



**HAL**  
open science

# HÉTÉROGÉNÉITÉ GÉNÉTIQUE ET ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DU FLET (PLATICHTHYS FLESUS, OSTEICHTYES, PLEURONECTIDAE) LORS DE SA PHASE LAGUNAIRE

P Berrebi

► **To cite this version:**

P Berrebi. HÉTÉROGÉNÉITÉ GÉNÉTIQUE ET ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DU FLET (PLATICHTHYS FLESUS, OSTEICHTYES, PLEURONECTIDAE) LORS DE SA PHASE LAGUNAIRE. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1992, pp.147-156. hal-03044427

**HAL Id: hal-03044427**

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03044427v1>

Submitted on 7 Dec 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# HÉTÉROGÉNÉITÉ GÉNÉTIQUE ET ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DU FLET (*PLATICHTHYS FLESUS*, OSTEICHTYES, PLEURONECTIDAE) LORS DE SA PHASE LAGUNAIRE

*Genetic heterogeneity and seasonal evolution of the flounder  
(Platichthys flesus, osteichthyes, pleuronectidae) during its lagunar phase*

P. BERREBI

Laboratoire de Génétique de l'Institut des Sciences de l'Évolution, URA 327 du CNRS,  
Université Montpellier II, place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier cédex 05, France

POLYMORPHISME ALLOZYMIQUE  
PLEURONECTIDAE  
BIOTOPE LAGUNAIRE  
ÉVOLUTION POPULATIONNELLE

**RÉSUMÉ** – Le Flet (*Platichthys flesus*) du Golfe du Lion est une espèce côtière qui passe la majeure partie de sa vie en milieu lagunaire (phase trophique). Cette étude s'attache, à l'aide de marqueurs enzymatiques obtenus par électrophorèse sur gel d'amidon horizontal, à décrire l'influence de cette phase hétérogène sur les caractéristiques génétiques des peuplements de flets tout au long de deux années. Des comparaisons génétiques (1) ponctuelles inter-lagunes et inter-lots intra-lagunes et (2) dans le temps, ont permis de proposer une hypothèse sur le rôle diversifiant des différentes lagunes et sur la biologie grégaire de cette espèce.

ALLOZYMIC POLYMORPHISM  
PLEURONECTIDAE  
LAGUNAR BIOTOPE  
POPULATIONAL EVOLUTION

**ABSTRACT** – The flounder (*Platichthys flesus*) from the « Golfe du Lion » (southern France) is a coastal species which spends most of its life in lagoons (trophic phase). This study aims to describe the effect of that heterogeneous phase on the genetical characteristics of the flounders during two years by the means of enzymatic markers scored by horizontal starch gel electrophoreses. Comparisons within and between lagoons and between two years, suggested an hypothesis on the diversifying action of different lagoons and on the gregarious way of life of that species.

## INTRODUCTION

La particularité biologique marquante du Flet (*Platichthys flesus*) est son comportement migratoire. C'est un catadrome typique, dont la vie est strictement liée au cycle migratoire entre son lieu de ponte en mer et les zones saumâtres où il se nourrit : les étangs, la zone côtière, les estuaires et même les cours d'eau, à plus de 100 kilomètres de l'embouchure, en eau douce.

Nous intéressent ici à l'influence de la vie continentale (lagunaire) sur la génétique populationnelle de l'espèce dans le Golfe du Lion, il importe de bien définir les phases du cycle biologique, chacune agissant sur les autres :

— phase pélagique : la ponte s'effectue en mer. Vianet (1985) estime qu'elle s'effectue à la mi-février. Œufs et larves pélagiques constituent des stades de dispersion passive.

— phase de nurserie des O+ : les alevins après la métamorphose (dissymétrie), deviennent benthiques et nagent activement vers la côte. On observe les premières entrées en étang au mois de mars. C'est une période de croissance intense qui ralentira avec l'âge.

— migration des adultes vers les aires de ponte : la grande majorité des reproducteurs ont entre 2 et 3 ans. Cette migration débute en janvier.

— migration de retour : aucun phénomène de « homing » n'a pu être montré. Cette migration de retour est souvent nommée migration trophique.

— phase continentale ou phase trophique : on ignore tout des migrations entre étangs durant cette phase. Vianet (1985) pense qu'elles sont limitées aux nécessités alimentaires. Cette phase peut concerner des milieux variés et n'est pas exempte de périétés car le milieu continental subit fortement les variations climatiques, les mi-

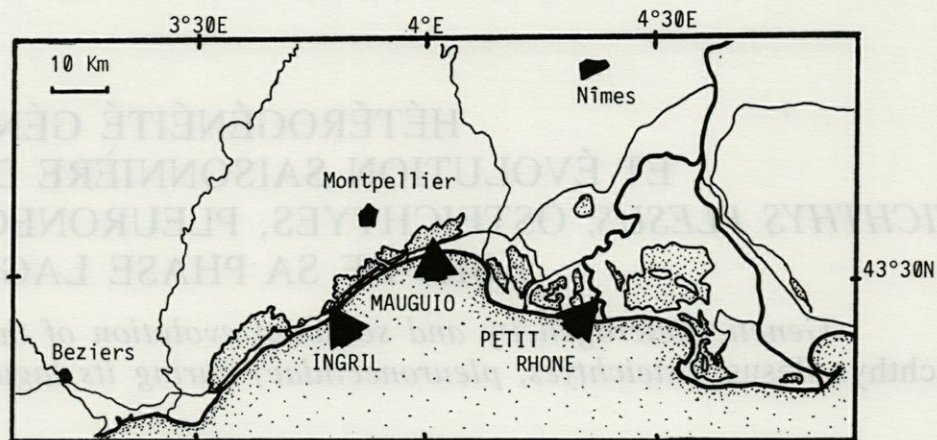


Fig. 1. – Carte du Golfe du Lion et localisation des stations analysées.  
Map of the « Golfe du Lion » and locations of sample sites.

lieux lagunaires sont sujets à des eutrophisations dramatiques (malaïgues), et les estuaires subissent des pollutions d'origine humaine.

Pour une revue du cycle de l'espèce, se référer à Vianet (1985), Masson (1986) et Berrebi (1988) pour les populations françaises, Parsons (1978) et Badsha (1977) pour les îles britanniques, Cieglicvicz (1962 et 1963) et Aro *et al.* (1982 et 1983) pour les côtes scandinaves, enfin Cunha (1984) pour les côtes portugaises.

L'objectif de ce travail est de définir, par un échantillonnage détaillé, les variations génétiques qu'impliquent ces migrations. La phase lagunaire a été choisie car elle est la plus longue (2/3 à 3/4 de la vie de l'espèce) et la plus hétérogène (multiples milieux continentaux possibles dans le Golfe du Lion) donc la plus susceptible d'induire des modifications génétiques. Ces variations ont été suivies dans le temps et dans l'espace. La technique choisie est l'électrophorèse des protéines enzymatiques sur gel d'amidon horizontal, seule technique permettant l'étude génétique d'un nombre important d'individus.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Echantillonnage

Les récoltes en lagune se font par « capet-chades » (pièges fixes). Bien que relativement ponctuel, surtout dans l'espace, ce mode de capture donne un échantillonnage moyen des Poissons s'étant déplacés aux abords du piège durant la période considérée. Pour l'étude des variations saisonnières, les captures ne comportant que quelques individus sont regroupées afin d'avoir des lots suffisamment importants lors des calculs. Ces « lots de capture » ont pour caractéristique de

regrouper des individus pêchés au même endroit durant une période déterminée : 24 heures pour les études « inter-lagunes » et « inter-lots » (voir chapitre « résultats »), une semaine à un mois lors de l'étude de l'évolution saisonnière. Les étangs d'Ingril et de Mauguio ont été échantillonnés (fig. 1).

Les échantillons d'estuaire ont été pêchés avec un « globe » (filet professionnel monté sur tourniquets et barrant tout le fleuve). La station est située dans le Petit Rhône, à 5 km de l'embouchure (fig. 1).

Un total de 544 Flets, regroupés en 19 lots de capture, a été analysé dans ce travail. Les dates de prélèvements et les caractéristiques de chaque lot sont données dans le tableau I A.

### Analyses biochimiques

Les spécimens sont ramenés vivants au laboratoire, ou, dans certains cas, congelés par le pêcheur lui-même.

Tabl. I. – A, Liste des échantillons de Flets utilisés lors de cette étude. \* les numéros correspondent aux études suivantes : 1 : étude inter-lagunes; 2 : études interlots / intralagunes de 1984; 3 : étude interlots / intralagunes de 1985; 4 : évolution saisonnière. B, liste et caractéristiques des systèmes enzymatiques utilisées dans les comparaisons de cette étude. \* les numéros correspondent aux études suivantes : 1 : étude inter-lagunes; 2 : étude interlots / intralagunes de 1984; 3 : étude interlots / intralagunes de 1985; 4 : évolution saisonnière.

A, list of the flounders samples used in the study : \* the numbers correspond to : 1 : inter-lagunar study; 2 : inter-lots / intra-lagunar study of 1984; 3 : inter-lots / intra-lagunar study of 1985; 4 : seasonal evolution. B, characteristics of the enzymatic systems used in the comparative studies. \* the numbers correspond to : 1 : inter-lagunar study; 2 : inter-lots / intra-lagunar study of 1984; 3 : inter-lots / intra-lagunar study of 1985; 4 : seasonal evolution.

Les extraits enzymatiques sont obtenus par broyage d'environ 1 g de muscle ou de foie en présence de tampon approprié, centrifugations et récupération de surnageant.

Les électrophorèses des protéines enzymatiques ont été réalisées selon les techniques de Shaw et Prasad (1970) et de Harris et Hopkinson (1976), modifiées selon Berrebi (1988). Les estérases prennent une grande place, par leur polymorphisme, dans les résultats. Elles constituent un système enzymatique qui pose souvent de gros

problèmes de lecture. Ceux-ci ont été largement résolus par l'emploi d'inhibiteurs (Berrebi *et al.*, 1990). Les locus polymorphes utilisés dans la présente étude sont résumés dans le tableau I B.

Le locus *Gpi-2* présente un polymorphisme à allèle nul. Pour estimer la fréquence des allèles, il est postulé que ce locus est en équilibre selon la loi de Hardy-Weinberg et que seul l'homozygote nul est totalement inactif. De ce fait, la fréquence de l'allèle nul est calculé par la racine carrée de la fréquence du génotype nul-nul.

### Age des Flets

Il a été déterminé par otholotométrie selon la technique de Vianet (1985).

### L'analyse des données

— Comparaison statistique des fréquences : les fréquences des allèles mis en évidence par les études électrophorétiques ont été comparées sur les effectifs alléliques absolus, en considérant les échantillons 2 à 2, par des tests de Khi-2. Cela a été fait en adoptant les conventions suivantes dans les cas où un des effectifs attendus est inférieur à 5 :

Si la différence entre effectifs attendus et observés n'est pas significative, on peut considérer ce résultat comme acquis (les faibles effectifs ayant pour tendance de faire « gonfler » la somme du Khi-2).

Si le test montre une différence significative, cela n'est pas définitif : il faut refaire le test en cumulant les effectifs des 2 allèles (ou 3 si nécessaire) de plus faible fréquence.

Si ce cumul aboutit à une matrice carrée 2x2 dans laquelle 1 ou 2 effectifs attendus restent inférieurs à 5, la correction de Yates pour les très faibles effectifs est appliquée (selon Heller 1968 adapté de Yates 1934).

— Analyses factorielles : les analyses factorielles réalisées à partir des données de génétique, ont été faites en adoptant un codage génotypique (en 0 et 1), qui amplifie les différences par rapport au codage allélique dont She *et al.* (1987) s'est servi.

Deux types d'analyses factorielles ont été utilisés : l'analyse factorielle des correspondances ou AFC (Benzécri, 1973), et l'analyse factorielle discriminante des correspondances ou AFDC (Berrebi, 1988) en codage génotypique. Cette dernière analyse utilise en éléments actifs les « Centres de gravité » de tous les individus d'un lot. Ces « super individus » ont les caractéristiques génétiques moyennes des individus qu'ils regroupent. En les projetant sur un même plan (le plan principal de l'AFDC correspondant aux axes 1 et 2) et en les

Noms abrégés des lots de pêche	Date de capture	Lieu de capture	Effectif	Utilisé dans l'étude numéro*
A	07/84	Petit Rhône	43	1
B	11/84	Mauguio	18	1
C	12/84	"	15	1
D	11/84	Ingril	37	1+4
E	12/84	"	152	1+4
F	04/84	Ingril	18	2+4
G	05/84	"	19	2+4
H	05/84	"	13	2
I	05/84	"	14	2
J	06/85	Ingril	12	3+4
K	07/85	"	27	3+4
L	07-08/85	"	18	3+4
M	09-10/85	"	35	3+4
N	11-12/85	"	20	3+4
AV84	04/84	Ingril	34	2+4
MA84	05/84	"	46	2+4
JN84	06/84	"	15	4
SE84	09/84	"	27	4
NO84	11/84	"	24	1+4
DAB4+DB84	12/84	"	15	1+4
JN85	06/85	"	12	3+4
JT85	07/85	"	27	3+4
AO85	08/85	"	18	3+4
SE85	09/85	"	35	3+4
NO85	11/85	"	20	3+4
JA86	01/86	"	18	4

Systèmes enzymatiques	Nomenclature E. C.	locus polymorphes	Tampon	Utilisé dans l'étude numéro*
AAT	2.6.1.1.	<u>Aat-2</u>	PC6,3	1+3+4
EST	3.1.1.1.	<u>Est-1</u>	Poulik	2
		<u>Est-2</u>	"	2
		<u>Est-3</u>	TCBL7,0	1+2+3+4
GPI	5.3.1.9.	<u>Gpi-2</u>	Poulik	1+3+4
IDH	1.1.1.42	<u>Idh-F</u>	TC8,0	1+3+4
MPI	5.3.1.8	<u>Mpi</u>	TCBL7,0	1+3+4
PGM	2.7.5.1.	<u>Pgm</u>	Poulik	1+2+3+4
SOD	1.15.1.1.	<u>Sod</u>	Poulik	1+4

Tabl. II. – Fréquences alléliques et tests comparatifs de Khi-2 entre échantillons de Flets capturés à 3 localités de juillet à déc. 1984. Les différences non significatives (-), significatives (+,  $P > 95\%$ ) ou hautement significatives (++,  $P > 99\%$ ) sont dans les mêmes proportions quand on compare des localités éloignées ou quand on compare la même localité à un mois d'intervalle.

*Allelic frequencies and Chi-2 tests between flounder samples from 3 localities from July to December 1984. Not significant (-), significant (+,  $P > 95\%$ ) or highly significant (++,  $P > 99\%$ ) differences are in same proportions when comparing distant stations or comparing samples of the same station during a month.*

ORIGINE	RHONE	MAUGUIO	MAUGUIO	INGRIL	INGRIL	TESTS DE KHI-2 ENTRE LES LOTS:									
DATE	JUIL84	NOV84	DEC84	NOV84	DEC84	A/B	A/C	A/D	A/E	B/C	B/D	B/E	C/D	C/E	D/E
N° LOT	A	B	C	D	E										
NOMBRE	43	18	15	17	152										
<u>Aat-2</u>	86	36	30	34	304	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
65	0	0	0	0	0,02										
85	0,06	0	0	0,03	0,06										
100	0,94	1	1	0,97	0,92										
<u>Est-3</u>	84	36	28	34	204	-	-	+	-	+	-	-	-	++	-
87	0,03	0,06	0,11	0,12	0,05										
91	0,11	0,08	0,32	0,09	0,19										
96	0,38	0,44	0,36	0,41	0,36										
100	0,48	0,42	0,21	0,38	0,4										
<u>Gpi-2</u>	86	36	30	34	308	-	-	-	++	-	-	++	-	+	++
001	0	0	0	0,24	0,40										
100	1	1	1	0,76	0,52										
102	0	0	0	0	0,08										
<u>Idh-F</u>	84	36	30	34	304	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
65	0,01	0	0	0	0,01										
80	0	0	0	0	0,01										
100	0,99	1	1	1	0,98										
118	0	0	0	0	0										
<u>Mpi</u>	82	36	30	32	308	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
95	0,04	0,05	0,07	0	0,05										
100	0,96	0,95	0,93	1	0,95										
<u>Ppm</u>	80	36	30	34	306	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
60	0	0,06	0	0	0										
68	0,1	0,11	0,23	0,06	0,09										
81	0,09	0,11	0,13	0,03	0,12										
100	0,76	0,69	0,6	0,91	0,76										
115	0,05	0,03	0,04	0	0,03										
<u>Sod</u>	86	36	30	34	290	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
30	0	0	0,1	0,03	0,02										
100	1	1	0,9	0,97	0,98										

reliant en fonction de leur date de prélèvement, on peut tracer une « trajectoire multidimensionnelle » représentant les modifications moyennes des caractéristiques génétiques dans le temps (voir « Evolution saisonnière »).

Afin d'éviter des distorsions excessives, aussi bien en AFC qu'en AFDC, les individus porteurs de variables représentées moins de 5 fois dans l'analyse ne sont pas utilisés en éléments actifs, mais placés en éléments supplémentaires (ils n'in-

fluent pas sur l'analyse mais sont cependant positionnés).

### Hétérogénéité inter-lots et intra-lagune

Afin de tester l'homogénéité génétique des Flets capturés dans une même lagune (ici l'étang d'Ingril) et durant la même saison, 2 études successives ont été effectuées en 1984 et en 1985 (pour estimer la persistance des phénomènes observés).

## RÉSULTATS

### Hétérogénéité inter-lagunes

Il s'agit des différences génétiques qui séparent les lots de même âge, au cours d'une même phase (ici la phase continentale), mais vivant dans des lagunes différentes.

Pour cela, les lots A, B, C, D et E, pêchés entre juillet et décembre 1984 dans le Petit Rhône (à 5 km de l'embouchure), dans l'étang de Mauguio (près de Carnon) et dans l'étang d'Ingril (près de l'étang de Thau) ont été comparés (fig. 1). Les deux localités extrêmes sont distantes d'environ 60 km, ce qui est peu pour une espèce marine.

Le tableau II détaille les fréquences alléliques et les résultats des comparaisons effectuées entre lots de capture. Nous remarquons que (1) sur les 56 tests faits entre localités différentes, 8 montrent des différences significatives, soit une proportion de 14 % et que (2) sur les 14 tests faits entre même localités à des périodes très proches, 2 sont significatifs, soit 14 % également.

Les différences génétiques entre échantillons des diverses localités ne peuvent donc pas être attribuées à la distance qui les sépare ni aux caractéristiques des milieux colonisés.

— étude de 1984 : il s'agit d'adultes pêchés dans l'étang d'Ingril : échantillons F, G, H et I, réunissant 64 adultes récoltés entre le 24 avril et le 11 mai 1984 soit à leur retour de fraie (tabl. III). Sur les 24 tests de Khi-2 effectués, 4 montrent des différences significatives au niveau des 5 % de probabilité (une seule était attendue du fait du hasard) et 1 montrait une différence significative au niveau des 1 %, le hasard ne peut en expliquer aucune. L'hétérogénéité génétique des Flets peuplant simultanément (ou presque) un étang est montrée.

— étude de 1985 : toujours dans l'étang d'Ingril, 5 prélèvements ont été comparés : les lots J, K, L, M et N, capturés de juin à décembre, c'est-à-dire longtemps après leur retour de fraie. Les 60 comparaisons effectuées au niveau de 5 locus ont montré uniquement deux différences significatives, le hasard peut en expliquer 3 (tabl. IV). Les deux différences significatives ne prouvent donc pas d'hétérogénéité intra-lagune.

L'étude de 1984 correspondait au retour des reproducteurs en étangs, celle de 1985 se situe à plusieurs mois de décalage. Il faut remarquer que les tests effectués au tableau II comportaient des comparaisons intra-lagunes. Bien que situées en pleine période trophique (loin des retours de

Dates	24/04	03/05	07/05	11/05	Tests de Khi-2 entre					
Nombre	18	19	12 à 13	13 à 14						
Lot	F	G	H	I	F/G	F/H	F/I	G/H	G/I	H/I
Est-1	107	0,112	0,289	0,154	0,143	-	-	-	-	-
	100	0,888	0,711	0,846	0,857					
Est-2	104	0,028	0,000	0,000	0,231	-	-	+2	-	+2
	100	0,972	1,000	1,000	0,769					
Est-3	100	0,639	0,500	0,500	0,679	-	-	-	-	-
	96	0,278	0,289	0,385	0,214					
	91	0,055	0,185	0,038	0,071					
	87	0,028	0,026	0,077	0,036					
Pgm	115	0,027	0,000	0,042	0,000	-	+1	-	+1	-
	100	0,778	0,790	0,500	0,714					
	81	0,139	0,105	0,208	0,179					
	68	0,056	0,105	0,208	0,071					
	60	0,000	0,000	0,042	0,036					

Tabl. III. — Fréquences alléliques des 4 échantillons d'adultes retournant en étang d'Ingril et Khi-2 inter-échantillons effectués locus par locus (= non significatif, + = significatif  $P > 95\%$ , ++ = significatif  $P > 99\%$ , 1 = cumul des allèles les moins fréquents, 2 = correction de Yates).

*Allelic frequencies of four samples of adult flounders entering Ingril lagoon and inter-samples of adult flounders entering Ingril lagoon and inter-samples Chi-2 tests locus by locus (- = not significant, + = significant with  $P > 95\%$ , ++ = highly significant with  $P > 99\%$ , 1 = addition of the less frequent alleles, 2 = Yates' correction).*

Tabl. IV. Fréquences alléliques et tests de Khi-2 entre échantillons de capture, dans l'étang d'Ingril, en 1985. Les valeurs en face du nom des loci sont les effectifs (genes). « - » signifie que les 2 lots comparés ne présentent pas de différence significative à la probabilité de 95 %. « + » désigne une différence significative à cette même probabilité. *Allelic frequencies and Chi-2 tests on Ingril samples during 1985. The numbers at the loci name level correspond to the number of analysed genes (individuals x 2); « - » : not significant; « + » : 95 % probability significant.*

Origine	INGRIL					Tests de Khi-2 entre les lots									
	Date	JUN85	JUL85	JULAOU85	SEPOCT85	NOVDEC85									
Lot	J	K	L	M	N										
Effectif	12	27	18	35	20	J/K	J/L	J/M	J/N	K/L	K/M	K/N	L/M	L/N	M/N
Aat-2	24	54	36	70	40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	65	0	0	0	0										
	85	0,04	0,05	0,03	0	0,02									
	100	0,96	0,95	0,97	1	0,98									
Est-3	24	54	36	70	40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	87	0,08	0,05	0,05	0,04	0,07									
	91	0,13	0,05	0,11	0,11	0,1									
	96	0,29	0,35	0,36	0,33	0,35									
Gpi-2	24	54	36	70	40	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-
	001	0	0	0	0,24	0,39									
	100	1	1	1	0,76	0,61									
Idh-F	24	54	36	70	40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	65	0,04	0,02	0,05	0	0									
	80	0	0,02	0	0	0									
	100	0,96	0,96	0,95	1	1									
Mpi	24	52	36	68	38	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	95	0	0,08	0,17	0,06	0,17									
	100	1	0,92	0,83	0,94	0,83									
Pgm	34	54	36	70	40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	60	0	0,04	0	0,03	0									
	68	0,09	0,04	0,22	0,1	0,07									
	81	0,06	0,14	0,11	0,06	0,17									
	100	0,55	0,74	0,61	0,77	0,73									
115	0	0,04	0,06	0,03	0,03										

fraie), 2 tests se sont montrés significatifs sur 14. On ne peut donc pas attribuer cette baisse d'hétérogénéité au long séjour en étang, mais plutôt à un phénomène intermittent.

#### Evolution saisonnière

Les analyses décrites plus haut ont montré une hétérogénéité génétique entre lots de Flets capturés dans l'étang d'Ingril à divers moments. Ici, nous tentons de déterminer si cette hétérogénéité présente une continuité dans le temps, ou au contraire est erratique.

Ici, un « lot de capture » correspond à l'ensemble des pêches réalisées au cours d'un mois et les variations temporelles du polymorphisme électrophorétique ont été analysées par analyses factorielles discriminantes des correspondances (AFDC) en codage génotypique.

Ces analyses ont porté sur les individus de 12 lots (dont un, d'effectif important, est subdivisé en 2 : DA84 et DB84), considérant dans une premier temps 428 flets sans distinction d'âge, et dans un 2e temps les individus de moins de 20 mois (tabl. I A).

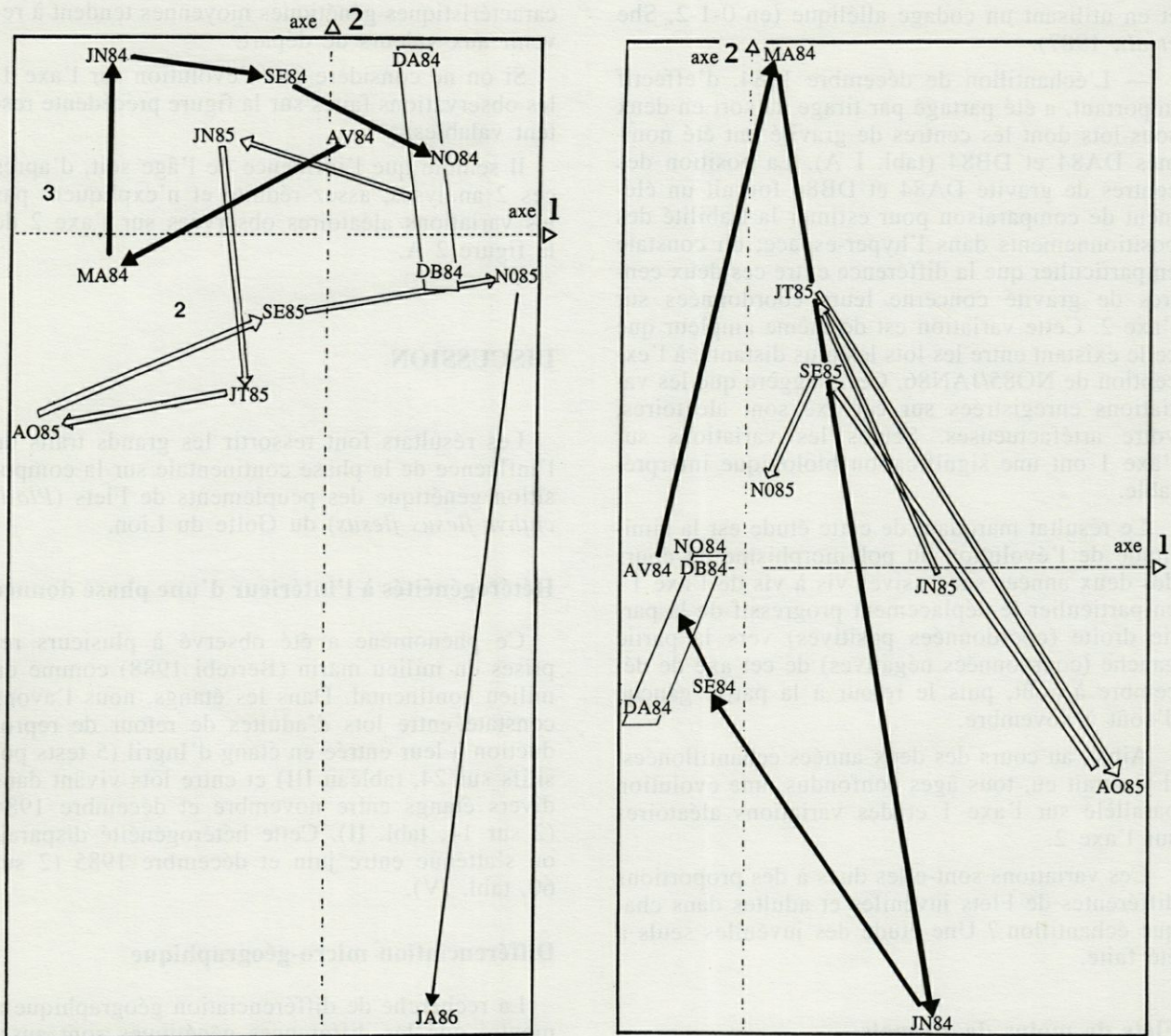


Fig. 2. — A, projection des centres de gravité des échantillons mensuels sur le premier plan factoriel de l'AFDC. En reliant les points par des flèches, on reconstitue la trajectoire multidimensionnelle de l'évolution temporelle des caractéristiques génétiques (ici les génotypes) des Flets de l'étang d'Ingril. Le code des points est indiqué Tabl. I. A, même principe d'analyse que celle de la fig. 2 A. Les échantillons ne comportent ici que des Flets de moins de 20 mois (n'ayant pas encore participé à une migration de reproduction).

A, projection of the gravity centers of the monthly samples on the first factorial plan of the discriminant factorial component analysis (AFDC, Berrebi, 1988). By connecting the points, a multidimensional trajectory is reconstituted of the temporal evolution of the genetical characteristics (genotypes here) of the flounders in the Ingril lagoon. The code of the samples is indicated in table I. B, Same type of analysis as in the figure 2. The samples are the < 20 month-old flounders (which have not participated in reproductive migration).

### Flets de tous âges

La figure 2 A représente la projection des 12 centres de gravité des lots de capture sur le premier plan factoriel. Quand on relie ces centres de gravité en fonction des dates successives des prélèvements qu'ils représentent, on construit une trajectoire qui conduit aux observations suivantes :

— Les années 1984 et 1985 occupent des zones différentes de l'hyperespace.

— Avec les dates de prélèvement considérées, la trajectoire de 1984 est circulaire (retour au point de départ). Au contraire, la trajectoire de 1985 ne semble pas ordonnée. On assiste en particulier à des va-et-vient désordonnés sur les coordonnées de l'axe 2, la différenciation la plus importante étant due à l'échantillon de janvier 1986. Ces deux observations confirment celles de Belkhir (1986) qui a traité le même sujet, mais avec des lots et des loci partiellement différents



et en utilisant un codage allélique (en 0-1-2, She *et al.*, 1987).

— L'échantillon de décembre 1984, d'effectif important, a été partagé par tirage au sort en deux sous-lots dont les centres de gravité ont été nommés DA84 et DB84 (tabl. I A). La position des centres de gravité DA84 et DB84 fournit un élément de comparaison pour estimer la fiabilité des positionnements dans l'hyper-espace; on constate en particulier que la différence entre ces deux centres de gravité concerne leurs coordonnées sur l'axe 2. Cette variation est de même ampleur que celle existant entre les lots les plus distants, à l'exception de NO85/JAN86. Ceci suggère que les variations enregistrées sur cet axe sont aléatoires, voire artéfactueuses. Seules les variations sur l'axe 1 ont une signification biologique interprétable.

Le résultat marquant de cette étude est la similitude de l'évolution du polymorphisme au cours des deux années successives vis à vis de l'axe 1 : en particulier le déplacement progressif de la partie droite (coordonnées positives) vers la partie gauche (coordonnées négatives) de cet axe de décembre à août, puis le retour à la partie gauche d'août à novembre.

Ainsi, au cours des deux années échantillonnées, il y aurait eu, tous âges confondus, une évolution parallèle sur l'axe 1 et des variations aléatoires sur l'axe 2.

Ces variations sont-elles dues à des proportions différentes de Flets juvéniles et adultes dans chaque échantillon ? Une étude des juvéniles seuls a été faite.

### Flets de moins de 20 mois

Cette analyse reprend les mêmes principes de calcul et les mêmes échantillons que celle projetée fig. 2 A. Elle se limite aux individus qui ont entre 6 et 20 mois, c'est-à-dire ceux qui n'ont pas participé à une migration de reproduction (à quelques Flets mâles près). Cette étude a pour but de tester l'hypothèse d'une éventuelle sélection plus intense chez les jeunes puisque c'est durant la première année de vie que la mortalité est la plus importante.

Le résultat de cette analyse (fig. 2B) présente des similitudes et quelques différences par rapport à la précédente :

— Les 2 trajectoires annuelles semblent assez nettement séparées : 1984 plutôt à gauche (vers les valeurs négatives de l'axe 1) et 1985 plutôt à droite.

— La trajectoire de 1984 confirme sa forme circulaire dans la mesure où le 1er point (avril) est proche des derniers (nov. et déc.). Il semble donc qu'en 1984, après variations importantes, les

caractéristiques génétiques moyennes tendent à revenir aux valeurs de départ.

Si on ne considère que l'évolution sur l'axe 1, les observations faites sur la figure précédente restent valables.

Il semble que l'influence de l'âge soit, d'après ces 2 analyses, assez réduite et n'expliquent pas les variations aléatoires observées sur l'axe 2 de la figure 2 A.

## DISCUSSION

Les résultats font ressortir les grands traits de l'influence de la phase continentale sur la composition génétique des peuplements de Flets (*Platichthys flesus flesus*) du Golfe du Lion.

### Hétérogénéités à l'intérieur d'une phase donnée

Ce phénomène a été observé à plusieurs reprises en milieu marin (Berrebi 1988) comme en milieu continental. Dans les étangs, nous l'avons constaté entre lots d'adultes de retour de reproduction à leur entrée en étang d'Ingril (5 tests positifs sur 24, tableau III) et entre lots vivant dans divers étangs entre novembre et décembre 1984 (2 sur 14, tabl. II). Cette hétérogénéité disparaît ou s'atténue entre juin et décembre 1985 (2 sur 60, tabl. IV).

### Différenciation micro-géographique

La recherche de différenciation géographique a montré que les différences génétiques sont aussi importantes entre les localités extrêmes de l'aire prospectée et échantillonnées en même temps que dans une même localité entre deux échantillons récoltés à un mois d'intervalle (tabl. II) : pour les zones prospectées au cours de ce travail, les sous-populations échantillonnées semblent subir des différenciations indépendantes de leur situation géographique.

### Evolution saisonnière

Le résultat de l'étude multidimensionnelle est la mise en évidence d'une évolution cyclique de la composition génotypique (du moins sur l'axe 1, fig. 2A). La similarité des observations faites sur la trajectoire factorielle des juvéniles (fig. 2B) montre que le peuplement d'un étang évolue dans son ensemble quelque soit sa composition en classes d'âge. Cette cohérence globale des résultats ne peut s'expliquer que par l'existence d'une force de sélection globalement cyclique qui s'exerce de la même façon sur l'ensemble des Flets, en effaçant d'éventuelles traces de l'histoire

de chaque cohorte (histoire des migrations et des milieux occupés depuis la naissance).

Il peut paraître paradoxal de considérer une population comme quasi panmictique et d'y décrire des différences significatives de fréquences alléliques, d'autant plus que les géniteurs se rassemblent tous les ans sur la même aire de ponte et ne pratiquent pas le « homing ». De tels résultats, contradictoires en apparence, ont déjà été décrits par divers auteurs, spécialement pour des espèces de Poissons marins. C'est le cas de l'Anguille américaine (Williams *et al.* 1973 et Koehn *et al.* 1978) mais aussi de *Anoplarchus purpureus*, espèce marine américaine, qui présente de telles différenciations sur un transect de seulement 5 km (Sassaman *et al.* 1983). Le cas de *Hypsoblennius jenkinsi*, est sur ce point, très comparable à celui du Flet : cette espèce de Blennie présente aussi de telles différences alléliques à un locus entre groupes sympatriques appartenant à la population du sud (Present, 1987).

Nous pensons, comme ces divers auteurs que des sélections différentielles peuvent produire au cours de chaque cycle annuel, des variations génétiques significatives entre groupes d'une population panmictique occupant des biotopes proches mais écologiquement différents. Williams *et al.* (1973) estiment, dans le cas d'*Anguilla rostrata*, que la sélection locale peut modifier les fréquences de 10 % par génération. Sassaman *et al.* (1983) situent cette différenciation essentiellement durant la phase larvaire. Dans le cas du Flet, il est probable que ces différenciations correspondent à des adaptations annuelles aux conditions écologiques souvent aléatoires des milieux continentaux occupés pendant des périodes variables.

Invoquer la « sélection naturelle » comme explication des hétérogénéités génétique et de leur variation dans le temps peut paraître rapide, sachant comme il est difficile d'en faire la démonstration précise. En ce qui concerne le Flet du Golfe du Lion, si on adopte le point de vue neutraliste selon lequel le polymorphisme (issu de mutations) est le résultat de processus aléatoires (Kimura 1983), on doit également admettre que toute différenciation entre échantillons est due à un isolement avec reproduction séparée et dérive. Or de telles différenciations sont apparues dans tous les plans de comparaison, entre échantillons appartenant manifestement à la même population. Un point de vue purement neutraliste n'est pas soutenable et nous pensons que la sélection diversifiante des différents milieux occupés par le Flet agit sur une variabilité même si celle-ci apparaît parfois aléatoire.

REMERCIEMENTS – L'auteur a le plaisir de remercier vivement N. Pasteur, K. Belkir et M. Marquie pour leur aide au niveau technique,

conceptuel ou rédactionnel. Ces recherches ont été financées par les « Axes Prioritaires » de l'Université Montpellier II de 1984 et de 1985 et par « l'Action Intégrée France-Espagne » de 1986 et de 1987. Les récoltes ont été réalisées dans l'étang d'Ingril avec l'aide des pêcheurs de Frontignan (en particulier MM Scopel et Forestier), les Flets du Petit Rhône ont été fournis par M. Bandini. Qu'ils en soient remerciés.

## BIBLIOGRAPHIE

- ARO E. & V. SJOBLUM, 1982. The abundance of O-Group and 1-year-old flounder of the coast of Finland in 1978-81, according to exploratory fishing with a beach seine. *Comm. Cons. perm. int. Explor. Mer* **J26** : 8 p.
- ARO E. & V. SJOBLUM, 1983. The migration of flounder in the Northern Baltic Sea. *Comm. Cons. perm. int. Explor. Mer*. **J26** : 12 p.
- BADSHA K.S., 1977. The ecology of flounders (*Platichthys flesus*) and other major fish species in the Severn Estuary and the Bristol Channel. Ph. D. Thesis Univ. of Bath, U.K. : 109 p.
- BENZECRI J.P., 1973. L'analyse des données; 1 : La taxinomie. 2 : L'analyse des correspondances; Dunod, Paris, 2 vol. : 615 et 619 p.
- BERREBI P., 1988. Génétique des populations marines : le modèle « flet » (*Platichthys flesus* L. 1758, Téléostéen, Pleuronectidé). Thèse d'Etat, Univ. Montpellier II, 246 p.
- BERREBI P., P. LANDAUD, P. BORSA & J.F. RENNO, 1990. The esterases of the flounder (*Platichthys flesus*, Pleuronectidae, Teleostean) : development of an identification protocol using starch gel electrophoresis and characterization of loci. *Experientia* **46** : 863-867.
- CIEGLEWICZ W., 1962. Biological characteristic of the flounder (*Platichthys flesus*) catches in Gdänsk Bay. *Rep. Sea. Fish. Inst. Gdynia* **11** (A) : 201-223.
- CIEGLEWICZ W., 1963. Flounder migrations and mortality rates in the Southern Baltic. *Com. Cons. perm. int. Explor. Mer* **D78** : 7 p.
- CUNHA M.M. (da), 1984. Seasonal changes in the flounder (*Platichthys flesus flesus* L., 1758) population of Ria de Aveiro (Youga estuary). Portugal. *Com. Cons. perm. int. Explor. mer* **G71** : 18 p.
- HARRIS H. & D.A. HOPKINSON, 1976. Handbook of enzymes electrophoresis in human genetics. North. Holland Publ. Cie, Amsterdam.
- HELLER M., 1968. Manuel de statistique biologique. Gauthier-Villars Eds., Paris, 295 p.
- KIMURA M., 1983. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge Univ. Press, Cambridge, England.
- KOEHN R.K. & G.C. WILLIAMS, 1978. Genetic differentiation without isolation in the american eel, *Anguilla rostrata*. II. Temporal stability of geographic patterns. *Evolution* **32** (3) : 624-637.

- MASSON G., 1986. Biologie et écologie d'un poisson plat amphihalain, le flet (*Platichthys flesus flesus* Linné, 1758) dans l'environnement ligérien : distribution, démographie, place au sein des réseaux trophiques. Thèse Univ. Bret. Occid. Nantes, 2 vol. : 154 p. + fig.
- PARSONS J.N., 1978. A study of the ecology of the flounder *Platichthys flesus* L. in the Dee Estuary. Ph. D. Thesis. Univ. of Salford : 135 p.
- PRESENT T.M.C., 1987. Genetic differentiation of disjunct gulf of California and Pacific outer coast populations of *Hypsoblennius jenkinsi*. *Copeia* **4** : 1010-1024.
- SASSAMAN C., R.M. YOSHIYAMA & J.O.S. DARNING, 1983. Temporal stability of lactate dehydrogenase-A clines of the high cockscomb, *Anoplarchus purpurescens*. *Evolution* **37** (3) : 472-483.
- SHAW C.R. & R. PRASAD, 1970. Starch gel electrophoresis enzymes, a compilation of recipes. *Biochem. Genet.* **4** : 297-320.
- SHE J.W., M. AUTEM, G. KOTULAS, N. PASTEUR & F. BONHOMME, 1987. Multivariate analysis of genetic exchanges between *Solea aegyptiaca* and *Solea senegalensis* (Teleost., Soleidae). *Biol. J. of Linn. Soc.* **32** : 357-371.
- VIANET R., 1985. Le flet du Golfe du Lion (*Platichthys flesus* Linné, 1758). Systématique, Ecologie, Pêche. Thèse Univ. Montpellier II : 315 p.
- WILLIAMS G.C., R.K. KOEHN & J.B. MITTON, 1973. Genetic differentiation without isolation in the American eel, *Anguilla rostrata*. *Evolution* **27** : 192-204.
- YATES F., 1934. Contingency tables involving small number and the Khi-2 test. *J. Roy. Stat. Soc. suppl.* **1** : 217-235.

Reçu le 17 septembre 1991; received September 17, 1991  
 Accepté le 31 octobre 1991; accepted October 31, 1991

Nous pensons comme ces divers auteurs que des sélections différentielles peuvent produire au cours de chaque cycle annuel, des variations génétiques significatives entre groupes d'une population génétique occupant des biotopes proches mais géographiquement différents. Williams et al. (1973) estiment, dans le cas d'*Anguilla rostrata*, que la sélection locale peut modifier les fréquences de 10 % par génération. Sassaman et al. (1983) situent cette différenciation essentiellement durant la phase larvaire. Dans le cas du flet, il est probable que ces différenciations correspondent à des adaptations annuelles aux conditions écologiques souvent étonnantes des milieux continentaux occupés pendant des périodes variées.

Il y a donc la « sélection naturelle » comme explication des hétérogénéités génétiques et de leur variation dans le temps peut paraître rapide, sachant comme il est difficile d'en faire la démonstration précise. En ce qui concerne le flet du Golfe du Lion, si on adopte le point de vue neutriste selon lequel le polymorphisme (issu de mutations) est le résultat de processus stochastiques (Kimura 1983), on doit également admettre que toute différenciation entre échantillons est due à un isolement avec reproduction séparée et dérivée. Or de telles différenciations sont apparues dans tous les plans de comparaison entre échantillons appartenant manifestement à la même population. Un point de vue purement neutriste n'est pas soutenable et nous pensons que la sélection divergente des différents milieux occupés par le flet agit sur une variabilité même si celle-ci apparaît parfois sténote.

REMERCIEMENTS - L'auteur a le plaisir de remercier vivement N. Pasteur, K. Bellair et M. Maréchal pour leur aide au niveau technique.