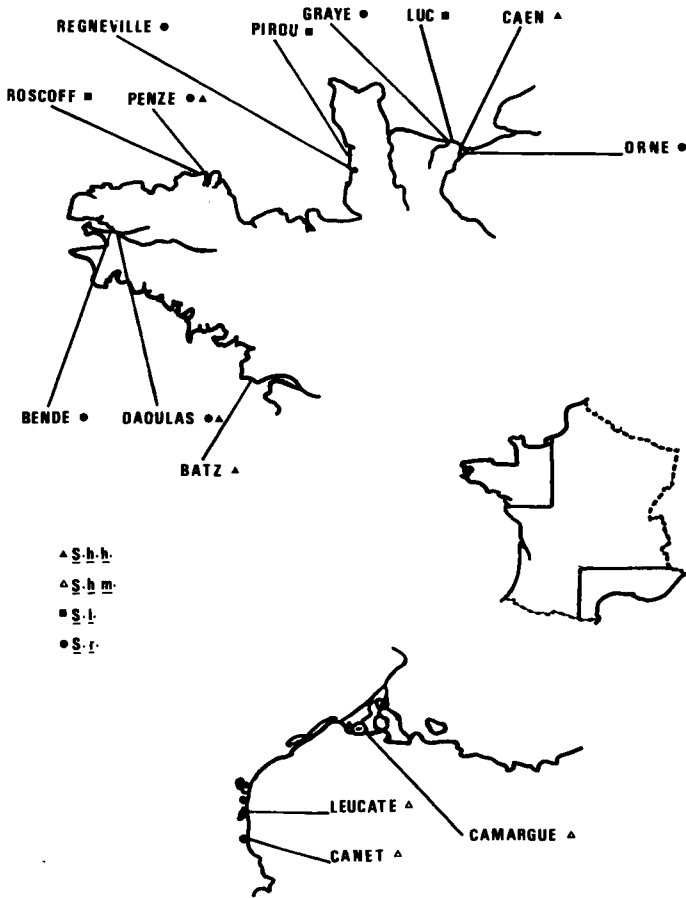


Fig. 1. Localisation géographique des stations.

L'utilisation de logiciels (Sas, 1985) a permis d'obtenir des dendrogrammes à partir des méthodes de la distance minimum entre les groupes et UPGMA. Les différences seront discutées ultérieurement.

Résultats

Les données consignées dans le Tableau II ont permis de calculer le nombre moyen d'allèles par Locus, la proportion de locus polymorphes et l'hétérozygotie moyenne. La nomenclature des allèles est celle utilisée antérieurement (Laulier, 1988). Quelques allèles nouveaux ont été reconnus.

Tableau I. Variation de la salinité et répartition des espèces.

Espèces	Stations	Milieu	Influence de la marée	Taille de la population	Hétérozygotie	Remarques	
							ordre croissant
S.h.h.	Caen	sau	faible fortes marées journalière	16	14	Population très étendue. Importance numérique des 2 espèces équivalentes : présence d'hybrides.	
	Batz			11	12		
	Penzé			h	5		8
				r	4		15
	Daoulas			r	3		9
S.r.	Régneville	ma	fortes marées	13	7	Populations très réduites étudiées à partir d'une souche.	
	Graye	tre	"	15	13		
	Orne		"	2	16		
	Bende		"	1	4		
S.h.m.	Carnague		absence	9	5	Forte évaporation en période estivale: modification de la salinité.	
	Ischkeul		"	14	11		
	Canet		"	8	3		
	Leucate		"	7	6	S.s rares dans ces peuplements	
S.s	Luc	ma	journalière	12	10		
S.l.	Pirou	rln	"	10	1		
	Roscoff		"	6	2		

Allèles diagnostiques et hybridation

D'une manière générale les mêmes allèles sont présents pour l'ensemble des espèces. Quelques-uns permettent le diagnostic de *S. levii* ($Alph_1$ 110, Est_1 0, Est_2 71 et Est_3 92 et 100), *S.h. mediterranea* ($Alph_2$ 109, Gpi 150, Amy_1 96, Amy_2 98), *S. rugicauda* ($Alph_2$ 112, Amy_1 101, Amy_2 103) et *S. hookeri* (Gpi 100, Amy_2 95 et 100), ainsi que la détection des hybrides *hookeri-rugicauda* dans les peuplements mixtes puisque certains allèles sont observés chez *S.h.h.* ($Alph_2$ 94 et 100 Gpi 100 et 114, Amy_1 100, Amy_2 95, 99 et 100), d'autres chez *S.r.* ($Alph_2$ 106 et 112, Gpi 157, Amy_1 101, Amy_2 97 et 103).

En raison de leur absence ou de leur rareté dans certains peuplements la valeur diagnostique de certains allèles (Est_3 92, $Alph_2$ 109 et 112, Gpi 150, Amy_2 95 et 100) est limitée. De même certains allèles ($Alph_2$ 112, Gpi 114, Amy_1 101 et Amy_2 95) ne peuvent être utilisés dans tous les peuplements mixtes pour la reconnaissance des hybrides.

L'étude des peuplements mixtes a mis en évidence l'existence de trois catégories d'individus. A Daoulas on relève 71 *S.h.*, 43 *S.r.* et 3 sphéromes de phénotypes amyliques hybrides (Amy_1 96/100, Amy_2 97/99). L'analyse pour deux individus de la Gpi et de l' $Alph_2$ conduit à considérer l'un deux (Gpi 136/157, $Alph_2$ 94/106) comme un hybride de première génération l'autre (Gpi 136/136, $Alph_1$ 94/94) serait un hybride post première génération. A Penzé la même démarche permet de reconnaître 218 *S.h.*, 79 *S.r.*, deux individus hybrides de première génération et un de N^e génération.

Tableau II. Distribution des fréquences alléliques dans les populations de *Sphaeroma*.

	S.h.h.					S.h.m.					S.I.					S.r.				
	Caen	Daoulès	Penzé	Batz	Canet	Leucate	Camargue	ischkeul	Luc	Pirou	Roscoff	Orme	Graye	Ragnéville	Daoulès	Penzé	Bende			
Fu	Nb	ind.	1	58+2*	33	27	30	23	36	35	66	35	36	37	36	42	20	36		
	f.	100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00		
	Nb	ind.	63	4	69	35	11	22	34	22	35	36	32	59	35	25	20	32		
MDH ₁	f.	91	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,01	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00		
	f.	100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00		
	f.	100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00		
MDH ₂	Nb	ind.	80	1+2*	61	53	41	38	58	47	66	95	66	37	53	79	48	26	27	
	f.	100	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00		
	f.	110	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00		
ALPH ₁	f.	94	0,37	0,50	0,85	0,97	0,90													
	f.	100	0,63	0,50	0,45	1,00														
	f.	106																		
ALPH ₂	f.	109																		
	f.	112																		
	f.	112																		
GPI	Nb	ind.	80	1+2*	82	23	43	38	51	46	38	35	36	53	34	43	33	36		
	f.	100	0,44	0,33	0,70	0,78	0,58	0,46	0,51											
	f.	114	0,23	0,11	0,28	0,28	0,37	0,54	0,49											
EST ₁	f.	136	0,33	0,50	0,30	0,11	0,05													
	f.	150																		
	f.	157																		
EST ₂	Nb	ind.	95	4	65+2*	23	26	19	25	36	37	72	59	23	25	15	35			
	f.	0	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00			
	f.	71	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00			
EST ₃	f.	0	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00			
	f.	32																		
	f.	100																		
AMY ₁	Nb	ind.	280	71+3*	218+3*	55	39	37	58	43	37	48	40	46	366	54	43	79	53	
	f.	93																		
	f.	96																		
AMY ₂	f.	99																		
	f.	100																		
	f.	101																		
AMY ₂	f.	95																		
	f.	97																		
	f.	98																		
AMY ₂	f.	99																		
	f.	100																		
	f.	103																		

* Hybrides reconnus par les allozymes diagnostiques.

Variabilité génétique (Tableau III)

Les valeurs du nombre moyen d'allèles par locus les plus faibles caractérisent *S.h.m.* et *S.l.* (1,09 à 1,18); celles de *S.r.* (1,18 à 1,36) sont plus fortes mais leur amplitude est inférieure à celles de *S.h.h.* (1,18 à 1,45).

Les plus faibles valeurs de la proportion de locus polymorphes caractérisent *S.l.* (0 à 0,18) et *S.h.m.* (0,09 à 0,18); les plus élevées sont observées chez *S.r.* et *S.h.h.* (0,18 à 0,36). L'hétérozygotie moyenne observée varie de 0,003 à 0,177 selon les populations. Cette valeur affectée par la structure de reproduction est en général surévaluée par rapport à l'hétérozygotie attendue qui varie de 0,003 à 0,170.

Comme pour la quasi-totalité des exemples connus les trois paramètres varient dans le même sens pour les différentes espèces. On n'observe pas en première approche de valeurs exceptionnelles pour les peuplements mixtes.

Conformité à la loi de Hardy Weinberg

Pour 22 observations où le calcul a été réalisé, quatre locus montrent un écart significatif par rapport aux valeurs théoriques. Dans trois cas il y a un déficit en hétérozygotes: *Amy*₁ (Bende), *Alph*₂ (Orne), *Gpi* (Régnéville). Dans un cas on observe un excès d'hétérozygotes: *Amy*₂ (Penzé).

Distances génétiques (Tableau IV)

Les distances génétiques mettent en évidence des divergences interspécifiques ou subspécifiques supérieures à celles qui existent au sein de chaque taxon. La valeur intraspécifique la plus élevée (0,10) a été observée entre deux populations de *S. rugicauda* (Régnéville et Penzé).

Les valeurs calculées entre les différentes populations de *S.h. hookeri* et *S.h. mediterranea* (0,21 à 0,32, moyenne 0,28), *S.h. hookeri* et *S. rugicauda* (0,21 à 0,35, moyenne 0,31) ou *S.h. mediterranea* et *S. rugicauda* (0,21 à 0,35, moyenne 0,26) sont du même ordre. Celles qui séparent *S. levii* des autres sont plus importantes (0,61 à 0,89, moyenne 0,74) pour *S. rugicauda*, (0,83 à 0,97, moyenne 0,90) pour *S. h. hookeri*, (1,09 à 1,19, moyenne 1,12) pour *S.h. mediterranea*.

Le dendrogramme (Fig. 2) met en évidence des subdivisions qui correspondent aux quatre unités systématiques analysées.

Discussion

Allèles diagnostiques et hybridation

Le taux d'hybridation est faible (2,5% à Daoulas, 1% à Penzé). La concordance des phénotypes morphologiques et enzymatiques met en évidence l'absence d'introgession dans ces peuplements. Le nombre peu élevé d'hybrides naturels de 1^{re} génération pourrait être la conséquence du faible taux de réussite des croisements hétérospécifiques.

Tableau III. Estimation de la variabilité génétique.

	S.h.h.			S.h.m.				S.l.				S.r.				
	Caen	Penzé	Batz	Canet	Leucate	Camargue	Ischkeul	Luc	Pirou	Roscoff	Ome	Graye	Régnéville	Daoulas	Penzé	Bende
N	1,36	1,18	1,45	1,09	1,18	1,18	1,18	1,18	1,00	1,18	1,36	1,27	1,27	1,18	1,36	1,27
P	0,27	0,18	0,36	0,09	0,09	0,18	0,18	0,18	0,00	0,18	0,36	0,27	0,27	0,18	0,36	0,27
He	0,134	0,070	0,098	0,023	0,048	0,047	0,092	0,088	0,003	0,009	0,173	0,116	0,065	0,082	0,163	0,044
Ho	0,146	0,083	0,113	0,036	0,053	0,062	0,093	0,089	0,003	0,027	0,177	0,129	0,086	0,089	0,156	0,092

- Variabilité génétique dans les populations naturelles :

N = nombre moyen d'allèles par locus.

P = proportion de locus polymorphes.

He = hétérozygotie moyenne attendue.

Ho = hétérozygotie moyenne observée.

N et P : Valeurs calculées à partir des allèles dont la fréquence est supérieure à 0,05.

Tableau IV. Distances génétiques entre populations et espèces du genre *Sphaeroma* établies à partir de 11 locus.

S.h.h.	1. Canal de Caen																		
	2. Rivière de Penzé	0,02																	
S.h.m	3. Batz-sur-Mer	0,03	0,02																
	4. Etang du Canet	0,24	0,32	0,32															
S./	5. Etang du Leucate	0,23	0,31	0,32	0,00														
	6. Camargue	0,23	0,30	0,31	0,01	0,00													
S./	7. Lac Ischkeul	0,21	0,28	0,30	0,04	0,03	0,03												
	8. Luc-sur-Mer	0,89	0,89	0,97	1,15	1,11	1,06	1,06											
S.r.	9. Pirou	0,85	0,89	0,95	1,19	1,16	1,10	1,10	0,06										
	10. Roscoff	0,83	0,87	0,93	1,18	1,14	1,09	1,09	0,06	0,00									
S.r.	11. Rivière Orne	0,26	0,29	0,28	0,24	0,23	0,21	0,24	0,80	0,81	0,80								
	12. Graye-sur-Mer	0,28	0,32	0,31	0,26	0,24	0,23	0,27	0,76	0,77	0,76	0,02							
S.r.	13. Régnéville	0,31	0,35	0,34	0,35	0,34	0,32	0,32	0,72	0,68	0,68	0,06	0,06						
	14. Rivière de Daoulas	0,30	0,34	0,33	0,29	0,27	0,25	0,29	0,68	0,63	0,63	0,05	0,05	0,02					
S.r.	15. Rivière de Penzé	0,27	0,31	0,29	0,24	0,22	0,21	0,26	0,88	0,89	0,88	0,01	0,02	0,10	0,08				
	16. Pointe du Bende	0,29	0,33	0,32	0,28	0,27	0,24	0,27	0,65	0,61	0,61	0,06	0,06	0,03	0,00	0,09			
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		
		S.h.h.			S.h.m.				S./			S.r.							

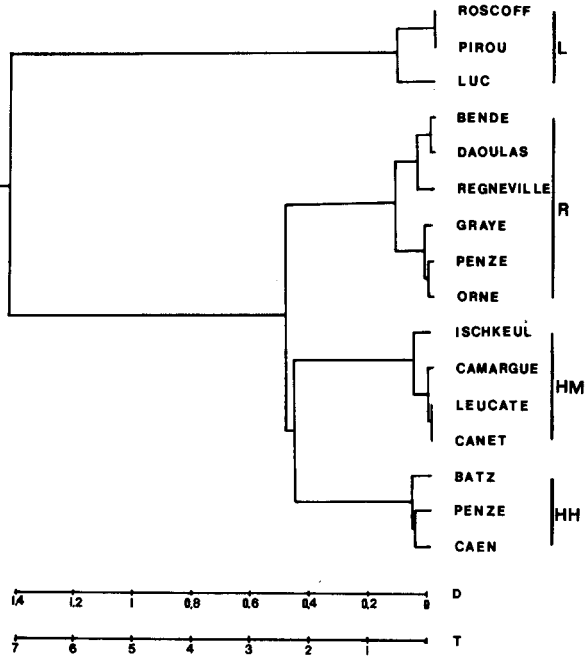


Fig. 2. Dendrogramme tracé à partir des distances génétiques par la méthode de la distance minimum entre les groupes.

D: distance génétique; T : temps en millions d'années.

Ces faits sont en partie contredits par les résultats expérimentaux où 73 couples hétérospécifiques (*S.h* x *S.r.*) ont donné 21 descendance (Laulier, 1984).

L'absence d'introgression suggère que la viabilité et/ou la fertilité des hybrides est fortement réduite. Ceci est confirmé d'une part par la difficulté d'obtenir expérimentalement des hybrides aptes à se reproduire, d'autre part par la difficulté d'obtenir des hybrides de 2^e génération. Pour 25 couples de parents hybrides (*h.r.* x *h.r.*) aucune descendance n'a été obtenue. Pour 44 croisements (1 hybride x *S.r.* ou *S.h.*) 2 descendance soit 11 jeunes ont été obtenus. Les couples homospécifiques donnent en général une trentaine de descendants (Laulier, 1984).

Si l'absence d'introgression peut être expliquée par ces résultats expérimentaux, il n'en est pas de même pour le faible pourcentage d'hybrides de 1^{re} génération. L'analyse détaillée du peuplement de Daoulas (Laulier, Lejuez, à paraître) montre qu'il n'existe pas de gradient de répartition des 2 espèces contrairement à ce qui est en général observé dans les zones d'hybridation (Barton et Hewitt, 1983, 1985). On observe une répartition en mosaïque qui aboutit à un isolement écologique des espèces. Il existe aussi un décalage des cycles de reproduction et un isolement éthologique traduit par la formation préférentielle de couples homospécifiques. L'ensemble de ces observations expliquerait l'absence d'hybrides naturels et d'introgression. Des situations différentes existent cependant dans certains peuplements où un fort taux d'hybrides a été relevé : au Dane-

mark (Frier, 1979b, pourcentage d'hybrides non précisé); au Schleswig (Betz, 1978, 25% d'hybrides; Laulier, Lejuez, à paraître, 40%).

Variabilité génétique

Les valeurs obtenues chez les sphéromes sont du même ordre que celles observées chez les Péracarides et les Crustacés en général (Hedgecock *et al.*, 1982) mais faibles par rapport aux données recueillies pour l'ensemble des groupes zoologiques (Pasteur, 1974; Selander, 1976). L'intérêt de cette observation est limité, aussi avons-nous comparé nos valeurs à celles observées chez des Crustacés du même genre: *S.h.m.* et *S. serratum* (Caccone *et al.*, 1978, Sbordonni *et al.*, 1980) ou caractérisés par une répartition géographique et écologique comparable: Isopodes du complexe d'espèces *Jaera albifrons* (Cariou, 1977 et 1985). Amphipodes des genres *Gammarus* et *Chaetogammarus* (Siegismund *et al.*, 1985).

Préalablement à toute discussion, nous signalerons qu'il est difficile de comparer nos valeurs et celles de certains auteurs (Caccone *et al.*, 1978, Sbordonni *et al.*, 1980). Ces auteurs n'ont pas analysé génétiquement les 18 locus comptabilisés et certaines conclusions sont discutables. Ceci concerne essentiellement les protéines non enzymatiques (trois locus), les estérases (trois systèmes pour *S. hookeri*, deux pour *S. serratum*) où les zymogrammes complexes doivent être interprétés avec prudence, ainsi que les phosphatases chez qui ces auteurs mettent en évidence deux types d'activités (alcaline et acide) contrairement à d'autres observations (Kerambrun, 1974; Laulier, 1988).

Selon Soule (1976), la variabilité génétique au niveau spécifique ou à un niveau taxinomique supérieur dépendrait de la taille de la population, de son âge (associé à sa vitesse de reproduction) et de la nature de la niche écologique. Le calcul du coefficient de corrélation de rang de Spearman obtenu à partir du classement de l'ensemble des populations en fonction de leur variabilité génétique (Fig. 3) estimée par l'hétérozygotie attendue et de leur taille donne une valeur $r = 0,165$. Si l'on fait abstraction des populations hétéros spécifiques (Daoulas et Penzé) et de celles analysées à partir d'une souche maintenue en élevage (Orne et Bende), le coefficient de corrélation est porté à 0,818. Le carré du coefficient mesurant la fraction de la variance totale de chacune des 2 variables mutuellement expliquée par l'autre, environ 67% de la variabilité serait «expliquée» par la taille de la population. Il n'existe pas d'information pour *Jaera* et *Gammarus* mais nos résultats sont analogues à ceux obtenus chez *Palaemonetes pugio* (Fuller et Lester, 1980), et conformes aux prévisions reposant sur le modèle neutraliste de Kimura (Soule, 1976).

L'observation de la Figure 3 montre pour les deux populations élevées au Laboratoire et les représentants des peuplements hétéros spécifiques une augmentation de l'hétérozygotie par rapport à leur position en fonction de leur effectif.

L'augmentation de l'hétérozygotie a déjà été notée chez les *Tisbe holothuriae* maintenues en élevage (Battaglia *et al.*, 1978) et interprétée comme le résultat de la sélection, les conditions d'élevage ne correspondant pas aux conditions naturelles. Il pourrait en être de même pour les sphéromes mais aucune expérimentation n'a été entreprise. L'hypothèse d'une augmentation de l'hétérozygotie due à l'effet fondateur lié au prélèvement d'individus très variables n'est pas à exclure.

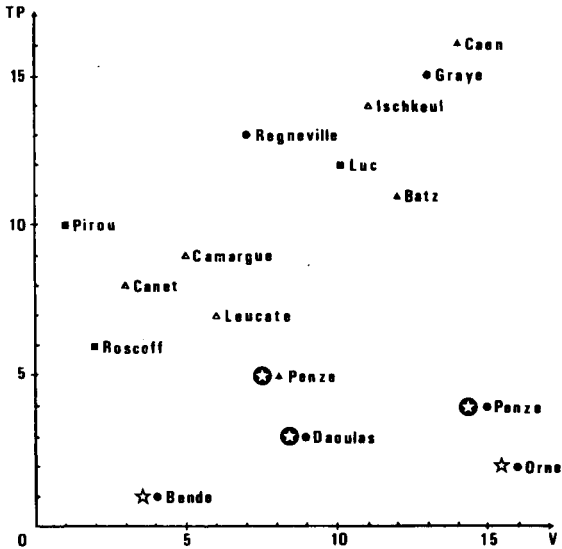


Fig. 3. Relation entre variabilité et taille estimée de la population. ☆ Population élevée au laboratoire; ⊗ Peuplement hétérosécifique; TP: Rang de la population en fonction de sa taille : de la plus petite (1) à la plus grande (16); V: Variabilité (hétérozygotie).

En ce qui concerne les peuplements mixtes, des phénomènes identiques sont observés chez *Jaera* (Cariou, 1985) mais cet auteur ne donne pas d'explication. Ce phénomène pourrait être interprété en termes de déplacement de caractères, ou comme le résultat d'une adaptation à une niche écologique particulière comme le montre la répartition en mosaïque des deux espèces. L'hypothèse d'une répartition différentielle des individus en fonction de leur génotype pourrait être rapprochée de ce qui a été signalé dans les populations naturelles et expérimentales d'*Asellus aquaticus* à partir, il est vrai, d'un seul locus amylasique (Christensen, 1977). La présence de *S. serratum* semble sans incidence sur la variabilité génétique. Notons cependant que dans les peuplements de la Manche, peu de représentants de cette espèce vivent en sympatrie avec *S. levii*. Il en est de même en Méditerranée. Dans le second cas, ce sont des modifications des facteurs écologiques qui conduisent temporairement à la formation de peuplements mixtes puis à la disparition d'une des espèces (Kerambrun, 1970b). Il n'y aurait donc pas de compétition interspécifique.

La localisation géographique et les exigences écologiques similaires des genres *Sphaeroma*, *Gammarus* et *Jaera* permettent de penser que leur apparition dans les peuplements actuels est sensiblement concomitante et récente (moins de 15 000 ans ce qui correspond à la dernière période glaciaire) : phénomène géologique accompagné d'un assèchement partiel de la Méditerranée et total de la Manche, de la mer du Nord et de la Baltique en raison de la baisse du niveau marin d'environ 100 m (Boulton *et al.*, 1977). La différence essentielle étant le nombre de générations annuelles, trois à quatre pour les *Jaera* dans les meilleures conditions et une seule pour les sphéromes et les gammarides, cette seule particularité pourrait expliquer la plus grande variabilité des *Jaera*.

Ceci dans l'hypothèse où les variabilités génétiques des populations fondatrices aient été semblables. Le « temps » évolutif d'une population faisant intervenir le nombre de générations.

De nombreux travaux ont tenté de relier la variabilité génétique à la variabilité de l'environnement. Deux types d'hypothèses et de conclusions contradictoires ont été avancées (Soule, 1976). Selon certains auteurs, une instabilité environnementale augmenterait la variabilité génétique en favorisant des allèles différents. Pour d'autres, elle induirait une réduction de la variabilité par la fixation d'allèles généralistes. Il semble difficile dans l'état actuel des connaissances sur l'écologie des sphéromes de se prononcer avec certitude. Cependant, si l'on classe les quatre unités taxinomiques par ordre de variabilité décroissante (*S.h.h.*, *S.r.*, *S.h.m.*, *S.l.*), on constate que les deux plus variables (*S.h.h.* et *S.r.*) vivent en milieu saumâtre et instable en raison de l'influence des marées. La troisième (*S.h.m.*) est dans un milieu saumâtre dont la stabilité temporelle est plus grande car seule l'évaporation agirait sur la salinité (Kerambrun, 1970a). La quatrième est en milieu marin où la salinité est stable, modifiée seulement par quelques apports d'eau douce. La répartition des gammars montre aussi que *G. oceanicus* et *G. lacusta* qui sont des espèces marines sont aussi les moins variables génétiquement. Toutefois, dans la mesure où la fin de la période glaciaire est associée à la fonte des glaces, il est probable que les milieux saumâtres caractérisés par des eaux très froides ont précédé les milieux marins le long des côtes du Golfe que constituait la mer de la Manche (Mary, communication orale). Dans ces conditions, les espèces euryhalines (*S.h.h.* et *S.r.*) dont les limites de répartition actuelles sont les plus nordiques auraient pu précéder l'arrivée de l'espèce marine (*S.l.*) dont la répartition géographique nordique ne dépasse pas la Belgique probablement en raison de la température. Aussi, le facteur temps pourrait être responsable de la plus grande variabilité des espèces euryhalines. Le rôle de la variabilité spatiale ou temporelle ne serait pas nettement démontré.

Divergences génétiques et cladogenèse

Les résultats expérimentaux et l'analyse des populations naturelles permettent de définir trois niveaux à partir des capacités d'hybridation :

- obtention d'hybrides en première et deuxième génération au moins (*S.h.h.* x *S.h.m.*);
- obtention d'hybrides de première génération avec «breakdown» hybride en deuxième génération dans les conditions expérimentales et naturelles (*S.h.h.* x *S.h.r.*);
- obtention d'hybrides de première génération avec «breakdown» hybride en deuxième génération dans les conditions expérimentales, absence d'hybrides naturels (*S.l.*, *S.h.m.*).

Considérant que l'isolement géographique (*S.h.m.* et les autres espèces) ou écologique (*S.l.* et les autres espèces) justifie à lui seul l'existence du troisième niveau, il est difficile d'admettre qu'il existe une relation étroite entre taux d'hybridation et divergence génétique.

Si l'on admet qu'il existe une relation entre la divergence génétique et le temps écoulé, l'application de la méthode et des hypothèses de Nei permet d'établir la chronologie des événements cladistiques (Fig. 2). Soulignons toutefois que dans la mesure où la valeur de D au lieu de croître linéairement s'amortit rapidement avec le temps (de Vienne

et Damerval, 1985) il est nécessaire d'être d'autant plus prudent quant aux conclusions sur la validité des temps de divergence calculés que la valeur de *D* est élevée. La différenciation de *S. levii* par rapport à un ancêtre pré *rugicauda-hookeri* est ancienne et remonterait à 7 millions d'années, constituant un exemple classique de conquête du milieu saumâtre. La spéciation de *S.r.* et *S.h.h.* et la subspéciation de *S.h.h. S.h.m.* sont deux phénomènes concomitants qui se seraient produits il y a deux millions d'années. Compte tenu des valeurs de *D* observées, toutes les possibilités de branchement des trois entités prises deux à deux sont équiprobables. En effet, la méthode UPGMA produit un ordre de branchement différent, isolant d'abord *S.h.h.* de la paire *S.h.m./S.r.* contrairement à ce qui est observé sur la Figure 2 où l'espèce *S.h.* se sépare de *S.r.* avant de donner 2 sous-espèces *S.h.h./S.h.m.*. L'augmentation du nombre de locus étudiés conformément aux recommandations de Nei (1978), cité par Pasteur (1985), lèverait peut-être cette imprécision. A cette période, correspond une glaciation caractérisée par une baisse des niveaux marins qui pourrait avoir isolé les populations ancestrales *S.h.* et *S.r.*. Les *S. rugicauda* montrent une aptitude notable à vivre à la limite des zones exondées et se réfugient à terre en période d'anoxie. Les similitudes morphologiques laissent penser que, de la souche *S.h.*, se seraient séparées les deux sous-espèces *S.h.m.* et *S.h.h.*; cette subspéciation correspondant à la période de reconquête de la Méditerranée par des espèces nordiques (Pomerol, 1973). Ces données nous conduisent à penser, contrairement à certains auteurs (Lejeuz, 1966; Sbordoni *et al.*, 1980), que la Méditerranée ne constitue pas le centre unique de différenciation des espèces du genre *Sphaeroma*. L'absence de *rugicauda* en Méditerranée peut s'expliquer si l'on considère qu'en période d'anoxie (phénomène fréquent lié à l'eutrophisation dans les étangs méditerranéens, Kerambrun, 1975), cette espèce se déplace pour venir en milieu terrestre (Frier, 1979a et observations personnelles en milieu naturel et expérimental) contrairement à *S.h.* qui demeure en milieu aquatique. Cette migration provoquerait la mort des individus par dessiccation, en raison des températures élevées observées sur le pourtour méditerranéen. L'absence de *S. levii* pourrait être expliquée par ses préférences pour les eaux légèrement dessalées (Harvey, 1969), ainsi que par la faible amplitude des marées, comme en témoigne sa médiocre résistance et la moindre réussite des croisements s'il est élevé dans l'eau de mer, sans périodes d'exondation (observations personnelles).

Conclusion

L'ensemble des résultats montre que la faible variabilité génétique des différentes populations est probablement liée à une conquête ou reconquête récente du biotope. A l'intérieur du genre la variabilité est partiellement corrélée à la taille de la population et est aussi très probablement le reflet de la variabilité du milieu, la variabilité génétique augmentant avec la variabilité du ou des milieux colonisés. En dehors de ces règles générales, il apparaît que la sympatrie conduit à une augmentation de la variabilité lorsque deux espèces sont également représentées. Cette augmentation de la variabilité n'est pas l'expression de phénomènes d'introggression mais laisse à penser qu'il s'agit soit de déplacement de caractères, soit de phénomènes liés à l'occupation de niches spécifiques. D'autre part, s'il n'est pas possible pour l'instant de répondre au problème de la complémentarité des polymorphismes et de leur importance évolutive (Bocquet, 1974), on note qu'il existe certaines relations entre les polymorphismes enzymatiques et chro-

matiques (Lejuez, 1974 et communications personnelles). Les espèces ou sous-espèces, les moins polymorphes au niveau enzymatique possèdent le nombre le plus élevé de phénotypes chromatiques (12 pour *S.l.*, 14 pour *S.h.r.*); au contraire les plus polymorphes au niveau enzymatique présentent moins de phénotypes chromatiques (8 pour *S.h.h.*, 10 pour *S.r.*). L'étude au niveau des populations devrait être entreprise.

Remerciements

L'auteur remercie les lecteurs mandatés par la revue pour leurs critiques et suggestions lors de la lecture du manuscrit, R. Lejuez pour les précisions concernant la taille des populations et le polymorphisme, G. Mary pour son aide dans la compréhension des phénomènes liés à l'évolution de la mer de la Manche.

Références

- Barton N.H. & Hewitt G.M. (1983) Hybrid zones as barriers to gene flow. *In: Protein polymorphism: adaptative and taxonomic significance*, (Oxford G.S. & Rollison D. eds.) 341-359, Academic Press, London and New York
- Barton N.H. & Hewitt G.M. (1985) Analysis of hybrid zones. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16, 118-148
- Battaglia B., Bisol P.M. & Varotto V. (1978) Variabilité génétique dans des populations marines et lagunaires de *Tisbe holothuriae* (Copepoda, Harpacticoida). *Arch. Zool. Exp. Gen.* 119, 251-264
- Betz K.H. (1978) *Zur taxonomie und biologie der beiden isopoden Sphaeroma hookeri Leach, 1814 und Sphaeroma rugicauda Leach, 1814 (Flabellifera)*. Thèse de l'Université de Hambourg
- Bocquet C. (1974) Le polymorphisme des invertébrés marins: approche qualitative des problèmes. *In: Le polymorphisme dans le règne animal* (Lamotte M. ed.) 15-40, mémoire 37, Société Zoologique de France
- Boulton G.S., Jones A.S., Clayton K.M. & Kenning M.J. (1977) A british ice-sheet model and patterns of glacial erosion and deposition in Britain. *In: British quaternary studies, recent advances* (Shotton F.W. ed.), 231-246, Clarendon, Press, Oxford
- Caccone H., Cobolli Sbordoni M., de Mattheaeis E. & Sbordoni V. (1978) Una datazione su base genetico-molecolare della divergenza tra species cavernicole e marine di Sferomidi (gen. *Monolistra* e *Sphaeroma*, (Crustacea, Isopoda). *Lav. Soc. Ital. Biogeogr. Nuova Serie*, VII, 853-867 (pubblicato 1982)
- Cariou M.L. (1977) *Recherches sur le polymorphisme enzymatique du complexe Jaera albifrons, Leach (Crustacé, Isopode)*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Paris VI
- Cariou M.L. (1985) Distances génétiques et analyses multidimensionnelles: différenciation génétique des espèces du complexe *Jaera albifrons* (Crustacés, Isopodes). *In: Electrophorèse et taxonomie* (Goyffon M. & d'Hondt J.L. eds.), 281-295, mémoire 42, Société Zoologique de France
- Christensen B. (1977) Habitat preference among amylase genotypes in *Asellus aquaticus* (Isopoda, Crustacea). *Hereditas*, 87, 21-26
- de Vienne D. & Damerval C. (1985) Mesures de la divergence génétique. 3. Distances calculées à partir de marqueurs moléculaires. *In: Les distances génétiques estimations et applications*, (Lefort-Busson M. & de Vienne D. eds.), 39-57, Institut National de la Recherche Agronomique, Versailles
- Frier J.O. (1979) Character displacement in *Sphaeroma* Spp (Isopoda: Crustacea). I. Field evidence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1, 159-163
- Frier J.O. (1979b) Character displacement in *Sphaeroma* spp (Isopoda: Crustacea). II. Competition for space. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1, 165-168
- Fuller B. & Lester L.J. (1980) Correlations of allozymic variation with habitat parameters using the grass shrimp *Palaemonetes pugio*. *Evolution*, 34, 1099-1104

- Harvey C.E. (1969) Breeding and distribution of *Sphaeroma* (Crustacea: Isopoda) in Britain. *J. Anim. Ecol.*, 28, 399-406
- Hedgecock D., Tracey M.L. & Nelson K. (1982) Genetics. In : The biology of Crustacea, (Abele L.G. ed.), vol. 2, *Embryology, morphology and genetics*, 283-403, Academic Press, New York, London
- Kerambrun P. (1970a) Cycle nycthémeral de la salinité dans un étang de Camargue. *Tethys* 2, 317-320
- Kerambrun P. (1970b) Remplacement de *Sphaeroma serratum* par *S. hookeri* dans l'étang de Berre par suite de sa dessalure. *Mar. Biol.* 6, 128-134
- Kerambrun P. (1974) *Etude de la variabilité biochimique et génétique de Sphaeroma ghigii, S. hookeri et S. serratum (Isopodes, Flabellifères)* Thèse de Doctorat d'Etat, Faculté des Sciences de Marseille-Luminy
- Kerambrun P. (1975) Rapport sur les travaux récents concernant les eaux saumâtres méditerranéennes (1972-1974). *Rapp. Comm. Int. Mer. Médit.* 23, 15-25
- Laulier M. (1984) *Essai de génétique et de systématique évolutives de trois espèces du genre Sphaeroma Latreille (Isopodes, Flabellifères). Etude du complexe d'espèces interfertiles S. levii Argano, S. hookeri Leach et S. rugicauda Leach.* Thèse de Doctorat d'Etat, Université du Maine
- Laulier M. (1988) Génétique et systématique évolutives du complexe d'espèces *Sphaeroma hookeri* Leach, *Sphaeroma levii* Argano et *Sphaeroma rugicauda* Leach (Crustacés, Isopodes Flabellifères). I. Génétique formelle de onze locus enzymatiques. *Genet. Sel. Evol.*, 20, 63-74
- Lejuez R. (1959) Premières recherches sur l'hybridation interspécifique à l'intérieur du genre *Sphaeroma*. *C.R. Acad. Sci.*, 249, 1389-1391
- Lejuez R. (1960) Hybridation expérimentale et naturelle entre *Sphaeroma hookeri* Leach et *Sphaeroma rugicauda* Leach. *C.R. Acad. Sci.*, 250, 597-599
- Lejuez R. (1966) Comparaison morphologique, biologique et génétique de quelques espèces du genre *Sphaeroma* Latreille (Isopodes Flabellifères). Etude de *S. serratum* (Fabricius), de *S. monodi* Bocquet, Hoestlandt, levi de *S. bocqueti* Daguerre de Hureaux, Hoestlandt, Lejuez, de *S. rugicauda* Leach et de *S. hookeri* Leach. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 107, 489-668
- Lejuez R. (1974) Génétique comparée du polychromatisme chez les Sphéromes. In : *Le polymorphisme dans le règne animal*. (Lamotte M. ed.), 41-59, mémoire 37, Société Zoologique de France
- Nei M. (1972) Genetic distance between populations. *Am. Nat.*, 106, 283-292
- Pasteur G. (1974) Génétique biochimique et population, ou: pourquoi sommes-nous multipolymorphes ? In : *Le polymorphisme dans le règne animal* (Lamotte M. ed.), 473-531, mémoire, 37, Société Zoologique de France
- Pasteur G. (1985) Les paramètres statistiques communément utilisés dans l'exploitation des résultats de l'électrophorèse des protéines et leur avenir en systématique. In : *Electrophorèse et taxonomie* (Goyffon M. et d'Hondt J.L. eds.), 141-180, mémoire 42, Société Zoologique de France
- Pomerol C. (1973) *Stratigraphie et paléogéographie. Ère Cénozoïque. (Tertiaire et quaternaire)*. Doin, Paris
- Sas Institute Inc. (1985) *SAS User's Guide: Statistic, Version 5 edition*. SAS Institute Inc, Cary NC
- Sbordoni V., Caccone E., de Mattaeis E. & Cobolli-Sbordoni N. (1980) Biochemical divergence between cavernicolous and marine Sphaeromidae and the Mediterranean salinity crisis. *Experientia* 36, 48-50
- Selander R.K. (1976) Genetic variation in natural populations. In : *Molecular Evolution* (Ayala F.J. ed.), 21-45, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts
- Siegismund H.R., Simonsen V. & Kolding G.S. (1985) Genetic studies of *Gammarus*. I. Genetic differentiation of local populations. *Hereditas*, 102, 1-13
- Soule M. (1976) Allozyme variation: its determinants in space and time. In : *Molecular Evolution* (Ayala F. J. ed.), 60-77, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts